

Université de Montréal

Influence de la date de naissance du jeune
sur le sevrage chez le macaque japonais
(*Macaca fuscata*)

par

Marjorie Juhel

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

Août, 1999

© Marjorie Juhel, 1999



3011 2 718.2

GN
4
U54
1999
V.040

Université de Montréal

Influence de la date de naissance du jeune
sur le sevrage chez le macaque japonais
(*Macaca fasciata*)

et

par

Marjorie Jubeil

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
Maîtrise en sciences (M.Sc.)
en Anthropologie

Avril 1999

© Marjorie Jubeil, 1999



Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Influence de la date de naissance du jeune
sur le sevrage chez le macaque japonais
(*Macaca fuscata*)

présenté par :

Marjorie Juhel

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Francis Forest : Président du jury
Bernard Chapais : Directeur de recherche
Norman Clermont : Membre du jury

Mémoire accepté le : 99-11-17

SOMMAIRE

Le macaque japonais est une espèce qui présente une saisonnalité dans les naissances et la reproduction, limitant ces événements à des périodes allant respectivement de mars à juillet et de septembre à janvier.

Plus une femelle commence à s'accoupler tôt dans la saison de reproduction, meilleures sont ses chances de procréer. Les femelles non allaitantes se reproduisent significativement plus tôt que les autres mais il existe également une variabilité dans la date du retour à l'activité sexuelle chez les femelles allaitantes qui est fonction de leur date de parturition. En effet, plus une femelle donne naissance tard, plus l'intervalle entre sa parturition et son retour à la reproduction sera court. Sachant que l'allaitement inhibe la reproduction de la mère (aménorrhée lactationnelle), cela signifie que les jeunes nés tardivement dans la saison des naissances devraient être sevrés en plus bas âge que ceux nés précocement. Nous voulons tester l'hypothèse que cette relation entre la date de parturition et celle du retour à la reproduction d'une femelle puisse être à l'origine d'une partie de la variabilité observée dans les rapports mère-jeune durant les premiers mois de la vie de ce dernier.

Ce mémoire étudie le déroulement du sevrage des jeunes en fonction de leur date de naissance pour vérifier si ce facteur a un effet sur la nature des rapports qu'entretiennent la mère et son jeune. L'étude a été réalisée à partir de l'observation de dix jeunes femelles, nées au Laboratoire de primatologie de l'Université de Montréal durant les années 1987 et 1989. La période d'étude recouvre à la fois celle

du sevrage des jeunes et celle du retour à l'activité sexuelle de leur mère durant la saison de reproduction qui suit leur naissance.

Les résultats de notre étude confirment le fait que la longueur de l'intervalle entre la parturition et le retour à l'activité sexuelle de la mère est négativement corrélée à la date de naissance relative du jeune. De ce fait, les jeunes nés précocement seront plus âgés que ceux nés tardivement au moment du retour à la reproduction de leur mère.

L'étude des rapports entre la mère et son jeune indique qu'à partir de la 22^{ème} semaine de leur vie, les jeunes nés tardivement passent plus de temps à proximité de leur mère que ne le font ceux nés précocement. Bien qu'aucun des comportements de la mère et du jeune n'ait permis de déceler de différences significatives entre les deux groupes, certains d'entre eux, tels que ceux de retenue, de récupération, d'évitement maternel et de morsure douce, indiquent une tendance des femelles à entreprendre le sevrage de leur jeune de façon plus précoce lorsque ceux-ci sont nés tardivement. Bien qu'ils soient en plus bas âge, les sujets de naissances tardives ne sont pas plus affectés par le retour à la reproduction de leur mère que ne le sont les sujets de naissances précoces. Ceci indique donc que les sujets de nos deux groupes ont acquis à cette époque un niveau d'autonomie face à leur mère qui est similaire.

Cette étude permet donc de souligner l'importance de la date de naissance du jeune quant à l'origine de la variabilité observée dans les rapports entre la mère et son jeune et ce particulièrement en ce qui a trait à la proximité et à la précocité du sevrage.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES TABLEAUX	iii
LISTE DES FIGURES	iv
INTRODUCTION	1
La notion de sevrage ; définition.....	1
Le sevrage ; variations interspécifiques et intraspécifiques.....	3
Effet du jeune sur la reproduction future de la mère.....	6
La présente recherche.....	12
MÉTHODOLOGIE	14
I. Sujets et environnement.....	14
II. Méthodes de collecte de données.....	17
III. Comportements étudiés et méthodes d'analyse.....	21
RÉSULTATS	27
I. L'intervalle entre la parturition et l'activité sexuelle.....	27
II. Les rapports mère-jeune.....	29
1. La proximité.....	29
2. Les comportements du jeune.....	33
3. Les comportements de la mère.....	35
III. Retour à la reproduction.....	42
1. La proximité.....	49
2. Les comportements du jeune.....	49
3. Les comportements de la mère.....	50
DISCUSSION	51
CONCLUSION	66

BIBLIOGRAPHIE _____ **68**

ANNEXE 1 : Nombre de minutes recueillies pour chacun des sujets et
chacune des tranches d'âges étudiées _____ **vi**

ANNEXE 2 : Éthogramme du macaque japonais _____ **vii**

ANNEXE 3 : Compilation des résultats de l'analyse statistique des données _____ **xiv**

1. Analyse des rapports mère-jeune en fonction de l'âge du jeune.....xiv
2. Analyse des rapports mère-jeune en fonction du retour
à la reproduction de la mère.....xvi
3. Analyse des rapports mère-jeune au sein du groupe de naissances
précoces en fonction de la présence d'une sœur immature.....xvii
4. Analyse de certains comportements du rapport mère-jeune.....xix

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I : Date de naissance des sujets. _____ 17

Tableau II : Répartition des sujets en fonction de leur date de naissance relative en jours par rapport à la médiane. _____ 25

Tableau III : Date de retour à la reproduction et P.M.I., en jours, obtenus pour chacune des mères des sujets. _____ 28

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Relation entre le taux d'investissement parental (PI'), soit la mesure du nombre d'unités de ressources parentales investies par unité de temps, et l'âge du jeune (Tiré de Martin, 1984).	3
Figure 2 : Représentation graphique du modèle de contrôle lactationnel et environnemental de l'activité sexuelle chez la femelle du macaque rhésus (Tiré de Johnson et al., 1993).	9
Figure 3 : Composition démographique du groupe étudié, en 1989, en fonction des matrilignages, de l'âge et du sexe.	15
Figure 4 : P.M.I. en fonction de la date de naissance relative des jeunes, avec courbe de régression linéaire.	29
Figure 5 : Effet de la date de naissance sur la proximité stricte en fonction de l'âge de l'enfant.	30
Figure 6 : Effet de la date de naissance sur la proximité globale en fonction de l'âge du jeune.	31
Figure 7 : Effet de la date de naissance sur la responsabilité de la mère dans le maintien de la proximité (Indice de Hinde) en fonction de l'âge de l'enfant.	32
Figure 8 : Effet de la date de naissance sur l'allaitement en fonction de l'âge du jeune.	33
Figure 9 : Effet de la date de naissance sur le contact en fonction de l'âge du jeune.	34
Figure 10 : Effet de la date de naissance sur le taux de weaning gecker en fonction de l'âge du jeune.	35
Figure 11 : Effet de la date de naissance sur le toilettage en fonction de l'âge du jeune.	36

Figure 12 : Effet de la date de naissance sur les retenues exprimées par la mère en fonction de l'âge du jeune. _____	37
Figure 13 : Effet de la date de naissance sur les récupérations en fonction de l'âge du jeune. _____	38
Figure 14 : Effet de la date de naissance sur l'évitement maternel en fonction de l'âge du jeune. _____	39
Figure 15 : Effet de la date de naissance sur les morsures douces en fonction de l'âge du jeune. _____	40
Figure 16 : Effet de la date de naissance sur les menaces et agressions en fonction de l'âge du jeune. _____	41
Figure 17 : Effet de la date de naissance sur les mesures de la proximité en fonction du retour à la reproduction de la mère. _____	45
Figure 18 : Effet de la date de naissance sur les comportements du jeune en fonction du retour à la reproduction de la mère _____	46
Figure 19 : Effet de la date de naissance sur les mesures de la proximité en fonction du retour à la reproduction de la mère _____	47

INTRODUCTION

La notion de sevrage; définition

La période de sevrage est une période capitale dans le développement d'un individu puisqu'il s'agit d'une transition qui le mènera de l'état de dépendance aux parents à l'état d'indépendance. Bien que son importance soit reconnue, il est relativement difficile de trouver une définition précise du sevrage et ce, parce que ce terme peut prendre différents degrés de signification.

Dans un sens large, la notion de sevrage peut être définie comme l'ensemble des changements comportementaux, nutritionnels, morphologiques et physiologiques qu'englobe la transition vers le stade d'adulte indépendant. Il s'agit donc d'une transformation fondamentale qui peut constituer une très longue période dans l'ontogenèse d'un individu (Galef, 1981).

Le plus souvent, le terme de sevrage est utilisé dans un sens plus restreint et également plus précis. Il est alors défini comme "une période relativement brève dans l'ontogenèse des mammifères durant laquelle la progéniture passe du lait maternel à l'alimentation solide comme source de nutrition" (Martin, 1984, p.1257, traduction de l'auteur). Même si la période est brève, il est important de noter que le sevrage est avant tout un processus graduel composé d'une réduction progressive de la quantité de lait maternel consommée par le jeune, compensée par une augmentation progressive de la consommation d'aliments solides et accompagnée de changements profonds dans la relation qui unit la mère et son jeune.

Du fait de l'aspect graduel de ce processus, il est difficile de se baser sur l'aspect nutritionnel pour déterminer les limites temporelles de la période de sevrage. En effet, la première ingestion d'aliments solides a généralement lieu bien avant que le lait ne cesse d'être la principale source nutritionnelle. De même, des tétées sporadiques, souvent non nutritionnelles d'ailleurs, peuvent avoir lieu bien après que le jeune ait acquis son indépendance alimentaire. Ces contraintes nous poussent donc à regarder les changements qui ont lieu durant le sevrage dans un sens plus large, c'est-à-dire, en termes d'évolution de l'investissement parental.

L'investissement parental (ou "Parental Investment : PI") sera défini comme "toute action faite par le parent pour le jeune qui augmente les chances de survie du jeune tout en diminuant les capacités du parent d'investir dans une autre progéniture" (Trivers, 1972). L'investissement parental constitue donc une mesure de l'ensemble des formes de soins parentaux. Or, le concept de sevrage réfère à une évolution de l'investissement parental en fonction du temps. C'est pourquoi, Paul Martin (1984) nous propose de déterminer les limites temporelles du processus de sevrage en fonction du taux d'investissement parental, c'est à dire, "du nombre d'unités de ressources parentales investies par unité de temps" (Martin, 1984, p.1258, traduction de l'auteur) (Fig. 1).

Après une période de croissance régulière lorsque le jeune est en bas âge, le taux d'investissement parental (PI') chute brutalement jusqu'à atteindre un niveau relativement stable qui reflète les soins parentaux résiduels qui persistent une fois l'indépendance du jeune acquise.

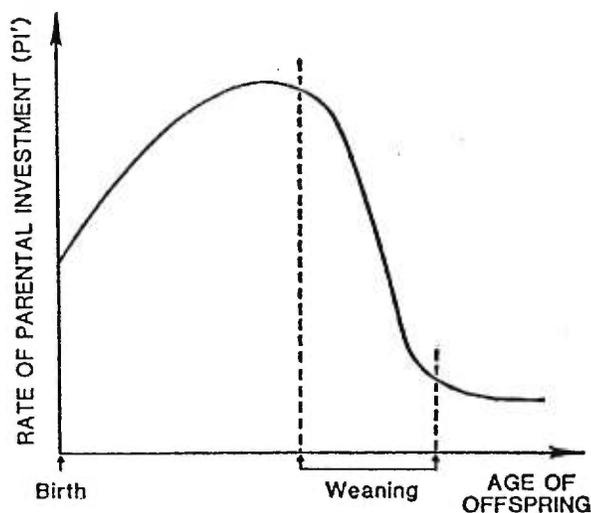


Figure 1 : Relation entre le taux d'investissement parental (PI'), soit la mesure du nombre d'unités de ressources parentales investies par unité de temps, et l'âge du jeune (Tiré de Martin, 1984).

Le taux d'investissement parental nous permet donc de définir relativement précisément le processus de sevrage comme la période durant laquelle le PI' chute le plus brutalement.

Le sevrage ; variations interspécifiques et intraspécifiques

La littérature disponible sur la période de sevrage révèle que, chez les primates non humains, ce processus s'effectue de façon similaire pour toutes les espèces. Toutefois, on observe de nombreuses variations interspécifiques quant au moment d'apparition, à la durée et à l'intensité du sevrage (De Vore, 1963; Jay, 1963; Rosenblum, 1971; Altmann, 1980; Lee, 1984; Chism, 1986). L'existence de cette variabilité était intuitivement prévisible puisque les espèces présentent des différences physiologiques quant à la vitesse de maturation, la durée de gestation et

l'espace des naissances. De plus, elles vivent dans des environnements physiques et sociaux qui peuvent être très différents.

Les études intraspécifiques ont quant à elles révélé l'existence de variations parfois très prononcées à l'intérieur d'une même espèce. Les premières variations observées sont issues de la comparaison de groupes d'individus vivant dans des environnements différents. Ainsi, la qualité et la richesse du milieu de vie sont sources de variations dans les comportements maternels durant le sevrage. (Harlow *et al.*, 1963; Jensen *et al.*, 1967; Rosenblum, 1971; Hinde 1974). Dans le même ordre d'idées, des différences comportementales ont été observées entre les groupes vivant en nature et en captivité (Berman, 1980; Horvat et Kraemer, 1982).

L'existence de variations intraspécifiques entre des individus vivant dans les mêmes conditions est connue mais reste à ce jour relativement mal expliquée. La plupart des études portant sur les variations individuelles dans les rapports entre la mère et son jeune ont été effectuées entre le milieu des années 60 et des années 70. Ces études ont le plus souvent été réalisées en captivité sur des individus vivant dans des environnements sociaux très restreints. Pour cette raison peut-être, l'accent n'y était mis, dans la plupart des cas, que sur les facteurs traditionnels suivants : le rang de dominance de la mère, sa parité (c'est à dire, le fait qu'elle ait ou non mené à terme une gestation au préalable) et le sexe du jeune. Ces études ont souvent produit des résultats contradictoires et n'offrent pas d'explication réellement satisfaisante à l'apparente inconstance des relations entre la mère et son jeune.

Depuis le début des années 80, la qualité des données issues de groupes vivant en nature ou en semi-captivité a permis d'élargir le spectre de facteurs testés et ce ,

notamment parce que l'environnement social des individus étudiés était beaucoup plus riche (Haraiwa, 1981 ; Rajpurohit *et al.*, 1991). Berman (1984), dans son étude sur le macaque rhésus, distingue les facteurs traditionnels (rang de dominance de la mère, parité et sexe du jeune) et les facteurs non traditionnels (âge de la mère, expérience maternelle et nombre de frères (ou sœurs mais germains de même mère) immatures dont dispose le jeune à l'intérieur de son groupe). Chacun des facteurs traditionnels testés ne se révèle que faiblement associé aux variations observées dans les rapports entre la mère et son jeune. En contrepartie, les facteurs non traditionnels le sont beaucoup plus fortement. L'âge et le degré d'expérience de la mère sont tous deux reliés aux variations observées parce qu'ils sont généralement corrélés au nombre de frères immatures dans le groupe, facteur qui s'avère très probant pour expliquer les variations du rapport mère-jeune (Berman, 1984, 1992).

Les résultats précédents quant à l'analyse des rapports entre la mère et son jeune nous encouragent à mettre l'accent non pas uniquement sur les facteurs traditionnels propres à chacun des individus mais également sur les facteurs liés à l'environnement physique et social dans lequel ces individus se développent.

Nancy Collinge (1987, 1991) est l'un des rares chercheurs à avoir travaillé sur la période de sevrage chez le macaque japonais. Ses recherches révèlent une grande variabilité des les comportements maternels exprimés durant le sevrage qui ne peuvent être expliqués par les facteurs sociologiques testés, c'est-à-dire, le rang de dominance, la parité, l'âge et le nombre d'enfants immatures de la mère ainsi que l'âge et le sexe du jeune. L'état reproducteur de la mère, ou plus précisément sa condition d'œstrus (période d'ovulation) semble être le seul facteur qui permette

de prédire l'intensité du rejet maternel. En effet, les femelles rejettent significativement plus leur jeune au moment où elles deviennent en œstrus (Collinge, 1987, 1991). La variabilité comportementale du jeune se limite quant à elle aux réactions de stress et aux demandes d'allaitement et s'avère positivement reliée à l'intensité du rejet maternel. La variabilité observée entre les jeunes semble donc être davantage fonction de la variabilité comportementale des mères et de leur condition d'œstrus que de la diversité comportementale propre aux jeunes (Collinge, 1987, 1991; Gomendio, 1991).

Effet du jeune sur la reproduction future de la mère

L'intervalle entre deux naissances s'organise, du point de vue de la reproduction de la femelle en trois phases. La première en est une de stérilité, dite *aménorrhée post-partum ou lactationnelle*. Durant la seconde, la femelle présente un nombre variable de cycles menstruels, chacun d'eux accompagné d'une ovulation. La troisième phase est celle de la gestation, une fois que la conception a eu lieu.

Si la durée de la gestation est à peu de choses près toujours la même pour une même espèce, les deux phases qui la précèdent sont quant à elles sujettes à de fortes variations interindividuelles. Cette variabilité lorsqu'elle est observée entre des groupes différents, peut parfois s'expliquer par l'effet des conditions environnementales et notamment, des ressources nutritionnelles disponibles (Altmann *et al.*, 1978).

La présence d'un jeune en bas âge affecte également la durée de l'*aménorrhée post-partum* et le nombre de cycles reproducteurs effectués avant la nouvelle conception (Gomendio, 1989). Cet effet est particulièrement visible lorsqu'on compare les femelles dont le jeune est décédé en bas âge à celles dont le jeune survit encore. Chez le babouin par exemple, une mère présente son premier cycle menstruel trois semaines environ après le décès de son jeune alors que lorsque le jeune survit, le premier cycle menstruel apparaît en moyenne douze mois après la parturition (Altmann *et al.*, 1977). De plus, les femelles qui sont accompagnées de leur jeune présentent un nombre deux fois plus élevé de cycles menstruels avant la conception que les femelles dont le jeune est décédé (Altmann *et al.*, 1978).

On peut s'attendre à ce que la perte d'un enfant en bas âge ait moins d'effet sur la reproduction future de la mère lorsque l'espèce présente un saison de reproduction puisque l'intervalle des naissances est alors au minimum d'un an. Toutefois, chez le macaque japonais, les études en nature ont révélé que l'intervalle entre deux naissances consécutives est le plus souvent de deux ans (Tanaka *et al.*, 1970; Takahata, 1980). La perte d'un jeune dans les six premiers mois de sa vie entraîne alors une réduction de l'intervalle des naissances de sorte que les femelles non allaitantes sont beaucoup plus susceptibles de donner naissance à nouveau l'année suivante (95 pour-cent de chances) que ne le sont les femelles allaitantes (9 pour-cent de chances) (Tanaka *et al.*, 1970).

Plus récemment, une étude a démontré qu'en captivité, du fait de la régularité et de la qualité des ressources alimentaires disponibles, l'intervalle des naissances chez le macaque japonais pouvait être réduit, dans la grande majorité des cas, à un an

(Scucchi, 1984). Dans de telles conditions, la présence du jeune ne semble plus avoir d'impact sur la fertilité de la mère. Toutefois, les femelles qui ont donné naissance tardivement et qui, de ce fait, allaitent durant une partie, voire la totalité de la saison de reproduction, présentent un taux de conception beaucoup plus faible que les femelles qui ont donné naissance tôt dans la saison des naissances (Scucchi, 1984). Ces résultats indiquent que si l'allaitement perd son impact sur l'espacement des naissances lorsque les conditions environnementales sont très favorables, il maintient néanmoins son effet sur les chances de conception de la mère.

L'étude des conséquences attribuables à la date de la naissance du jeune sur la reproduction future de la mère a été récemment approfondie. Lorsque l'intervalle entre la parturition et le retour à la reproduction ("Parturition-Mating Interval : P.M.I.") est mesuré chez le macaque rhesus, il s'avère négativement corrélé à la date de naissance relative du jeune (Malik *et al.*, 1992; Johnson *et al.*, 1993). Plus précisément, "un délai d'un jour dans la date de parturition d'une femelle entraîne en moyenne, un délai d'un peu moins qu'une demi journée dans sa date de retour à la reproduction" (Malik *et al.*, 1992). En d'autres termes, plus une femelle donne naissance tardivement, plus son P.M.I. sera court et plus sa progéniture sera jeune au moment où elle effectuera son retour à l'activité sexuelle.

