

2m11.2849.10

Université de Montréal

La réconciliation chez le macaque crabier:
un test de l'hypothèse des relations valables

par

Louis Gagné

Département d'anthropologie
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Maître ès sciences (M. Sc.)
en anthropologie

31 août, 2000

© Louis Gagné, 2000



Université de Montréal

Le présent rapport a été préparé en vertu de la Loi sur l'accès à l'information.

GN
4
U54
2001
N.008

150
1000
Département d'anthropologie
Faculté des arts et des sciences

Université de Montréal - Faculté des arts et des sciences

en vue de l'obtention du grade de

Maîtrise en anthropologie

en anthropologie

2001

1000



Université de Montréal

Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

La réconciliation chez le macaque crabier:
un test de l'hypothèse des relations valables

présenté par :

Louis Gagné

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

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

Mémoire accepté le : _____

SOMMAIRE

Les primates grégaires sont inévitablement confrontés à des conflits en raison des divergences d'intérêts caractérisant les relations sociales au sein d'un groupe. Ces conflits peuvent avoir des conséquences physiologiques et sociales négatives en mettant en péril des liens sociaux qui autrement sont bénéfiques pour les individus. Afin de préserver leurs relations, les individus peuvent opter pour la *réconciliation*, qui consiste en la réunion affiliative d'anciens adversaires dans les premières minutes suivant la fin de leur conflit. Le terme réconciliation implique que la réunion post-conflit sert à réparer la relation potentiellement endommagée par l'agression. Ainsi, la tendance à la réconciliation devrait dépendre de la valeur de la relation et les adversaires partageant une relation valable devraient être plus sujets à se réconcilier que ceux partageant une relation peu valable (*Hypothèse des relations valables*). Une relation est dite valable lorsque deux individus échangent divers types de services, par exemple de l'aide lors de conflits, services qui sont bénéfiques au plan adaptatif. Cette valeur peut être évaluée par l'intensité du lien affiliatif entre deux individus, où une relation hautement affiliative est considérée valable alors qu'une relation faiblement affiliative est dite peu valable.

La présente étude a tenté de vérifier la validité de cette hypothèse en comparant le patron comportemental de la réconciliation de femelles adultes non apparentées génétiquement et vivant au sein de deux groupes ($N_1=N_2=23$) de macaques crabiers (*Macaca fascicularis*) au Laboratoire de primatologie de l'Université de Montréal. Ces groupes différaient quant à leur ancienneté de formation et, plus précisément, quant au degré de familiarité interindividuelle. En effet, le premier groupe était formé et stable depuis plusieurs années alors que le second groupe avait été formé deux mois avant l'étude par la fusion de deux sous-groupes de femelles. La réconciliation peut être démontrée par la méthode des comparaisons des paires OPC-OT, lorsque le nombre

d'interactions affiliatives entre les adversaires en périodes post-conflit (OPC) est significativement plus élevé que pendant les périodes témoins (OT), qui servent à mesurer le niveau affiliatif de base.

La réconciliation a été démontrée dans les deux groupes d'étude. Elle s'est avérée deux fois moindre dans le nouveau groupe que dans le groupe anciennement formé, cela reflétant probablement des niveaux de familiarité interindividuelle plus faible dans le nouveau groupe. Selon nos prédictions, ces différents niveaux de familiarité entre les groupes devaient en principe justifier l'infirmité de l'hypothèse des relations valables dans le nouveau groupe et sa confirmation dans le groupe anciennement formé dû au lien étroit entre la valeur d'une relation et la familiarité. Or, l'hypothèse a en effet été infirmée dans le nouveau groupe, mais pas pour la raison évoquée puisque les groupes ont un nombre similaire de relations valables et non valables. De plus, contrairement à nos attentes, l'hypothèse fut aussi infirmée dans le groupe anciennement formé.

La présence d'une réconciliation indifférenciée quant à la valeur des relations entre les adversaires dans les deux groupes indique que l'évaluation des relations valables et non valables à partir des rapports affiliatifs ne serait pas appropriée pour analyser la tendance à la réconciliation dans des groupes de petites tailles. En effet, dans de tels groupes, les femelles peuvent s'affilier avec tous leurs congénères avec un minimum de contraintes de temps, ce qui biaiserait l'estimation des valeurs affiliatives et donc de la réconciliation, qui surviendrait de façon anormalement élevée entre des individus ayant une relation peu valable. Nos résultats indiquent que le nombre de rangs hiérarchiques séparant deux individus (i.e. la distance de rang) semble être une variable plus adéquate pour comprendre la tendance à la réconciliation dans des groupes de petites tailles car les individus proches en rang constituent des alliés cruciaux, et donc valables, pour le maintien de l'ordre hiérarchique.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES TABLEAUX	vi
LISTE DES FIGURES	vii
INTRODUCTION	1
MATÉRIELS ET MÉTHODES	
SUJETS ET CONDITIONS DE CAPTIVITÉ	7
PROCÉDURES D'OBSERVATION	10
ANALYSE DES DONNÉES	12
RÉSULTATS	
LA STRUCTURE DE DOMINANCE	14
LA RÉCONCILIATION	
LA DÉMONSTRATION DE LA RÉCONCILIATION	18
L'ATTIRANCE SÉLECTIVE DES ADVERSAIRES	20
LA DISTANCE INITIALE INTERINDIVIDUELLE	21
L'INTENSITÉ DES CONFLITS	23
L'INITIATIVE DANS LA RÉCONCILIATION	24
LES PATRONS COMPORTEMENTAUX POST-CONFLIT	26
L'EFFET DU NIVEAU D'INTENSITÉ DE L'AFFILIATION SUR LA TENDANCE RÉCONCILIATOIRE	28
L'EFFET DE LA DISTANCE DE RANG HIÉRARCHIQUE SUR LA TENDANCE RÉCONCILIATOIRE	32
DISCUSSION	
L'OCCURENCE DE LA RÉCONCILIATION	34
LE TEST DE L'HYPOTHÈSE DES RELATIONS VALABLES	38
CONCLUSION	45
BIBLIOGRAPHIE	47

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I. Matrice de dominance des femelles adultes du groupe AF constituée à partir des conflits dyadiques.	16
Tableau II. Matrice de dominance des femelles adultes du groupe NF constituée à partir des conflits dyadiques.	17
Tableau III. Proportion d'observations post-conflit (OPC) et témoin (OT) en fonction de trois catégories de distance interindividuelle au début des périodes d'observation dans les groupes AF et NF.	22
Tableau IV. Comparaison du premier comportement affiliatif lors des interactions entre les adversaires en périodes post-conflit (OPC) et en périodes témoin (OT) dans les groupes AF et NF.	27
Tableau V. Matrice des valeurs relationnelles dyadiques des femelles adultes du groupe AF.	29
Tableau VI. Matrice des valeurs relationnelles dyadiques des femelles adultes du groupe NF.	30

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Composition et structure généalogique du groupe anciennement formé (AF) de macaques crabiers du Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal au moment de l'étude. 8
- Figure 2.** Composition et structure généalogique du groupe nouvellement formé (NF) de macaques crabiers du Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal au moment de l'étude. 9
- Figure 3.** Distribution temporelle du 1^{er} contact affiliatif entre les adversaires durant les périodes d'observations post-conflit (OPC) et les périodes d'observations témoin (OT) dans le groupe AF (a) et dans le groupe NF (b). 20
- Figure 4.** Tendence réconciliatoire moyenne en fonction du degré d'intensité des agressions dans les groupes AF et NF. 24
- Figure 5.** Nombre moyen de réconciliations initiées par la victime et par l'agresseur dans les groupes AF et NF. 25
- Figure 6.** Occurrence des sept comportements affiliatifs entre les adversaires des groupes AF (a) et NF (b) pendant les OPC (Groupe AF: $N=95$; Groupe NF: $N=68$) et les OT (Groupe AF: $N=26$; Groupe NF: $N=23$). Les pourcentages représentent l'expression de la fréquence relative de chaque comportement affiliatif. 26
- Figure 7.** Tendence réconciliatoire en fonction des relations affiliatives d'intensité faible et élevée dans les groupes AF et NF. 32
- Figure 8.** Tendence réconciliatoire en fonction de deux catégories de distance de rangs (1-5 rangs et 6-10 rangs) dans les groupes AF et NF. 33

INTRODUCTION

Le grégarisme confère aux primates des avantages notables, telles que la protection contre les prédateurs, la recherche alimentaire efficiente et la diminution de la compétition intergroupe (van Schaik, 1983). Ces avantages sont rendus possibles grâce, entre autres, au développement et au maintien de différentes associations interindividuelles temporaires ou permanentes. La vie en groupe n'est pas sans conséquence négative. Elle repose sur des compromis entre différents individus ayant des divergences d'intérêts, mais devant néanmoins vivre ensemble en raison des bénéfices supérieurs que procure le grégarisme comparativement à la vie solitaire. L'accroissement de la compétition entre les membres d'un groupe pour des ressources d'ordres alimentaires et sociales s'avère la conséquence la plus importante de la vie en groupe. Parmi les effets néfastes de cette compétition, on note l'augmentation de la tension nerveuse, le risque de blessures physiques et l'endommagement des relations sociales lors d'interactions agressives (van Schaik, 1989; Kappeler et van Schaik, 1992).

Diverses options non dispersives s'offrent aux individus pour moduler les conflits d'intérêt. L'un des moyens dont ils disposent est la réconciliation, qui consiste en une réunion affiliative entre d'anciens adversaires au cours des premières minutes suivant la fin d'un conflit dyadique (de Waal et van Roosmalen, 1979). Depuis cette première étude descriptive réalisée sur le chimpanzé (*Pan troglodytes*), d'autres chercheurs se sont intéressés à ce comportement. La réconciliation a été démontrée chez une vingtaine d'espèces de primates haplorhiniens et strepsirhiniens (Aureli et de Waal, 2000), de même que chez quelques espèces non primates grégaires (ex.: Rowell et Rowell, 1993; Schino, 1998). Elle ne serait cependant pas présente chez toutes

les espèces de primates grégaires (*Lemur catta*: Kappeler, 1993; toutefois, voir Rolland et Roeder, 2000).

La réconciliation est considérée comme un mécanisme de résolution de conflits pour ses fonctions sociales. À court terme, elle diminuerait la tension nerveuse - visible par des activités déplacées (ex.: grattage, autotoilettage, bâillement: Maestriperi *et al.*, 1992) - non seulement celle de la victime, mais également celle de l'agresseur (Aureli *et al.*, 1989; Aureli et van Schaik, 1991b; Das *et al.*, 1998). Il a d'ailleurs été démontré que l'allotoilettage réduit les activités déplacées (Schino *et al.*, 1988) et le rythme cardiaque (Boccia *et al.* 1989; Aureli *et al.*, 1999). La réconciliation aurait aussi pour fonction de réduire le risque d'attaques subséquentes sur la victime de la part de l'agresseur ou d'autres individus (Aureli et van Schaik, 1991b; Watts, 1995). Finalement, elle permettrait de restaurer la tolérance co-alimentaire entre d'anciens adversaires peu de temps après la fin de l'épisode agonistique (Cords, 1992). À long terme, la réconciliation aurait pour fonction de réparer les dommages infligés à une relation sociale autrement avantageuse en termes de survie et de reproduction pour les parties (de Waal et Roosmalen, 1979; Kappeler et van Schaik, 1992).

La réconciliation varie dans sa forme et sa fréquence au sein d'une espèce et entre différentes espèces. Au niveau interspécifique, les variations seraient reliées à des différences dans le patron de dominance (plus précisément le style de dominance), qui réfère à la nature de la relation entre les dominants et les subordonnés en situation de compétition ou d'agression potentielle (de Waal, 1989). Les espèces caractérisées par des relations plus tolérantes entre les membres d'un même groupe ainsi que des rapports de dominance plus symétriques montrent de plus hauts taux de réconciliation que les espèces intolérantes (despotiques) (Thierry, 1986; de Waal et Ren, 1988; Butovskaya, 1993; Aureli *et al.*, 1997).

Les différences intraspécifiques seraient quant à elles associées à la force du lien entre les partis impliqués dans un conflit (Kappeler et van Schaik, 1992). Les relations sociales sont des investissements mutuels occasionnant d'importants coûts énergétiques et sociaux, mais qui valent la peine d'être maintenues et défendues pour les bénéfices qu'elles procurent. Autrement dit, lorsque deux individus entrent en compétition pour une ressource, ils doivent considérer non seulement la valeur de la ressource et les risques de blessures, mais également la valeur de l'association existante entre eux (Kummer, 1978), d'où l'*hypothèse des relations valables* pour expliquer la variation dans la fréquence de la réconciliation (de Waal, 1996: basé sur les travaux de de Waal et Yoshihara, 1983; Cords, 1988; Aureli *et al.*, 1989; Kappeler et van Schaik, 1992; Cords et Aureli, 1993). Ainsi, la réconciliation sera plus fréquente entre les individus partageant une relation valable, comme par exemple des individus apparentés génétiquement, des partenaires d'accouplement ou des partenaires de coalition (Kappeler et van Schaik, 1992; Cords, 1997).

La naissance d'un lien préférentiel nécessite cependant une coexistence prolongée, marquée d'interactions négatives et positives (de Waal et Yoshihara, 1983; Cords, 1997), ce qui implique que la réconciliation ne devrait pas survenir entre des individus peu familiers ou sans antécédents sociaux. Puisque les antécédents sociaux détermineront les liens interindividuels préférentiels, l'ancienneté de formation d'un groupe peut constituer un facteur important dans la fréquence de la réconciliation. Une seule recherche a abordé la réconciliation dans des groupements différant à cet égard. Castles *et al.* (1996) ont réalisé une étude sur le macaque à queue de cochon (*Macaca nemestrina*), où un groupe établi et stable depuis plusieurs années fut comparé à un groupe récemment formé. Elle a permis de faire ressortir l'importance de la stabilité relationnelle - et par extension de la valeur d'une relation - dans la détermination de la tendance à la réconciliation.

La présente étude se propose de tester l'hypothèse des relations valables en examinant l'association entre l'occurrence de la réconciliation et la valeur des relations sociales des femelles adultes de deux groupes de macaques crabiers captifs (*Macaca fascicularis*). L'intérêt de cette comparaison intergroupe repose sur le fait que ces groupes partagent les mêmes variables environnementales et démographiques (taille du groupe, nombre de mâles et de femelles jeunes et adultes, absence de liens d'apparentement à l'exception du lien mère-enfant), mais différent dans leur ancienneté de formation, i.e. dans leur niveau de familiarité interindividuelle. Alors que le premier groupe était établi et stable depuis près de cinq ans, le second groupe fut formé par la fusion de deux sous-groupes de femelles primipares et de l'ajout d'un mâle adulte environ deux mois avant le début de l'étude.

