

2M11.2766.11

Université de Montréal

11305034
V.009

Effet du degré de concentration de la nourriture sur sa monopolisation
par les femelles chez le macaque japonais

par
Véronique Dupuis
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

© Véronique Dupuis, 1999



11. 2522.11M

GN
4
U54
2000
V.009

Université de Montréal

Faculté des études de troisième cycle
Département de psychologie

Psychologie
Université de Montréal
Département de psychologie
Faculté des études de troisième cycle

Membre du jury
M. le professeur [Nom]
M. le professeur [Nom]
M. le professeur [Nom]

1999



1999

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé:

Effet du degré de concentration de la nourriture sur sa monopolisation
par les femelles chez le macaque japonais

présenté par:

Véronique Dupuis

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

Kenneth Jacobs	:président-rapporteur
Bernard Chapais	:directeur de recherche
Jean Prud'homme	:membre du jury

Mémoire accepté le:

Sommaire

Il existe une hypothèse à l'effet que le degré de concentration de la nourriture est à la source de la compétition intra-groupe entre femelles primates pour la monopolisation des ressources alimentaires. La nature de cette compétition serait à l'origine de la variation des relations sociales entre femelles dans les groupes de primates. Selon cette hypothèse, lorsque les groupes se nourrissent de ressources alimentaires qui sont assez concentrées pour être monopolisées, les femelles formeraient des hiérarchies de dominance linéaires et népotistes et resteraient dans leur groupe natal. À l'inverse, lorsque les groupes se nourrissent de ressources qui sont trop dispersées dans l'espace pour être monopolisées, les femelles ne développeraient pas de hiérarchie de dominance et pourraient quitter leur groupe natal.

En nature, il est très difficile d'isoler le degré de concentration de la nourriture de toutes les autres variables socioécologiques pouvant affecter la capacité des femelles à monopoliser les ressources. De plus, puisqu'il existe une gradation dans la concentration de la nourriture, il devient important de comprendre comment la variation dans la capacité des femelles à monopoliser les ressources est susceptible d'affecter la variation dans leurs rapports sociaux.

Afin d'étudier l'effet du degré de concentration de la nourriture sur la monopolisation des ressources par les femelles, nous avons, dans une première expérience, soumis un groupe de macaques japonais (*Macaca fuscata*) femelles constitué de trois sous-groupes de quatre parentes, à quatre degrés de concentration de la nourriture. L'effet de la concentration de la nourriture était ainsi isolé des autres variables socioécologiques pouvant affecter la monopolisation des ressources alimentaires. Dans une deuxième expérience,

nous avons soumis un sous-groupe constitué uniquement de femelles non-parentes au même protocole expérimental. En comparant les résultats des deux sous-groupes expérimentaux, nous visons à isoler l'effet de l'apparement de celui du rang de dominance sur l'accès aux ressources alimentaires.

Nos résultats démontrent que lorsque la distance entre les sites alimentaires adjacents est de 30 cm, la capacité des femelles dominantes à monopoliser la nourriture est très élevée. Sous ce seuil, la monopolisation tombe drastiquement et diminue ensuite graduellement avec le degré de dispersion des ressources alimentaires. Ainsi, lorsque la distance entre les sites alimentaires adjacents est de 30 cm, les femelles dominantes obtiennent une proportion de nourriture beaucoup plus élevée que les femelles subordonnées, parce qu'elles défendent très agressivement les ressources et que les femelles subordonnées sont très inhibées de se rendre à ces ressources. Ces résultats suggèrent que lorsque les groupes de primates se nourrissent à ce degré de concentration, les femelles formeront une hiérarchie de dominance népotiste beaucoup plus rigide que lorsqu'elles se nourrissent de ressources plus dispersées.

Nos résultats démontrent également qu'en maintenant l'effet de dominance constant, plus les ressources sont concentrées, plus la tolérance des femelles envers leurs parentes est élevée comparativement à leur tolérance vis-à-vis des non-parentes. Ainsi, plus les ressources sont concentrées, plus les femelles qui sont avec leurs parentes ont un accès élevé aux ressources comparativement aux femelles qui sont avec des non-parentes.