Sachant que l'allaitement inhibe la reproduction de la mère (*aménorrhée post-partum*) et que le taux d'allaitement est fonction de l'âge, on pourrait s'attendre à ce que la longueur du P.M.I. ne soit déterminée que par le degré de développement du jeune, tel que c'est le cas pour les espèces dont la reproduction est non saisonnière (Altmann *et al.*, 1978). Chez les espèces qui présentent une saison de reproduction, et

c'est le cas chez le macaque rhésus, les facteurs internes (allaitement) et environnementaux agissent de concert pour déterminer le moment du retour à la reproduction d'une femelle. Johnson *et al.* (1993) nous proposent un modèle pour mieux comprendre cette interaction et la façon dont elle agit pour déterminer la longueur du P.M.I. (Figure 2).

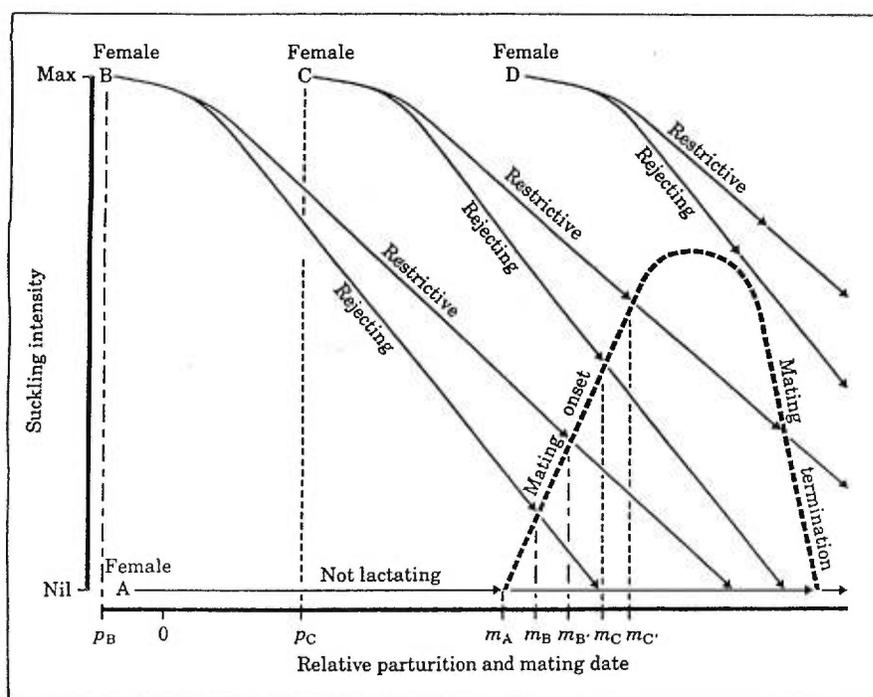


Figure 2 : Représentation graphique du modèle de contrôle lactationnel et environnemental de l'activité sexuelle chez la femelle du macaque rhésus (Tiré de Johnson *et al.*, 1993). Le jour 0 représente la médiane des dates de parturition pour un groupe donné et une année donnée. Les jours p_B et p_C représentent respectivement les dates de parturition des femelles B et C. Le jour m_A représente la date de retour à l'activité sexuelle de la femelle A et les dates m'_B , m'_B' , m'_C , m'_C' les dates potentielles du retour à l'activité des femelles B et C.

Les limites temporelles de la période durant laquelle la reproduction peut avoir lieu sont définies par des facteurs environnementaux. Au tout début de cette période, le pouvoir inhibiteur de l'allaitement est au plus fort, ce qui implique que seules les femelles non allaitantes puissent se reproduire (femelle A dans la Figure 2). Par la suite, la nature de plus en plus stimulante de l'environnement entraîne une diminution progressive du pouvoir inhibiteur de l'allaitement. De ce fait, certaines femelles allaitantes peuvent commencer à se reproduire (femelle B dans la Figure 2). Plus la saison de reproduction avance et plus le seuil minimum d'intensité d'allaitement permettant la reproduction augmente, entraînant ainsi le retour à l'activité sexuelle chez des femelles qui présentent une intensité d'allaitement de plus en plus grande (femelle C dans la Figure 2). Après avoir atteint un zénith, la capacité de l'environnement à faciliter la reproduction des femelles diminue. En fait, les conditions environnementales perdent peu à peu leur pouvoir stimulateur pour redevenir progressivement inhibitrices. Ce changement s'accompagne de la restauration graduelle du plein pouvoir inhibiteur de l'allaitement. Au même titre que l'intensité d'allaitement d'une femelle retardait l'apparition de son activité sexuelle, elle limitera également sa durée puisque les femelles allaitantes seront les premières à cesser leurs accouplements.

L'intensité d'allaitement est fortement dépendante de l'âge du jeune mais elle varie malgré tout d'un individu à l'autre et ce notamment en fonction du niveau d'autonomie du jeune. Le comportement maternel peut, selon le cas, favoriser (femelles rejetantes = "rejecting") ou retarder (femelles restrictives = "restrictives") le développement de cette autonomie. Les femelles rejetantes présenteront donc à âge

égal du jeune, un taux d'allaitement plus faible que celles qui sont restrictives. De ce fait, les femelles rejetantes pourront donc commencer à s'accoupler plus tôt que les femelles restrictives.

Si la date de naissance du jeune est trop tardive, l'intensité d'allaitement risque de se maintenir à un niveau trop élevé durant la période où la reproduction peut avoir lieu pour que la femelle puisse effectuer son retour à l'activité sexuelle, comme c'est le cas dans le modèle pour la femelle D (Figure 2).

Le modèle présenté permet de mettre l'accent sur l'impact de la date de naissance du jeune sur la future reproduction de la mère. En effet, les femelles qui donnent naissance tardivement disposent d'un laps de temps disponible pour l'activité sexuelle plus court que celles qui donnent naissance tôt. De ce fait, le nombre de cycles menstruels et donc d'ovulations sera également réduit, ce qui peut limiter fortement, voire réduire à néant, les chances de concevoir à nouveau l'année suivante. Toutefois, par le biais de son attitude envers son enfant, la femelle peut quelque peu limiter l'impact d'une parturition tardive. En effet, si le comportement maternel est restrictif, il permettra de réduire la longueur du P.M.I. et de ce fait, non seulement d'augmenter les chances de conception mais également, si celle-ci a lieu, de permettre qu'elle puisse être plus précoce. Dans une telle situation, l'attitude restrictive de la mère peut avoir des conséquences très favorables en termes de succès reproducteur puisque si la conception a effectivement lieu relativement précocement, la date de la seconde parturition en sera d'autant moins tardive, d'où pour la saison de reproduction ultérieure, un retour à l'activité sexuelle plus précoce.

LA PRÉSENTE RECHERCHE

Si la longueur de l'intervalle entre la parturition et le retour à l'activité sexuelle d'une femelle varie en fonction de la date de naissance de sa progéniture, les jeunes nés tardivement seront moins âgés lorsque leur mère commencera à se reproduire. De ce fait, ils devront acquérir leur autonomie, tout au moins nutritionnelle, dans un délai plus court que ceux nés précocement.

Nous croyons qu'il est légitime de voir dans cette assomption, une possible source d'explication quant à la variabilité interindividuelle observée durant la période de sevrage. C'est pourquoi, ce projet se propose d'étudier, chez le macaque japonais, l'effet de la date de naissance du jeune sur les rapports entre la mère et sa progéniture pendant les semaines qui précèdent et englobent la période de sevrage. Parmi les multiples questions auxquelles nous espérons répondre, les principales sont :

- 1) La date de parturition d'une mère, soit celle de la naissance du jeune, influence-t-elle la date de retour à la reproduction de cette femelle? Si oui, de quelle façon cette influence agit-elle et quelles sont ses conséquences sur l'intervalle entre la parturition et le retour à l'activité sexuelle de la mère?
- 2) La date de naissance du jeune influence-t-elle le déroulement du sevrage du jeune? Si oui, quels sont les comportements du rapport mère-jeune qui sont

sensibles à cette influence? À partir de quel âge et de quelle façon cette influence agit-elle?

- 3) Si des dates de naissances variables engendrent des différences quant à l'âge du jeune au moment du retour à l'activité sexuelle de sa mère, celle-ci affecte-t-elle davantage les enfants nés tardivement que ceux nés précocement?

La validité de notre hypothèse a été testée à partir de l'analyse des observations réalisées au laboratoire de primatologie de l'Université de Montréal sur un groupe de dix jeunes femelles nées entre les années 1987 et 1989.

MÉTHODOLOGIE

I SUJETS ET ENVIRONNEMENT

La présente recherche a été effectuée à partir de l'observation du groupe de macaques japonais (*Macaca fuscata*) du laboratoire de primatologie de l'Université de Montréal. Cette colonie, issue de la troupe Arashiyama A du Japon, fut au préalable transférée au Texas en 1972 (Clark & Mano, 1975) puis établie à Montréal en 1984 (Chapais, 1988a). Elle comprenait initialement un mâle adulte non - apparenté et trois matrilignages de composition démographique très similaire puisque composés d'une mère (A, B et C) et de ses trois ou quatre premiers descendants, selon le cas. Les matrilignages A et C étaient issus d'une même généalogie mais étaient toutefois assez distants, génétiquement parlant, puisque reliés par leur arrière-grand-mère. Le matrilignage B, quant à lui, provenait d'une généalogie distincte. Chacune des mères, ainsi que certaines de leurs filles adultes, ont par la suite donné naissance à de nouveaux jeunes, de sorte que lorsque les dernières données utilisées dans cette étude furent recueillies, le groupe comprenait 31 individus (Figure 3).

Depuis l'arrivée du groupe au laboratoire, la hiérarchie de dominance est demeurée stable. Les femelles s'organisaient selon le système de dominance matrilineaire, c'est à dire que le rang maternel se transmettait de mère en fille. Une femelle était donc dominante par rapport aux femelles qui étaient subordonnées à sa mère (Chapais, 1988b). On obtenait donc une hiérarchie de matrilignages où les

individus du matrilignage A dominaient ceux du B et du C, ceux du B dominaient ceux du C. Le rang des femelles par rapport à celui de leurs sœurs était inversement proportionnel à l'ordre des naissances, c'est à dire que les cadettes dominaient leurs sœurs aînées. Le mâle alpha, quant à lui, dominait l'ensemble des individus.

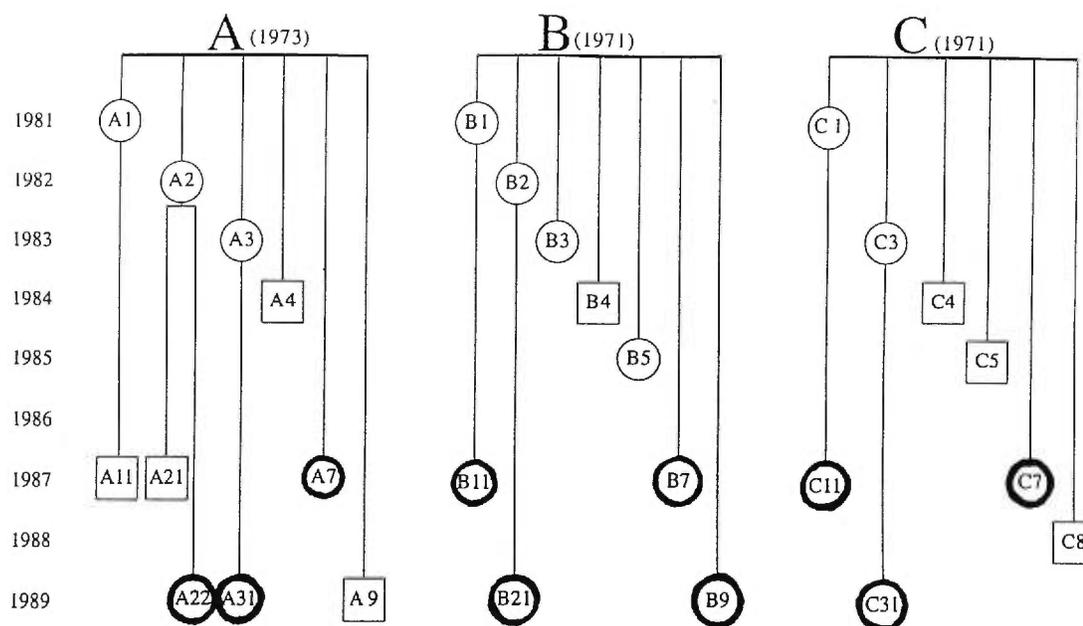


Figure 3 : Composition démographique du groupe étudié, en 1989, en fonction des matrilignages, de l'âge et du sexe. Le mâle alpha, né en 1979, n'apparaît pas sur la figure.
 □ : Mâle ○ : Femelle ● : Sujets de notre étude

Le laboratoire de primatologie était composé de cinq pièces intérieures et d'un enclos extérieur, reliés les uns aux autres et maintenus ouverts pour permettre une utilisation libre de l'espace disponible. Toutes les pièces, ainsi que l'enclos, étaient équipées de poutres de bois et de câbles suspendus favorisant l'utilisation de l'espace tridimensionnel. Le sol des pièces intérieures était recouvert de copeaux de bois, parmi lesquels étaient dispersés des graines de céréales (maïs, blé, graines de tournesol, etc.) et des biscuits pour singes, permettant ainsi de reproduire le comportement de fourragage tel qu'on le retrouve en milieu naturel. Des fruits et des légumes étaient également distribués tous les deux jours et l'eau était disponible en permanence.

Lors des périodes d'observations, l'espace disponible était limité à deux pièces intérieures (7.2 x 4.4 x 3 m ; 4.7 x 3.3 x 3 m) et à l'enclos extérieur (10 x 3 x 5 m) (Chapais, 1988a) mais les individus continuaient à y circuler librement. Le poste d'observation offrant une visibilité simultanée de ces trois pièces, cette restriction spatiale permettait de suivre un individu dans ses déplacements sans jamais risquer de le perdre de vue.

Dans le cadre de ce mémoire, nous avons limité notre projet à l'étude des dix femelles nées au cours des années 1987 et 1989. La répartition de ces individus à travers les matrilignages de la colonie est respectivement de 3, 4 et 3 pour les lignages A, B et C (Figure.3).

La date de naissance de chacun des sujets est indiquée dans les tableaux Ia et Ib.

Tableau I : Date de naissance des sujets.

a) Cohorte 1987

Nom du jeune	Date de naissance
B7	18 / 02 / 1987
A7	20 / 03 / 1987
C11	21 / 03 / 1987
C7	26 / 04 / 1987
B11	01 / 06 / 1987

b) Cohorte 1989

Nom du jeune	Date de naissance
B9	03 / 04 / 1989
A22	08 / 04 / 1989
B21	17 / 04 / 1989
C31	17 / 05 / 1989
A31	20 / 05 / 1989

II MÉTHODES DE COLLECTE DE DONNÉES

La présente étude a nécessité l'utilisation de deux banques de données différentes, soit celle portant sur l'activité sexuelle des mères des sujets durant la saison de reproduction et celle portant sur le comportement des sujets à travers leurs interactions avec leur mère durant les premiers mois de leur vie.

La constitution de ces banques de données a fait appel à trois méthodes d'échantillonnage dont les principales caractéristiques sont résumées ici.

- L'échantillonnage par centrations successives (ou focal sampling) fournit un enregistrement continu, mais de durée limitée, de l'ensemble des comportements émis par le sujet observé (focal) ainsi que par ceux qui interagissent directement avec lui.

- L'échantillonnage par balayages instantanés consiste à effectuer, à intervalles de temps réguliers (dans cette étude, d'une minute) un balayage visuel ponctuel permettant de noter l'activité du sujet observé ainsi que celle des individus situés à proximité.
- L'échantillonnage *ad libitum*, centré sur certains comportements, permet l'observation simultanée d'un groupe d'individus, en enregistrant successivement l'apparition des comportements définis comme pertinents pour l'étude en cours.

II.1. BANQUES DE DONNÉES SUR LES SAISONS DE REPRODUCTION

Chez le macaque japonais, la saison de reproduction se situe généralement entre les mois de septembre et mars et peut varier légèrement d'une année à l'autre, en fonction notamment de la proportion de femelles allaitantes dans le groupe (Chapais & Mignault, 1991). Les saisons de reproduction auxquelles nous avons fait appel dans notre étude sont celles qui suivent la naissance des sujets, c'est-à-dire la saison 1987-1988 pour les mères des jeunes nés en 1987, et 1989-1990 pour celles des jeunes nés en 1989.

Au cours de la saison 1987-1988, les observations ont été réalisées par la méthode de centration successive sur chacune des femelles sexuellement matures. Parallèlement, les interactions sexuelles ayant lieu pendant la prise de données mais ne faisant pas intervenir le focal, ont également été recueillies par échantillonnage *ad libitum*. Les observations ont été effectuées quotidiennement, à raison de 5,5 heures par jour pendant 182 jours (Chapais et Mignault, 1991).

Au cours de la saison de reproduction 1989-1990, du fait des contraintes posées par les autres projets en cours au laboratoire, les données sur les interactions sexuelles ont été recueillies par échantillonnage *ad libitum*, lors des centrations successives effectuées sur les individus immatures. La qualité des conditions d'observation offertes par le laboratoire permettait l'utilisation de la méthode d'échantillonnage *ad libitum* sans risque de perte importante d'informations, surtout dans le cas d'un comportement de longue durée tel que celui de l'interaction sexuelle.

Les informations extraites de ces banques de données visaient à déterminer le moment à partir duquel les mères avaient effectué leur retour à la reproduction. Pour ce faire, nous n'avions nullement besoin de calcul de durée ou de fréquence d'interactions sexuelles, ce qui explique que nous ayons pu travailler sans contraintes à partir de deux banques de données réalisées à partir de méthodes d'observations différentes.

La collecte de données a été réalisée par quatre observateurs différents. Des tests ont été effectués afin de s'assurer de l'uniformité de la prise de données. En ce qui a trait au comportement ciblé lors de l'étude, soit le comportement de monte, l'accord inter - observateur était de 100 % .

II.2. BANQUES DE DONNÉES SUR LE RAPPORT MÈRE - ENFANT

Les dix femelles qui composent notre échantillon ont été observées presque quotidiennement de la 13^{ème} à la 36^{ème} semaine de leur vie. Cette période englobe l'ensemble de la période de sevrage du jeune ainsi que celle du retour à la reproduction de la mère.

La cohorte 1987 a été observée par balayages instantanés et centrations successives sur les sujets du 12 juin 1987 au 7 février 1988. Les observations se déroulaient entre 9h00 et 16h00, par tranches de 15 minutes, à raison de 2 périodes d'observations par jour et par sujet. L'une de ces périodes avait lieu le matin, l'autre l'après-midi. L'ordre d'observation des sujets était déterminé de façon aléatoire, chaque matin, de sorte qu'aucun biais ne soit introduit en raison de l'heure exacte à laquelle les sujets étaient observés.

La cohorte 1989 a été observée selon le même protocole du 26 juin 1989 au 26 janvier 1990. Toutefois, cette année-là, le nombre d'individus faisant l'objet d'observations pour les projets en cours au laboratoire était beaucoup plus élevé que lors des années précédentes. De ce fait, le temps d'observation consacré à nos sujets de la cohorte 1989 a dû être réduit à une moyenne d'une session d'observation de 10 minutes par sujet et par jour.

L'annexe I présente le nombre de minutes d'observations recueillies pour chaque sujet et chaque tranche d'âge. Du fait des contraintes imposées par les différents projets en cours au laboratoire, nos banques de données présentent, pour certains sujets et certaines tranches d'âges, des informations manquantes, particulièrement dans le cas de la cohorte 1989.

Quatre observateurs ont participé à la réalisation des banques de données sur le rapport mère – enfant (Carole Gauthier, Alain Houle, Michelle Girard et Christiane Mignault). Plusieurs accords inter - observateurs ont été effectués pour s'assurer de l'uniformité de la prise de données. La moyenne de ces tests révèle un accord de 90 %.

III COMPORTEMENTS ÉTUDIÉS ET MÉTHODES D'ANALYSE

III.1. RETOUR À LA REPRODUCTION DE LA MÈRE

La partie de ce projet qui a été consacrée à l'étude des saisons de reproduction visait à déterminer la date à partir de laquelle les femelles allaitantes ont effectué leur retour à la reproduction. Cette détermination a été effectuée à partir de l'étude des montes recensées, que celles-ci soient hétérosexuelles ou homosexuelles.

Chez le macaque japonais, les femelles s'impliquent fréquemment dans des relations homosexuelles, aussi bien en nature qu'en captivité (Vasey, 1996). Lors de l'activité sexuelle avec un partenaire de même sexe, la femelle présente toutes les caractéristiques visibles de l'œstrus : rougeur faciale, enflures périnéales, taux élevé de vocalisations, etc. (Chapais & Mignault, 1991). Bien que l'activité homosexuelle ne soit pas à proprement parler une activité reproductive, elle révèle la réceptivité sexuelle de la femelle et sa condition d'œstrus.