Plusieurs prédictions découlant de l'hypothèse des relations valables en fonction de l'ancienneté différentielle des groupes peuvent être émises. Le cadre théorique présenté précédemment nous permet d'abord de croire que les groupes vont différer quant à la valeur de leurs liens sociaux en raison des différences intergroupes dans les niveaux de familiarité interindividuelle. Pour cette raison, on doit s'attendre à ce que la réconciliation soit plus fréquente au sein du groupe anciennement formé que dans le nouveau groupe. L'analyse de son occurrence devrait permettre de vérifier certaines caractéristiques du patron comportemental de la réconciliation du macaque crabier. À cet égard, le moment de la réconciliation, l'identité de l'initiateur et ses comportements affiliatifs seront analysés pour vérifier si des différences intergroupes peuvent être associées à l'ancienneté différentielle des groupes d'étude.

On peut s'attendre à ce que les relations valables soient plus nombreuses et de meilleure qualité dans le groupe anciennement formé que dans le nouveau groupe. En effet, compte tenu du lien étroit entre la familiarité et la valeur d'une relation, les femelles du groupe nouvellement formé risquent

d'avoir moins de relations valables, ces dernières étant limitées aux individus provenant d'un même sous-groupe. De plus, la fusion des deux sous-groupes devrait avoir augmenté le degré d'association des femelles familières face aux femelles non familières pour se maintenir au sein de la hiérarchie. Ce degré d'association devrait néanmoins être moindre qu'au sein du groupe anciennement formé en raison de l'impact négatif de la formation.

Il a été démontré que la formation d'un groupe d'individus (familiers ou non familiers) pouvait créer de l'instabilité et un accroissement du stress puisque l'ordre hiérarchique doit être établi ou réorganisé (ex.: Rose *et al.*, 1974; Gust et Gordon, 1991; Gust *et al.*, 1991; Gust, *et al.*, 1996). Or, selon Castles *et al.* (1996), la stabilité influencerait la fréquence de la réconciliation. Il est donc envisageable que cette formation ait endommagé les relations valables existant dans les sous-groupes et nuise aux interactions affiliatives entre les femelles familières. Autrement dit, on doit s'attendre à ce que les relations, bien que valables, le soient d'une façon moins importante, ce qui devrait donc se refléter par une fréquence de la réconciliation différentielle dans les groupes d'étude.

En résumé, ces prédictions sur le comportement post-conflit des femelles adultes nous permettent donc de s'attendre à ce que la réconciliation survienne différemment dans les deux groupes à l'étude. Telle que mentionnée précédemment, la réconciliation devrait être plus fréquente dans le groupe anciennement formé que le groupe nouvellement formé. Néanmoins, elle devrait survenir préférentiellement entre les individus partageant une relation valable, ce qui confirmerait l'hypothèse des relations valables.

Ainsi, l'étude comparative proposée devrait permettre d'examiner les effets de la formation d'un groupe sur le patron réconciliatoire du macaque crabier. De plus, cela devrait permettre d'approfondir nos connaissances sur

l'hypothèse des relations valables en analysant l'importance relative de la valeur relationnelle en fonction de certaines variables sociales susceptibles d'influencer l'occurrence de la réconciliation.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

SUJETS ET CONDITIONS DE CAPTIVITÉ

Deux groupes de macaques crabiers ont été étudiés au Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal. Ces groupes proviennent de la colonie de reproduction de la Division des ressources animales de Santé Canada. Chaque groupe comptait un mâle adulte et onze femelles, dont la grande majorité étaient primipares. Les deux groupes étaient caractérisés par une structure d'apparement génétique limitée aux liens mère-enfant. Le premier groupe fut formé en 1994 et sa composition ne fut pas modifiée à la suite de son arrivée au laboratoire en août 1999 (groupe anciennement formé: AF). Il était composé d'un mâle adulte, de onze femelles adultes, de trois femelles juvéniles et de huit mâles juvéniles (Figure 1).

Le second groupe résultait de la fusion d'un sous-groupe de cinq femelles (greffon) à un sous-groupe de six femelles (souche) et du remplacement du mâle adulte. Afin de réduire les risques prévisibles d'agressions et de blessures, la formation a été réalisée par l'introduction simultanée de plusieurs individus (Bernstein, 1969). Ces manipulations ont été effectuées en août 1999, soit près de deux mois avant le début de l'étude (groupe nouvellement formé: NF). Ainsi, ce groupe était composé d'un mâle adulte, de onze femelles adultes, de cinq femelles juvéniles et de six mâles juvéniles (Figure 2).

Durant cette étude, chaque groupe vivait dans une pièce intérieure d'une superficie de 5.0m par 4.7m par 4.6m et munie d'installations permettant l'utilisation tridimensionnelle de l'espace. Le sol de chaque pièce était recouvert de copeaux de bois où était distribué, à chaque matin, une variété d'aliments

Figure 1. Composition et structure généalogique du groupe anciennement formé (AF) de macaques crabiers du Laboratoire de primatologie comportementale de Université de Montréal au moment de l'étude. L'année de naissance des individus est indiquée dans la colonne de gauche.

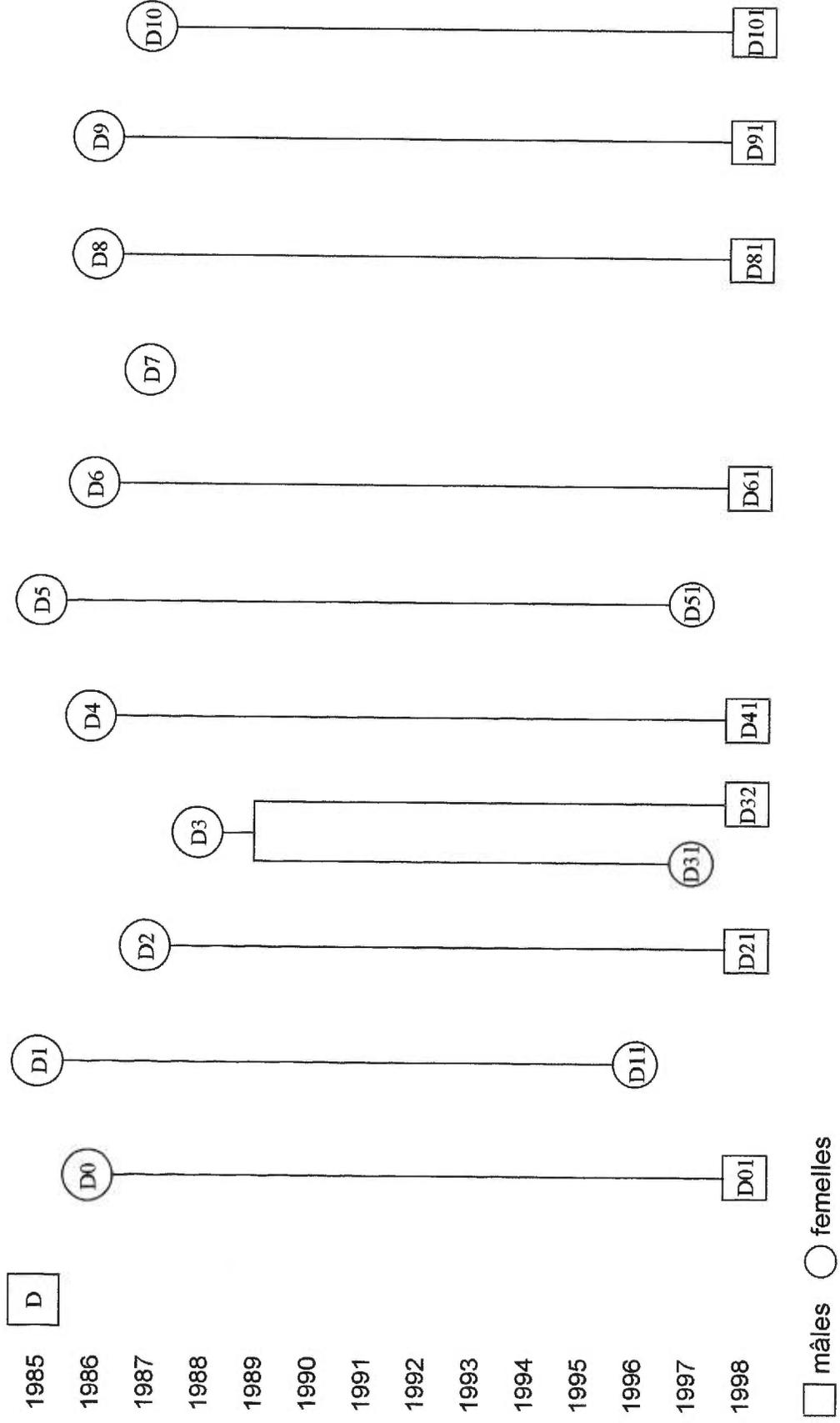
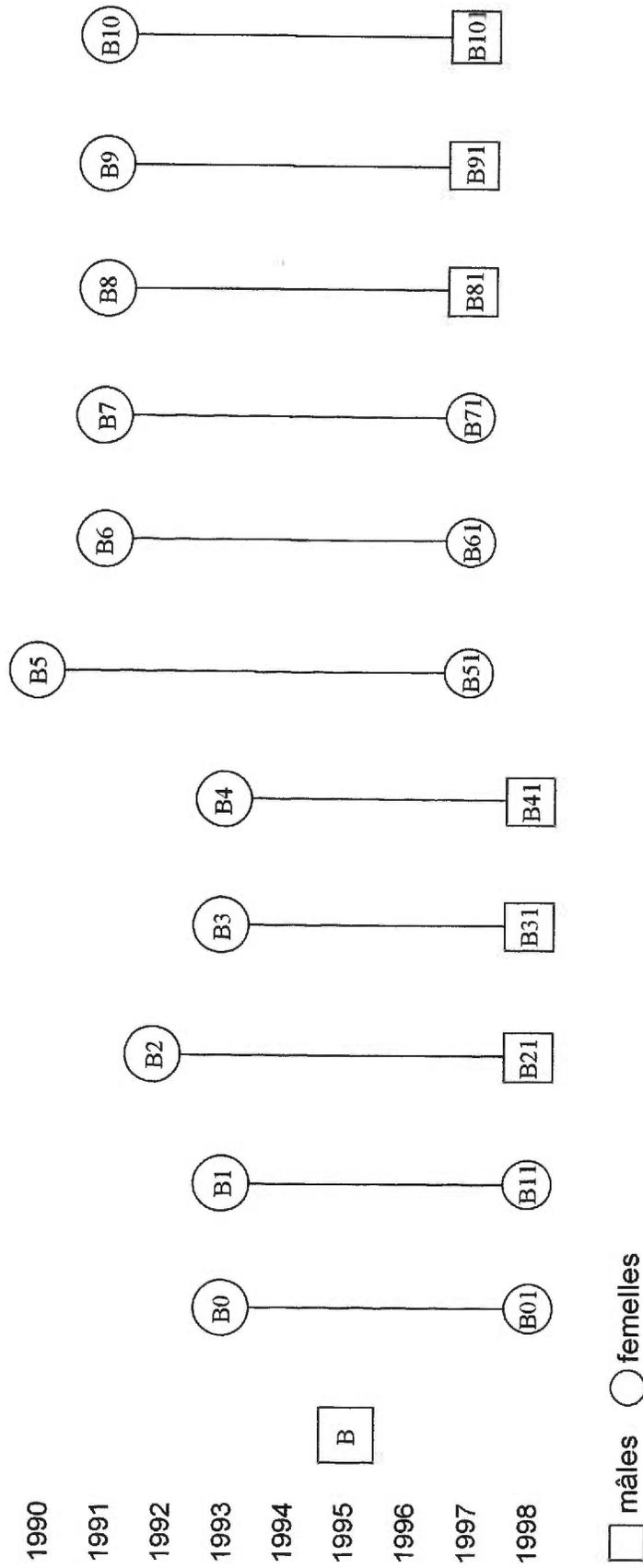


Figure 2. Composition et structure généalogique du groupe nouvellement formé (NF) de macaques crabiers du Laboratoire de primatologie comportementale de Université de Montréal au moment de l'étude. L'année de naissance des individus est indiquée dans la colonne de gauche.



comprenant des biscuits pour singes, différents types de graines (blé, maïs, tournesol) ainsi que des légumes et des fruits frais. L'eau était disponible en tout temps.

PROCÉDURES D'OBSERVATION

Pour chaque groupe, les données ont été recueillies entre 09h30 et 17h00. Le groupe NF a été observé du 20 septembre au 3 novembre 1999 (83 heures), et le groupe AF, du 17 septembre au 3 décembre 1999 (143 heures). Les interactions agonistiques impliquant uniquement des femelles adultes ont été recensées à l'aide de l'échantillonnage centré sur le comportement (Altmann, 1974). Une interaction agonistique consiste en un patron comportemental agressif émis par un ou plusieurs individus envers un autre individu et provoquant chez ce dernier un comportement de soumission. Pour chaque conflit, l'identité des parties impliquées (victime, agresseur, intervenants, victime secondaire) était notée. Pour les interactions polyadiques, seuls l'agresseur principal et la victime ont été considérés lors des analyses. L'agresseur principal était identifié de par son agressivité et le prolongement de son agression sur la victime comparativement à l'action des autres agresseurs. L'intensité des comportements agonistiques était également notée. Les comportements agressifs peuvent être catégorisés selon cinq niveaux d'intensité croissante: (1) menace visuelle sans déplacement physique de l'agresseur; (2) menace avec déplacement de l'agresseur vers l'animal ciblé; (3) poursuite; (4) contact agressif excluant la morsure; (5) morsure. L'intensité de la réponse de soumission de la victime était également classifiée selon une échelle croissante à cinq niveaux: (6) éviter, quitter, tremblements de lèvres ou éviter le regard (excluant la grimace de peur et le claquement de dents); (7) quitter précipitamment; (8) cri perçant; (9) grimace de peur ou claquement de dents; (10) se tapir.

La procédure d'observation de la réconciliation utilisée pour cette étude est celle décrite par de Waal et Yoshihara (1983). À la suite de chaque conflit d'intensité de niveau 2 ou plus, une période d'observation post-conflit (OPC) d'une durée de dix minutes était pratiquée. Cette OPC débutait immédiatement après l'interaction agonistique, à moins que le conflit ne reprenne à nouveau à l'intérieur des deux premières minutes d'observation. Chaque OPC consistait à observer la victime et à noter toutes ses interactions (agressives ou affiliatives). L'identité des participants et de l'initiateur de cette rencontre de même que les caractéristiques des interactions étaient notées. La distance initiale entre les deux adversaires était également notée au début de chaque minute d'observation en fonction de trois catégories de distance: 0<2 m., 2 à 5m. et >5m. Les interactions affiliatives comprenaient l'allotoilettage, le contact-assis, le toucher, l'étreinte, ou les expressions faciales, tels le tremblement de lèvres, le claquement de dents et le haussement des sourcils combiné au rabattement des oreilles. Il est à souligner que ces diverses expressions faciales devaient occasionner une réponse affiliative de la part de l'agresseur puisqu'en cas contraire, ces comportements auraient pu consister simplement en une tentative d'apaisement et non de réconciliation (van Hooff, 1967).