Table des matières

Liste des tableaux	vii
Liste des figures	viii
Introduction	1
Matériel et méthodes	8
Groupe d'étude et environnement	8
Sujets	10
Protocole expérimental	13
Cueillette des données	16
Comportements étudiés et définitions	17
Méthodes d'analyse	18
Résultats	21
Effet du degré de concentration de la nourriture sur la monopolisation des ressources	21
Nombre d'individus qui mangent simultanément aux ressources	21
Effet du rang de dominance sur l'accès aux ressources	22
L'efficacité de la monopolisation par les femelles de la famille dominante	24
Nombre de femelles des familles intermédiaire et subordonnée qui mangent simultanément avec les femelles de la famille dominante	25
Effet du degré de concentration de la nourriture sur la défense des ressources par les femelles dominantes	27
Quantité absolue d'agressions dirigées par les femelles de la famille dominante vers les femelles des familles intermédiaire et subordonnée	27
Taux d'agressions dirigées par les femelles de la famille dominante vers les femelles des familles intermédiaire et subordonnée	28

Effet du lien de parenté entre femelles sur l'accès aux ressources alimentaires en fonction du degré de concentration de la nourriture	29
Nombre de femelles dominantes parentes et non-parentes qui mangent simultanément	30
Taux d'agressions entre femelles dominantes parentes et non-parentes	32
Discussion	34
La monopolisation des ressources	34
Comment les femelles dominantes monopolisent-elles les ressources?	35
La défense des ressources par les femelles dominantes	35
L'inhibition des femelles subordonnées à approcher les ressources	35
Interaction entre la défense et l'inhibition	36
Implications pour l'établissement d'une hiérarchie de dominance	37
Effet du lien de parenté matrilineaire sur la monopolisation des ressources alimentaires	39
Conclusion	42
Bibliographie	44

Liste des tableaux

Tableau I: Composition des deux groupes expérimentaux	12
Tableau II: Description des degrés de concentration de la nourriture	14

Liste des figures

Figure 1: Plan du Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal	9
Figure 2: Composition et structure généalogique du groupe de macaques japonais du Laboratoire de primatologie comportementale de l'université de Montréal	11
Figure 3: Schémas des quatre degrés de concentration de la nourriture	15
Figure 4: Nombre d'échantillons instantanés aux ressources de la femelle alpha à chaque minute en fonction du degré de concentration de la nourriture	19
Figure 5: Nombre moyen par test d'individus qui mangent simultanément aux ressources en fonction du degré de concentration de la nourriture	21
Figure 6: Pourcentage d'échantillons instantanés aux ressources de chaque individu en fonction du degré de concentration de la nourriture	23
Figure 7: Pourcentage d'échantillons instantanés aux ressources des femelles de la famille dominante en fonction du degré de concentration de la nourriture	24
Figure 8: Nombre de femelles des familles intermédiaire et subordonnée qui mangent simultanément aux ressources avec au moins une femelle de la famille dominante, en fonction du degré de concentration de la nourriture	26
Figure 9: Quantité absolue d'agressions par minute dirigées par les femelles de la famille dominante vers les femelles des familles intermédiaire et subordonnée, en fonction du degré de concentration de la nourriture	27
Figure 10: Taux d'agressions dirigées par les femelles de la famille dominante vers les femelles des familles intermédiaire et subordonnée en fonction du degré de concentration de la nourriture	29

- Figure 11: Nombre moyen par test de femelles dominantes parentes et dominantes non-parentes qui mangent simultanément aux ressources en fonction du degré de concentration de la nourriture 31
- Figure 12: Taux d'agressions entre les femelles dominantes parentes et entre les femelles dominantes non-parentes en fonction du degré de concentration de la nourriture 32

Introduction

Les stratégies reproductrices fondamentalement différentes des mâles et des femelles sont à l'origine de la diversité des systèmes sociaux que l'on retrouve chez les animaux (Emlen et Oring, 1977).

Pour accroître leur succès reproducteur, les mâles compétitionnent entre eux afin d'avoir un accès sexuel au plus grand nombre de femelles possibles. Les mâles établissent donc des relations sociales avec les autres membres du groupe qui leur permettent de maximiser leur pouvoir compétitif pour l'accès aux femelles. Les stratégies comportementales et reproductrices des mâles étant principalement déterminées par les stratégies comportementales des femelles et par leur distribution dans l'espace (Emlen et Oring, 1977; Wrangham, 1979), une attention particulière devrait donc être accordée aux stratégies reproductrices et comportementales des femelles afin de comprendre l'origine des systèmes sociaux chez les primates.