Au même titre que nous avons choisi de ne pas distinguer la nature hétérosexuelle ou homosexuelle d'une monte, nous n'avons pas distingué non plus les différents types de montes observées (monte assise, monte couchée, avec ou sans poussée pelvienne, etc.), considérant qu'elles sont dans tous les cas, révélatrices de l'activité sexuelle de l'individu.

La première monte observée ne doit pas être considérée, à elle seule, comme un indicateur fiable de l'activité sexuelle d'une femelle puisque ce comportement peut être exprimé dans différents contextes et différents buts. Par conséquent, seules les montes en série ont été considérées, c'est-à-dire un minimum de 3 montes

consécutives dans une même période de dix minutes (Vasey, 1996). De plus, pour que l'activité sexuelle d'une femelle soit prise en compte, on doit s'assurer qu'elle ne soit pas passagère. C'est pour cette raison qu'un critère de durabilité a été imposé, c'est-à-dire qu'une seconde monte en série devait être observée dans les trois jours qui suivaient la première. Si les premières montes en série observées ne répondaient pas à ce critère, le retour à la reproduction était fixé en fonction de la première série de montes qui respecte cette condition.

III.2. RAPPORTS MÈRE – ENFANT

La banque de données sur le rapport mère – enfant, notamment parce qu'elle a été réalisée par centration successive sur le sujet, constitue une excellente source d'information sur le comportement du jeune mais aussi sur celui de sa mère et sur la nature de leurs interactions.

Les comportements ciblés, dans le cas du jeune, étaient le mamelon dans la bouche, le contact physique, la proximité, les approches, les éloignements et les cris de sevrage, dits “weaning gecker”.

Dans le cas de la mère, ces comportements étaient le toilettage, les retenues, les récupérations, les approches, les éloignements, les évitements (évite contact, évite mamelon dans la bouche ou pousse), les morsures douces, les menaces (regard dirigé, bouche ouverte, tape dans le vide), les agressions (tape, agrippe, mord).

Un éthogramme complet fournit, en Annexe II, une définition exacte de chacun de ces comportements.

Les informations disponibles sur le rapport mère – enfant étaient issues de deux méthodes de collecte différentes, qui devaient donc être analysées séparément. L'échantillonnage par balayages instantanés nous a permis d'estimer la durée des comportements prolongés (mamelon dans la bouche, contact physique et proximité pour le jeune, toilette pour la mère). Pour ce faire, nous avons calculé le pourcentage de balayages instantanés pour lesquels le comportement en question apparaissait. Ce pourcentage a été présenté dans nos résultats comme une estimation de la durée de ce comportement. Par exemple, si sur 100 balayages effectués, 20 indiquaient la proximité de la mère et du jeune, on a considéré que ces deux individus passaient 20 pour-cent de leur temps à proximité l'un de l'autre. L'échantillonnage par centrations successives sur le sujet a permis pour sa part de mesurer les taux de comportement par unité de temps (cris de sevrage pour le jeune, retenues, récupérations, évitement, morsure douce, menace et agression pour la mère). Ici, c'est le nombre de fois où le comportement en question apparaît pour 100 minutes d'observations réalisées, qui a permis d'estimer le taux de ce comportement. Par exemple, si une mère a récupéré 10 fois son jeune sur un total de 50 minutes d'observations, on a considéré dans nos résultats que cette femelle effectuait 20 récupérations par 100 minutes.

Lors de cette étude, l'allaitement a été estimé grâce au temps passé par le jeune avec le mamelon maternel dans la bouche. Cette mesure est approximative puisque le jeune peut garder le mamelon dans la bouche sans téter mais la qualité des observations disponibles ne nous a pas permis de différencier ces deux comportements.

La notion de proximité a été analysée d'une part, dans son sens strict, c'est-à-dire que les deux individus étaient à proximité mais qu'aucun autre comportement n'était effectué (pas de contact physique notamment) et d'autre part, dans un sens plus global qui intégrait l'ensemble des comportements qui impliquaient la proximité des deux individus (proximité stricte, allaitement, toilettage, contact physique). La proximité globale nous a ainsi permis de mesurer le temps passé par le jeune à proximité de sa mère.

Les mouvements d'approche et d'éloignement exprimés par les deux individus ont été comptabilisés de façon à mesurer la responsabilité de chacun dans le maintien de leur proximité. L'Indice de Hinde (Hinde *et al.*, 1970) offre une mesure de cette responsabilité selon la formule suivante :

$$\frac{(Ap-M) \times 100}{(Ap-M) + (Ap-E)} - \frac{(ÉI-M) \times 100}{(ÉI-M) + (ÉI-E)}$$

Ap : Approche, ÉI : éloignement, M : Mère, E : Enfant
Par exemple, Ap-M est la fréquence observée d'approches réalisées par la mère.

Cet indice se mesure en pourcentage. Une valeur de -100% indique que la mère n'est pas du tout responsable du maintien de la proximité avec son jeune alors qu'une valeur de +100% indique qu'elle l'est entièrement. Une valeur de 0% révèle une responsabilité égale des deux individus dans le maintien de leur proximité.

Étant donné l'ampleur de la période de vie étudiée (de la 13^{ème} à la 36^{ème} semaine de vie), nous nous devons d'effectuer un découpage par tranches d'âge relativement importantes. Ainsi, les informations recueillies ont été regroupées et analysées par intervalle de trois semaines, de sorte que pour chacun des sujets nous disposons de huit tranches d'âge consécutives.

Afin d'étudier l'effet de la date de naissance des jeunes sur le déroulement du sevrage et de leur relation avec leur mère, nous avons divisé les dix sujets qui composent notre échantillon selon leur date de naissance relative, en deux groupes distincts; les naissances précoces et les naissances tardives. La répartition des individus dans les deux groupes a été effectuée à partir de la médiane des dates de naissance de nos sujets. Le groupe 1, dit des naissances précoces, regroupe donc les cinq femelles nées antérieurement à cette date médiane (dates de naissance relatives inférieures à zéro), alors que le groupe 2, dit des naissances tardives, regroupe les cinq femelles nées ultérieurement (dates de naissance relatives supérieures à zéro) (Tableau II).

Tableau II : Répartition des sujets en fonction de leur date de naissance relative en jours par rapport à la médiane.

Groupe 1 : naissances précoces		Groupe 2 : naissances tardives	
Nom du jeune	Date de naissance relative	Nom du jeune	Date de naissance relative
B7	-53.5	B21	4.5
A7	-23.5	C7	13.5
C11	-22.5	C31	34.5
B9	-9.5	A31	37.5
A22	-4.5	B11	49.5

Toutes les comparaisons et analyses ont été réalisées au niveau interindividuel et non à celui des fréquences globales d'interactions, ceci afin d'accorder le même poids à chaque sujet et d'éviter ainsi la possibilité que des individus présentant des valeurs extrêmes ne viennent affecter les résultats de l'ensemble du groupe auquel ils appartiennent.

Pour comparer nos deux groupes, nous avons utilisé le test de Mann-Whitney plutôt que le test T de Student. Le test de Mann-Whitney, comme les tests non-paramétriques en général, est particulièrement utile dans le cas de très petits groupes parce qu'il ne requière pas les diverses conditions nécessaires à l'application de tests paramétriques, notamment une distribution normale des données (Siegel & Castellan, 1988).

En outre, le test de Mann-Whitney appliqué à des données à intervalles, pour lesquelles un test T de Student pourrait être utilisé, a une puissance de 95% par rapport à celle du test T de Student et constitue donc une excellente alternative à ce dernier (Siegel & Castellan, 1988).

Les tests statistiques effectués sont tous bilatéraux et le seuil d'acceptation a été fixé à la valeur $\alpha = 0.05$. Tous les tests ont été effectués par le logiciel S.P.S.S. (Statistical Package for Social Sciences).

RÉSULTATS

Ce chapitre présente en premier lieu, les résultats obtenus quant à l'activité sexuelle des mères de nos sujets. Viennent par la suite, les résultats obtenus quant aux rapports mère – jeune qui couvriront trois sections consécutives, la première portant sur la proximité, la seconde sur les comportements du jeune et la dernière sur ceux de la mère. Pour finir, nous présenterons les résultats obtenus lors de l'analyse des rapports mère – jeune en fonction du retour à la reproduction de la mère.

L'annexe III fournit de plus amples informations sur les valeurs obtenues lors du traitement statistique des résultats présentés dans ce chapitre.

I L'INTERVALLE ENTRE LA PARTURITION ET L'ACTIVITÉ SEXUELLE

Le P.M.I., rappelons le, est l'intervalle de temps qui sépare la naissance du jeune du retour à la reproduction de la mère. Les dates de retour à la reproduction et les valeurs de P.M.I. obtenues pour chacune des mères de nos sujets sont présentées dans le tableau III.

Tableau III : Date de retour à la reproduction et P.M.I., en jours, obtenus pour chacune des mères des sujets.

Nom du jeune	Date de naissance relative *	Date de naissance absolue	Date de retour à la reproduction de la mère	P.M.I. (en jours)
B7	-53.5	18 / 02 / 1987	02 / 10 / 1987	226
A7	-23.5	20 / 03 / 1987	16 / 11 / 1987	241
C11	-22.5	21 / 03 / 1987	05 / 11 / 1987	229
B9	-9.5	03 / 04 / 1989	03 / 12 / 1989	244
A22	-4.5	08 / 04 / 1989	07 / 11 / 1989	213
B21	4.5	17 / 04 / 1989	- ①	-
C7	13.5	26 / 04 / 1987	13 / 11 / 1987	201
C31	34.5	17 / 05 / 1989	15 / 12 / 1989 ②	212
A31	37.5	20 / 05 / 1989	15 / 12 / 1989	209
B11	49.5	01 / 06 / 1989	18 / 12 / 1987 ③	200

* Calculée à partir de la date médiane. Voir chapitre Méthodologie.

① La femelle B2, bien que régulièrement menstruée, n'a participé à aucune monte en série au cours de la saison de reproduction 1989-1990. On a donc considéré qu'elle n'avait pas effectué de retour à la reproduction et de ce fait, aucune valeur de P.M.I. n'a pu être fournie.

② La femelle C3 n'a participé qu'à une seule monte en série durant la saison de reproduction 1989-1990. C'est donc cette monte qui déterminera dans ce cas, la date de retour à la reproduction.

③ La femelle B1 a participé à plusieurs montes en série au cours de la saison 1989-1990, mais jamais de façon consécutive. Dans ce cas, c'est la première monte en série observée qui a été utilisée pour déterminer la date de retour à la reproduction.

L'analyse des P.M.I. révèle que les mères des jeunes nés tardivement effectuent leur retour à la reproduction dans un délai plus court que celles des jeunes nés précocement (Test de Mann-Whitney, $n_1=4$, $n_2=5$, $U=0$, $P=0,014$) (Fig.4). En effet, les mères des jeunes nés précocement (groupe 1) présentent en moyenne un P.M.I. de 230.6 jours alors que celles des jeunes nés tardivement (groupe 2) présentent en moyenne un P.M.I. de 205.5 jours. Ceci signifie que les sujets nés tardivement seront en moyenne de 25 jours plus jeunes lorsque débutera l'activité sexuelle de leur mère.

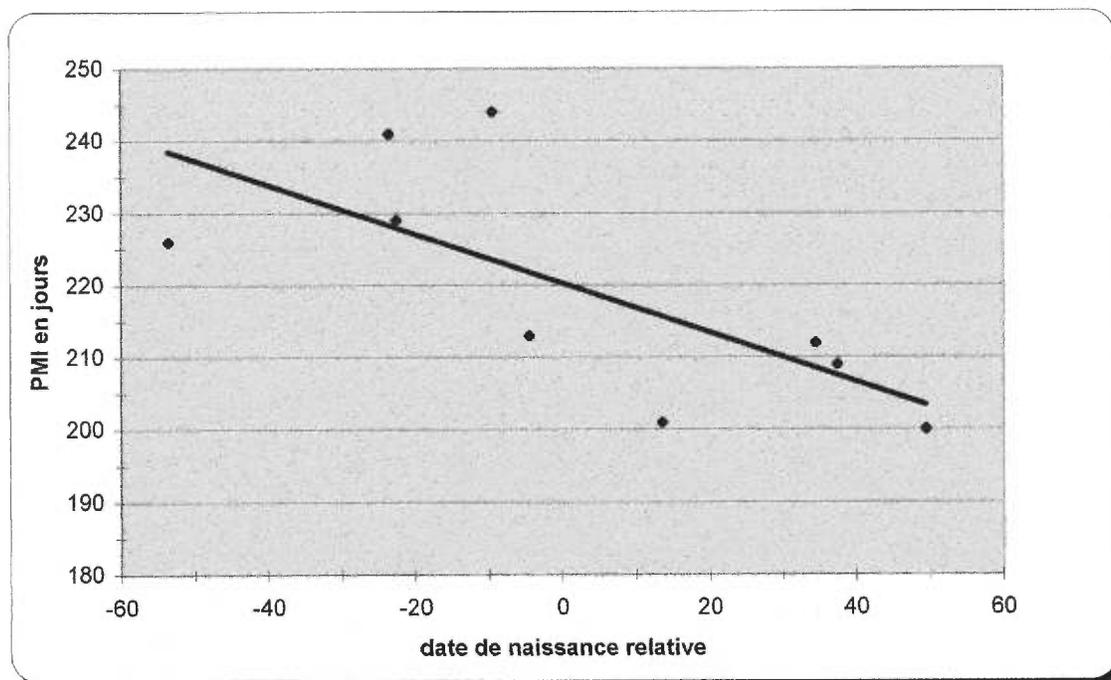


Figure 4 : P.M.I. en fonction de la date de naissance relative des jeunes, avec courbe de régression linéaire.

II LES RAPPORTS MÈRE – ENFANT

L'annexe III-1 présente l'ensemble des résultats obtenus lors du traitement statistique des mesures présentées dans cette section.

II.1. LA PROXIMITÉ

Cette section présente l'ensemble des résultats obtenus en ce qui a trait à la proximité entre la mère et son jeune.

II.1.a. La proximité stricte

Sur l'ensemble de la période étudiée, on n'observe pas de différence significative entre les taux de proximité obtenus pour les jeunes du groupe 1 et ceux obtenus pour les jeunes du groupe 2 (Fig.5). Toutefois, lorsque chaque tranche d'âge est analysée individuellement, on constate que le taux de proximité stricte entre la 19^{ème} et la 21^{ème} semaine de vie est significativement plus faible pour les jeunes nés tardivement (Test de Mann-Whitney, $n_1=4$, $n_2=5$, $U=2$, $P=0.05$).

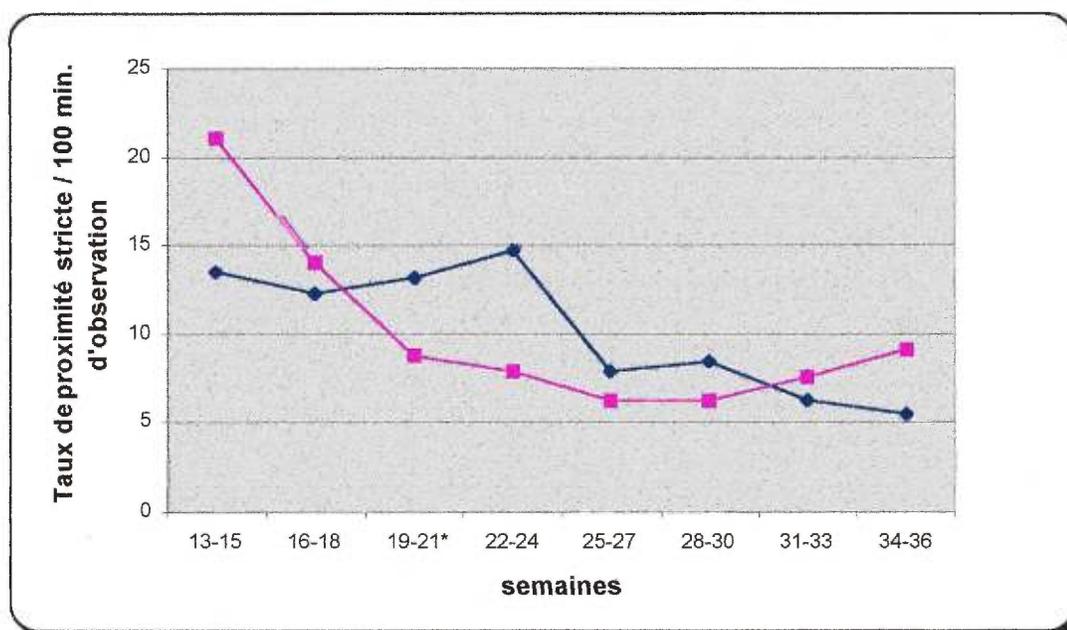


Figure 5 : Effet de la date de naissance sur la proximité stricte en fonction de l'âge de l'enfant. Losanges bleus : Groupe 1 (naissances précoces). Carrés roses : Groupe 2 (naissances tardives). * : Différence significative entre les valeurs des deux groupes pour cette tranche d'âge.

II.1.b. Proximité globale

Bien que les 2 groupes n'expriment pas de taux de proximité globale significativement différents lorsque la période d'étude est analysée dans son ensemble, certaines différences apparaissent lorsque chacune des tranches d'âge est traitée individuellement (Fig.6). Ainsi, de la 13^{ème} à la 15^{ème} semaine de vie, les jeunes nés tardivement présentent un taux de proximité globale significative moins élevé que ceux nés précocement (Test de Mann-Whitney, $n_1=4$, $n_2=5$, $U=2$, $P=0.05$). A l'inverse, de la 22^{ème} à la 24^{ème} et de la 31^{ème} à la 33^{ème} semaine de vie, ce sont les individus du groupe 1 qui présentent un taux de proximité globale significativement plus faible que ceux du groupe 2 (Test de Mann-Whitney, respectivement, $n_1=3$, $n_2=4$, $U=0$, $P=0.034$ et $n_1=5$, $n_2=5$, $U=3$, $P=0.047$).

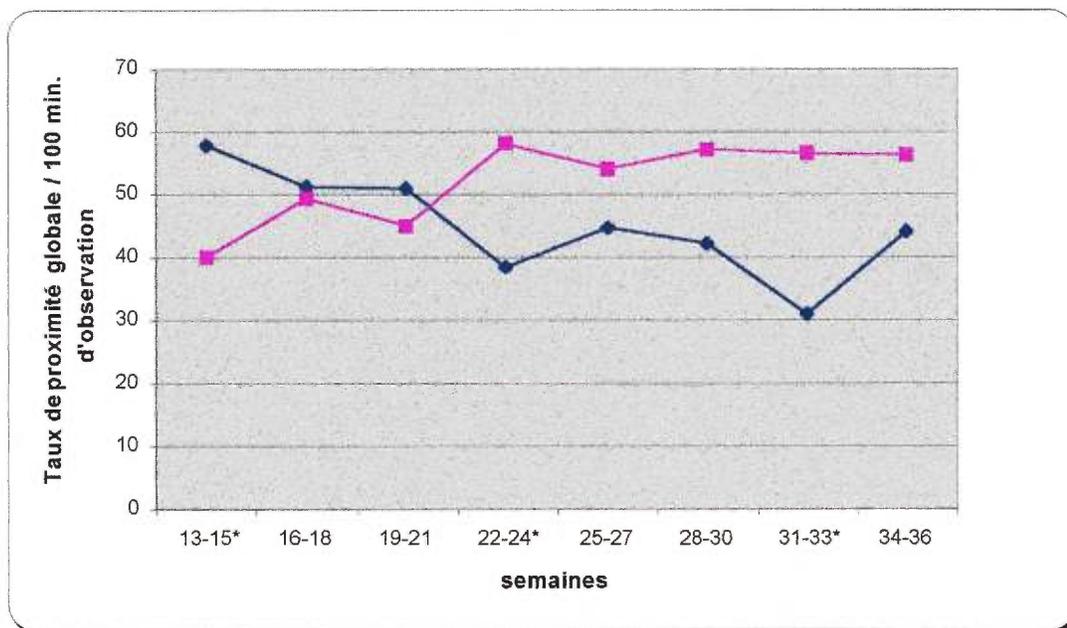


Figure 6 : Effet de la date de naissance sur la proximité globale en fonction de l'âge du jeune. Losanges bleus : Groupe 1. Carrés roses : Groupe 2. * : Différence significative entre les valeurs des 2 groupes pour cette tranche d'âge.

II.1.c. Le maintien de la proximité

L'Indice de Hinde, rappelons le, permet de mesurer la responsabilité de chacun des individus dans le maintien de leur proximité. Que la naissance soit tardive ou précoce, le jeune est plus largement responsable du maintien de la proximité avec sa mère que ne l'est cette dernière (valeurs de l'Indice de Hinde négatives) (Fig.7). De plus, que l'analyse soit effectuée sur l'ensemble de la période étudiée ou pour chacune des tranches d'âge, on n'observe aucune différence significative entre les valeurs obtenues pour les jeunes nés précocement (groupe 1) et ceux nés tardivement (groupe 2).