Une observation témoin (OT) correspondant à chaque OPC était réalisée le jour d'observation suivant (<4 jours) comme estimation du niveau d'affiliation de base. Ces OT sont en tout point identiques aux OPC en ce qui à trait à l'individu observé (la victime), à l'heure, à la durée et à la procédure d'observation. Une OT pouvait être reportée ultérieurement si l'individu recherché était impliqué dans une interaction agressive dans les cinq minutes précédant l'heure initiale de l'observation témoin ou si les anciens adversaires étaient déjà en interaction affiliative au début de l'observation témoin. En somme, chaque conflit donnait lieu à l'obtention d'une paire OPC-OT.

L'établissement des relations préférentielles (ou valables) était basé sur le niveau d'intensité (faible vs élevé) des relations affiliatives des individus, où les relations valables correspondaient aux relations dyadiques hautement affiliatives. À l'opposé, les relations affiliatives de faible intensité correspondaient aux relations peu valables (Cords et Aureli, 1993; Castles *et al.*, 1996). Pour ce faire, la technique de l'échantillonnage instantané centré sur le comportement fut utilisée dans le but d'établir la valeur des individus au sein de chaque groupe tout au long de la période d'étude. À des intervalles de 15 minutes, à l'exception des périodes d'observations post-conflit et témoin, toutes les occurrences de toilettage (donné et reçu), de contact-assis et de proximité (<0.5 mètre) étaient recensées. Au total, 1295 observations instantanées ont été récoltées pour le groupe AF, et 573 observations pour le groupe NF.

ANALYSE DES DONNÉES

L'hypothèse nulle des recherches portant sur les interactions post-conflit stipule que les conflits agonistiques n'ont aucune incidence sur les rencontres subséquentes entre les adversaires. En fait, ces derniers chercheraient à s'éviter plutôt qu'à se rencontrer (*hypothèse de la dispersion*). L'hypothèse contraire est que les conflits influenceraient les interactions ultérieures. Les individus chercheraient en effet à se rencontrer pour différentes raisons élaborées précédemment (*hypothèse de la réconciliation*). Pour démontrer l'existence d'événements sociaux caractérisant les situations post-conflit, deux méthodes furent utilisées, soit la méthode des comparaisons des paires OPC-OT développée par de Waal et Yoshihara (1983) et la méthode des distributions cumulatives comparées de Aureli *et al.* (1989).

La méthode des comparaisons des paires OPC-OT consiste d'abord à déterminer le moment du premier contact affiliatif entre les adversaires (de Waal et Yoshihara, 1983). Cette comparaison offre trois possibilités. Si une

interaction affiliative survient uniquement lors de l'observation post-conflit et non lors de l'observation témoin, ou plus tôt en OPC qu'en OT, la paire est dite "attirée". Au contraire, si une interaction affiliative survient seulement en observation témoin, ou plus tôt en OT qu'en OPC, la paire est dite "dispersée". Si aucune interaction affiliative ne survient aussi bien lors de l'OPC que lors de l'OT, la paire est qualifiée de "neutre". Par la suite, on compare le nombre de paires attirées et le nombre de paires dispersées à l'aide du test de Wilcoxon pour échantillons appariés (Siegel et Castellan, 1988). Cela permet de déterminer si le nombre de contacts affiliatifs en périodes post-conflit est significativement plus élevé que le nombre de contacts affiliatifs entre les anciens adversaires en périodes témoin. En pareil cas, on peut affirmer qu'il y a eu réconciliation. En ce qui à trait aux comparaison intergroupes, le test de Wilcoxon-Mann-Whitney pour échantillons indépendants a été utilisé (Siegel et Castellan, 1988).

La méthode des distributions cumulatives comparées exige de déterminer au préalable, pour chaque observation post-conflit et observation témoin, le moment exact auquel survient le premier contact affiliatif entre les deux adversaires (Aureli *et al.*, 1989). On compare ensuite la distribution temporelle cumulative des contacts affiliatifs pendant les OPC avec la distribution temporelle cumulative des contacts affiliatifs pendant les OT à l'aide du test de Kolmogorov-Smirnov pour deux échantillons (Siegel et Castellan, 1988). Cela permet de vérifier d'abord s'il y a une différence significative entre ces deux distributions d'affiliation post-conflit, et ensuite, à quelle minute la différence entre les deux distributions est la plus grande. Ce test permet de définir les différentes situations post-conflit en fonction d'un laps de temps précis. Par exemple, si la plus grande différence entre les distributions temporelles cumulatives comparées se situe à la deuxième minute des périodes d'observation, la réconciliation peut alors être définie comme tout contact affiliatif survenant au cours des deux premières minutes suivant un conflit.

Pour comparer la fréquence de la réconciliation entre des catégories d'individus, une mesure associée à la méthode des comparaisons des paires OPC-OT est utilisée. La mesure de la *tendance réconciliatoire* corrigée de Veenema *et al.* (1994) est utilisée pour mesurer la fréquence de la réconciliation tout en contrôlant pour les niveaux d'affiliation de base. La tendance réconciliatoire s'exprime ainsi: $(a - d) / t$, où a est le nombre de paires attirées; d le nombre paires dispersées; et t le nombre total de paires OPC-OT pour chaque individu focal (la victime). Cette formule est appliquée à chaque individu focal, indépendamment de l'identité de l'initiateur de l'interaction affiliative post-conflit. Si le moment du premier contact affiliatif dans les OPC est similaire à celui des OT, le nombre de paires attirées et de paires dispersées ne devrait pas différer du ratio 1:1 auquel on devrait s'attendre aléatoirement. Ainsi, la tendance réconciliatoire peut varier de 0% à 100%.

La majorité des analyses statistiques non paramétriques sont bilatérales. Lorsque le test bilatéral de Wilcoxon ne peut être exécuté en raison de la taille de l'échantillon (N) inférieur à cinq, son utilisation unilatérale est spécifiée par la mention "UL" avec la probabilité. Toutes les analyses ont été réalisées au niveau dyadique.

RÉSULTATS

LA STRUCTURE DE DOMINANCE

Pour chaque groupe de macaques crabiers, une hiérarchie de dominance a été construite à partir, d'une part, des conflits dyadiques recensés, et d'autre part, d'observations *ad libitum* d'interactions agonistiques entre les femelles adultes. Les rapports de dominance dyadiques peuvent être unidirectionnels (stables) ou bidirectionnels (instables). La première classe de rapports réfère à une soumission claire et sans contestation d'un individu (subordonné) suite à l'agression d'un autre individu (dominant). La seconde classe concerne les interactions où l'agression et la soumission sont émis par les deux adversaires.

Les femelles adultes des deux groupes sont organisées au sein d'une hiérarchie de dominance linéaire. Dans le groupe AF, 53 des 55 dyades furent impliquées dans des conflits dyadiques, avec un taux de 0.9 conflit par heure d'observation. Les rapports de dominance dyadiques étaient unidirectionnels dans 100% des cas (Tableau I). Ainsi, les subordonnés ne contestaient jamais le statut des individus dominants. La hiérarchie de dominance était donc parfaitement linéaire et stable.

Dans le groupe NF, des données étaient disponibles pour 50 des 55 dyades. Le taux de conflits dyadiques s'est avéré près de deux fois plus élevé qu'au sein du groupe AF, se situant à 1.6 conflits pour chaque heure d'observation. Les rapports de dominance étaient unidirectionnels dans 48 de ces 50 dyades (96%) (Tableau II). Deux dyades de femelles provenant du greffon avaient un rapport de dominance instable en début d'étude. Leurs rapports se sont toutefois stabilisés par la suite. Il importe de souligner que les

Tableau I. Matrice de dominance des femelles adultes du groupe AF constituée à partir des conflits dyadiques.

AGRESSÉE AGRESSEUR	D1	D5	D4	D9	D7	D0	D3	D2	D6	D8	D10
D1		A/S 1	A/S 1	A/S 2	A/S 3	A/S 6	-	A/S 5	A/S 3	A/S 2	A/S 3
D5			A/S 7	A/S 3	A/S 2	O/S 1	A/S 2	A/S 3	A/S 4	A/S 2	A/S 1
D4				A/S 7	A/S 3	A/S 2	A/S 11	A/S 3	A/S 4	A/S 2	A/S 1
D9					A/S 5	A/S 8	A/S 14	A/S 6	A/S 3	O/S 1	A/S 7
D7						O/S 1	A/S 1	A/S 4	A/S 8	A/S 1	A/S 3
D0							A/S 6	A/S 3	A/S 7	A/O 1	A/S 8
D3								A/S 15	A/S 7	A/S 7	A/S 8
D2									A/S 11	A/S 3	A/S 14
D6										-	A/S 8
D8											A/S 12
D10											

Les comportements de l'individu dominant sont indiqués à gauche du trait oblique, et ceux de l'individu subordonné, à droite:
 A= agression, S= soumission, O= rien.
 Les chiffres indiquent la fréquence des conflits.

Tableau II. Matrice de dominance des femelles adultes du groupe NF constituée à partir des conflits dyadiques. Les femelles du sous-groupe greffon (B1, B0, B3, B4, B2) se sont juxtaposées en position de subordination sous celles du sous-groupe souche.

AGRESSÉE AGRESSEUR	B7	B10	B6	B8	B9	B5	B1	B0	B3	B4	B2
B7		A/S 17	A/S 14	A/S 8	A/S 6	A/S 5	A/S 19	A/S 11	A/S 13	A/S 13	A/S 13
B10			A/S 10	-	A/S 7	A/S 5	A/S 13	A/S 5	A/S 4	A/S 3	A/S 8
B6				A/S 9	A/S 18	A/S 11	A/S 8	A/S 4	-	A/S 5	A/S 5
B8					-	-	A/S 9	A/S 2	A/S 4	A/S 2	A/S 5
B9						A/S 5	A/S 11	A/S 8	A/S 2	A/S 4	A/S 2
B5							A/S 6	A/S 3	A/S 1	A/S 1	A/S 2
B1								A/S 17	A/S 10	A/S 19	A/S 9
B0							A/S 1		A/S 2	A/S 2	A/S 1
B3							A/S 1			-	A/S 5
B4											A/S 2
B2											

Les comportements de l'individu dominant sont indiqués à gauche du trait oblique, et ceux de l'individu subordonné à droite:
 A= agression, S= soumission, O= rien.

Les chiffres indiquent la fréquence des conflits.

les sous-groupes de femelles se sont annexés l'un à l'autre, le greffon (B0, B1, B2, B3 et B4) s'étant juxtaposé en position de subordination par rapport aux femelles du sous-groupe souche (B5, B6, B7, B8, B9 et B10).

LA RÉCONCILIATION

LA DÉMONSTRATION DE LA RÉCONCILIATION

La réconciliation a été démontrée dans les deux groupes de macaques crabiers à la suite de l'analyse de 129 et 131 paires OPC-OT obtenues respectivement dans les groupes AF et NF. La proportion de paires attirées surpasse la proportion de paires dispersées dans les deux groupes. En effet, dans le groupe AF, 44.2% des paires sont attirées tandis que 3.1% des paires sont dispersées (Test de Wilcoxon: $T=36$, $N=8$, $P=0.001$). Au sein du groupe NF, on dénombre 24.4% de paires attirées et 6.1% de paires dispersées ($T=45$, $N=9$, $P=0.004$). Ces résultats indiquent que la réconciliation se manifeste par des interactions affiliatives survenant plus tôt en période post-conflit qu'en période basale.

Comme le groupe NF résulte de la fusion de deux sous-groupes, la proportion de paires attirées et de paires dispersées de chaque sous-groupe a été calculée pour vérifier leur niveau d'intégration. Pour le sous-groupe souche, l'analyse de 42 paires OPC-OT a démontré que la proportion de paires attirées ne diffère pas de façon significative, malgré une forte tendance, de la proportion de paires dispersées (29.1% vs 2.2%: $T=10$, $N=4$, $P=0.06$: *UL*). Un résultat similaire a été obtenu pour le sous-groupe greffon à la suite de l'analyse de 23 paires OPC-OT (30.0% vs 10.0%: $T=10$, $N=4$, $P=0.06$: *UL*). En ce qui à trait aux conflits opposant des femelles non familières (i.e. provenant de différents sous-groupes), ils ont compté pour 66 paires OPC-OT. De ce nombre, 4.7% des paires sont attirées et 5.4% des paires sont dispersées.

Toutefois, bien que la taille de l'échantillon ($N=2$) n'ait pas permis de tirer de conclusions statistiquement valables au niveau dyadique, on peut tout de même affirmer qu'il n'y a pas eu de réconciliation entre ce type de femelles. Puisqu'aucune différence significative n'est présente dans l'affiliation post-conflit des sous-groupes, le groupe NF peut être considéré comme étant suffisamment intégré pour que les analyses soient réalisées à l'échelle du groupe.

La comparaison de la réconciliation entre les deux groupes a été réalisée en mesurant la tendance réconciliatoire de chaque individu à l'aide de la mesure corrigée de Veenema *et al.* (1994), qui est utilisée pour contrôler adéquatement les niveaux d'affiliation de base. La tendance réconciliatoire moyenne au sein du groupe AF est deux fois plus élevée que celle du groupe NF, s'élevant en effet à 53.5% comparativement à seulement 21.8% pour le nouveau groupe (Test de Wilcoxon-Mann-Whitney: $U=24.5$, $N_{1,2}=10$, $P=0.05$).

La réconciliation, démontrée par la méthode des comparaisons des paires OPC-OT, a également été confirmée par la méthode des distributions cumulatives comparées (Aureli *et al.*, 1989). Le test de Kolmogorov-Smirnov indique que les distributions temporelles cumulatives de l'affiliation pendant les OPC et les OT diffèrent significativement pour le groupe AF ($D=0.629$, $P=0.01$) et pour le groupe NF ($D=0.450$, $P=0.05$) (Figure 3). Ainsi, dans les deux groupes, les adversaires s'affilient plus tôt suite à une interaction agonistique que durant la période d'affiliation de base.

Les deux groupes présentent cependant des fenêtres temporelles distinctes, où l'affiliation est particulièrement marquée au cours des premières minutes suivant les conflits. Ceci fut confirmé au niveau individuel où la majorité des focaux étaient impliqués dans des contacts affiliatifs avec leur agresseur au cours des deux premières minutes suivant l'agression dans le groupe AF ($T=45$,

$N=9$, $P=0.004$) et au cours des quatre premières minutes au sein du groupe NF ($T=45$, $N=9$, $P=0.004$).