Le succès reproducteur des femelles est déterminé par le nombre d'enfants qu'elles peuvent mener à maturité et dépend de la quantité et de la qualité de nourriture qu'elles peuvent se procurer. Les femelles forment des relations sociales entre elles qui leur permettent de maximiser leur pouvoir compétitif face aux autres femelles afin d'augmenter leur accès aux ressources ainsi que celui de leurs parentes. Les modèles théoriques qui tentent d'expliquer l'origine des systèmes sociaux des primates ont donc accordé une grande importance à la compétition entre femelles pour le monopole des ressources alimentaires et à leurs conséquences sur les relations qu'elles établissent entre elles (Wrangham, 1980; Terborgh et Janson, 1986; van Schaik, 1989; Sterck et al., 1997). Le degré de concentration¹ spatiale de la nourriture est la variable clé qui affecterait la monopolisation des ressources (Wrangham, 1980; van Schaik, 1989; Isbell, 1991).

1- Le degré de concentration de la nourriture se définit par la surface qu'occupent ces ressources dans l'espace. Il est également fréquemment mesuré par la taille des parcelles qui contiennent la nourriture.

Selon le modèle de van Schaik (1989), lorsque la pression de prédation est forte, les primates forment des groupes cohésifs², à l'intérieur desquels les membres restent à proximité les uns des autres. Dans ces groupes, le degré de concentration spatiale de la nourriture détermine s'il y aura compétition intra-groupe entre femelles pour la monopolisation des ressources alimentaires. Ainsi, lorsque les ressources sont assez concentrées, elles peuvent être monopolisées par certaines femelles qui en limitent l'accès aux autres femelles du groupe et ce, de façon agressive. On s'attend alors à ce que dans ces groupes, les femelles forment des rapports de dominance et à ce que leur rang de dominance soit corrélé à leur succès alimentaire. De plus, les femelles qui transmettent leur rang à leurs parentes et qui les aident à le maintenir vont, en théorie, augmenter leur succès reproductif global. Ces groupes devraient donc être caractérisés par une hiérarchie de dominance linéaire et népotiste entre les femelles, ainsi que par une philopatrie femelle (i.e. qu'elles restent dans leur groupe natal toute leur vie). À l'inverse, lorsque la nourriture est dispersée dans l'environnement, ou se retrouve dans de trop grandes parcelles pour être monopolisées de façon agressive, tous les membres du groupe ont accès aux ressources. Le succès alimentaire des femelles ne devrait donc pas être corrélé à leur rang de dominance. Ces groupes devraient être caractérisés par une absence de rapports de dominance ou des rapports de dominance peu développés (société de type égalitaire) où les femelles peuvent émigrer de leur groupe natal.

Afin de tester le modèle de van Schaik (1989), quelques études ont comparé des espèces étroitement apparentées qui différaient dans leur organisation sociale et dans leur écologie. Barton et al. (1996) dans une étude sur les babouins (*Papio hamadryas* et *Papio anubis*) ainsi que Koenig et al. (1998)

2- Par opposition à un groupe non-cohésif où les membres peuvent se diviser en plusieurs sous-groupes, qui se font et se défont, et qui peuvent être très éloignés les uns des autres.

dans une étude sur les langurs (*Presbytis entellus*) ont divisé le degré de concentration de la nourriture en deux grandes catégories, dispersée et concentrée. Mitchell et al. (1991) dans une étude sur les singes écureuils (*Saimiri oerstedii* et *Saimiri sciureus*) ont quant à eux tenu compte de différents degrés de concentration de la nourriture. Leurs résultats démontrent que lorsque les groupes se nourrissent principalement de ressources concentrées (Barton et al., 1996; Koenig et al., 1998) ou sur des parcelles de tailles intermédiaires (Mitchell et al., 1991), les femelles sont philopatriques et forment des hiérarchies de dominance linéaires et népotistes. À l'inverse, lorsque les groupes se nourrissent de ressources dispersées dans l'environnement (Barton et al., 1996; Koenig et al., 1998) ou sur de petites parcelles de nourriture (Mitchell et al., 1991), les femelles quittent leur groupe natal et forment des hiérarchies de dominance égalitaires et non-népotistes. L'étude de Mitchell et al. (1991), contrairement au modèle de van Schaik (1989), tend à démontrer qu'il devrait y avoir une taille minimale de parcelle de nourriture en-dessous de laquelle il ne peut y avoir de monopolisation. Il est donc important de tester le modèle de van Schaik (1989) sur différents degrés de concentration de la nourriture.