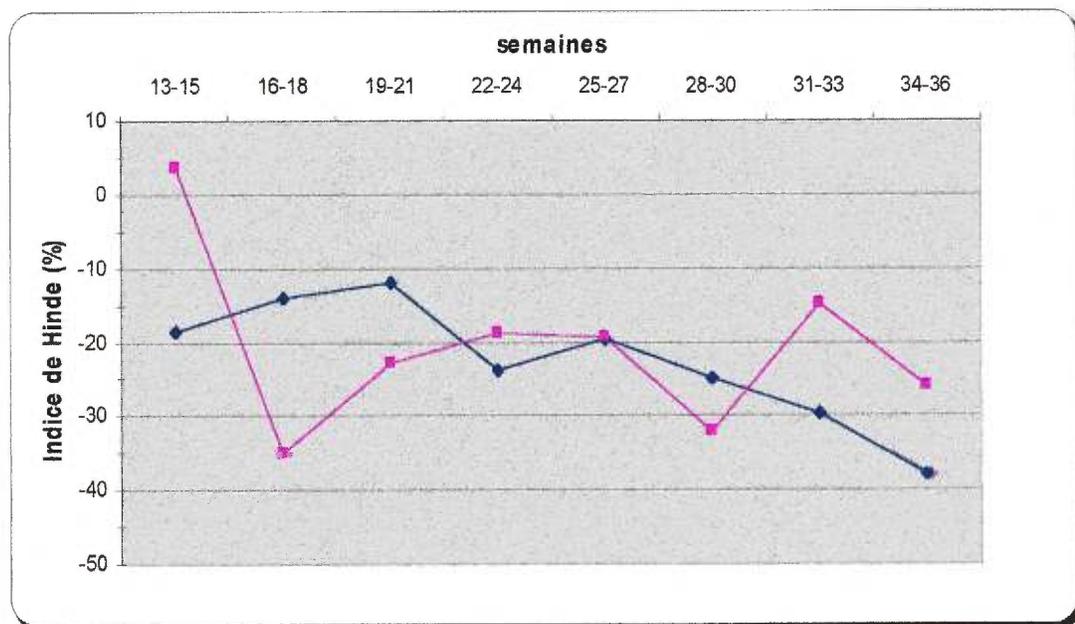


Figure 7 : Effet de la date de naissance sur la responsabilité de la mère dans le maintien de la proximité (Indice de Hinde) en fonction de l'âge de l'enfant. Losanges bleus : Groupe 1. Carrés roses : groupe 2.

II.2. LES COMPORTEMENTS DU JEUNE

Cette section présente les résultats obtenus lors de l'analyse des comportements qui, dans le rapport mère – enfant, sont attribuables au jeune.

II.2.a. L'allaitement

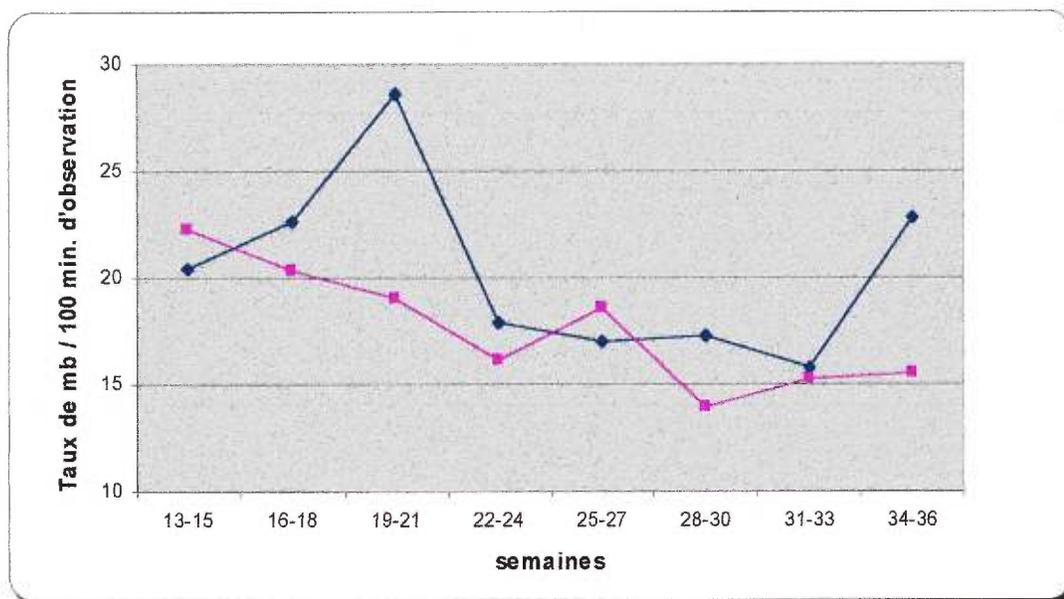


Figure 8 : Effet de la date de naissance sur l'allaitement en fonction de l'âge du jeune. Losanges bleus : Groupe 1. Carrés roses : Groupe 2.

Que l'analyse soit effectuée sur l'ensemble de la période étudiée ou sur chacune des tranches d'âge séparément, aucune différence significative n'est observée pour le taux d'allaitement entre les jeunes nés précocement et ceux nés tardivement (Fig.8).

II.2.b. Le contact

Le taux de contact physique entre la mère et son jeune n'offre aucune différence significative entre les valeurs obtenues pour les naissances précoces et les naissances tardives et ce, que ce soit pour chacune des tranches d'âge ou pour la période dans son ensemble (Fig.9).

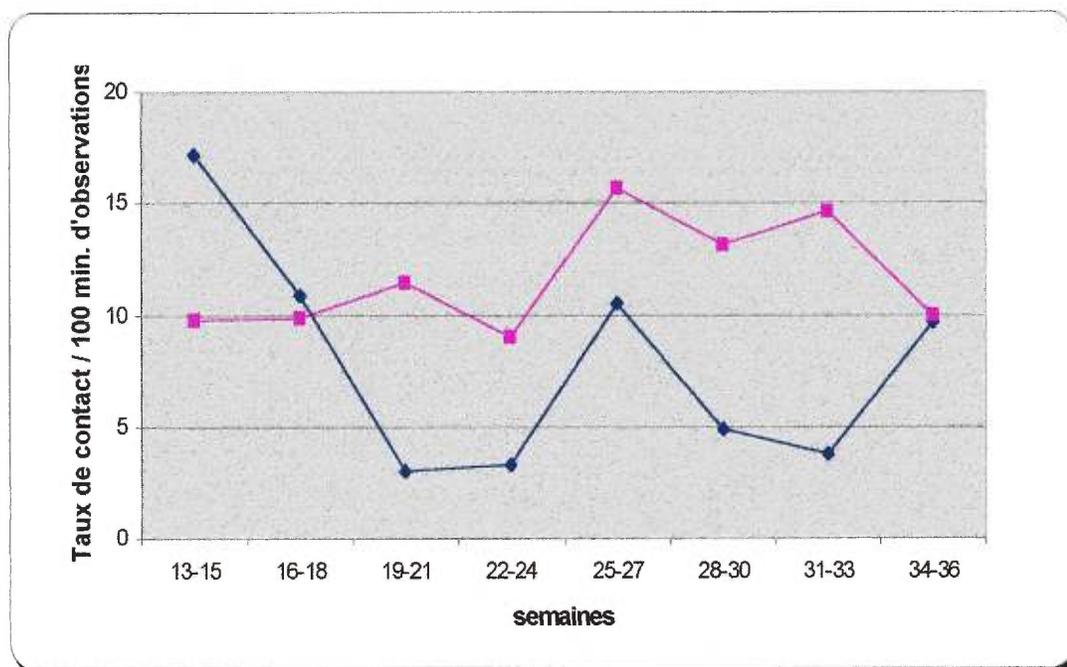


Figure 9 : Effet de la date de naissance sur le contact en fonction de l'âge du jeune. Losanges bleus : Groupe 1. Carrés roses : Groupe 2.

II.2.c. Les cris de sevrage

Les cris de sevrage (ou weaning gecker) sont généralement exprimés par le jeune à la suite d'un évitement ou d'un rejet maternel. Les taux de ce comportement

seront donc analysés en fonction du temps passé à proximité de la mère puisque c'est dans ce contexte que la grande majorité d'entre eux sont exprimés (Fig.10).

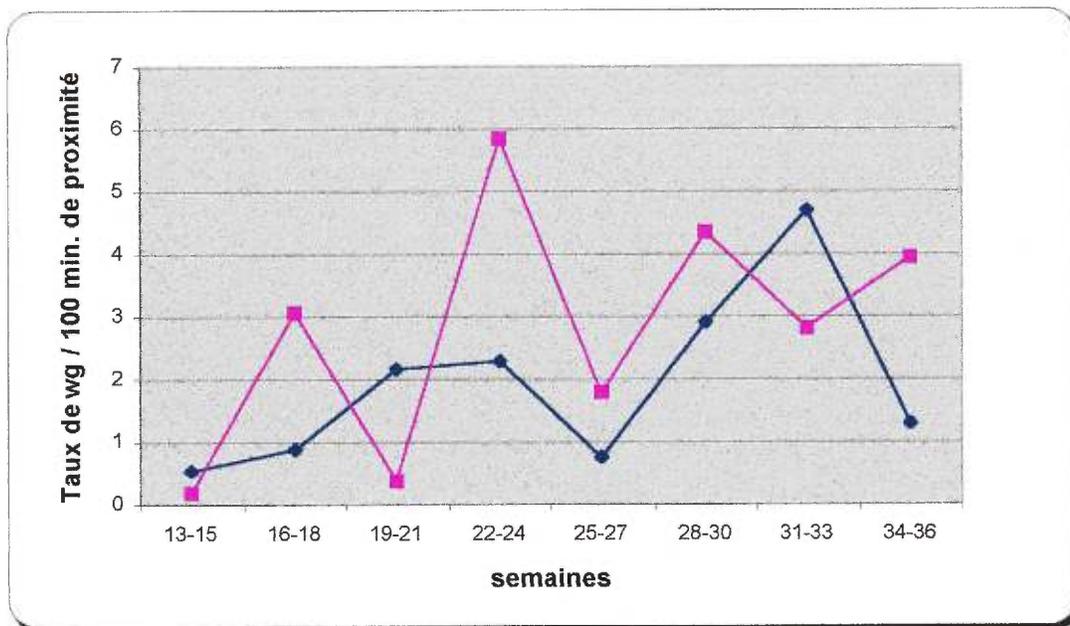


Figure 10 : Effet de la date de naissance sur le taux de weaning gecker en fonction de l'âge du jeune. Losanges bleus : Groupe 1. Carrés roses : Groupe 2.

L'analyse des taux de cris de sevrage exprimés par les jeunes des deux groupes ne permet de conclure à aucune différence significative, ni pour l'ensemble de la période, ni pour aucune des tranches d'âge étudiées.

II.3. LES COMPORTEMENTS DE LA MÈRE

Cette section présente les résultats de l'analyse des comportements qui, dans les rapports mère – enfant, sont attribuables à la mère.

II.3.a. Le toilettage

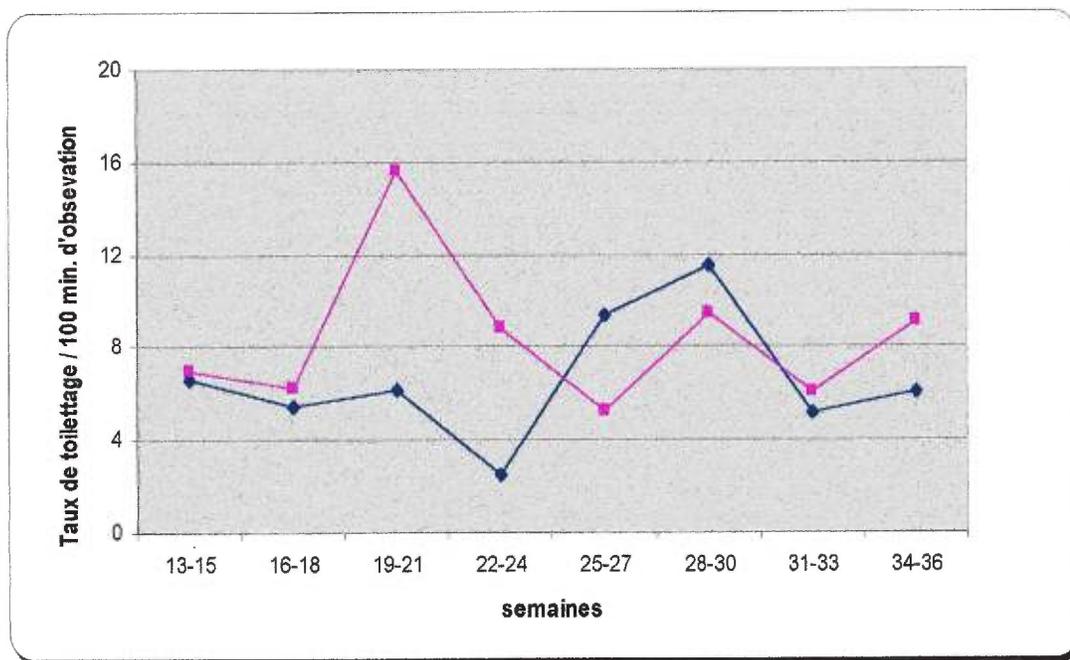


Figure 11 : Effet de la date de naissance sur le toilettage en fonction de l'âge du jeune. Losanges bleus : Groupe 1. Carrés roses : Groupe 2.

Les taux de toilettage obtenus pour les individus du groupe 1 et ceux du groupe 2 ne varient pas de façon significative quelque soit la période sur laquelle l'analyse est effectuée (Fig.11).

II.3.b. Les retenues

Le comportement de retenue consiste pour la mère à empêcher son enfant de la quitter ce qui implique que ce comportement ne puisse s'exprimer que lorsque les

deux individus sont à proximité. C'est pourquoi les taux de ce comportement seront exprimés par rapport au temps passé à proximité (Fig.12).

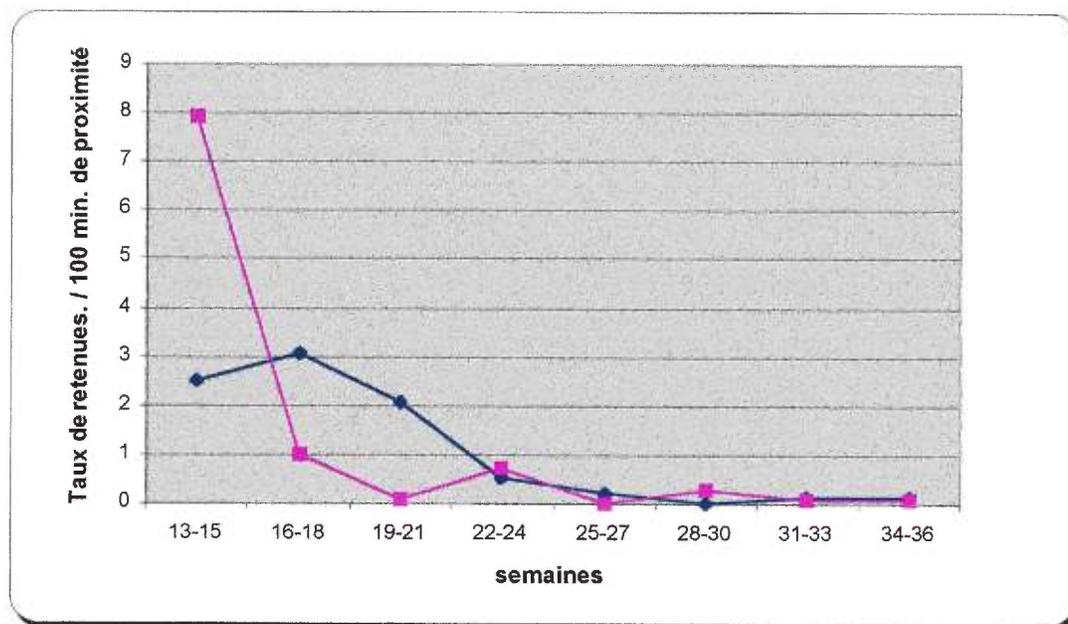


Figure 12 : Effet de la date de naissance sur les retenues exprimées par la mère en fonction de l'âge du jeune. Losanges bleus : Groupe 1. Carrés roses : Groupe 2.

Aucune différence significative n'a pu être observée dans les taux de retenues exprimés par les mères des deux groupes et ce, quelque soit la période sur laquelle l'analyse a été effectuée.

II.3.c. Les Récupérations

De manière générale, on parle de récupération lorsqu'une mère va chercher son enfant qui s'était éloigné d'elle. Il arrive que la mère récupère son jeune, pour le

blottir ou le transporter alors que celui-ci était déjà à proximité mais ces cas sont en proportion minimale par rapport à ceux où la récupération implique une approche de la mère. En ce sens, il semble justifier de présenter le taux de récupérations en fonction du temps passé par les deux individus à distance l'un de l'autre (Fig.13). Ce temps dit de "non proximité" a été calculé en soustrayant du temps d'observation le temps passé en proximité globale.

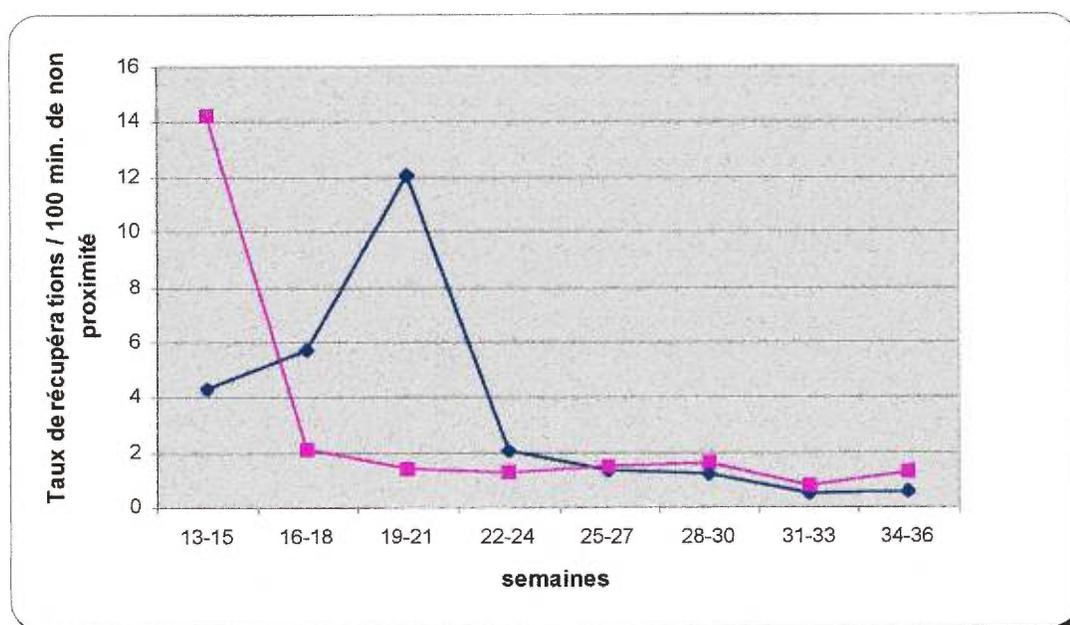


Figure 13 : Effet de la date de naissance sur les récupérations en fonction de l'âge du jeune. Triangles bleus : Groupe 1. Carrés roses : Groupe 2.

Aucune différence significative n'a été décelée entre les taux de récupérations mesurés auprès de chacun des deux groupes de sujets, ni pour la période globale, ni pour aucune des différentes tranches d'âges.

II.3.d. L'évitement maternel

L'évitement maternel regroupe deux comportements; l'évitement de contact et l'évitement de mamelon dans la bouche. Dans les deux cas, ces comportements ont généralement lieu lorsque la mère cherche à sevrer son enfant et refuse l'allaitement. La présentation des taux d'évitement maternel par rapport au temps d'allaitement (Fig.14) nous permet donc de juger du nombre de fois où les demandes du jeune ont été refusées par rapport au temps pendant lesquelles elles ont été acceptées.