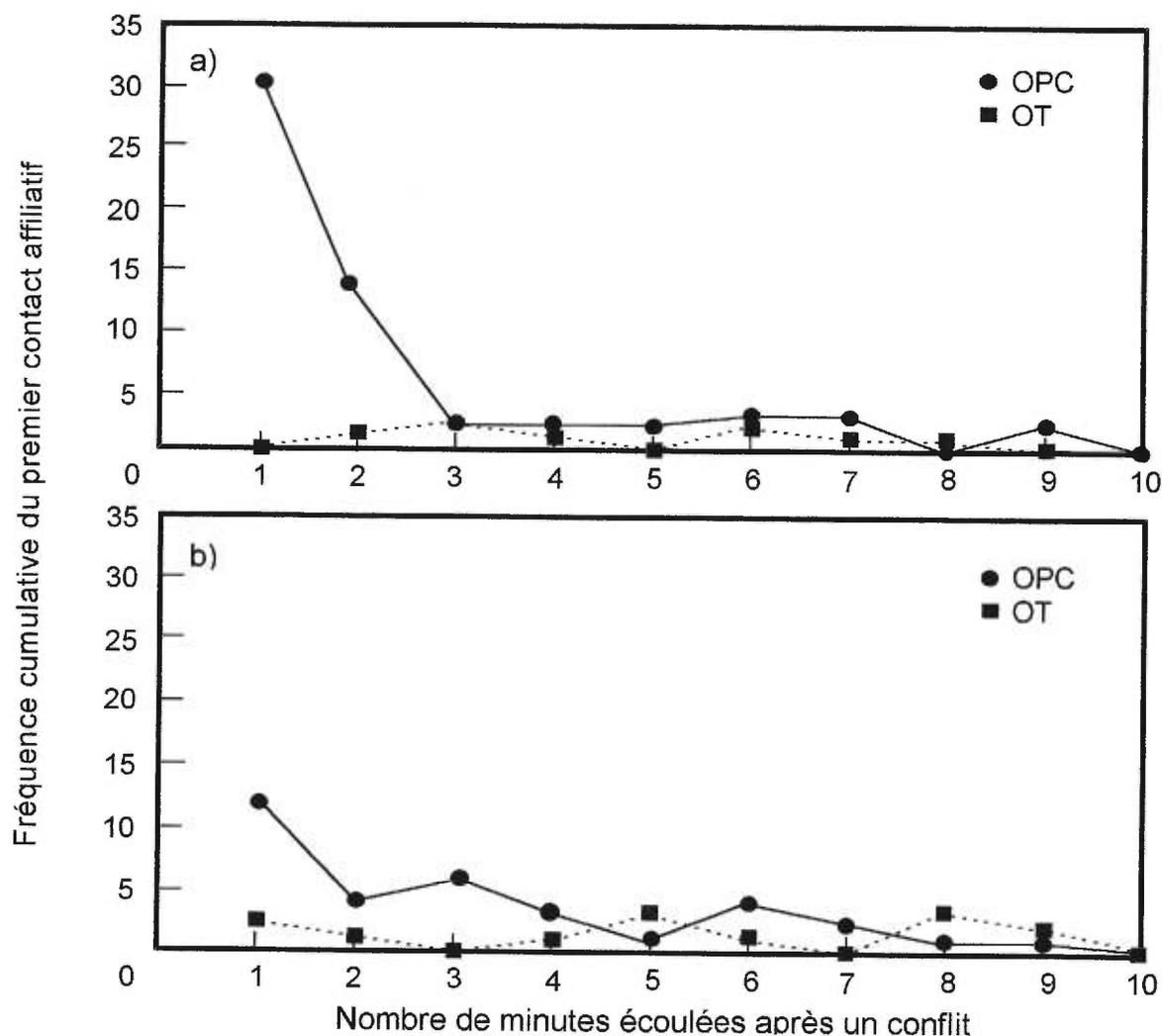


Figure 3. Distribution temporelle du 1^{er} contact affiliatif entre les adversaires durant les périodes d'observation post-conflit (OPC) et les périodes d'observation témoin (OT) dans le groupe AF (a) et dans le groupe NF (b).

L'ATTIRANCE SÉLECTIVE DES ADVERSAIRES

Une explication concurrente de la réconciliation soutient que la tendance affiliative accrue entre les adversaires serait simplement le résultat d'une tendance générale des individus impliqués dans une rencontre agonistique à se

comporter de manière affiliative avec tout autre individu du groupe plutôt qu'une réelle attirance préférentielle entre les adversaires eux-mêmes. Pour vérifier cette hypothèse, le nombre d'individus différents contactés au cours d'une période d'observation a été comptabilisé, indépendamment de l'identité de l'initiateur des contacts, afin d'établir le nombre de partenaires affiliatifs pour chaque individu focal. Dans le groupe AF, les adversaires étaient des partenaires dans 22.4% des affiliations post-conflit alors qu'ils ne le furent que dans 3% des cas durant les observations témoins (Test de Wilcoxon: $T=53$, $N=10$, $P=0.01$). Dans le groupe NF, les adversaires étaient des partenaires dans 20% des affiliations post-conflit et dans 3.9% des contacts affiliatifs pendant les OT ($T=32$, $N=8$, $P=0.05$). On peut donc affirmer qu'il y avait une attirance sélective significative entre les adversaires.

LA DISTANCE INITIALE INTERINDIVIDUELLE

Il est possible que les adversaires s'affilient plus tôt pendant les OPC simplement parce qu'ils se trouvent à une plus grande proximité l'un de l'autre en raison de l'interaction agonistique précédente. Cette possibilité a d'abord été vérifiée par l'analyse du patron spatial des adversaires au début des périodes post-conflit et des périodes témoin en attribuant l'une des trois catégories de distances (0<2 mètres, 2 à 5 mètres et >5 mètres) à chaque période d'observation. Dans le groupe AF, seules les OPC ayant débutées lorsque les adversaires étaient situés à de moins de deux mètres ont différés significativement de la distance initiale interindividuelle basale (30.1% vs 7.5%: $T=36$, $N=8$, $P=0.01$). Quant au groupe NF, aucune tendance significative n'a été observée. Toutefois, la comparaison intergroupe a révélé des différences significatives intéressantes (Tableau III). En effet, les périodes d'observation des adversaires ont débuté plus souvent lorsqu'ils étaient à moins de deux mètres dans le groupe AF que dans le groupe NF (Test de Wilcoxon-Mann-Whitney: $U=9$, $N_{1,2}=10$, $P=0.002$). De plus, les périodes d'observation débutant

à plus de cinq mètres sont nettement plus fréquentes au sein du groupe NF ($U=12.5$, $N_{1,2}=10$, $P=0.005$).

Tableau III. Proportion des observations post-conflit (OPC) et témoin (OT) en fonction de trois catégories de distance interindividuelle au début des périodes d'observation dans les groupes AF et NF.

GROUPES	CONTEXTES	DISTANCE INITIALE INTERINDIVIDUELLE		
		0<2 MÈTRES	2-5 MÈTRES	>5 MÈTRES
AF	OPC	30.1 ± 26.9	31.4 ± 17.4	40.9 ± 23.7
	OT	7.5 ± 8.3	37.9 ± 23.4	58.1 ± 23.7
	<i>T</i>	36 (N=8)	18 (N=8)	25 (N=7)
	<i>P</i>	0.01	1	0.08
NF	OPC	2.9 ± 4.8	17.9 ± 14.3	79.2 ± 15.0
	OT	5.7 ± 9.8	9.3 ± 10.3	80.8 ± 23.7
	<i>T</i>	7 (N=4)	35 (N=9)	37 (N=10)
	<i>P</i>	0.31 (UL)	0.16	0.10
AF vs NF ($N_{1,2}=10$)	<i>U</i>	9.0	27.5	12.5
	<i>P</i>	0.002	0.09	0.005

Les valeurs pour les périodes OPC et OT représentent le pourcentage du nombre de paires pour chaque période.

Les comparaisons intragroupes sont réalisées à l'aide du test Wilcoxon. Les comparaisons intergroupes sont réalisées à l'aide du test Wilcoxon-Mann-Whitney.

Ensuite, l'influence de la distance initiale sur les affiliations post-conflit a été examinée. Elle est vérifiable en calculant la tendance réconciliatoire pour chacune des catégories lorsque son effet est contrôlé. Pour ce faire, seules les paires OPC-OT où l'on a obtenu une même distance pour les OPC et OT correspondants ont été retenues. Il y avait 53 paires dans le groupe AF qui ont répondu à ce critère. De ce nombre, une proportion significativement plus grande de paires attirées que de paires dispersées a été obtenue (35.6% vs 0%: $T=36$, $N=8$, $P=0.01$). Cependant, dans le groupe NF, aucune différence significative n'a été obtenue sur les 98 paires OPC-OT obtenues (18.4% vs

5.1%: $T=26$, $N=8$, $P=0.23$). Par conséquent, la proximité des adversaires à la fin d'une rencontre agonistique n'influence pas les contacts affiliatifs post-conflit dans le groupe AF, contrairement au groupe NF.

Fait intéressant, les données obtenues en situation d'affiliation de base - telles qu'attestées par les périodes témoin - donnent un aperçu de la distribution spatiale des deux groupes. Les anciens adversaires du groupe AF sont, de façon significative, plus souvent situés à moins de cinq mètres (les données des catégories $0 < 2$ m. et 2 à 5 m. ont été regroupées) que ceux du groupe NF ($U=12.5$, $N_{1,2}=10$, $P=0.005$). À l'inverse, les adversaires du groupe NF sont plus fréquemment distants de plus de cinq mètres que ceux du groupe AF ($U=19$, $N_{1,2}=10$, $P=0.02$).

L'EFFET DE L'INTENSITÉ DES CONFLITS

Il est probable que la nature des interactions agonistiques influence l'occurrence de l'affiliation post-conflit. Pour vérifier cette possibilité, les conflits dyadiques ont d'abord été catégorisés en fonction de leur intensité: agression sans contact physique (i.e. de faible intensité: gradients 2 et 3) et agression avec contact physique (i.e. d'intensité élevée: gradients 4 et 5). Dans les deux groupes à l'étude, les agressions sans contact physique sont, de façon significative, plus nombreuses que les agressions avec contact physique (Test de Wilcoxon: AF: $T=52$, $N=10$, $P=0.01$; NF: $T=28$, $N=7$, $P=0.02$). Dans le groupe AF, 34.1% des conflits sont constitués de contacts agressifs physiques, comparativement à 21,4% dans le groupe NF. Il n'y a aucune différence significative entre ces groupes dans les proportions d'agressions avec contact physique (Test de Wilcoxon-Mann-Whithney: $U=25.5$, $N_1=10$, $N_2=9$, $P=0.11$) et d'agressions sans contact physique ($U=25.5$, $N_1=10$, $N_2=9$, $P=0.11$).

Par la suite, la tendance réconciliatoire a été calculée en fonction des deux catégories d'intensité de conflits. La comparaison des tendances réconciliatoires selon ces deux catégories n'a permis de démontrer aucune différence significative (Figure 4). Dans le groupe AF, la tendance réconciliatoire suite à des conflits avec contact physique s'élève à 51.9% tandis qu'en l'absence de contact physique, elle se situe à 35.4% ($T=29$, $N=9$, $P=0.50$). Dans le groupe NF, elle se situe à 25.3% suite à une agression avec contact physique et à 19.9% en l'absence d'agression avec contact ($T=28$, $N=9$, $P=0.57$). L'intensité des conflits agressifs n'a donc aucune incidence sur l'occurrence de la réconciliation des adversaires.

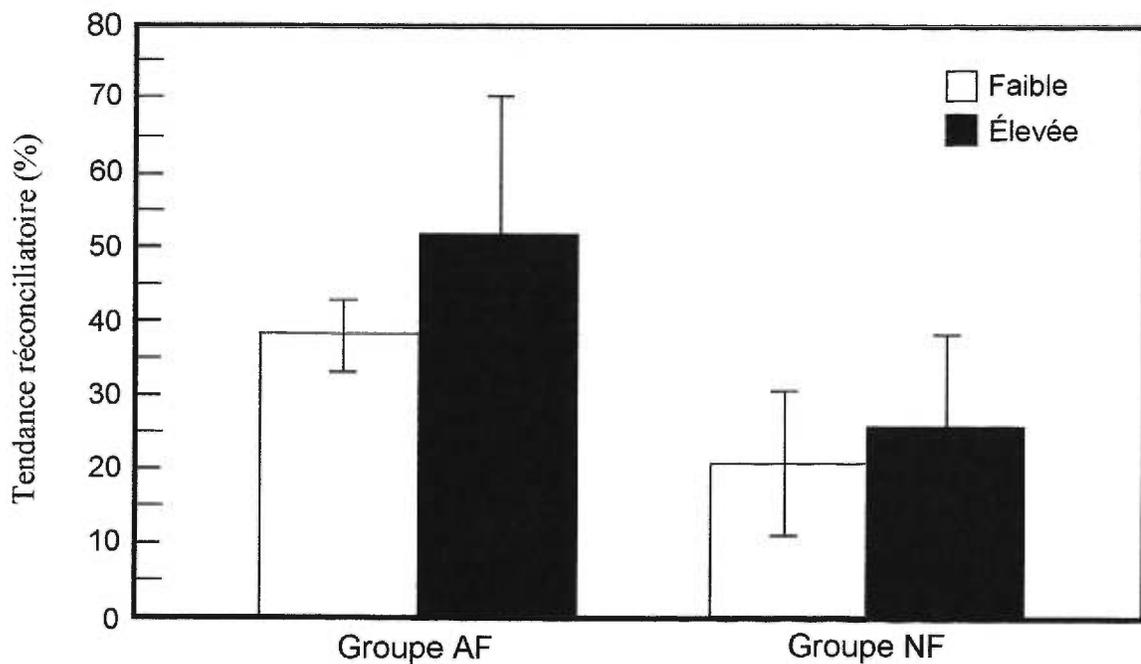


Figure 4. Tendance réconciliatoire moyenne en fonction du degré d'intensité des agressions dans les groupes AF et NF.

L'INITIATIVE DANS LA RÉCONCILIATION

Nous avons vérifié si les individus agressés étaient plus enclins que les agresseurs à établir le premier contact affiliatif. Les initiations mutuelles furent

exclues des analyses. La proportion d'épisodes affiliatifs initiés par la victime pendant les OPC fut comparée à la proportion obtenue lors des OT. Dans le groupe AF, 76.2% des affiliations post-conflit furent initiées par la victime, comparativement à 29.5% en OT (Test de Wilcoxon: $T=35$, $N=8$, $P=0.02$). Cette différence est significative, contrairement ce que l'on observe pour le groupe NF, où seulement 26.6% des interactions affiliatives post-conflit et 27.3% des affiliations pendant les OT furent initiées par la victime ($T=9$, $N=4$, $P=0.26$). En effet, les agresseurs dans le nouveau groupe initiaient la majeure partie des contacts affiliatifs pendant les OPC et les OT. Les deux groupes diffèrent donc significativement en ce qui a trait au parti initiant la réconciliation (Test de Wilcoxon-Mann-Whitney: $U=19.5$, $N_1=10$, $N_2=9$, $P=0.04$). Alors que la victime initie majoritairement la réconciliation au sein du groupe AF, ce rôle revient plutôt à l'agresseur dans le groupe NF (Figure 5).