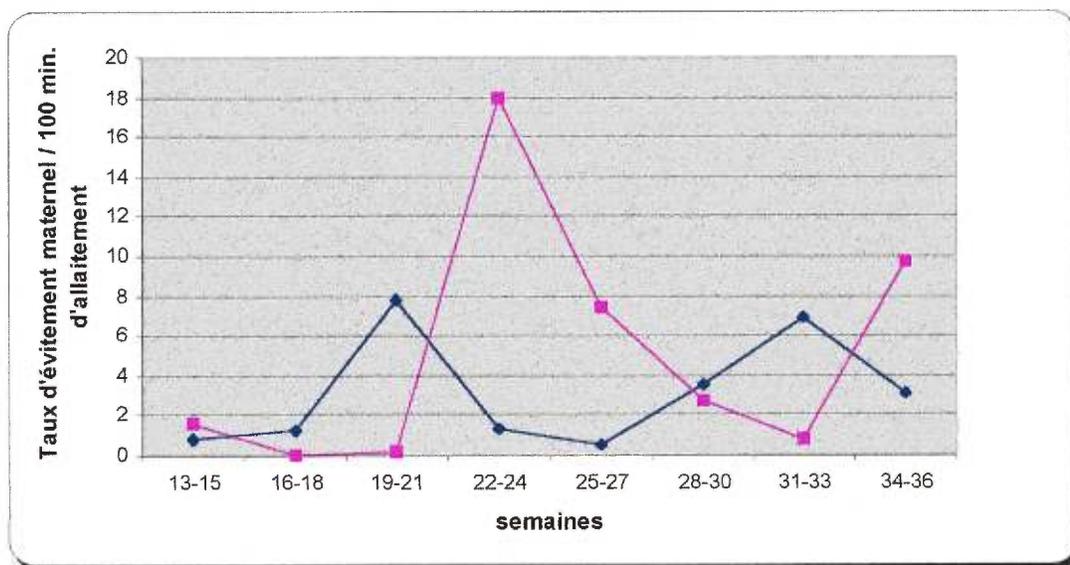


Figure 14 : Effet de la date de naissance sur l'évitement maternel en fonction de l'âge du jeune. Losanges bleus : Groupe 1. Carrés roses : Groupe 2.

Les taux d'évitement obtenus pour les groupes 1 et 2 ne diffèrent de façon significative pour aucune des tranches d'âge analysées.

II.3.e. Les morsures douces

La morsure douce est un comportement punitif typique du rapport mère – jeune auquel le jeune réagit en général faiblement, parfois même, en l’ignorant. A ce titre, ce comportement ne peut pas être considéré comme un comportement agressif de la mère envers son enfant, ce qui explique que nous ayons choisi de l’analyser séparément.

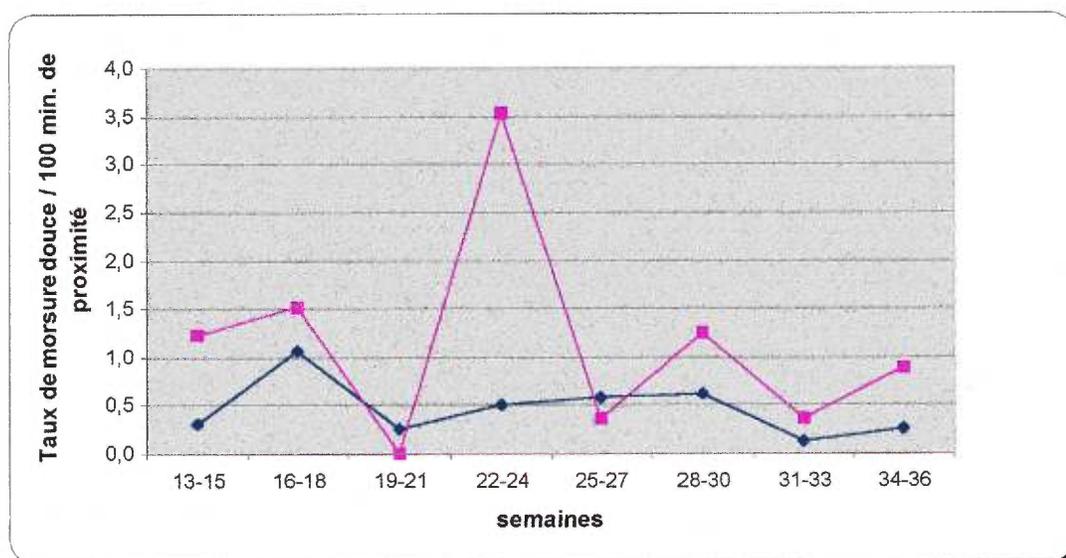


Figure 15 : Effet de la date de naissance sur les morsures douces en fonction de l’âge du jeune. Losanges bleus : Groupe 1. Carrés roses : Groupe 2.

Aucune différence significative n’a pu être observée entre les taux de morsures douces exprimés par les mères des deux groupes et ce, quelque soit l’âge du jeune.

II.3.f. Les menaces et agressions

Considérant que la menace ou l'agression participe, à un degré plus ou moins élevé, de la même intention de la part de la mère, nous avons choisi de regrouper ces comportements en une même catégorie.

L'analyse des taux obtenus ne permet pas de conclure à une différence significative entre les deux groupes, que la période étudiée soit considérée dans son ensemble ou par tranches de trois semaines (Fig. 16).

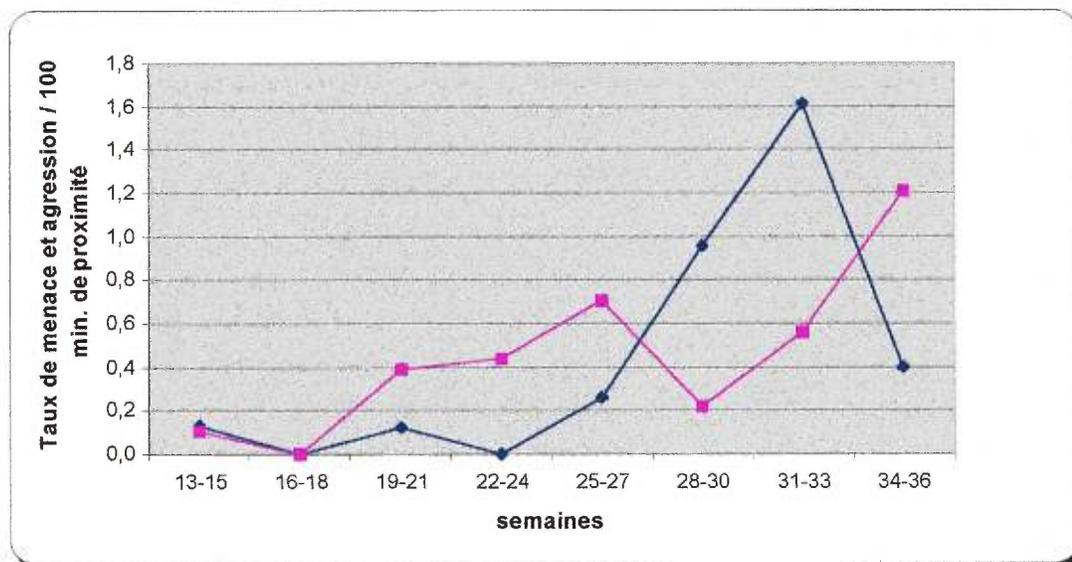


Figure 16 : Effet de la date de naissance sur les menaces et agressions en fonction de l'âge du jeune. Losanges bleus : Groupe 1. Carrés roses : Groupe 2.

III RETOUR À LA REPRODUCTION

Nous l'avons vu précédemment, l'âge du jeune au moment du retour à la reproduction de sa mère varie en fonction de sa date de naissance. De ce fait, la présentation des résultats par tranches d'âge ne permet pas de visualiser l'impact que peut avoir le début de l'activité sexuelle de la mère sur les rapports qu'elle entretient avec son jeune.

Cette section sera donc consacrée à l'analyse des rapports mère – enfant en fonction du retour à la reproduction de la mère. Notre hypothèse postule que les jeunes nés tardivement soient sevrés plus rapidement en raison du délai plus court qui sépare leur naissance du retour à la reproduction de leur mère. Si tel est le cas, les sujets les plus jeunes (groupe de naissances tardives) devraient avoir acquis une moins grande autonomie face à leur mère au moment où celles-ci commencera à s'impliquer dans des relations sexuelles. Cette activité la rendant moins disponible pour son jeune, on peut s'attendre à ce que celui-ci y réagisse plus fortement s'il est né tardivement que s'il est né précocement. Ainsi, on devrait observer un plus grand impact de la reproduction sur les mesures du rapport mère-jeune, tels que celles notamment qui ont trait à la proximité et aux rejets maternels, chez les sujets du groupe 2 que chez ceux du groupe 1.

Pour vérifier cette hypothèse, l'analyse la plus précise aurait consisté à comparer les valeurs obtenues pour chacun des comportements étudiés durant les périodes qui précèdent et succèdent le retour à la reproduction de la mère et ce, séparément pour chacun de deux groupes de sujets. Nous nous serions ainsi attendu à

observer une différence significative entre ces deux périodes pour les jeunes nés tardivement, mais peu ou pas de différence pour ceux nés précocement, pour qui le sevrage devrait avoir été au préalable achevé.

Toutefois, cette méthode implique qu'une analyse statistique utilisant le Test de Wilcoxon pour deux échantillons appariés, soit effectuée sur chacun des groupes séparément. Or, nous disposons d'un échantillon restreint ou chacun des groupes de sujets n'est constitué que de cinq jeunes. De plus, la femelle B2, mère du jeune B21, n'a pas exprimé d'activité sexuelle durant la saison de reproduction qui a suivi la naissance de son jeune (Tableau III). De ce fait, nous disposons pour cette analyse d'un groupe de sujets nés tardivement constitué uniquement de quatre jeunes. Le groupe de naissances précoces est lui aussi affecté par l'analyse en fonction de la date de retour à la reproduction. En effet, pour les femelles dont l'intervalle entre la date de parturition et le retour à la reproduction est le plus long, c'est-à-dire A7 et B9 (Tableau III), la période qui succède la reproduction dépasse les limites temporelles de notre étude puisque leurs jeunes étaient alors âgés de plus de 36 semaines. La comparaison entre les périodes qui précèdent et succèdent la reproduction ne peut donc, pour le groupe 1, être effectuée que sur trois jeunes.

Notre échantillon, du fait des contraintes quant à sa taille, ne permet pas l'utilisation du test statistique de Wilcoxon qui nécessite une analyse groupe par groupe.

La méthode que nous avons choisi d'utiliser pour mener à bien l'analyse des rapports mère – enfant en fonction de l'activité sexuelle, consiste à comparer les

valeurs obtenues pour chacun des groupes de sujets durant les périodes qui précèdent, englobent et succèdent la date de retour à la reproduction de la mère. Pour chacune de ces périodes, nous utiliserons le Test de Mann-Whitney pour deux échantillons indépendants, pour déceler les différences significatives qui pourraient apparaître entre le groupe de naissances précoces et celui de naissances tardives (Annexe III-2). Ainsi, si une différence significative apparaît pendant et après le retour à la reproduction de la mère alors qu'elle n'existait pas au préalable, nous pourrions en conclure que l'effet de l'activité sexuelle de la mère n'est pas le même d'un groupe à l'autre.

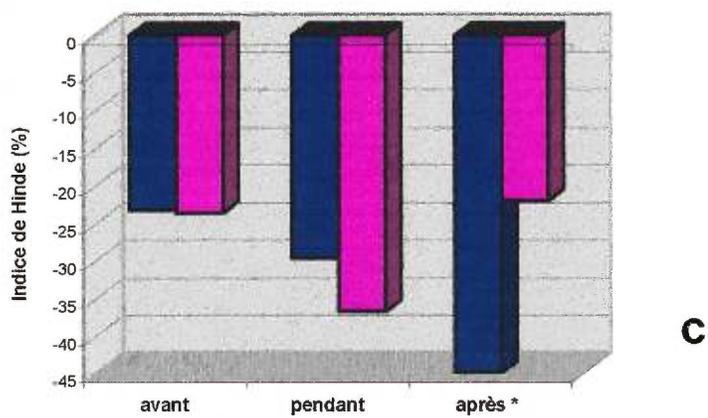
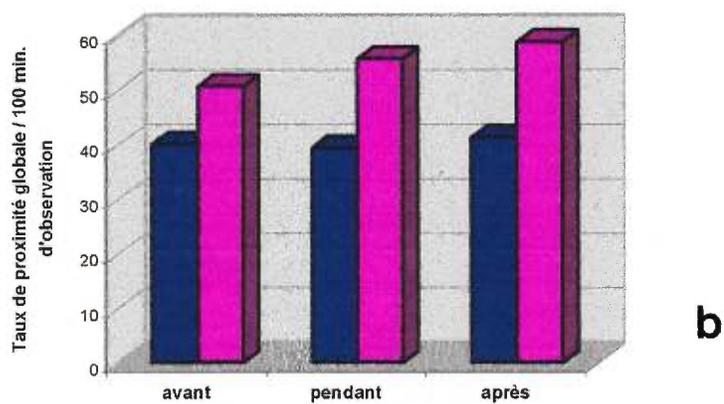
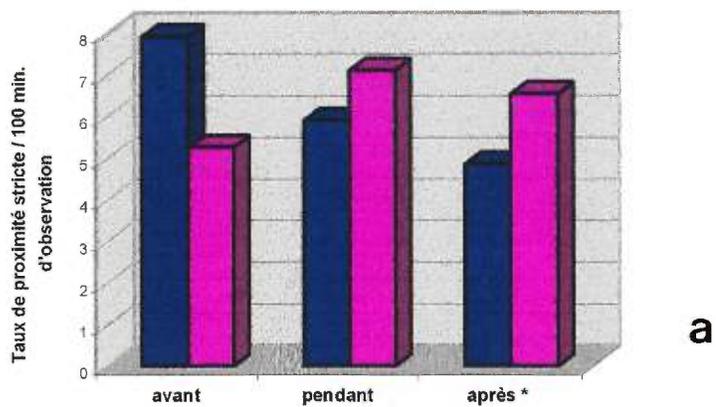


Figure 17 : Effet de la date de naissance sur les mesures de la proximité en fonction du retour à la reproduction de la mère. Bleu : Groupe 1. Rose : Groupe 2. * : Différence significative.

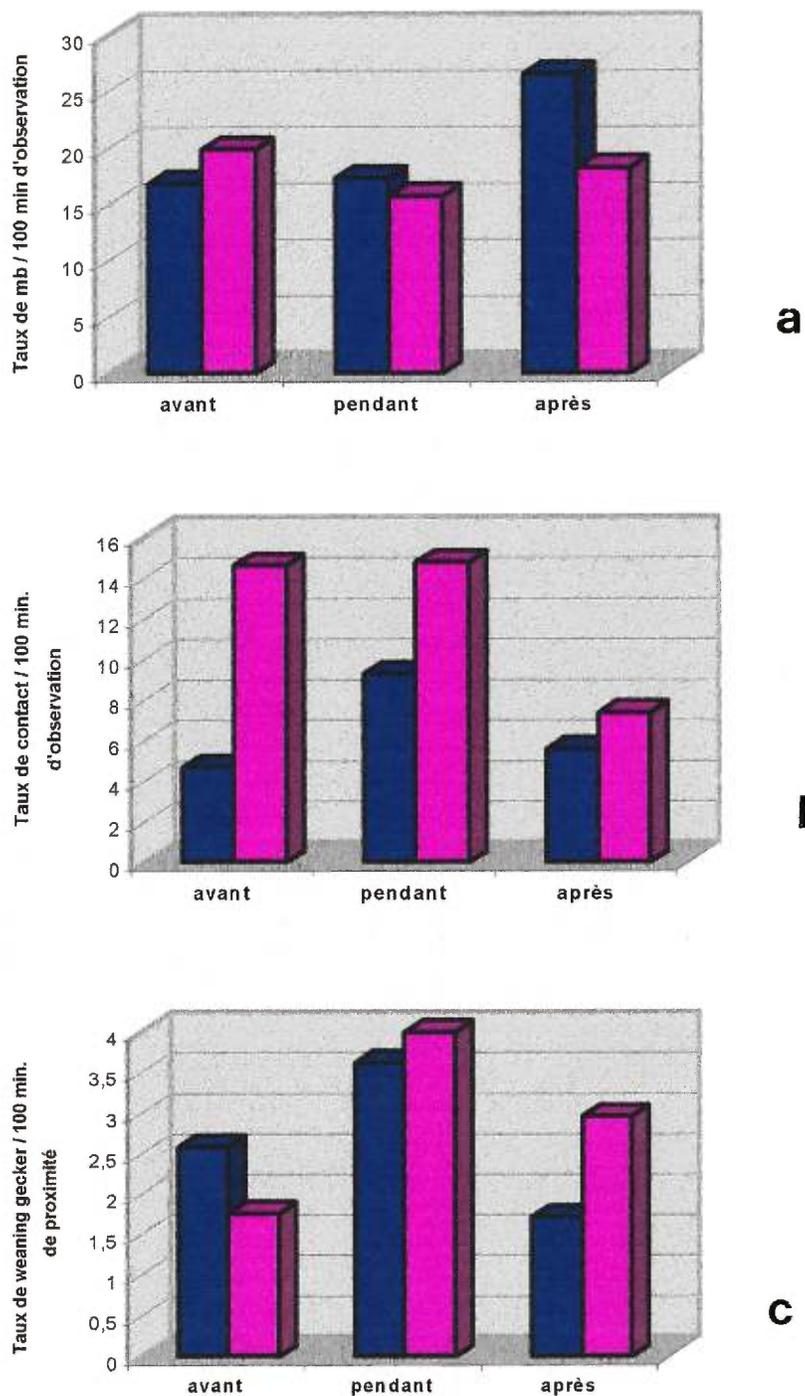


Figure 18 : Effet de la date de naissance sur les comportements du jeune en fonction du retour à la reproduction de la mère. Bleu : Groupe 1. Rose : Groupe 2.

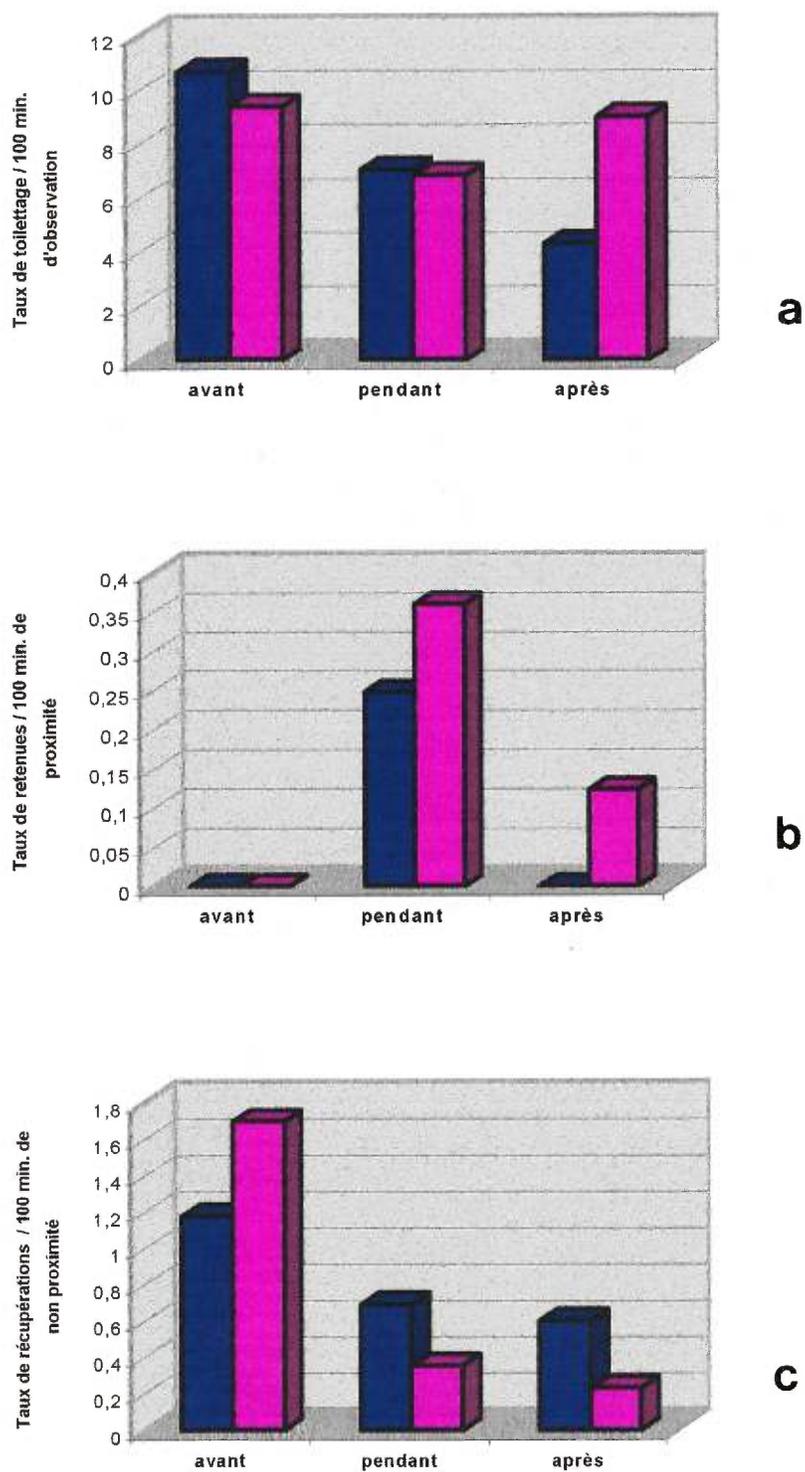


Figure 19 : Effet de la date de naissance sur les comportements de la mère en fonction du retour à la reproduction. Bleu : Groupe 1. Rose : Groupe 2.

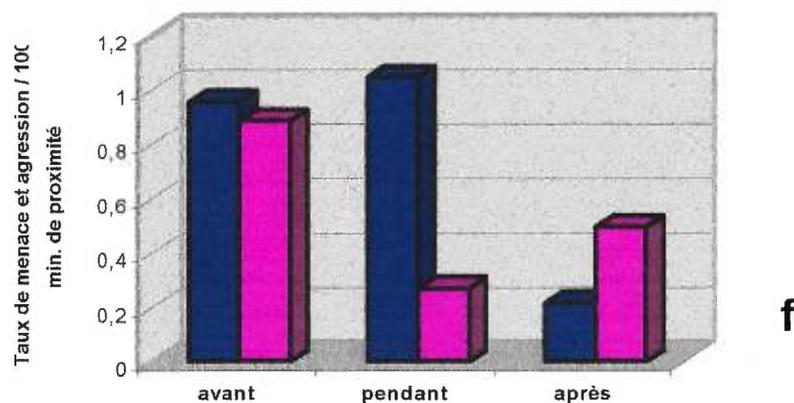
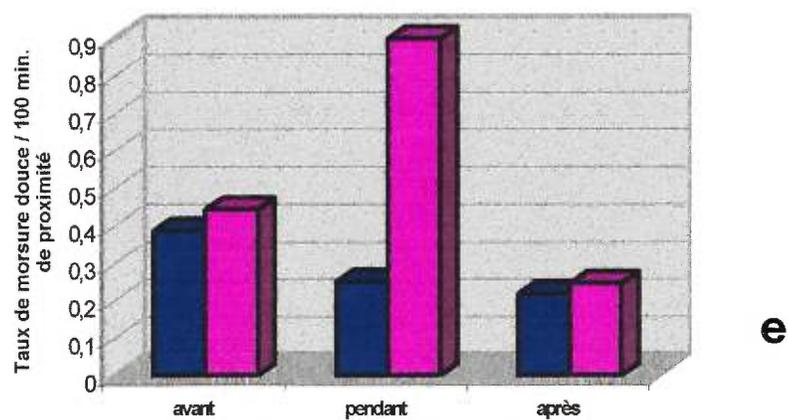
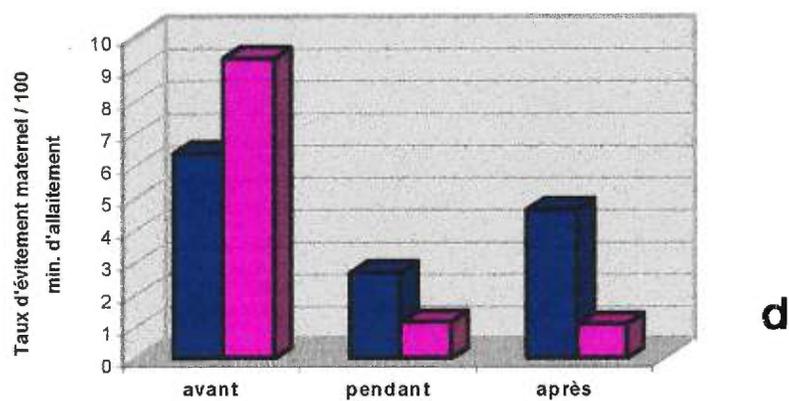


Figure 19 : Effet de la date de naissance sur les comportements de la mère en fonction du retour à la reproduction. Bleu : Groupe 1. Rose : Groupe 2. (Suite)

III.1. LA PROXIMITÉ

Le taux de proximité stricte exprimé par les sujets du groupe de naissances tardives (Groupe 2) s'avère significativement plus grand que celui exprimé par ceux du groupe 1, durant les trois semaines qui succèdent le retour à la reproduction de la mère (Test de Mann-Whitney, $n_1=3$, $n_2=4$, $U=0$, $P=0.034$) (Fig.17 a). Les sujets du groupe 2 semblent également, durant les périodes précédant, englobant et succédant le début de l'activité sexuelle de leur mère, avoir tendance à passer plus de temps à proximité de celle-ci que ne le font les sujets de naissances précoces (Fig. 17 b).

Durant cette même période, on observe également une différence significative entre les valeurs de l'Indice de Hinde fournies pour les groupes 1 et 2 (Test de Mann-Whitney, $n_1=3$, $n_2=4$, $U=0$, $P=0.034$). On constate en effet que les jeunes du groupe de naissances précoces s'octroient une plus grande part de responsabilité dans le maintien de la proximité avec leur mère que ne le font les jeunes nés tardivement (Fig.17 c).

III.2. LES COMPORTEMENTS DU JEUNE

Aucune différence significative n'a été décelée entre les groupes de naissances tardives et précoces en ce qui a trait aux comportements du jeune, que ce soit avant, pendant ou après le retour à la reproduction de la mère (Fig.18).

III.3. LES COMPORTEMENTS DE LA MÈRE

L'analyse des comportements de la mère ne révèle aucune différence significative entre les groupes de naissances précoces et tardives (Fig. 19).

DISCUSSION

Dans ce chapitre, nous allons analyser et commenter les résultats obtenus dans notre étude afin de savoir s'ils permettent ou non de valider nos hypothèses de départ. Nous tenterons par la suite de porter un regard critique sur notre étude en vérifiant notamment si certains paramètres non contrôlés n'auraient pas pu introduire un biais dans nos résultats.

La longueur de l'intervalle entre les dates de parturition et de retour à la reproduction des mères de nos sujets s'avère fortement reliée à la date de naissance de leur jeune (Fig.4). Nos résultats s'accordent donc tout à fait avec ceux obtenus précédemment sur le macaque rhésus (Malik et al.,1992; Johnson et al.,1993) et confirment que plus une femelle donne naissance tardivement, plus la longueur de son P.M.I. sera court. Les valeurs moyennes de P.M.I. obtenues pour chacun des deux groupes diffèrent de 25 jours, ce qui signifie que les sujets nés tardivement seront en moyenne de 25 jours plus jeunes que ceux nés précocement au moment où leur mère effectuera son retour à l'activité sexuelle.

Le fait que les sujets de naissances tardives soient plus jeunes au moment du retour à la reproduction de leur mère devrait également impliquer que leur sevrage soit effectué en plus bas âge. Sur ce point, l'étude des rapports entre la mère et sa progéniture en fonction de l'âge du jeune n'offre que peu de résultats concluants puisque seules les mesures de la proximité ont permis de déceler des différences

significatives entre les deux groupes. Plus précisément, il semble que de la 13^{ème} à la 21^{ème} semaine de leur vie, les jeunes nés tardivement passent moins de temps à proximité de leur mère que ne le font ceux nés plus tôt (Fig. 5 et 6). À l'inverse, à partir de la 22^{ème} semaine de vie, le taux de proximité globale des jeunes nés précocement baisse et devient significativement plus faible que celui exprimé par les jeunes nés tardivement (Fig. 6). Les calculs de l'indice de Hinde n'ont pas révélé de différence significative entre les groupes, indiquant que bien que les jeunes soient toujours plus responsables du maintien de la proximité que ne le sont les mères, ils ne le sont pas plus dans un groupe que dans l'autre.

Bien que les comportements des mères n'aient pas permis de déceler de différences significatives entre les deux groupes de sujets, certaines tendances semblent indiquer un déroulement plus précoce du sevrage chez les sujets de naissances tardives. En effet, les taux de retenues (Fig. 12) et de récupérations (Fig. 13) exprimées par les mères des deux groupes semblent décroître de manière similaire avec l'âge du jeune mais ce, de façon plus précoce et plus rapide dans le cas des mères du groupe de naissances tardives. De plus, on observe également auprès des mères de ce même groupe, une augmentation notable des taux d'évitement maternel (Fig. 14) et de morsure douce (Fig. 15) aux environs de la 23^{ème} semaine de vie de leur jeune. Les mères des sujets de naissances précoces, quant à elles, ne présentent pas d'augmentation particulière des taux de ces comportements durant cette tranche d'âge mais semblent par contre exprimer un taux de menace et d'agression à l'égard de leur progéniture plus élevé que celles du groupe de naissances tardives à partir de la 28^{ème} semaine de vie de leur jeune (Fig. 16).

Ces différences, rappelons-le, ne s'avèrent pas significatives mais semblent indiquer une tendance des femelles à favoriser l'autonomie de leur jeune de façon plus précoce lorsque ceux-ci sont nés tardivement.

Les tendances dont nous venons de parler ici semblent contradictoires avec les résultats obtenus quant aux mesures de la proximité qui, rappelons-le, indiquent que les jeunes nés tardivement passent, à partir de la 22^{ème} semaine de vie, plus de temps à proximité de leur mère que ne le font ceux nés précocement. Or, elles ne le sont pas forcément puisqu'il est possible d'envisager que le maintien d'un taux de proximité élevé réponde aux besoins plus importants de protection du jeune qui, étant moins âgé, est plus vulnérable aux différentes agressions qu'il pourrait subir.

L'étude des rapports mère – jeune en fonction du retour à la reproduction de la mère corrobore les conclusions précédentes. Là encore, seules les mesures de la proximité révèlent des différences significatives entre les deux groupes. Plus précisément, les sujets du groupe de naissances tardives présentent, durant les trois semaines qui succèdent le retour à l'activité sexuelle de leur mère, un taux de proximité stricte significativement plus élevé que ceux du groupe de naissances précoces (Fig.17a). Les jeunes nés tardivement semblent également passer plus de temps à proximité de leur mère durant les périodes qui précède, englobent et succèdent le retour à l'activité sexuelle (Fig.17b) mais la responsabilité des deux individus dans le maintien de cette proximité ne semble fluctuer que légèrement (Fig.17c). En ce qui concerne les sujets du groupe de naissances précoces, il semble qu'ils acquièrent au moment du retour à la reproduction, une responsabilité plus

grande dans le maintien de la proximité avec leur mère qu'il n'avaient durant les semaines précédentes (Fig.17c) sans pour autant que le temps passé à proximité ne fluctue réellement (Fig.17b). Toutefois, nous ne développerons pas plus longuement ce point car il ne pourra pas, comme nous le verrons plus tard, être retenu parmi les conclusions de cette étude (voir fin de ce Chapitre).

En dehors des mesures de la proximité, aucun des comportements attribuables à la mère ou au jeune n'a permis de révéler de différences significatives entre les deux groupes de sujets, indiquant que le retour à la reproduction ne semble pas affecter différemment les jeunes nés tardivement et ceux nés précocement. Cette constatation va donc également dans le sens d'un sevrage plus précoce des jeunes de naissances tardives puisque bien que ceux-ci soient moins âgés au moment du début de l'activité sexuelle de leur mère, ils n'y réagissent pas plus vivement que les jeunes nés plus précocement, montrant que le niveau d'autonomie acquis par l'ensemble des sujets à cette période est similaire.

Nous voyons ainsi que les dates de naissance variables des jeunes permettent, tel que nous l'avions envisagé dans notre hypothèse de départ, d'expliquer une partie de la variabilité observée dans le rapport mère-jeune. Il s'avère donc que les jeunes nés tardivement semblent être sevrés en plus bas âge que ceux nés plus précocement mais qu'ils maintiennent un taux de proximité plus élevé avec leur mère durant la période de sevrage et même au delà.

Lorsque les mesures effectuées sont présentées sous forme graphique, certaines différences dans les résultats obtenus semblent prononcées mais ne s'avèrent pourtant pas significatives lors de l'analyse statistique. Il se pourrait que la fiabilité des résultats statistiques obtenus soit discutable. En effet, chacun de nos deux groupes n'est composé que de cinq sujets, ce qui statistiquement parlant constitue un échantillon très réduit. Dans de telles conditions, pour que des différences soient significatives, il faut que celles-ci soient relativement importantes mais également qu'elles se retrouvent de façon presque systématique chez chacun des sujets d'un groupe par opposition à ceux de l'autre groupe. Or, lorsque l'on travaille avec des sujets vivants, et c'est ici notre cas, on doit faire face à une variabilité individuelle qui se traduit souvent par un manque de régularité dans les mesures obtenues. En réponse à cette contrainte et pour permettre une meilleure pondération de chacun des sujets, on doit chercher à optimiser la taille de l'échantillon étudié. Malheureusement, les études réalisées en laboratoire sont souvent limitées dans cette démarche par le nombre de sujets disponibles et ce, de façon encore plus marquée lorsque les critères requis sont sélectifs. Les études portant sur les jeunes en bas âge par exemple, sont réalisées dans la grande majorité des cas, à partir d'un nombre très réduit de sujets parce qu'il est rare de disposer en laboratoire d'un nombre de naissances suffisamment important durant la même saison de naissance.

Nous reconnaissons donc les limites dues à la taille de notre échantillon et notamment le risque de ne pas voir apparaître de différences significatives dans certaines mesures pour lesquelles ces différences auraient été trop subtiles. Toutefois, certains comportements nous ont permis de mettre à jour une variabilité significative

entre les deux groupes étudiés qui prouve la capacité de notre méthode à déceler des différences existantes.

Si nous prenons pour acquis que notre analyse statistique est fiable et que nos résultats sont représentatifs de la réalité observée chez le macaque japonais, existe-t-il certains paramètres qui auraient pu introduire un biais dans l'interprétation de nos résultats ? Pour répondre à cette question, il s'agit en fait de savoir si des critères autres que celui de la date de naissance du jeune ne pourraient pas être à l'origine des différences observées. C'est ce dont nous allons maintenant discuter.

Le premier facteur qui nous vient à l'esprit est celui des conditions environnementales. Les sujets de notre étude sont tous issus de la même colonie et vivent en captivité dans des conditions contrôlées et stables. Aucun changement dans leur milieu de vie n'a été apporté durant la période de cueillette de données de notre étude. Toutefois, les dix jeunes femelles sont issues de deux saisons de naissances différentes et se sont donc développées durant deux années différentes. Le laboratoire de Primatologie étant composé d'enclos intérieurs et extérieurs (voir Chapitre Méthodologie), les sujets sont exposés aux fluctuations météorologiques annuelles tel qu'ils le sont en nature. Or, les conditions environnementales (température, intempéries) jouent un rôle primordial dans la détermination des limites temporelles de la saison de reproduction (Johnson et al., 1993). Ainsi, si le déclenchement de la saison de reproduction devait être plus tardif certaines années par rapport aux autres, cela pourrait introduire un biais dans nos comparaisons de longueur de P.M.I. en

fonction de la date de parturition. Nous n'avons bien entendu pas pu contrôler les facteurs météorologiques durant ces périodes mais nous ne croyons pas qu'ils aient pu différer au point d'introduire un biais dans notre étude. En effet, en 1987-1988 comme en 1989-1990, les premières montes en série observées se situent toutes durant la seconde quinzaine de septembre. De plus, si les saisons de reproduction avaient dû varier quant à la période de leur apparition, les répercussions possibles auraient été atténuées par la mixité de nos deux groupes qui sont respectivement composés de deux sujets nés durant une année et de trois sujets nés durant l'autre.

L'un des premiers critères qui ait été utilisé, dans les études précédentes, pour tenter d'expliquer la variabilité observée dans les rapports entre la mère et sa progéniture, est celui du sexe du jeune. Il s'avère en effet que les mères aient tendance à promouvoir davantage l'indépendance de leur fils que celle de leur fille mais ces résultats sont rarement significatifs (Berman, 1984). Pour couper court à toute possible influence du sexe du jeune, nous avons choisi dans notre étude de composer notre échantillon uniquement de jeunes femelles. Nous ne disposions pour les années concernées par notre étude que de trois jeunes mâles, nombre beaucoup trop réduit pour permettre une analyse en fonction du sexe du jeune et donc toute conclusion quant à un possible effet de ce facteur. Notre échantillon de jeunes femelles est certes plus réduit mais il permet par contre une meilleure fiabilité des résultats, libres de toutes contraintes dues au sexe.

La rang de la dominance de la mère est un facteur systématiquement analysé lors des études portant sur le rapport mère-jeune. Les études précédentes nous permettent de conclure que lorsque les paires mère-fils et mère-fille sont analysées communément, on n'observe pas de différences significatives dans les comportements maternels qui soient fonction du rang de dominance (Berman, 1984; Collinge, 1987). Toutefois, chez le macaque japonais, les jeunes dont la mère appartient au matrilignage dominant ("High-ranking") approchent et cherchent significativement plus leurs mères que ceux dont les mères appartiennent aux matrilignages inférieurs ("medium-ranking" et "low-ranking") (Collinge, 1987).

Chez les macaques rhésus, lorsque les paires mère-fille sont analysées séparément, on observe que les mères de haut rang passent significativement plus de temps en contact ventral avec leur jeune, initient moins de séquence d'allaitement et ont tendance à rejeter plus souvent leur jeune que ne le font les mères moins dominantes (Berman, 1984). Il semble que pour les jeunes femelles ce soit le rang de dominance du matrilignage auquel elles appartiennent qui soit déterminant puisque lorsque la dominance est mesurée en terme de rang à l'intérieur du matrilignage, les différences observées ne sont plus significatives.

Nous pourrions donc craindre que le rang de dominance de la mère soit un facteur qui ait pu introduire un biais notamment dans les mesures de la proximité, et peut-être aussi, si le macaque japonais se comporte sur ce point comme le macaque rhésus, dans les mesures du rejet maternel. Pour nous en assurer, nous avons quantifié les rangs de dominance des mères de nos sujets, de sorte que les membres du matrilignage dominant (A) se sont vues attribuées le rang 1, ceux du matrilignage

moyen (B), le rang 2 et ceux du matrilignage subordonné (C), le rang 3. Le rang moyen des mères qui ont donné naissance précocement (Groupe 1) et celui des mères qui ont donné naissance tardivement (Groupe 2) sont respectivement de 1,8 et 2,2, montrant qu'il n'existe pas de différence significative quant à la répartition des rangs de dominance au sein de nos deux groupes de sujets (Test de Mann-Whitney, $n_1=5$, $n_2=5$, $U=9$, $P=0,438$). Nous avons reproduit la même démarche en ce qui a trait au rang de dominance à l'intérieur du matrilignage et attribué le rang 1 à la femelle la plus dominante, le rang 3 à la plus subordonnée et le rang 2 à toutes les autres femelles du même lignage. Les rangs moyens des femelles des groupes de naissances précoces et tardives sont respectivement de 1,6 et 2,0 montrant que là encore il n'existe pas de différence significative dans la répartition des rangs des femelles au sein de nos deux groupes (Test de Mann-Whitney, $n_1=5$, $n_2=5$, $U=8,5$, $P=0,371$).

Nous voyons ainsi que si le rang de dominance de la mère devait avoir un effet sur les comportements mesurés dans cette étude, cet effet serait neutralisé par la répartition équitable des rangs dans les groupes de naissances précoces et tardives.

Le facteur sur lequel nous allons maintenant nous attarder est celui de l'expérience maternelle. Il s'agit là d'une donnée plus complexe puisqu'elle fait appel à plusieurs paramètres tels que l'âge de la mère, sa parité ainsi que sa précédente progéniture immature présente dans le groupe. Il est difficile de distinguer l'effet attribuable à chacun de ces facteurs puisqu'ils sont reliés les uns aux autres. En effet, il va de soi qu'une mère âgée sera dans la grande majorité des cas multipare et

de ce fait, aura très probablement un ou plusieurs jeunes immatures (moins de quatre ans) au sein du groupe.

Chez le macaque japonais, les jeunes de mère multipare effectuent significativement plus d'approches et cherchent plus le contact avec leur mère que ne le font les jeunes de mère primipare (Collinge, 1987). Il existe également une corrélation significativement positive entre l'âge de la mère et le taux d'approches effectuées par le jeune, ce qui en soit n'est pas surprenant puisque la parité d'une femelle est fortement reliée à son âge (Collinge, 1987).

Berman (1984; 1992) obtient chez le macaque rhésus des résultats très similaires, mais ses études ont également permis de révéler une corrélation négative entre le nombre de frères (ici encore, il s'agit en fait de germains de même mère) immatures dans le groupe et le taux de contact entre la mère et son jeune. Il s'avère que les résultats obtenus en ce qui a trait à l'âge de la mère et à la parité, s'explique bien plus par les conséquences sociales de ces facteurs (progéniture immature plus abondante) que par l'action de ces facteurs eux-mêmes (Berman, 1984). Plus précisément encore, il semble que ce soit le nombre de femelles immatures, et non de mâles, qui explique les variations observées dans le rapport entre la mère et son jeune. En effet, les jeunes qui ont une sœur immature ou plus, ont tendance à passer moins de temps en contact avec leur mère, à faire face à un plus grand taux de rejet et à s'octroyer une plus grande part de responsabilité dans le maintien de la proximité avec leur mère (Berman, 1992).