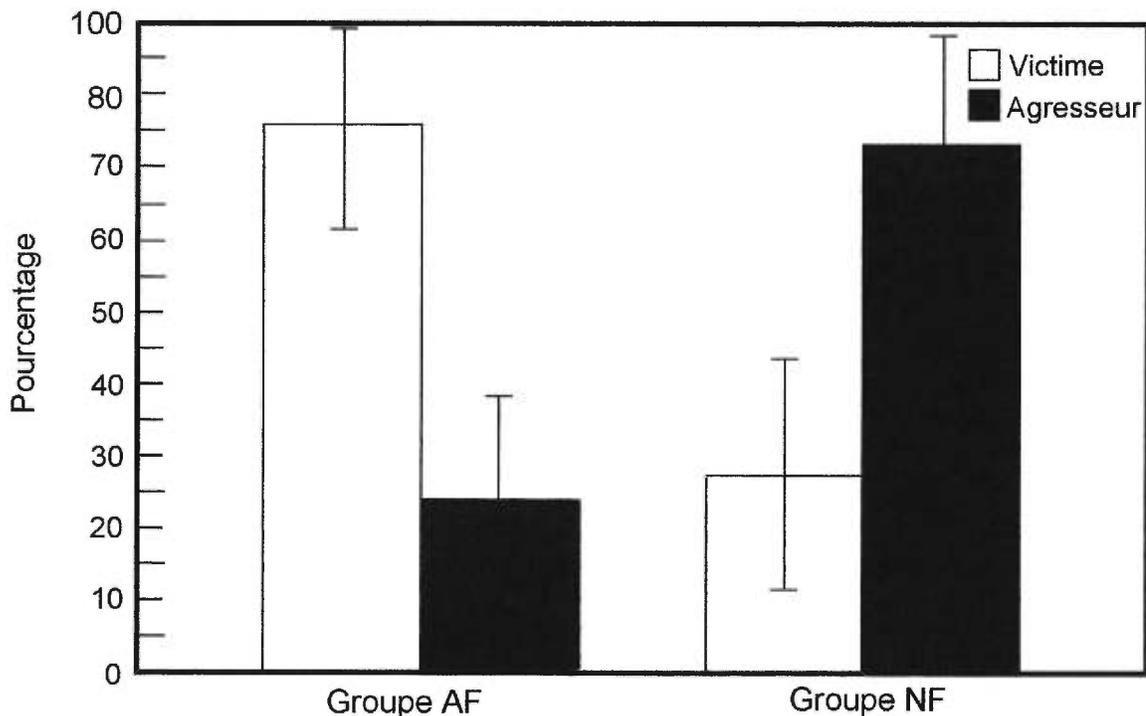


Figure 5. Nombre moyen de réconciliations initiées par la victime et par l'agresseur dans les groupes AF et NF.

LES PATRONS COMPORTEMENTAUX POST-CONFLIT

Il est possible que le patron affiliatif des rencontres post-conflit diffère de celui survenant en période d'affiliation de base. Divers comportements affiliatifs ($N=7$) ont été recensés lors des périodes d'observations post-conflit et témoin.

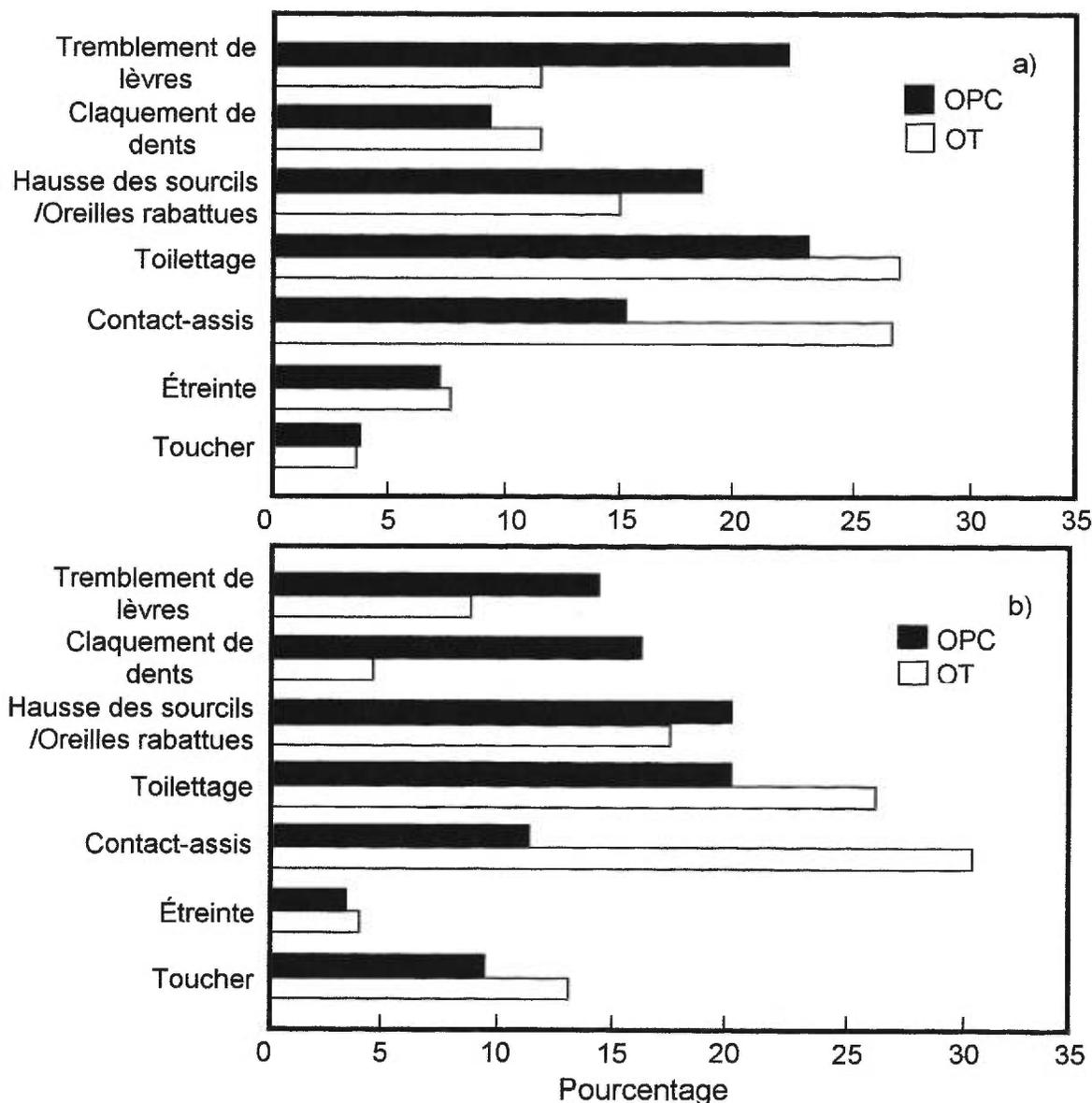


Figure 6. Occurrence des sept premiers comportements affiliatifs entre les adversaires des groupes AF (a) et NF (b) pendant les OPC (Groupe AF: $N=95$; Groupe NF: $N=68$) et les OT (Groupe AF: $N=26$; Groupe NF: $N=23$). Les pourcentages représentent l'expression de la fréquence relative de chaque comportement affiliatif sur tous les comportements recensés pour cette période.

Tableau IV. Comparaison du premier comportement affiliatif lors des interactions entre les adversaires en périodes post-conflit (OPC) et en périodes témoin (OT) dans les groupes AF et NF.

	CONTEXTE	GROUPE AF	GROUPE NF	COMPARAISON INTERGROUPE	
				<i>U</i>	<i>P</i>
Tremblement de lèvres	OPC	22.1	14.3	40.5	0.71
	OT	11.5	8.7		
	<i>T</i>	18 (<i>N</i> =7)	11.5 (<i>N</i> =6)		
	<i>P</i>	0.5	0.83		
Claquement de dents	OPC	9	16.3	40.0	0.68
	OT	11.5	4.3		
	<i>T</i>	14 (<i>N</i> =7)	11.5 (<i>N</i> =6)		
	<i>P</i>	1	0.83		
Haussement des sourcils	OPC	18.8	20.4	40.0	0.68
	OT	15.4	17.4		
	<i>T</i>	31 (<i>N</i> =10)	23 (<i>N</i> =9)		
	<i>P</i>	0.72	0.95		
Oreilles rabattues	OPC	23	20.4	36.5	0.49
	OT	26.9	626.1		
	<i>T</i>	19 (<i>N</i> =8)	15 (<i>N</i> =7)		
	<i>P</i>	0.89	0.87		
Toilettage	OPC	15.6	11.2	40	0.68
	OT	26.9	30.4		
	<i>T</i>	20 (<i>N</i> =8)	14 (<i>N</i> =6)		
	<i>P</i>	0.78	0.46		
Contact-assis	OPC	7.4	3.1	2	1
	OT	7.7	4.4		
	<i>T</i>	3 (<i>N</i> =3)	3 (<i>N</i> =3)		
	<i>P</i>	1 (UL)	1 (UL)		
Étreinte	OPC	4.1	9.2	3	1
	OT	3.9	13		
	<i>T</i>	3 (<i>N</i> =3)	6 (<i>N</i> =4)		
	<i>P</i>	1 (UL)	0.36 (UL)		

Les pourcentages des premiers contacts affiliatifs en OPC et en OT représentent la proportion d'un comportement sur tous les comportements affiliatifs post-conflit émis. Les comparaisons intragroupes sont réalisées à l'aide du test de Wilcoxon, où *N*=95 (OPC) et *N*=26 (OT) pour le groupe AF et *N*=68 (OPC) et *N*=23 (OT) pour le groupe NF. Les comparaisons intergroupes sont réalisées à l'aide du test Wilcoxon-Mann-Whitney, où *N*=10 (AF) et *N*=9 (NF).

Afin de vérifier si certains comportements étaient spécifiques ou encore plus fréquent lors de la réconciliation, l'occurrence des comportements utilisés pendant la première rencontre affiliative post-conflit (i.e. le moment permettant de définir une paire attirée puisqu'il peut y avoir plus d'une rencontre affiliative au cours d'une période d'observation post-conflit) a été comparée à leur occurrence en OT (Figure 6). Pour les sept comportements recensés, aucune différence statistiquement significative n'a été obtenue entre leur occurrence en OPC et en OT dans les groupes AF et NF (Tableau IV).

L'EFFET DU NIVEAU D'INTENSITÉ DE L'AFFILIATION SUR LA TENDANCE RÉCONCILIATOIRE

L'hypothèse des relations sociales valables stipule que la réconciliation sera réalisée préférentiellement entre des adversaires partageant une relation sociale privilégiée. Pour vérifier si la tendance à la réconciliation est affectée par la valeur d'une relation sociale, les relations dyadiques de chaque femelle furent catégorisées sur la base de la quantité d'interactions affiliatives (Cords et Aureli, 1993; Castles *et al.*, 1996). La quantité d'interactions affiliatives (toilettage donné et reçu, contact-assis, proximité de moins de 0.5 mètre) qu'une femelle alloue à un partenaire donné a été exprimée sous la forme d'un pourcentage de l'affiliation totale distribuée à toutes les femelles adultes du groupe (Tableau V et Tableau VI). On a établi ensuite une échelle d'intensité affiliative constituée de quatre classes affiliatives, dont les limites minimale et maximale sont respectivement le plus bas et le plus haut pourcentage. On a pu ainsi définir que les relations affiliatives d'intensité élevée (i.e. valables) d'un animal sont celles se situant dans le quart supérieur des résultats et les relations affiliatives de faible intensité (ou non valables) qui se situent dans le quart inférieur des données affiliatives. Aucune corrélation entre la valeur affiliative d'une relation et la tendance réconciliatoire n'a été obtenue dans les

deux groupes d'étude (Test de corrélation de Pearson: AF: $r=0.02$, $N=45$, $P=0.9$; NF: $r=0.3$, $N=35$, $P=0.1$).

Toutes les femelles du groupe AF interagissaient entre elles de manière affiliative, mais de façon inégale. Elles ont eu en moyenne 1.64 partenaires valables, comparativement à 5.09 partenaires de faible valeur (Test de Wilcoxon: $T=55$, $N=10$, $P=0.002$) (Tableau V). Les femelles du groupe NF ont

Tableau V. Matrice des valeurs relationnelles dyadiques des femelles adultes du groupe AF

	D1	D5	D4	D9	D7	D0	D3	D2	D6	D8	D10
D1		28.1	5.4	3.3	32.0	3.2	5.8	3.3	8.0	6.7	4.2
D5	23.0		12.4	1.8	22.1	5.4	8.6	6.1	3.0	14.8	2.8
D4	4.5	12.7		2.8	8.7	15.2	8.9	23.3	8.9	13.3	1.7
D9	5.5	3.6	5.5		8.3	11.9	17.9	11.0	5.3	18.5	12.5
D7	28.1	23.8	9.1	4.4		3.0	12.6	4.4	1.2	10.8	2.6
D0	4.6	9.5	25.9	10.4	5.1		7.0	5.7	4.4	18.9	8.5
D3	6.6	12.2	12.4	12.6	16.7	5.7		15.8	3.9	10.5	3.6
D2	3.4	7.6	28.2	6.8	5.1	4.3	13.9		15.4	13.2	2.1
D6	12.4	5.8	16.6	4.9	1.9	4.8	5.2	23.5		20.0	4.9
D8	5.7	15.4	13.6	9.5	10.5	11.3	7.8	11.0	11.1		4.1
D10	11.0	8.8	5.2	19.2	7.5	14.9	7.8	5.2	8.1	12.3	

Les valeurs exprimées en pourcentage représentent la proportion d'affiliation (toilette, contact-assis, proximité) émise par une femelle adulte (en ordonné) envers une autre (en abscisse), par rapport à l'ensemble de l'affiliation distribuée par cette femelle à toutes les autres femelles du groupe AF.

Les cases colorées représentent les relations qualifiées de valables.

Tableau VI. Matrice des valeurs relationnelles dyadiques des femelles adultes du groupe NF.

	B7	B10	B6	B8	B9	B5	B1	B0	B3	B4	B2
B7		12.2	47.2	13.3	5.6	12.2	4.4	0.6	3.9	0	0.6
B10	17.1		15.3	37.1	13.1	5.3	2.2	1.5	4.6	0.7	3.1
B6	57.8	14.4		2.6	12.8	1.7	4.8	1.1	1.1	1.1	2.6
B8	11.6	23.3	1.0		6.8	11.2	5.8	5.8	15.0	4.9	14.6
B9	8.0	13.5	13.5	11.2		28.4	3.2	8.8	5.5	2.4	5.5
B5	8.4	2.8	0.6	8.8	16.3		11.9	19.8	9.4	11.9	10.1
B1	3.2	1.3	2.8	4.8	1.6	13.8		20.9	15.4	16.9	19.3
B0	0.3	0.7	0.6	3.5	3.4	14.6	15.7		29.9	20.1	11.2
B3	2.0	1.8	0.9	9.0	2.0	7.3	11.4	30.6		12.8	22.2
B4	0	0.4	1.2	3.9	1.2	13.7	16.9	25.1	17.3		20.3
B2	0.4	1.3	1.7	10.4	2.3	9.3	17.0	13.1	26.2	18.0	

Les valeurs exprimées en pourcentage représentent la proportion d'affiliation (toiletage, contact-assis, proximité) émise par une femelle adulte (en ordonné) envers une autre (en abscisse), par rapport à l'ensemble de l'affiliation distribuée par cette femelle à toutes les autres femelles du groupe NF.