Que la présence de sœurs immatures puisse avoir des répercussions sur le rapport mère-jeune, en dehors même de l'expérience maternelle que cette présence

implique, n'est pas en soit quelque chose de si surprenant lorsque l'on sait, par exemple que les sœurs immatures sont de toutes les femelles du groupe, en dehors de la mère bien sûr, celles qui interagissent le plus avec le jeune (Spencer-Booth, 1968; Hiraiwa, 1981; Berman, 1982). Par le biais des taux élevés de comportements d'affiliation, de soins et même d'agressions qu'elles dirigent vers le jeune, les sœurs immatures peuvent tout à la fois, favoriser un apprentissage plus précoce des rapports sociaux par le jeune (Hrdy, 1976), alléger le fardeau parental de la mère (Fairbanks, 1990), ou même, surtout si la sœur est encore très jeune, entrer en compétition avec le jeune vis-à-vis des soins maternels (Lee, 1983).

Si nous revenons maintenant au cas précis de notre étude, nous voyons que l'âge moyen des mères des deux groupes ne diffère pas de façon significative (Mann-Whitney, $n_1=5$, $n_2=5$, $U=6,5$, $P=0,1931$). Il semble néanmoins que les mères du groupe de naissances précoces aient tendance à être plus âgées que celles du groupe de naissances tardives (âge moyen respectivement de 12,2 et 8,2 ans). Cette tendance se constate également en ce qui a trait à la parité puisque le groupe 1 comprend quatre femelles multipares et une primipare alors que pour le groupe 2, il s'agit de quatre primipares et une multipare. Malgré cela, seuls deux des jeunes du groupe de naissances précoces, soit B7 et B9 (Fig.3), ont des sœurs immatures de moins de quatre ans.

L'inégalité de la répartition, dans nos deux groupes, des facteurs précédemment cités trouve son origine au cœur même de l'hypothèse que nous avons entreprise de tester. En effet, les femelles primipares, et donc le plus souvent les femelles les moins âgées, ont tendance à donner naissance plus tardivement que les

femelles multipares (Hiraiwa, 1981). Ce phénomène n'est pas propre au macaque japonais et à été relaté dans bon nombre de publications portant sur les macaques (Drickamer, 1974; Wilson et al., 1978; Silk et al., 1981; Burton et al., 1982; Paul et al., 1984). De ce fait même, il est difficile de distinguer ce qui, dans les résultats obtenus dans cette étude est attribuable à l'effet de la date de naissance du jeune ou à celui de l'âge et de la parité de la mère. Toutefois, si nous tenons compte des résultats énoncés dans les études précédemment citées et notamment dans celle de Berman (1992), nous devons concentrer notre attention sur le nombre de sœurs immatures, facteur qui semble le plus probant pour expliquer les différences observées dans les rapports entre la mère et son jeune.

Rappelons-le, deux des jeunes du groupe 1 ont une sœur immature de moins de quatre ans, ce qui n'est le cas pour aucun des jeunes du groupe 2. Pour s'assurer qu'aucun des résultats obtenus dans notre étude ne soit interprété comme une conséquence de la date de naissance du jeune alors qu'il pourrait être dû à la présence d'une sœur immature, nous devons vérifier s'il existait des différences dans les comportements mesurés au sein du groupe de naissances précoces qui soit fonction de la présence ou non d'une sœur immature.

L'analyse révèle en effet que les jeunes qui ont une sœur immature ont tendance à être plus fortement responsables du maintien de la proximité avec leur mère que ne le sont les jeunes qui n'ont pas de sœurs (Annexe III-3). Les mères qui ont une autre progéniture immature récupèrent significativement moins souvent leur jeune (test de Mann-Whitney, $n_1=8$, $n_2=8$, $U=0$, $P=0,001$) et ont également tendance à le retenir moins fréquemment que ne le font les autres mères du groupe 1. Toutefois, les taux

de proximité, à la fois stricte et globale, ne semblent pas affectés par la présence ou l'absence de sœur immature et ce, certainement parce que l'attitude moins restrictive de la mère est compensée par un plus grand nombre d'approches de la part des jeunes. Le taux de cris de détresse (ou "weaning gecker" en anglais) exprimé par les jeunes qui ont une sœur immature est significativement plus élevé que celui mesuré chez les jeunes sans sœurs (Test de Mann-Whitney, $n_1=8$, $n_2=8$, $U=11$, $P=0,027$) (Annexe III-3). Ce dernier résultat, si l'on tient compte des conclusions apportées par les études précédentes (Berman, 1984; Collinge, 1987) doit être interprété comme la réponse des jeunes aux différences comportementales exprimées par les mères à leur égard.

Les résultats précédemment cités s'accordent parfaitement avec ceux obtenus chez le macaques rhésus en ce qui a trait à l'impact de la présence d'une sœur immature sur les rapports entre la mère et son jeune (Berman, 1984, 1992). Toutefois, il est important de signaler ici qu'il est impossible de considérer que nos résultats attestent de la similarité de ces deux espèces en ce qui concerne l'impact de ce facteur. En effet, il faut rappeler que l'analyse présentée ici a été effectuée sur le groupe de naissances précoces exclusivement et ne comprend donc que deux jeunes ayant une sœur immature versus trois jeunes n'en ayant pas. De plus, les deux jeunes ayant une sœur immature ont tous deux la même mère, l'un étant né en 1987 et l'autre en 1989, ce qui entraîne le risque que les différences mesurées trouvent leur origine dans la variabilité des styles maternels (plus ou moins restrictifs) exprimés par les femelles (Berman, 1990) bien plus que dans la présence d'une sœur immature.

Si nous revenons maintenant à l'analyse effectuée dans le corps de ce mémoire, c'est-à-dire à la comparaison des groupes de naissances précoces et tardives, nous voyons que le déséquilibre de la répartition des sujets ayant et n'ayant pas de sœurs immatures pourrait avoir introduit un biais dans l'interprétation de nos résultats. En effet, les différences observées et associées aux dates de naissances variables pourraient en fait trouver leur origine dans la présence de sœur immature auprès de certains sujets du groupe 1. De façon similaire, certaines différences dues aux dates de naissances variables pourraient être masquées par celles dues à la présence d'une sœur.

Pour s'assurer de la fiabilité de nos résultats, nous avons donc repris l'analyse de chacun des comportements pour lesquels des différences significatives ou encore de fortes tendances avaient été observées lors de l'étude réalisée sur le groupe de naissances précoces en fonction de la présence d'une sœur immature. Cette dernière analyse, pour être exempte de tout biais, a été effectuée exclusivement sur les sujets n'ayant pas de sœurs immatures, soit uniquement trois sujets pour le groupe de naissances précoces et cinq sujets pour le groupe de naissances tardives.

Il s'avère qu'aucune différence significative n'a été décelée auprès de ces comportements (Annexe III-4). En comparant ces résultats à ceux présentés dans le corps de ce mémoire, nous voyons que lorsque l'analyse est réalisée en fonction de l'âge du jeune, les conclusions sont similaires et aucune modification ne doit être apportée à l'interprétation que nous en avons initialement faite. Il en est de même pour les résultats présentés en fonction du retour à la reproduction de la mère, à l'exception de la différence observée quant à la responsabilité du maintien de la

proximité (Indice de Hinde) pour la période qui succède le retour à l'activité sexuelle de la mère, qui disparaît lors du retrait des sujets ayant des sœurs immatures dans notre échantillon. Ce résultat sera donc exclu des conclusions de notre étude, jugeant que cette différence pourrait être le fait de la présence de sœurs immatures auprès de certains de nos sujets et non uniquement celui de leur date de naissance.

L'étude des différents facteurs ayant pu introduire un biais dans notre étude fût, certes, un peu longue mais était toutefois nécessaire pour permettre de conclure à la fiabilité des résultats que nous présentons dans ce mémoire.

Certains chercheurs ont, ces dernières années, mis l'accent sur l'impact que pouvait avoir la date de parturition sur la future reproduction d'une femelle. Nous venons pour notre part de confirmer ces résultats chez le macaque japonais mais également de souligner l'importance de la date de naissance du jeune quant à l'origine de la variabilité observée dans les rapports entre la mère et son jeune, plus particulièrement en ce qui a trait à la proximité et à la précocité du sevrage des jeunes nés tardivement. Nous espérons que les recherches à venir permettront de préciser plus encore nos connaissances quant aux effets de ce facteur.

CONCLUSION

- 1) La longueur de l'intervalle entre la date de parturition et celle du retour à la reproduction de la mère est négativement corrélée à la date de naissance relative du jeune. Les jeunes nés précocement seront en moyenne de 25 jours plus âgés que ceux nés tardivement, lors du retour à la reproduction de leur mère.
- 2) Le jeune est plus largement responsable du maintien de la proximité avec sa mère que ne l'est cette dernière. Cette responsabilité ne semble pas être affectée par la date de naissance du jeune.
- 3) Le taux de proximité entre la mère et sa progéniture est clairement affecté par la date de naissance du jeune. Plus précisément, de la 13^{ème} à la 21^{ème} semaine de vie, les sujets de naissances tardives présentent un taux de proximité avec leur mère plus faible que ceux de naissances précoces. À l'inverse, à partir de la 22^{ème} semaine de vie, les jeunes nés tardivement passent significativement plus de temps à proximité de leur mère que ceux nés précocement. Ce taux de proximité élevé se maintient durant l'ensemble de la période de sevrage et même durant le retour à l'activité sexuelle de la mère.

- 4) Les comportements attribuables au jeune, de même que ceux attribuables à la mère, n'ont pas permis de révéler des différences significatives entre nos deux groupes de sujets. Toutefois, certains comportements tels que ceux de retenue, de récupération, d'évitement maternel et de morsure douce semblent indiquer une tendance des mères à entreprendre de façon plus précoce le sevrage de leur jeune lorsque celui-ci est né tardivement.

- 5) Le retour à l'activité sexuelle de la mère ne semble pas affecter différemment les sujets de naissances précoces et tardives. Il s'avère que bien qu'il soient moins âgés au moment du retour à la reproduction de leur mère, les jeunes nés tardivement n'y réagissent pas plus fortement que ceux nés précocement, ce qui indique donc que nos deux groupes de sujets ont acquis à cette période un niveau d'autonomie similaire.

- 6) La date de naissance du jeune permet donc bien d'expliquer une partie de la variabilité observée dans les rapports qu'entretiennent la mère et son jeune. En effet, les jeunes nés tardivement seront sevrés en plus âge que ceux nés précocement mais maintiendront par contre un taux de proximité plus élevé avec leur mère durant la période de sevrage et même au delà.

BIBLIOGRAPHIE

- Altmann J., Altmann S. A., Hausfater G. & McCuskey S. A. (1977) Life history of yellow baboons : physical development, reproductive parameters and infant mortality, *Primates* 18 : 315-330
- Altmann J., Altmann S. A. & Hausfater G. (1978) Primate infant's effect on mother's future reproduction, *Science* 201 : 1028-1030
- Altmann J. (1980) *Baboon mothers and infants*, Harvard University Press, Cambridge
- Berman C. M. (1980) Mother-infant relationship among free-ranging rhesus monkeys on Cayo Santiago : a comparison with captive pairs, *Animal Behaviour* 28 : 860-873
- Berman C. M. (1982) The ontogeny of social relationships between infant monkeys and group companions : I. Social networks and differentiation, *Animal Behaviour* 30 : 149-162
- Berman C. M. (1984) Variation in mother-infant relationship : Traditional and Nontraditional factors, p. 17-36 in *Females Primates : Studies by Women Primatologists*, Ed. Alan R. Liss Inc., New-York
- Berman C. M. (1990) Intergenerational transmission of maternal rejection rates among free-ranging rhesus monkeys, *Animal Behaviour* 39 : 329-337
- Berman C. M. (1992) Immature siblings and mother-infant relationships among free-ranging rhesus monkeys on Cayo Santiago, *Animal Behaviour* 44 : 247-258
- Burton F. D. & Sawchuk L. A. (1982) Birth intervals in *Macaca sylvanus* of Gibraltar, *Primates* 23 : 140-144
- Chapais B. (1988,a) Experimental matrilineal inheritance of rank in female Japanese Macaques, *Animal Behaviour*, 36 : 1025-1037
- Chapais B. (1988,b) Pouvoir, Alliances et Politique : des primates à l'homme, *Anthropologie et Sociétés*, Vol. 12, n.3, p.13-38

- Chapais B. & Mignault C. (1991) Homosexual incest avoidance among female in captive Japanese macaques, *American Journal of Primatology* 23 : 171-183.
- Chism J. (1986) Development of mother-infant relations among captive patas monkeys, *International Journal of Primatology* 7 : 49-82
- Clark T. & Mano T. (1975) Transplantation and adaptation of a troop of Japanese Monkeys to a Texas brushland habitat, p.358-361 in *Contemporary Primatology*, S. Kondo, M. Kawai, A. Ehara, Eds. Basel, Karger
- Collinge N. E. (1987) Weaning variability in semi-free-ranging Japanese macaques (*Macaca fuscata*), *Folia Primatologica*, 48 : 137-150
- Collinge N.E. (1991) Variability in aspects of the mother-infant relationship in Japanese macaques during weaning, p.157-174 in *The Monkeys of Arashiyama : thirty-five years of research in Japan and the West*, Eds. L. M. Fedigan & P. J. Asquith, State University of New-York Press, New-York
- De Vore I. (1963) Mother-infant relations in free-ranging baboons, p.305-335 in *Maternal behaviour in mammals*, Ed. Rheingold, Wiley, New-York
- Drickamer L. A. (1974) A ten-year summary of reproductive data for free-ranging *Macaca mulatta*, *Folia Primatologica* 21 : 61-80
- Fairbanks L. A. (1990) Reciprocal benefits of allomothering for female vervets monkeys, *Animal Behaviour* 40 : 553-562
- Galef B. G. (1981) The ecology of weaning : parasitism and the achievement of independence by altricial mammals, p.211-241 in *Parental Care in Mammals*, Eds : D. J. Gubernick & P. H. Klopfer, New-York, Plenum Press
- Gomendio M. (1989) Suckling behaviour and fertility in rhesus macaques (*Macaca mulatta*), *Journal of Zoology* 217 : 449-467
- Gomendio M. (1991) Parent / offspring conflict and maternal investment in rhesus macaques, *Animal Behaviour* 42 : 993-1005
- Harlow H., Harlow M.K. & Hansen E.W. (1963) The maternal affectational system of rhesus monkeys, p. 254-281 in *Maternal behaviour in mammals*, Wiley, New-York
- Hinde R. A. (1974) Mother-infant relations in rhesus monkeys, p. 29-46 in *Ethology and psychiatry*, Ed. White, University of Toronto Press, Toronto

- Hinde R. A. & Atkinson S. (1970) Assessing the roles of social partners in maintaining mutual proximity, as exemplified by mother-infant relations in monkeys, *Animal Behaviour* 18 : 169-176
- Hiraiwa M. (1981) Maternal and alloparental care in a troop of free-ranging Japanese monkeys, *Primates* 22 : 309-329
- Horvat J. R. & Kraemer H. C. (1982) Behavioral changes during weaning in captive chimpanzees of Gombe National Park, Tanzania, p. 235-260 in *Primate bio-social development : biological, social and ecological determinants*, Eds. Chevalier-Skolnikoff & Poirier, Garland Publishing Co. New-York
- Hrdy S. B. (1976) Care and exploitation of non-human primate infants by conspecifics other than the mother, p. 101-158 in *Advances in the Study of Animal Behaviour*, Vol.6, Ed. J. S. Rosenblatt, R. A. Hinde, E. Shaw & C. Beer, Academic Press, London
- Jay P. (1963) Mother-infant relations in langurs, p. 282-304 in *Maternal behaviour in mammals*, Ed. Rheingold, Wiley, New-York
- Jensen G. D., Bobbit R. A. & Gordon B.N. (1967) The development of mutual independence in mother-infant pigtail monkeys (*Macaca nemestrina*), p. 43-53 in *Social communication among primates*, Ed. Altmann, University of Chicago Press, Chicago
- Johnson R., Berman C. & Malik I. (1993) An integrative model of the lactational and environmental control of mating in female rhesus monkeys, *Animal Behaviour*, 46 :63-78
- Lee P.C. (1983) Species, study sites and methods, p. 8-16 in *Primate Social Relationships : An Integrated Approach*, Ed. R. A. Hinde, Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Lee P.C. (1984) Early infant development and maternal care in free-ranging vervets, *Primates* 25 : 31-47
- Malik I., Johnson R. & Berman C. (1992), Control of postpartum mating behavior in free-ranging rhesus monkeys, *American Journal of Primatology* 26 :89-95
- Martin P. (1984) The meaning of weaning, *Animal Behaviour* 32 :1257-1259
- Paul A. & Thommen D. (1984) Timing of birth, female reproductive success and infant sex ratio in semifree-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*), *Folia Primatologica* 42 : 2-16

- Rajpurohit L. S. & Mohnot S. M. (1991) The Process of weaning in Hanuman Langurs (*Presbytis entellus entellus*), *Primates* 32 : 213-218
- Rosenblum L. A. (1971) The ontogeny of mother-infant relations in macaques, p. 315-367 in *The ontogeny of vertebrate behaviour*, Ed. Moltz, Academic Press, New-York
- Scucchi (1984) Interbirth Intervals in a captive group of japanese macaques, *Folia Primatologica* 42 : 203-208
- Siegel S. & Castellan N. S. (1988) *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*, Mc Graw-Hill, New York
- Silk J. B. , Clark-Wheatley C. B., Rodman P. S. & Samuels A. (1981) Differential reproductive success and facultative adjustment of sex ratio among female bonnet macaques (*Macaca radiata*), *Animal Behaviour* 29 : 1106-1120
- Spencer-Booth Y. (1968) The behaviour of group companions toward rhesus monkey infants, *Animal Behaviour* 16 :541-557
- Takahata Y. (1980) The reproductive biology of a free-ranging troop of japanese monkeys, *Primates* 21 : 303-329
- Tanaka T., Tokuda K. & Kotera S. (1970) Effect of infant loss on the interbirth interval of japanese monkeys, *Primates* 11 : 113-117
- Trivers R. L. (1972) Parental investment and sexual selection, p.136-179 in *Sexual Selection and the Descent of Man*, Ed. B. Campbell, Chicago, Aldine
- Vasey P. (1996) Interventions and alliance formation between female Japanese macaques, *Macaca fuscata*, during homosexual consortships, *Animal Behaviour*, 52 :539-551
- Wilson M. E., Gordon T. P. & Bernstein I. S. (1978) Timing of birth and reproductive success in rhesus monkey social groups, *J. med. Primatol.* 7 : 202-212

Annexe I : Nombre de minutes d'observations recueillies pour chacun des sujets et chacune des tranches d'âge étudiées, en semaines comptées à partir de la naissance.

(- : donnée manquante)

a) Cohorte 1987

Période	B7	A7	C11	C7	B11	Total
13-15 sem.	-	450	450	300	450	1650
16-18 sem.	240	450	446	300	450	1886
19-21 sem.	420	298	300	450	450	1918
22-24 sem.	420	330	300	450	450	1950
25-27 sem.	225	448	450	450	450	2023
28-30 sem.	450	450	450	450	405	2205
31-33 sem.	450	465	435	450	390	2190
34-36 sem.	450	450	450	360	450	2160
Total	2655	3341	3281	3210	3495	15982

b) Cohorte 1989

Période	B9	A22	B21	C31	A31	Total
13-15 sem.	135	135	105	75	45	495
16-18 sem.	105	135	150	-	-	390
19-21 sem.	105	45	-	70	100	320
22-24 sem.	-	-	-	225	225	450
25-27 sem.	55	100	185	225	231	796
28-30 sem.	210	225	230	210	210	1085
31-33 sem.	225	240	250	135	150	1000
34-36 sem.	225	210	180	205	190	1010
Total	1060	1090	1100	1145	1151	5546

Annexe II : Éthogramme du macaque japonais et abréviations utilisées lors de la cueillette de données au laboratoire de primatologie, Université de Montréal.

AFFILIATION

- a approche : un individu marche vers un autre individu et s'arrête à moins d'un bras de distance.
- sa s'approcher : deux ou plusieurs individus s'approchent mutuellement indépendamment de la contribution respective de chacun.
- ac approche et se couche : idem à "a" mais l'individu qui effectue le comportement se couche.
- ad approche à distance : un individu en approche un autre et s'arrête à une distance supérieure à celle d'un bras.
- at approche et toilette : un individu en approche un autre et le toilette immédiatement.
- c se coucher : lorsqu'un individu est déjà à proximité d'un autre ou qu'il est seul.
- blo se blottir : ne pas utiliser lors des balayages instantanés.
- ct contact : utilisé lors des balayages instantanés pour signifier qu'il y a contact physique entre deux individus.
- cl se coucher au loin : identique à une approche à distance sauf que, dans ce cas, celui qui effectue le comportement se couche.
- q quitter : augmentation de la distance entre deux individus à plus d'un bras.
- sq se quitter mutuellement : deux ou plusieurs individus se quittent mutuellement au même moment.
-
- rb regard bref : jeter des regards brefs à un autre individu.
- rp regard prolongé : regarder de façon soutenue un autre individu. Ce comportement est souvent effectué par les mères vis-à-vis de leurs enfants.
- s suivre : suivre un individu qui vient de quitter.