Les cases colorées représentent les relations qualifiées de valables.

eu 1.36 partenaires affiliatifs de haute valeur et 5.27 partenaires affiliatifs de faible valeur ($T=55, N=10, P=0.002$)(Tableau VI). Toutefois, ces deux groupes ne diffèrent pas de façon significative dans la proportion de partenaires valables (Test de Wilcoxon-Mann-Whitney: $U=42, N_{1,2}=11, P=0.22$) et de partenaires non valables ($U=55, N_{1,2}=11, P=0.72$). La tendance réconciliatoire des individus impliqués dans des conflits avec des adversaires valables ne s'est pas avérée

significativement plus élevée que celle entre des adversaires peu valables (AF: $T=47$, $N=11$, $P=0.21$; NF: $T=36.5$, $N=9$, $P=0.11$) (Figure 7). Ainsi, les femelles des groupes AF et NF se sont réconciliées sans discernement quant à la valeur affiliative de la relation qu'elles partagent avec leurs adversaires.

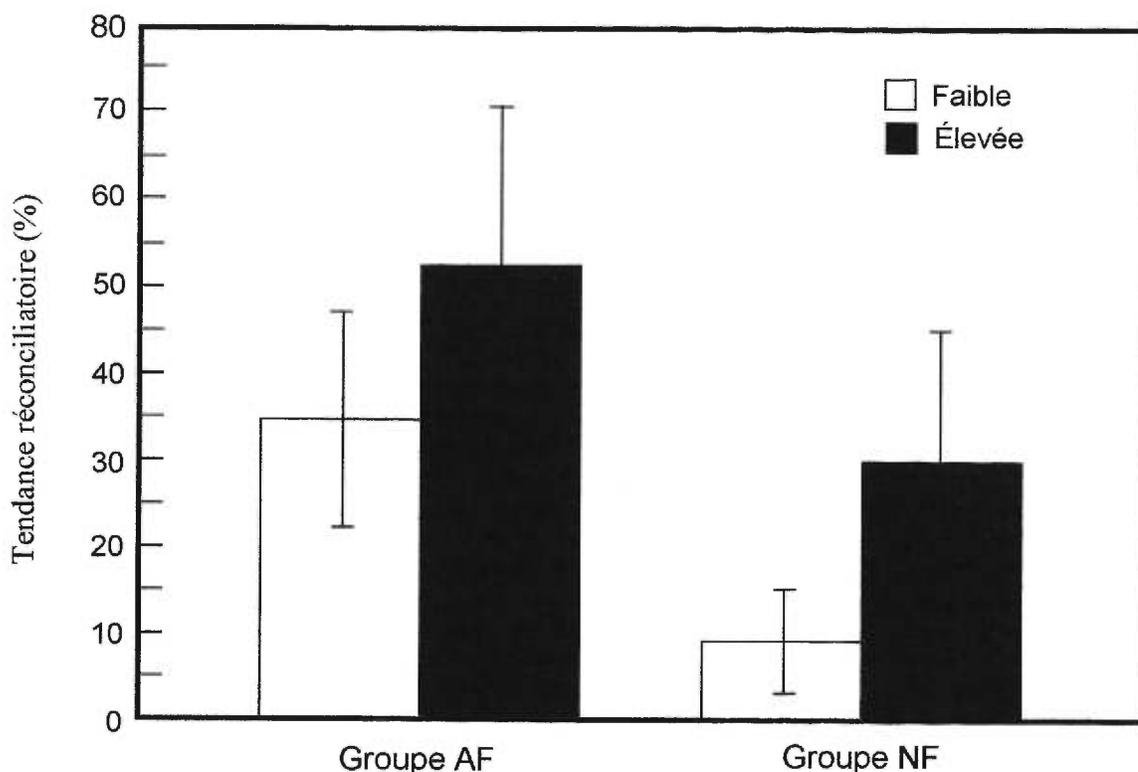


Figure 7. Tendance réconciliatoire en fonction des relations affiliatives d'intensité faible et élevée dans les groupes AF et NF.

L'EFFET DE LA DISTANCE DE RANG SUR LA TENDANCE RÉCONCILIATOIRE

La distance de rang représente le nombre de rangs d'écart entre les rangs de dominance linéaire de deux individus. L'effet de cette distance sur la tendance réconciliatoire a été analysé en catégorisant chaque paire d'adversaires en fonction du nombre de rangs les séparant. Compte tenu du nombre restreint de femelles par groupe d'étude, les analyses ont été limitées à deux catégories de distance: (1) de un à cinq rangs; (2) de six à dix rangs. On a

ensuite calculé la tendance réconciliatoire de chaque paire d'adversaires dans chacune des catégories pour vérifier si les individus proches en rang (1-5 rangs) se réconciliaient davantage que ceux distants de plus de cinq rangs. Les individus proches en rang se sont significativement plus réconciliés que ceux distants de plus de cinq rangs (Test de Wilcoxon: 45.9% vs 16.2% : $T=39$, $N=9$, $P=0.03$: *UL*; 18.2% vs 2.7% : $T=20$, $N=6$, $P=0.03$: *UL*) (Figure 8). Dans le groupe NF, la tendance réconciliatoire décroît à mesure que le nombre de rang entre les adversaires augmente (Test de corrélation de Spearman: $r_s=-0.69$, $N=10$, $P=0.05$). Cette relation n'a pas pu être confirmée au sein du groupe AF ($r_s=-0.30$, $N=10$, $P=0.5$). Finalement, les adversaires proches en rang du groupe AF se sont réconciliés davantage que les adversaires proches en rang du groupe

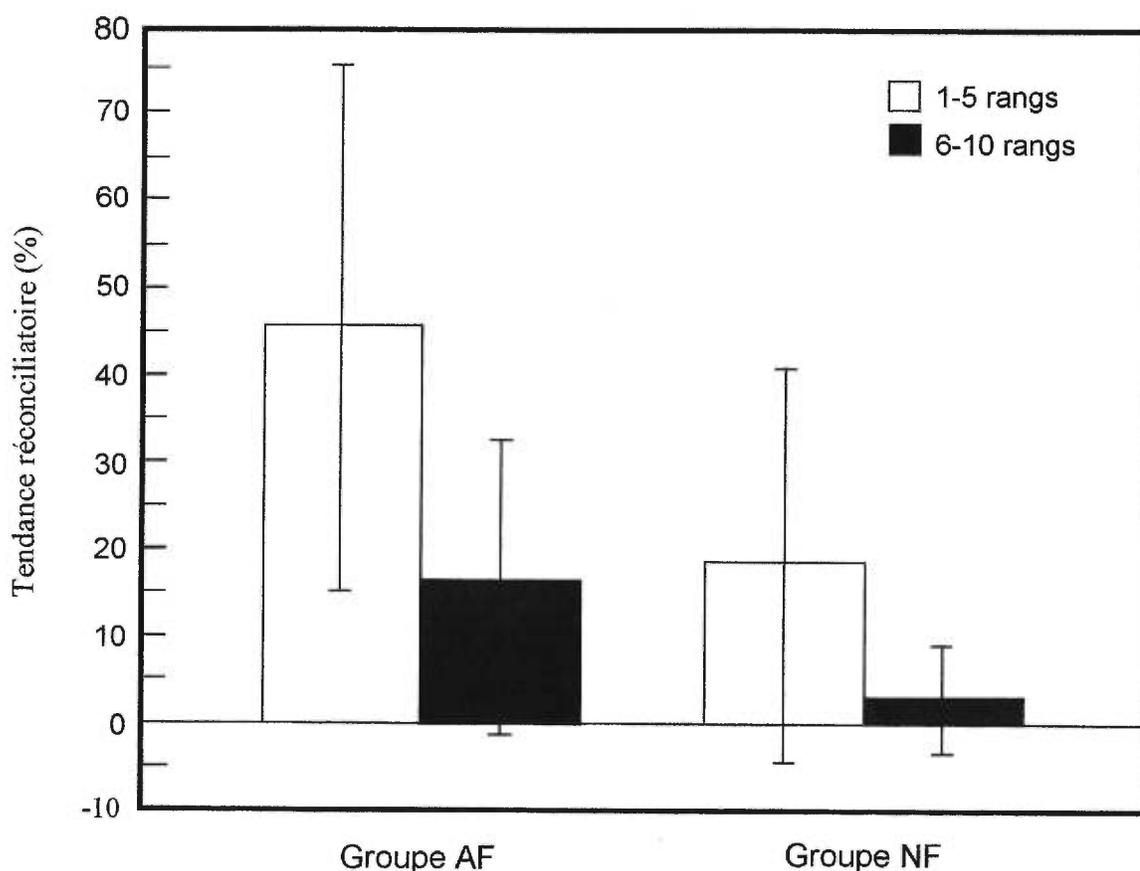


Figure 8. Tendance réconciliatoire en fonction de deux catégories de distance de rangs (1-5 rangs et 6-10 rangs) dans les groupes AF et NF.

NF (Test de Wilcoxon-Mann-Whitney: $U=78$, $N_{1,2}=10$, $P=0.03$). Toutefois, aucune différence intergroupe significative n'a été obtenue en ce qui à trait la seconde catégorie ($U=58$, $N_{1,2}=10$, $P=0.43$).

Fait intéressant, les relations valables sont, dans la presque totalité des cas, entre des individus distants de cinq positions hiérarchiques ou moins. À l'exception de trois dyades dans le groupe AF, tous les individus des groupes AF et NF partageant des relations affiliatives valables sont caractérisés par une certaine proximité hiérarchique (Tableau V et Tableau VI). En effet, dans les groupes AF et NF, des individus ont plus de chance d'être des partenaires valables d'un point de vue affiliatif s'ils sont éloignés de moins de six rangs hiérarchiques (AF: $r_s=-0.74$, $N=10$, $P=0.02$; NF: $r_s=-0.79$, $N=10$, $P=0.01$). Fait intéressant, 100% des dyades valables du groupe NF sont précisément constituées d'individus distants de quatre rangs ou moins, comparativement à seulement 56% dans le groupe AF.

DISCUSSION

L'OCCURENCE DE LA RÉCONCILIATION

La réconciliation a été démontrée dans les deux groupes de macaques crabiers par la méthode des comparaisons des paires OPC-OT de même que par la méthode des distributions cumulatives comparées. Les deux principaux adversaires d'une interaction agonistique étaient sélectivement attirés l'un vers l'autre dans les premières minutes suivant la fin d'un conflit. Leurs réunions affiliatives furent nettement plus nombreuses pendant les périodes post-conflit que pendant les périodes témoin. Cela confirme les résultats obtenus chez la même espèce en captivité par Cords (1988) et par Aureli *et al.* (1989) ainsi qu'en milieu naturel par Aureli (1992). La tendance réconciliatoire moyenne de chaque groupe diffère de façon significative. Elle était près de trois fois plus élevée dans le groupe AF (53.5%) que dans le groupe NF (21.8%). Ce résultat n'est pas surprenant compte tenu la proportion importante d'individus non familiers, i.e. provenant de différents sous-groupes, au sein du nouveau groupe.

L'occurrence de la réconciliation semble toutefois avoir été affectée par la distance spatiale entre les adversaires observée dès la fin d'une rencontre agonistique. L'élément clé de la procédure méthodologique de de Waal et Yoshihara (1983) pour démontrer la réconciliation repose sur la similitude des périodes post-conflit et des périodes témoin. Un critère généralement peu considéré mais problématique de ces procédures, est la distance des adversaires au début de ces deux types de périodes d'observation. On présume que les adversaires ont plus de chance d'être à proximité au début d'une observation post-conflit en raison de l'interaction agressive en soi,

augmentant ainsi la probabilité de la réconciliation et compromettant possiblement les comparaisons intragroupes et intergroupes (Call, 1999). Les résultats de la présente étude confirment ce phénomène, à l'image d'autres études (York et Rowell, 1988; Swedell, 1997; Call, 1999). Compte tenu de son effet incertain sur l'occurrence de la réconciliation, le problème de la distance initiale a généralement été abordé d'un point de vue méthodologique en contrôlant cet effet lors des périodes témoin. Ainsi, le contrôle de la distance initiale des adversaires dans cette étude a été effectué en calculant la tendance réconciliatoire des paires OPC-OT d'égales distances. Cette procédure a permis de démontrer à nouveau la réconciliation dans le groupe AF. Fait intéressant toutefois, la réconciliation n'a pu être démontrée au sein du groupe NF. Autrement dit, il n'y aurait pas de véritable réconciliation dans ce dernier groupe.

Ce résultat différent pour les deux groupes nous amène à une explication alternative qui limite l'aspect méthodologique de l'effet probable de la distance initiale. Il est généralement admis que la proximité spatiale est un indice de la force d'un lien social puisque les individus passant plus de temps à proximité s'engagent généralement davantage dans des interactions sociales positives (Walters et Seyfarth, 1987; Cords, 1993; Cords, 1997). Il est donc possible que la distance des adversaires dès la fin d'un conflit soit une indication de leur volonté à éviter la reprise des hostilités et à s'engager dans la réconciliation. En pareil cas, l'attitude réconciliatoire - i.e. la propension à la réconciliation - pourrait être la cause de la faible distance des adversaires (Call, *et al.*, 1999) et non l'inverse. Selon cette interprétation, les femelles du groupe AF auraient donc une attitude réconciliatoire plus prononcée, comme l'indiquerait leur proximité spatiale (0-2 m.) post-conflit comparativement à celles des femelles du groupe NF. Ces dernières étaient généralement plus éloignées (>5 m.) les unes des autres, parce que moins familières, à la fin d'un conflit de même qu'en

périodes témoin. Par conséquent, cette analyse nous permet d'affirmer qu'il y a de la réconciliation au sein du groupe NF.

Il serait toutefois précipité de considérer, à l'instar de Cords (1993), la proximité spatiale comme un acte réconciliatoire en soi et le fait de s'approcher ou de demeurer sur place de façon non agressive comme un indice de l'intérêt mutuel des adversaires à s'affilier. L'attitude réconciliatoire doit plutôt être vue comme une prémisse à la réconciliation servant à exposer la motivation respective des adversaires. Si c'est le cas, la proximité devrait s'accompagner de signaux subtils en périodes post-conflit pouvant servir à régulariser la distance entre les adversaires (Cords, 1993; Silk, 1997; Call *et al.*, 1999) en facilitant la transition d'un état agressif vers un état affiliatif. Des vocalisations affiliatives (de Waal et Johanowicz, 1993; Cheney *et al.*, 1995; Watts, 1995; Silk *et al.*, 1996) pourraient avoir cette fonction, mais leur rôle n'a pas pu être examiné dans la présente étude. Des postures et des signaux physiologiques pourraient aussi servir à cette fonction. Toutefois, l'analyse des comportements post-conflit dans les groupes AF et NF confirme l'absence d'un patron spécifique d'interactions préférentielles chez cette espèce, tel que rapporté dans des études antérieures (Cords, 1988; Aureli *et al.*, 1989).

La différence intergroupe dans la tendance réconciliatoire est également accompagnée d'une différence dans le processus d'initiation à la réconciliation. Les victimes du groupe AF ont initié 76.2% des interactions post-conflit, ce qui est conforme à ce que Aureli *et al.* (1989) ont rapporté (75%) antérieurement chez le macaque crabier. Ce résultat contraste avec le groupe NF où, contrairement à ce que nous avons prédit, la majorité des réconciliations ont été initiées par l'agresseur. L'identité de l'initiateur semble être associée au niveau de tolérance des individus dominants face aux individus subordonnés (de Waal et Ren, 1988; de Waal, 1993; Castles et Whiten, 1998a). En effet, si les relations de dominance sont intolérantes, il est probable que la capacité des

victimes à initier la réconciliation soit inhibée en raison des risques accrus d'une nouvelle agression. Cette intolérance est nécessairement prononcée dans un groupe nouvellement formé où la hiérarchie était en apparence stable, mais assurément précaire. Ainsi, les risques étant trop importants pour les victimes, les agresseurs auraient été contraints à prendre l'initiative. Cette peur des individus subordonnés est confirmée par le rôle prépondérant des individus dominants à initier les contacts en périodes d'affiliation de base. Les agresseurs peuvent avoir avantage à indiquer la cessation de l'agression et à initier la réconciliation pour réduire leur stress post-conflit et maintenir leur haut rang hiérarchique (Aureli, 1997; Castles et Whiten, 1998b; Das *et al.*, 1998). Quant aux victimes du groupe AF, elles initieraient généralement la réconciliation car elles auraient plus de contrôle sur les situations post-conflit en pouvant prédire leur issue de par leur connaissance de la hiérarchie et de ses membres.

La présence d'un contact physique lors d'une interaction agonistique (lutte, coup, morsure, etc.) n'a pas affecté la probabilité de l'affiliation post-conflit dans les groupes AF et NF. Fait à souligner, bien que la fréquence d'agression ait été plus élevée dans le groupe NF, le niveau d'intensité de l'agression fut le même dans les deux groupes. Comme l'indiquent les taux horaires d'agression, la formation récente du groupe a pu amené une augmentation de la fréquence de l'agression, mais pas de son intensité. Des études ont démontré que la formation d'un groupe de primates par l'introduction simultanée d'individus n'aurait d'ailleurs aucune incidence sur la nature de l'agression (Bernstein, 1969; Gust *et al.*, 1991; Gust, *et al.*, 1996). Il est toutefois possible que l'absence de sévérité dans l'agression soit aussi due à la petite taille du groupe (Southwick, 1967). Ainsi, l'intensité d'un conflit n'a eu aucune incidence sur la réconciliation chez le macaque crabier. Cela confirme les résultats obtenus antérieurement sur la même espèce (Aureli *et al.*, 1989; Cords et Aureli, 1993).

En résumé, nos résultats sont compatibles avec l'idée que les femelles adultes des groupes AF et NF pratiquent la réconciliation pour contrecarrer les effets négatifs des interactions agressives et ce, indépendamment de l'intensité des conflits. La présence de femelles non familières due à la formation du groupe NF s'est traduite par une tendance à la réconciliation deux fois moindre que celle au sein du groupe AF. Les premiers instants suivant la fin d'un conflit semblent constituer les premières indications de la volonté des adversaires à s'affilier. Compte tenu des différences intergroupes dans la distance initiale interindividuelle, cette proximité est interprétée dans la présente étude comme la démonstration de l'attitude réconciliatoire des adversaires, i.e. d'une volonté à exercer la réconciliation, qui serait possiblement renforcée par des signaux affiliatifs subtils. Cependant, aucun comportement affiliatif spécifique durant les premiers moments des périodes post-conflit n'a été observé. Le rôle de la distance initiale interindividuelle dans la réconciliation mérite une attention particulière lors de futures études. Si la distance initiale post-conflit constitue réellement une attitude réconciliatoire chez les adversaires, son contrôle serait inapproprié puisqu'elle constituerait un mécanisme distinct servant, dans un premier temps, à divulguer l'état de stress des individus et, dans un second temps, à déclencher le processus de la réconciliation en réponse à la présence d'un état affiliatif mutuel entre les adversaires.

LE TEST DE L'HYPOTHÈSE DES RELATIONS VALABLES

Voyons maintenant si la réconciliation démontrée dans les deux groupes survient davantage entre des individus qui partagent des relations affiliatives valables. À cet égard, deux prédictions ont été émises. L'hypothèse des relations valables pourrait en effet expliquer la tendance réconciliatoire dans le groupe

AF en raison des relations valables préexistantes. Le manque de familiarité et l'influence néfaste de la formation sur les relations entre les femelles familières devraient résulter en l'infirmité de l'hypothèse dans le groupe NF. Certaines variables sociales susceptibles d'influencer les relations valables et l'occurrence de la réconciliation seront discutées.

L'analyse des niveaux d'intensité de l'affiliation des femelles adultes des groupes AF et NF n'a pas révélé de corrélation entre la valeur d'une relation et l'affiliation post-conflit. De plus, la tendance réconciliatoire des individus impliqués dans des conflits avec des adversaires valables ne s'est pas avérée plus élevée que celle entre des adversaires peu valables. Les adversaires des groupes AF et NF se sont donc réconciliés indépendamment de la valeur affiliative de leurs relations endommagées. Ceci va à l'encontre de ce qui a été rapporté antérieurement chez la même espèce (Aureli *et al.*, 1989; Cords et Aureli, 1993), de même que chez d'autres espèces de primates non humains (de Waal et Yoshihara, 1983; Castles *et al.*, 1996; Schino *et al.*, 1998) et survient en dépit du fait que, contrairement à ce que nous avons prédit, les membres des groupes AF et NF ont des réseaux sociaux très sélectifs et similaires caractérisés par une faible proportion de relations valables et une grande proportion de relations peu valables. Cela signifie donc que l'infirmité de l'hypothèse dans le groupe NF n'est pas due, telle que l'avons prédit, à la formation récente du groupe. Dès lors, le traitement conjoint des groupes devrait faciliter l'analyse de ces résultats inattendus.

L'absence d'un biais de réconciliation en faveur de partenaires partageant une relation valable exige que nous nous attardions aux variables sociales susceptibles d'influencer la valeur des partenaires. Il importe avant tout de souligner que le choix d'un partenaire valable n'est pas aléatoire. En théorie, la valeur qu'un individu accorde à une relation n'est pas nécessairement la même que pour l'autre partenaire, ce qui suggère qu'un

individu peut posséder des caractéristiques prisées parce qu'absentes ou moins développées chez l'autre (Kummer, 1978; Noë *et al.*, 1991; Cords, 1997). Cette asymétrie est capitale puisqu'elle rend certaines relations valables cruciales pour l'un des parties, d'où la réconciliation préférentielle habituellement observée.

Certaines variables sociales ont été avancées pour expliquer le choix de partenaires, la plus importante étant l'apparentement génétique. Comme la transmission du rang matrilineaire caractérise les macaques, les relations entre parents sont généralement perçues comme étant valables *de facto* en raison de bénéfices d'ordre reproductif explicables en terme de sélection parentale (Hamilton, 1964; Cords et Aureli, 1993). De plus, il a été démontré que parmi les partenaires valables se réconciliant, les individus apparentés se réconcilient davantage que les individus non apparentés (Cords et Aureli, 1993; Schino *et al.*, 1998). Comme nous l'avons spécifié auparavant, chaque groupe était composé de femelles adultes non apparentées. Il pourrait ainsi être avancé que des partenaires préférentiels qui ne sont pas apparentés se considèrent moins valables lorsque vient le temps d'exercer la réconciliation. De nombreuses études ont cependant démontré que les liens affiliatifs entre des individus non apparentés peuvent être tout aussi étroits et valables, ce qui indique que la force des liens sociaux plutôt que l'apparentement serait le véritable élément influençant la réconciliation (de Waal et Yoshihara, 1983; de Waal, 1993; Cords et Aureli, 1993; Abegg *et al.*, 1996; Cords, 1997). Par conséquent, l'apparentement ne constituerait pas une condition *sine qua non* à la réconciliation.

Une variable susceptible d'influencer le choix des partenaires est la distance de rang entre les individus dans la hiérarchie de dominance. Les individus dont les positions hiérarchiques sont rapprochées sont généralement étroitement associés car ils constituent des alliés importants lors d'interactions

agonistiques (Seyfarth, 1977, Seyfarth, 1980). Les individus proches en rang peuvent être ainsi qualifiés de valables (Kappeler et van Schaik, 1992; Castles et Whiten, 1998a). De plus, les individus proches en rang tendent à s'approcher davantage et à passer plus de temps en contact (contact-assis ou toilettage) ou à proximité (ex.: Seyfarth, 1977, 1980; Kapsalis et Berman, 1996). Ceci a été confirmé dans la présente étude par l'obtention d'une corrélation négative dans les deux groupes entre la valeur affiliative d'un partenaire et sa position hiérarchique relative. Ainsi, la valeur affiliative et la distance de rang semblent être deux variables étroitement liées. Il importe donc de vérifier l'influence de cette dernière variable sur la tendance réconciliatoire.

La corrélation négative entre les deux variables présentées précédemment a été particulièrement prononcée dans le groupe NF. En effet, les partenaires affiliatifs valables du groupe NF étaient tous situés à moins de quatre rangs les uns des autres, alors que ceci ne s'est avéré vrai que pour seulement 56% des dyades au sein du groupe AF. Cette concentration des femelles familières dans le groupe NF expliquerait pourquoi une corrélation négative a été obtenue entre la tendance réconciliatoire et la distance de rang. À l'inverse, cette relation n'avait pas pu être établie au sein du groupe AF en raison de la plus grande disparité des rangs entre les partenaires affiliatifs valables. L'obtention de cette corrélation négative résulterait donc simplement de l'effet du regroupement des femelles originant d'un même sous-groupe dans une même portion de la hiérarchie et non, à proprement dit, de la distance de rang. Toutefois, l'effet de la distance de rang sur la réconciliation ne fait aucun doute, comme en témoigne l'obtention d'une tendance réconciliatoire significative en faveur des individus distants de moins de six rangs hiérarchiques dans les groupes AF et NF. Ce résultat confirme d'ailleurs, à l'image d'autres études, que les taux d'interactions post-conflit tendent à être plus élevés entre individus de rangs voisins qu'entre individus de rangs

éloignés (Judge, 1991; Silk *et al.*, 1996; Castles et Whiten, 1998a; Call *et al.*, 1999).

À première vue, les résultats liés à la distance de rang hiérarchique entre les adversaires semblent contradictoires. En effet, pourquoi les relations affiliatives valables, qui surviennent d'ailleurs généralement entre des individus de rangs voisins, ne se sont-elles pas traduites en une tendance réconciliatoire accrue, à l'instar de ce qui a été obtenu pour les individus proches en rang ? Il semblerait que la réponse à cette interrogation réside dans l'influence de la taille des groupes sur la catégorisation des relations affiliatives.

La taille d'un groupe social peut constituer un facteur important dans la structuration des relations sociales puisqu'elle influence les budgets temporels et énergétiques ainsi que les échanges de services sociaux (Sambrook *et al.*, 1995; Kapsalis et Berman, 1996; Watts, 2000). Il a été démontré chez une variété d'espèces de primates non humains que des différences dans la taille et la composition des groupes peuvent contribuer aux différences observées dans la distribution de l'affiliation et, par conséquent, dans les relations sociales (Dunbar, 1987, 1991; de Waal et Ren, 1988; Sambrook *et al.*, 1995; Castles *et al.*, 1996). La distribution de l'affiliation pourrait ainsi varier en fonction de la taille d'un groupe (Dunbar, 1991; Watts, 2000). En effet, un large groupe signifie en théorie un potentiel plus élevé de partenaires affiliatifs. Dès lors, deux options s'offrent aux membres d'un groupe. Ils peuvent opter pour s'affilier avec tous leurs congénères, mais de façon inégale (Dunbar, 1991; Sambrook *et al.*, 1995). Toutefois, si les contraintes énergétiques et temporelles deviennent trop importantes, ils peuvent choisir de s'affilier de manière moins inégale avec un nombre restreint de partenaires plutôt qu'avec tous les membres du groupe (Dunbar, 1991; Watts, 2000).

Comme l'indiquent les rapports affiliatifs utilisés pour identifier les relations valables et non valables, la petite taille des groupes aurait amené les membres des deux groupes à opter pour la première option. Cela signifie donc que les individus auraient profité d'un accès affiliatif à tous leurs congénères pour distribuer leur affiliation à toutes les femelles adultes en raison d'un minimum de contraintes temporelles et énergétiques. Ce type de distribution pourrait cependant rendre inadéquate l'évaluation des relations valables en se basant sur le niveau d'intensité de l'affiliation. La petite taille des groupes pourrait avoir faussé la proportion réelle de relations valables et non valables en permettant, par exemple, à des individus de faible rang d'avoir accès à des individus de haut rang, ce qui ne serait pas nécessairement possible dans de plus grands groupes. Il est probable que ce type de distribution de l'affiliation soit également survenu pour les comportements affiliatifs post-conflit. En pareil cas, la réconciliation aurait eu une distribution généralisée dans les groupes AF et NF, à l'instar de ce que de Waal et Ren (1988) ont trouvé chez un petit groupe de macaques bruns (*M. arctoides*). Ils ont en effet observé de hauts taux de réconciliation non préférentielle parmi des classes relationnelles (individus apparentés vs individus non apparentés). La petite taille des groupes aurait permis une réconciliation anormalement élevée entre des partenaires peu valables, se traduisant ainsi par une absence d'un biais réconciliatoire en faveur des relations valables.

Ce constat ne signifie pour autant que toutes les relations dans des groupes de petite taille sont valables, indépendamment des niveaux d'affiliation identifiés. La tendance réconciliatoire prononcée en faveur des individus partageant une proximité hiérarchique en atteste. Cela signifie simplement que l'établissement de niveaux d'affiliation ne semblent pas approprié pour évaluer les relations valables et les relations non valables. Ainsi, la distance de rang hiérarchique entre deux individus semble être une variable plus adéquate pour

comprendre la tendance à la réconciliation dans des groupes de petite taille. Elle permettrait une meilleure évaluation de la valeur des relations sociales puisque les individus proches en rang constituent des alliés importants, et donc valables, pour le maintien de l'ordre hiérarchique.