- sen sentir : approcher son nez près de la bouche d'un autre individu afin d'en sentir le contenu.
- t toiletter : retirer de la fourrure d'un autre individu des pellicules, parasites ou saletés quelconques.
- st cesser de toiletter : arrêter de toiletter un autre individu.
- tou toucher : toucher un autre individu avec sa main.
- tpt transport : transporter un individu sous son ventre ou sur son dos.
- ig ignorer : ne pas porter attention à une menace ou à un comportement d'un autre individu (ex. : un enfant peut ignorer la menace d'un adulte, ou une femelle peut ne pas agir lorsque son enfant est menacé et qu'elle est témoin de cet incident).
- nvp ne pas voir : un individu qui est la cible d'une agression n'est pas témoin de l'action dirigée contre lui, souvent parce qu'il a le dos tourné ou parce qu'il dort. Ce comportement est à différencier de "ig".

COMPORTEMENTS AGONISTIQUES

Agression

- d déplacer : provoquer le départ d'un individu en l'approchant. Le déplacement est immédiat alors que "q" après une "a" ne l'est pas. Dans le cas du déplacement l'approche n'est pas encore terminée et l'autre quitte. L'individu qui déplace peut s'approcher en marchant, en gambadant ou en sautant légèrement. L'individu déplacé quitte immédiatement soit en marchant soit rapidement. Si l'individu qui quitte tient un objet quelconque on considère qu'il quitte (n'est pas déplacé).
- dcé être déplacé : quitter sa place à la suite d'une action involontaire d'un individu qui passe à distance, saute ou tombe à côté de celui qui quitte. Si l'individu qui quitte tient un objet quelconque, on considère qu'il quitte (n'est pas déplacé).
- so secousse d'objet : agiter fortement et rapidement un objet fixe de l'environnement.
- qdr queue dressée : un individu est immobile ou se déplace avec la queue en position verticale.
- hs haussement des sourcils : bref haussement des sourcils (menace).

- rd regard dirigé : menace de faible intensité au cours de laquelle un individu fixe du regard un autre individu.
- or oreilles rabattues : menace au cours de laquelle un individu rabat son cuir chevelu vers l'arrière.
- bo bouche ouverte : menace qui accompagne souvent un regard dirigé et qui consiste à ouvrir la bouche en camouflant les dents (la mâchoire est ouverte au maximum).
- gr grognement : vocalisation (menace).
- sol solliciter : regarder alternativement un individu qu'on menace et un autre dont on tente d'obtenir l'appui.
- tv taper dans le vide : taper en direction d'un autre individu sans le toucher.
- spv se précipiter vers : s'élancer vers un individu puis s'arrêter (contrairement à la poursuite).
- p poursuivre : poursuivre un autre individu de façon soutenue (se distingue des "jp" par le fait que le poursuivi se soumet clairement ("gp", "cp") et que le poursuivant peut être agressif ("g", "or" ...).
- pou pousser : pousser un individu.
- ss sauter sur : sauter de façon répétitive sur un autre individu.
- pin pincer : saisir la peau d'un autre individu avec les doigts.
- ta taper : donner un coup à l'aide de la main (il y a contact physique).
- ag agripper : saisir un individu par la fourrure ou par la peau à l'aide de ses mains.
- lut lutter : confrontation physique entre deux individus au cours de laquelle les deux opposants s'échangent mutuellement des coups et roulent au sol.
- mo mordre : saisir un autre individu par les dents.

Soumission

- tl tremblement de lèvres : geste de soumission ou d'apaisement au cours duquel les lèvres sont agitées d'un mouvement rythmique.

- é éviter : pencher le corps de côté à l'approche d'un autre individu tout en restant sur place.
- ér éviter le regard : un individu qui se fait menacer détourne son regard de son agresseur tout en restant sur place. À distinguer de "ig".
- sar s'arrêter : délaissier son activité suite à une menace reçue.
- qpr quitter précipitamment : s'éloigner rapidement.
- gp grimace de peur : expression faciale ritualisée de soumission au cours de laquelle les dents sont toutes découvertes (sourire exagéré).
- cp cri perçant : vocalisation émise par les individus qui sont la cible d'une agression quelconque.
- sta se tapir : un individu qui est la cible d'une agression, souvent de forte intensité ("ag", "mo", etc.), reste immobile comme s'il était paralysé; cette stupeur est fréquemment précédée de geste de soumission tels que le cri perçant, la fuite ou la grimace de peur.

Comportements ambivalents

- cp & x cri perçant accompagné d'un comportement agressif ("tv", "ag", "spv"...).
Typique des jeunes.

COMPORTEMENTS SEXUELS

- pré présentation : présenter son arrière-train à son partenaire afin d'être monté.
- sol mte solliciter une monte : effectuer différents comportements pour recevoir une monte (taper par terre en vocalisant, agripper son partenaire et revenir en courant se présenter).
- mh mains sur les hanches : comportement qui précède fréquemment les montes et qui consiste à mettre ses mains sur les hanches du partenaire de façon à ce que celui-ci se place en position d'être monté.
- mte monte : position au cours de laquelle un individu en monte un autre en s'agrippant les pieds aux mollets de son partenaire (implique des poussées pelviennes).
- mad monte assise sur le dos : position de monte au cours de laquelle l'individu qui monte s'assoit sur le dos de son partenaire (implique des poussées pelviennes).

- mcd monte couchée sur le dos : position de monte au cours de laquelle l'individu qui monte se couche sur le dos de son partenaire (pieds autour des mollets, implique des poussées pelviennes).
- mpt monte avec les pieds par terre : monter son partenaire mais en laissant ses pieds au sol au lieu d'agripper les mollets (implique des poussées pelviennes).
- mvv monte ventro-ventrale : monter son partenaire mais en se cramponnant sous celui-ci (comme "cv", implique des poussées pelviennes).
- spp sans poussée pelvienne : ce code s'utilise lorsque l'une ou l'autre des positions de monte n'est pas accompagnée de poussées pelviennes.
- ags agrippement sexuel : comportement effectué pendant la monte et qui consiste à saisir la fourrure de son partenaire.
- éj éjaculation : caractérisée par une rigidité du corps du mâle.
- voc vocalisation : tout type de vocalisation d'une femelle en œstrus.
- mas masturbation : auto-manipulation des organes génitaux à l'aide des doigts ou frottements du clitoris contre un objet fixe de l'environnement.
- agd approche graduelle : comportement effectué par les femelles en œstrus lorsqu'elles approchent peu à peu un partenaire potentiel.
- agr approche graduelle en reculant : idem à "agd" sauf que l'individu s'approche en reculant.

COMPORTEMENTS LUDIQUES

- j jouer : être en interaction de jeu avec un ou plusieurs individus.
- js jouer seul : un individu joue seul.
- jp jeu de poursuite : jeu au cours duquel les individus se poursuivent en n'émettant aucun comportement de soumission ou d'agression. Se différencie de "p" par le fait que la poursuite peut être réciproque.
- jo jouer avec un objet : un ou plusieurs individus jouent avec un objet de l'environnement (bâton, corde)
- jpo jeu de poursuite pour objet : ne jamais l'indiquer dans la soumission.
- tr traîner : un des individus qui joue traîne son partenaire en le tirant.

invj invitation au jeu : inviter à l'aide de différents comportements un ou plusieurs individus à jouer. Peut être accompagnée d'une mimique de la bouche arrondie ("play face") qui est un signal de jeu.

COMPORTEMENTS MÈRE-ENFANT

cd cramponnement dorsal : position de transport de l'enfant au cours de laquelle les enfants sont agrippés au dos de leur mère.

cv cramponnement ventral : position de transport des enfants au cours de laquelle les enfants sont accrochés au ventre de leur mère. Ils peuvent aussi s'agripper lorsqu'ils sont assis avec leur mère.

éc éviter un contact : la mère fait en sorte de ne pas être en contact avec son enfant tout en restant sur place (ex. : elle pivote).

ret retenir : une mère empêche son enfant de la quitter en le retenant (souvent par une patte). D'autres individus peuvent aussi utiliser ce comportement vis-à-vis des enfants.

rec récupérer : une mère va chercher son enfant qui s'est éloigné d'elle. L'enfant peut être en détresse ou non.

mod morsure douce : morsure légère infligée généralement par les mères à leurs enfants.

tres tressautement : sursaut effectué par le jeune. Accompagne souvent le "wg".

wg vocalisations de sevrage ("weaning gecker") : ces vocalisations sont effectuées par les enfants qui n'ont pas accès au mamelon. Le "wg" accompagne généralement le tressautement ("tres").

mb mamelon dans la bouche.

émb évite mamelon dans la bouche : la mère fait en sorte d'éviter que son enfant atteigne le mamelon (ex. : elle pivote).

* signifie qu'une mère est accompagnée de son enfant (ex. : A7* = A7A71).

DIVERS

aut auto-toilettage : un individu nettoie sa fourrure.

b boire.

- do dormir.
- fo fourrager : se nourrir au sol en fouillant dans les copeaux de bois.
- esq esquisse : ce code est utilisé lorsqu'un comportement n'est pas entièrement complété (ex. : esq spv, esq t, esq mte, etc.).
- sdv se diriger vers : ce comportement n'est noté que s'il provoque une réaction agressive (C71 sdv A4 rd bo C71 sar).
- reg regarde : ce comportement n'est noté que s'il provoque une réaction de soumission (A4 reg C71 tl).
- vol voler : enlever un objet des mains d'un autre individu (exclu contexte de jeu).
- seu seul : marcher ou être assis seul.

Annexe III : Compilation des résultats de l'analyse statistique des données.

Test de Mann-Whitney :

n1 : nombre de cas dans le plus petit échantillon

n2 : nombre de cas dans le plus grand échantillon

U : nombre de fois où un score du plus grand échantillon précède un score du plus petit échantillon

P : probabilité

1. Analyse des rapports mère – jeune en fonction de l'âge du jeune, compté en semaines à partir de la naissance :

La proximité

Période	Proximité Stricte				Proximité Globale				Indice de Hinde			
	n1	n2	U	P	N1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Globale	8	8	29	0.753	8	8	16	0.093	8	8	32	1.000
13-15 sem.	4	5	4	0.142	4	5	2	0.050	4	5	6	0.327
16-18 sem.	3	5	7	0.881	3	5	5	0.456	3	5	4	0.297
19-21 sem.	4	5	2	0.050	4	5	10	1.000	4	5	6	0.327
22-24 sem.	3	4	4	0.475	3	4	0	0.034	3	4	6	1.000
25-27 sem.	5	5	5	0.117	5	5	7	0.251	5	5	11	0.754
28-30 sem.	5	5	11	0.754	5	5	5.5	0.142	5	5	10	0.601
31-33 sem.	5	5	6	0.174	5	5	3	0.047	5	5	6	0.174
34-36 sem.	5	5	6	0.174	5	5	6	0.174	5	5	4	0.076

Les comportements du jeune

Période	Allaitement				Contact				Weaning Gecker			
	n1	n2	U	P	N1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Globale	8	8	18	0.141	8	8	17	0.115	8	8	25	0.462
13-15 sem.	4	5	9	0.806	4	5	5.5	0.268	4	5	7	0.421
16-18 sem.	3	5	7	0.881	3	5	7	0.881	3	5	4.5	0.341
19-21 sem.	4	5	9	0.806	4	5	3	0.085	4	5	7.5	0.467
22-24 sem.	3	4	6	1.000	3	4	3	0.289	3	4	3	0.289
25-27 sem.	5	5	12	0.917	5	5	7.5	0.295	5	5	9	0.435
28-30 sem.	5	5	5	0.117	5	5	4	0.076	5	5	10	0.601
31-33 sem.	5	5	10	0.601	5	5	5	0.117	5	5	11	0.753
34-36 sem.	5	5	8	0.347	5	5	11	0.754	5	5	10	0.597

Les comportements de la mère

Période	Toiletage				Retenues				Récupérations			
	n1	n2	U	P	N1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Globale	8	8	20	0.208	8	8	31	0.916	8	8	25.5	0.494
13-15 sem.	4	5	10	1.000	4	5	7	0.421	4	5	3	0.086
16-18 sem.	3	5	7	0.881	3	5	3	0.153	3	5	7	0.881
19-21 sem.	4	5	4	0.142	4	5	7.5	0.467	4	5	10	1.000
22-24 sem.	3	4	1	0.077	3	4	5	0.696	3	4	6	1.000
25-27 sem.	5	5	9	0.465	5	5	10	0.317	5	5	9	0.463
28-30 sem.	5	5	9	0.465	5	5	7.5	0.136	5	5	9.5	0.518
31-33 sem.	5	5	11	0.754	5	5	12	0.881	5	5	11	0.700
34-36 sem.	5	5	8	0.347	5	5	12	0.881	5	5	10	0.590

Période	Évitement Maternel				Morsure Douce				Menace et Agression			
	n1	n2	U	P	N1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Globale	8	8	32	1.000	8	8	17	0.115	8	8	27	0.598
13-15 sem.	4	5	8	0.609	4	5	7	0.421	4	5	10	1.000
16-18 sem.	3	5	3	0.124	3	5	7.5	1.000	3	5	7.5	1.000
19-21 sem.	4	5	2.5	0.055	4	5	8	0.371	4	5	9	0.737
22-24 sem.	3	4	3.5	0.372	3	4	3	0.284	3	4	3	0.186
25-27 sem.	5	5	8	0.316	5	5	11	0.700	5	5	10	0.520
28-30 sem.	5	5	11	0.738	5	5	11	0.746	5	5	7	0.195
31-33 sem.	5	5	4	0.058	5	5	8	0.290	5	5	10.5	0.638
34-36 sem.	5	5	12	0.916	5	5	11	0.700	5	5	8	0.332

2. Analyse des rapports mère – jeune en fonction du retour à la reproduction de la mère, par tranches de trois semaines, précédant, englobant et succédant la date du retour à l'activité sexuelle de la femelle :

La proximité

Période	Proximité Stricte				Proximité Globale				Indice de Hinde			
	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Avant	4	5	6	0.327	4	5	5	0.221	4	5	10	1.000
Pendant	4	5	6	0.327	4	5	5	0.221	4	5	7	0.462
Après	3	4	0	0.034	3	4	3	0.289	3	4	0	0.034

Les comportements du jeune

Période	Allaitement				Contact				Weaning gecker			
	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Avant	4	5	9	0.806	4	5	3	0.086	4	5	8	0.623
Pendant	4	5	8.5	0.712	4	5	8	0.624	4	5	7.5	0.539
Après	3	4	5	0.724	3	4	5	0.724	3	4	4.5	0.593

Les comportements de la mère

Période	Toilettage				Retenues				Récupérations			
	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Avant	4	5	8	0.624	4	5	10	1.000	4	5	6	0.319
Pendant	4	5	9	0.806	4	5	9	0.788	4	5	6	0.306
Après	3	4	3	0.289	3	4	4.5	0.386	3	4	3.5	0.329

Période	Évitement				Morsure douce				Menace et agression			
	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Avant	4	5	10	1.000	4	5	10	1.000	4	5	9	0.788
Pendant	4	5	9	0.798	4	5	9	0.788	4	5	7	0.421
Après	3	4	1	0.067	3	4	6	1.000	3	4	6	1.000

3. Analyse des rapports mère – jeune, au sein du groupe de naissances précoces, en fonction du nombre de sœurs immatures, âgées de moins de quatre ans :

La proximité

Période	Proximité Stricte				Proximité Globale				Indice de Hinde			
	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Globale	8	8	28	0.674	8	8	26	0.529	8	8	14	0.059
13-15 sem.	1	3	0	0.180	1	3	1	0.655	1	3	0	0.180
16-18 sem.	2	3	3	1.000	2	3	1	0.248	2	3	1	0.248
19-21 sem.	2	3	3	1.000	2	3	0	0.083	2	3	0	0.083
22-24 sem.	1	2	0	0.221	1	2	0	0.221	1	2	0	0.221
25-27 sem.	2	3	1	0.248	2	3	2	0.564	2	3	0	0.083
28-30 sem.	2	3	0	0.083	2	3	2	0.564	2	3	1	0.248
31-33 sem.	2	3	0	0.083	2	3	2	0.564	2	3	0	0.083
34-36 sem.	2	3	2	0.564	2	3	3	1.000	2	3	2	0.564

Les comportements du jeune

Période	Allaitement				Contact				Weaning Gecker			
	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Globale	8	8	20	0.208	8	8	22	0.294	8	8	11	0.027
13-15 sem.	1	3	0	0.180	1	3	1	0.655	1	3	0	0.157
16-18 sem.	2	3	3	1.000	2	3	2	0.564	2	3	3	1.000
19-21 sem.	2	3	0	0.083	2	3	2.5	0.767	2	3	0	0.053
22-24 sem.	1	2	1	1.000	1	2	0	0.221	1	2	0	0.221
25-27 sem.	2	3	2	0.564	2	3	2	0.564	2	3	2	0.519
28-30 sem.	2	3	2	0.564	2	3	2	0.564	2	3	1	0.248
31-33 sem.	2	3	2	0.564	2	3	2	0.564	2	3	3	1.000
34-36 sem.	2	3	1	0.248	2	3	3	1.000	2	3	2.5	0.767

Les comportements de la mère

Période	Toiletage				Retenues				Récupérations			
	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Globale	8	8	19	0.172	8	8	15	0.056	8	8	0	0.001
13-15 sem.	1	3	1	0.655	1	3	1	0.564	1	3	0	0.180
16-18 sem.	2	3	0	0.083	2	3	2	0.414	2	3	0	0.083
19-21 sem.	2	3	0	0.083	2	3	3	1.000	2	3	1.5	0.374
22-24 sem.	1	2	0	0.221	1	2	0.5	0.479	1	2	0	0.221
25-27 sem.	2	3	1	0.248	2	3	2	0.414	2	3	0	0.076
28-30 sem.	2	3	2	0.564	2	3	3	1.000	2	3	1	0.197
31-33 sem.	2	3	1	0.248	2	3	1.5	0.221	2	3	1	0.197
34-36 sem.	2	3	1	0.248	2	3	2	0.414	2	3	2.5	0.767

Période	Évitement Maternel				Morsure Douce				Menace et Agression			
	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Globale	8	8	26.5	0.561	8	8	17	0.110	8	8	22	0.273
13-15 sem.	1	3	0	0.157	1	3	1	0.564	1	3	1	0.564
16-18 sem.	2	3	0	0.076	2	3	3	1.000	2	3	3	1.000
19-21 sem.	2	3	2	0.564	2	3	1.5	0.221	2	3	1.5	0.221
22-24 sem.	1	2	0	0.221	1	2	0	0.157	1	2	1	1.000
25-27 sem.	2	3	1	0.197	2	3	1.5	0.221	2	3	1.5	0.221
28-30 sem.	2	3	0	0.053	2	3	2.5	0.767	2	3	1	0.236
31-33 sem.	2	3	2	0.564	2	3	1.5	0.221	2	3	3	1.000
34-36 sem.	2	3	2	0.564	2	3	2	0.519	2	3	0	0.076

4. Analyse de certains des comportements du rapport mère – jeune, sur les sujets de notre échantillon n’ayant pas de sœur immature :

Analyse en fonction de l’âge du jeune, compté en semaines à partir de la naissance :

Période	Indice de Hinde				Retenues			
	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Globale	8	8	25	0.462	8	8	22	0.598
13-15 sem.	3	5	6	0.655	3	5	6	0.634
16-18 sem.	3	3	2	0.275	3	3	3	0.501
19-21 sem.	3	4	2	0.157	3	4	5	0.659
22-24 sem.	2	4	3	0.643	2	4	4	1.000
25-27 sem.	3	5	7	0.881	3	5	5	0.197
28-30 sem.	3	5	5	0.456	3	5	4.5	0.242
31-33 sem.	3	5	5	0.456	3	5	6	0.439
34-36 sem.	3	5	2	0.101	3	5	6	0.558

Période	Récupérations				Weaning Gecker			
	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Globale	8	8	22	0.294	8	8	16	0.093
13-15 sem.	3	5	3	0.180	3	5	7	0.864
16-18 sem.	3	3	1	0.127	3	3	3	0.487
19-21 sem.	3	4	3.5	0.372	3	4	4.5	0.386
22-24 sem.	2	4	3	0.643	2	4	0	0.641
25-27 sem.	3	5	6	0.655	3	5	4	0.266
28-30 sem.	3	5	6.5	0.764	3	5	4	0.297
31-33 sem.	3	5	5	0.393	3	5	7	0.881
34-36 sem.	3	5	6	0.647	3	5	6.5	0.764

Analyse en fonction du retour à la reproduction de la mère :

Période	Indice de Hinde				Retenues			
	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Avant	3	4	3	0.288	3	4	6	1.000
Pendant	3	4	4	0.479	3	4	5	0.696
Après	2	4	0	0.641	2	4	3	0.479

Période	Récupérations				Weaning Gecker			
	n1	n2	U	P	n1	n2	U	P
Avant	3	4	6	1.000	3	4	5	0.721
Pendant	3	4	3	0.271	3	4	3	0.288
Après	2	4	1	0.140	2	4	2.5	0.481