CONCLUSION

- 1) La réconciliation a été démontrée dans les deux groupes de macaques crabiers à l'étude. Toutefois, le groupe NF a affiché une tendance réconciliatoire moyenne deux fois moins élevée que celle du groupe AF en raison du manque de familiarité entre certaines femelles adultes provenant de différents sous-groupes.
- 2) Les différences intergroupes qui ont été observées dans la distance initiale des adversaires suggère que le positionnement spatial des individus à la fin d'un conflit reflète leur attitude réconciliatoire, i.e. leur volonté à se réconcilier. Elle serait étroitement liée la familiarité interindividuelle et au stress post-conflit.
- 3) L'incertitude reliée au manque de familiarité pourrait avoir eu pour effet d'amener les agresseurs à prendre l'initiative de la réconciliation au sein du groupe NF de façon à mettre fin aux hostilités, rôle habituellement joué par la victime chez le macaque crabier.
- 4) Le comportement post-conflit des femelles adultes des groupes AF et NF n'appuie pas l'hypothèse des relations valables lorsque celles-ci sont évaluées à partir des niveaux d'affiliation. Ce résultat survient malgré la présence de relations affiliatives valables et concentrées entre des partenaires partageant une proximité hiérarchique.
- 5) La petite taille des groupes aurait donné aux femelles adultes un accès affiliatif à tous leurs congénères. Elle permettrait ainsi une distribution généralisée à l'échelle du groupe, bien que de manière fortement inégale,

des comportements affiliatifs, de même que de la réconciliation. Cela aurait eu pour effet d'amener les individus ayant une relation peu valable à se réconcilier davantage, non pas en raison de leur relation affiliative, mais parce que la taille du groupe leur en donnait l'opportunité.

- 6) La distance de rang entre les adversaires semble être une variable plus adéquate pour comprendre la tendance à la réconciliation dans des groupes de petite taille. Elle permettrait ainsi une meilleure évaluation de la valeur des relations sociales puisque les individus proches en rang constituent des alliés cruciaux, et donc valables, pour le maintien de l'ordre hiérarchique.

BIBLIOGRAPHIE

- Abegg, C., Thierry, B. et Kaumanns, W.** 1996. Reconciliation in three groups of lion-tailed macaques. *International Journal of Primatology*, **17**, 803-816.
- Altmann, J.** 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49**, 227-266.
- Aureli, F., van Schaik, C.P., van Hooff, J.** 1989. Functional aspects of reconciliation among captive long-tailed macaques. *American Journal of Primatology*, **19**, 39-51.
- Aureli, F., van Schaik, C.P.** 1991a. Post-conflict behaviour in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): I. Social events. *Ethology*, **89**, 89-100.
- Aureli, F., van Schaik, C.P.** 1991b. Post-conflict behaviour in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): II. Coping with the uncertainty. *Ethology*, **89**, 101-114.
- Aureli, F.** 1992. Post-conflict behaviour among wild long-tailed macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**, 329-337.
- Aureli, F., Das, M., et Veenema, H.C.** 1997. Differential kinship effect on reconciliation in three species of macaques. *Journal of Comparative Psychology*, **111**, 91-99.
- Aureli, F.** 1997. Post-conflict anxiety in non human primates: the mediating role of emotion in conflict resolution. *Aggressive behavior*, **23**, 315-328.
- Aureli, F., Preston, S.D. et de Waal, F.B.M.** 1999. Heart rate responses to social interactions in free-ranging rhesus macaques: a pilot study. *Journal of Comparative Psychology*, **113**, 59-65.
- Aureli, F. et de Waal, F.B.M.** 2000. *Natural conflict resolution*. San Diego: California University Press.
- Bernstein, I.S.** 1969. Introductory techniques in the formation of pigtail monkeys troops. *Folia Primatologica* **10**, 1-19.

- Boccia, M.L., Reite, L. et Laudenslager, M.** 1989. On the physiology of grooming in a pigtailed macaque group. *Physiological Behaviour*, **45**, 667-670.
- Butovskaya, M.L.** 1993. Kinship and different dominance styles in groups of three species of macaca. *Folia Primatologica*, **60**, 210-224.
- Call, J., Aureli, F. et de Waal, F.B.M.** 1999. Reconciliation patterns among stumptailed macaques : a multivariate approach. *Animal behaviour*, **58**, 165-172.
- Call, J.** 1999. The effect of inter-opponent distance on the occurrence of reconciliation in stumptail (*Macaca arctoides*) and Rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Primates*, **40**, 515-523.
- Castles, D.L., Aureli, F. et de Waal, F.B.M.** 1996. Variation in conciliatory tendency and relationship quality across groups of pigtail macaques. *Animal Behaviour*, **92**, 389-403.
- Castles D.L. et Whiten, A.** 1998a. Post-conflict behaviour of wild olive baboons : I. Reconciliation, redirection and consolation. *Ethology*, **104**, 126-147.
- Castles D.L. et Whiten, A.** 1998b. Post-conflict behaviour of wild olive baboons : I. Reconciliation, redirection and consolation. *Ethology*, **104**, 148-160.
- Chapais, C.** 1992. The role of alliances in social inheritance of rank among female primates. In: *Coalitions and alliances in humans and other animals* (Ed. par A.H. Harcourt et F.B.M. de Waal), pp.29-60. Oxford: University Press.
- Cheney, D.L., Seyfarth, R.M. et Silk, J.B.** 1995. The role of grunts in reconciling opponents and facilitating interactions among adult female baboons. *Animal Behaviour*, **50**, 249-257.
- Cords, M.** 1988. Resolution of aggressive conflicts by immature long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Animal Behaviour*, **36**, 1124-1135.
- Cords, M.** 1992. Postconflict reunions and reconciliation in long-tailed macaques. *Animal Behaviour*, **44**, 57-61.
- Cords, M.** 1993. On operationally defining reconciliation. *American Journal of Primatology*, **29**, 561-627.

- Cords, M. et Aureli, F.** 1993. Patterns of reconciliation among immature long-tailed macaques. In: *Juvenile primates: Life History, Development and Behaviour* (Ed. par M.E. Pereira et L.A. Fairbanks), pp.271-284. New York: Oxford University Press.
- Cords, M.** 1997. Friendship, alliances, reciprocity and repair. In: *Machiavellian intelligence II* (Ed. par A. Whitten et R. W. Byrne), pp.22-49. Cambridge: Cambridge University Press.
- Das, M., Penke, Z. et J.A.R.A.M. van Hooff.** 1998. Postconflict affiliation and stress-related behavior of Long-tailed macaque aggressors. *International Journal of Primatology*, **19**, 53-71.
- de Waal, F.B.M. et van Roosmalen, A.** 1979. Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioural Ecological Sociobiology*, **5**, 55-66.
- de Waal, F.M.B. et Yoshihara, D.** 1983. Reconciliation and redirected affection in rhesus monkeys. *Behaviour*, **85**, 224-241.
- de Waal, F.B.M. et Ren, R.** 1988. Comparaison of the reconciliation behavior of stump-tail and rhesus macaques. *Ethology*, **78**, 129-142.
- de Waal, F.B.M.** 1989. Dominance style and primate social organization. In: *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals* (Ed. V. Standen et R. Foley), pp.243-263. Oxford: Blackwell Scientific.
- de Waal, F.B.M.** 1993. Reconciliation among primates: A review of empirical evidences and unresolved issues. In: *Primate social conflict* (Ed. par W.A. Mason et S.P. Mendoza), pp.111-141. New York: SUNY Press.
- de Waal, F.B.M. et Johanowicz, D.L.** 1993. Modification of reconciliation behavior through social experience: An experiment with two macaque species. *Child development*, **64**, 897-908.
- de Waal, F.B.M.** 1996. Conflict as negotiation. In: *Great ape societies* (Ed. par W.C. McGrew, L.F. Marchant et T. Nishida), pp.159-172. New York: Cambridge University Press.
- Dunbar, R.I.M.** 1987. Demography and reproduction. In: *Primates societies* (Ed. par B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham et T.T. Struhsaker), pp. 240-249. Chicago: University of Chicago Press.

- Dunbar, R.I.M.** 1991. Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, **57**, 121-131.
- Gust, D.A., Gordon, T.P., Wilson, M.E., Ahmed-Ansari, A., Brodie, A. et McClure, H.M.** 1991. Formation of new social group of unfamiliar female rhesus monkeys affects the immune and pituitary-adrenocortical systems. *Brain, Behavior and Immunity*, **5**, 296-307.
- Gust, D.A. et Gordon, T.P.** 1991. Female rank instability in newly formed groups of familiar Sooty mangabeys (*Cercocebus torquatus atys*). *Primates*, **32**, 465-471.
- Gust, D.A. et Gordon, T.P.** 1996. Group formation of female pigtail macaques (*Macaca nemestrina*). *American Journal of Primatology*, **39**, 263-273.
- Hamilton, W.D.** 1964. The genetical evolution of social behavior. *Journal of theoretical biology*, **7**, 1-52.
- Judge, P.G.** 1991. Dyadic and triadic reconciliation in pigtailed macaques (*Macaca nemestrina*). *American Journal of Primatology*, **23**, 225-237.
- Kappeler, P.M. et van Schaik, C.P.** 1992. Methodological and evolutionary aspects of reconciliation among primates. *Ethology*, **92**, 51-92.
- Kappeler, P.M.** 1993. Reconciliation and post-conflict behaviour in ringtailed lemurs, *Lemur catta*, and redfronted lemurs, *Eulemur fulvus rufus*. *Animal Behaviour*, **45**, 901-915.
- Kapsalis, E. et Berman, C.M.** 1996. Models of affiliative relationships among free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). II. Testing predictions for three hypothesized organizing principles. *Behaviour*, **133**, 1235-1263.
- Kummer, H.** 1978. On the value of social relationships in non human primates: a heuristic scheme. *Social Science information*, **17**, 687-705.
- Maestripietri, D., Schino, G., Aureli, F. et Troisi, A.** 1992. A modest proposal: Displacement activities as an indicator of emotions in primates. *Animal Behaviour*, **44**, 967-979.
- Noë, R., van Schaik, C.P. et van Hooff, J.A.R.A.M.** 1991. The market effect: An explanation for pay-off asymmetries among collaborating animals. *Ethology*, **87**, 97-118.

- Rolland, N. et Roeder, J.J.** 2000. Do ringtailed lemurs (*Lemur catta*) reconcile in the hour post-conflict: A pilot study. *Primates*, **41**, 223-227.
- Rose, R.M., Bernstein, I.S., Gordon, T.P. et Catlin, S.F.** 1974. Angrogen and agression: A review and recent findings in primates. In: *Primate aggression, territoriality and xenophobia*. (Ed. par R.L. Halloway), pp. 275-304. New York: Academic Press.
- Rowell, T.E. et Rowell, C.A.** 1993. The social organization of feral *Ovis aries* ram groups in the pre-rut period. *Ethology*, **95**, 213-232.
- Sambrook, T.D., Whitten, A et Strum, S.C.** 1995. Priority of access and grooming patterns of females in a large and a small group of olive baboons. *Animal Behaviour*, **50**, 1667-1682.
- Schino, G., Schucchi, S., Maestriperi, D. et Turillazzi, P.G.** 1988. Allogrooming as a tension-reduction mechanism : a behavioral approach. *American Journal of Primatology*, **16**, 43-50.
- Schino, G.** 1998. Reconciliation in domestic goats. *Behaviour*, **135**, 343-356.
- Schino, G., Rosali, L. et Aureli, F.** 1998. Intragroup variation in conciliatory tendencies in captive japanese macaques. *Behaviour*, **135**, 897-912.
- Seyfarth, R.M.** 1977. A model of social grooming among female monkeys. *Journal of theoretical biology*, **65**, 671-698.
- Seyfarth, R.M.** 1980. The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys. *Animal Behaviour*, **28**, 798-813.
- Siegel, S. et Castellan, N.J.Jr.** 1988. *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. Montreal: McGraw-Hill.
- Silk, J.B., Cheney, D.L. et Seyfarth, R.M.** 1996. The form and function of post-conflict interactions between female baboons. *Animal Behaviour*, **52**, 259-268.
- Silk, J.B.** 1997. The function of peaceful post-conflict contacts among primates. *Primates*, **38**, 265-279.
- Southwick, C.H.** 1967. An experimental study of intragroupe agonistic behavior in free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behaviour*, **28**, 182-209.

- Swedell, L.** 1997. Patterns of reconciliation in gelada baboons (*Theropithecus gelada*): a brief report. *Primates*, **38**, 325-330.
- Thierry, B.** 1986. A comparative study of aggression and response to aggression in three species of macaques. In: *Primate ontogeny, cognition and social behaviour* (Ed. par J.G. Else et P.C. Lee), pp. 307-313. Cambridge: Cambridge University Press.
- van Hooff, J.A.R.A.M.** 1967. The facial displays of the catarrhine monkeys and apes. In: *Primates ethology* (Ed. D. Morris), pp.7-68. Londre: Weidenfield and Nicholson.
- Van Schaik, C. P.** 1983. Why diurnal primates living in groups. *Behaviour*, **87**, 120-144.
- van Schaik, C.P.** 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. In: *Comparative socioecology: the Behavioural ecology of humans and other mammals* (Ed. par V. Standen et R. Foley), pp.195-218. Oxford: Blackwell.
- Veenema, H.C., Das, V. et Aureli, F.** 1994. Methodological improvements for the study of reconciliation. *Behavioral Process* **31**, 29-38.
- Walters, R.J. et Seyfarth, R.M.** 1987. Conflict and cooperation. In: *Primates societies* (Ed. par B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham et T.T.Struchsaker), pp. 306-317. Chicago: University of Chicago Press.
- Watts, D.P.** 1995. Post-conflict social events in wild mountain gorillas (*Mammalia, Hominoidea*). I. Social interactions between opponents. *Ethology*, **100.**, 139-157.
- Watts, D.P.** 2000. Grooming between male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park.I. Partner number and diversity and grooming reciprocity. *International Journal of Primatology*, **21**, 189-210.
- York, A.D. et Rowell, T.E.** 1988. Reconciliation following aggression in Patas monkeys, *Erythrocebus patas*. *Animal behaviour*, **36**, 502-509.

REMERCIEMENTS

Ce mémoire fut rendu possible grâce à l'appui de plusieurs personnes. Tout d'abord, je tiens à remercier Bernard Chapais pour ses appuis académique et financier. La confiance qu'il a su me témoigner tout au long de ce périple dans les méandres de la recherche (!) a été une source inestimable de motivation et d'inspiration.

Je tiens aussi à remercier Carole Gauthier et Liane Savard pour m'avoir initié aux techniques de collecte des données et de m'avoir assisté, avec enthousiasme et humour, durant ma prise de données. Des remerciements également à Jean Prud'homme pour m'avoir initié à l'utilisation de certains logiciels informatiques.

Finalement, je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à Jean-Paul Gagné, Georgette Dubé, Isabelle Gagné et Annick Thibodeau pour leur amour, leur encouragement et surtout, pour l'appui inconditionnel qu'ils ont voué à ma cause !