Si ces études semblent démontrer qu'il existe une relation entre le degré de concentration spatiale de la nourriture et l'organisation sociale entre femelles, elles ne permettent pas de déterminer s'il y a un lien de causalité entre ces deux variables. Pour établir ce lien, il faut déterminer si la monopolisation par les femelles d'un groupe varie en fonction du degré de concentration de la nourriture. C'est la raison pour laquelle nous devons dégager les deux principales prédictions du modèle de van Schaik (1989) concernant la monopolisation des ressources alimentaires par les femelles: (1) lorsque les ressources sont concentrées, il y a moins d'individus qui y ont accès et la proportion de dominantes qui s'y nourrissent est plus grande que lorsque les ressources sont dispersées; (2) lorsque les ressources sont concentrées, les femelles devraient être beaucoup plus agressives entre elles que lorsque les ressources sont dispersées.

Voyons d'abord comment fut testée la première prédiction dans les groupes cohésifs et non-cohésifs. Dans les groupes non-cohésifs, la taille des sous-groupes alimentaires est positivement corrélée avec la taille des parcelles de nourriture (Klein et Klein, 1977; Leighton et Leighton, 1982; Isabirye-Basuta, 1988; Symington, 1988; White et Wrangham, 1988; Strier, 1989; Chapman, 1990; Chapman et al., 1995; Phillips, 1995; Rodrigues de Moraes et al., 1998), présumément afin de réduire la compétition alimentaire intra-groupe.

Dans les groupes cohésifs, les femelles doivent toujours rester à proximité les unes des autres et ne peuvent pas se diviser en sous-groupes afin d'éviter la compétition alimentaire. Ainsi, lorsque les ressources sont concentrées, les femelles dominantes ont une priorité d'accès à la ressource et obtiennent une plus grande proportion de nourriture que les femelles subordonnées, alors que lorsque les ressources sont dispersées, les proportions de ressources obtenues par les dominantes et les subordonnées sont équivalentes (Whitten, 1983; Belzung et Anderson, 1986; Boccia et al., 1988; Whitten, 1988; Barton, 1993; Barton et Whiten, 1993; Gore, 1993; Barton et al., 1996; Saito, 1996; Koenig et al., 1998).

Selon la deuxième prédiction du modèle de van Schaik (1989), lorsque les ressources sont concentrées, le nombre de femelles pouvant être exclues des ressources est élevé, ce qui pourrait nécessiter une fréquence d'agressions plus grande que lorsque les ressources sont dispersées. Les études révèlent cependant une grande variation de comportements. Les résultats de certaines études démontrent des fréquences d'agressions plus élevées lorsque les groupes se nourrissent de ressources concentrées que lorsqu'elles sont dispersées (Southwick, 1967; Boccia et al., 1988; Barton, 1993; Barton et Whiten, 1993; Barton et al., 1996; Saito, 1996; Gil-Burmann et al., 1998), alors que certaines études montrent le contraire (Chamove et al., 1982; Belzung et

Anderson, 1986). D'autres études n'ont pas trouvé de différences dans les fréquences d'agressions qui surviennent lorsque les ressources sont concentrées ou dispersées (Whitten, 1983; Shopland, 1987; Barton, 1990), puisque dans ces deux situations, les femelles subordonnées évitent la proximité des femelles dominantes.

Mais qu'est-ce qu'une ressource concentrée, et jusqu'à quel degré de concentration une ressource l'est-elle suffisamment pour être monopolisée? Il est essentiel de répondre à cette question afin de déterminer quand les femelles devraient former entre elles une hiérarchie de dominance linéaire et népotiste.

Les études réalisées sur la monopolisation et la défense des ressources ne permettent cependant pas de répondre à cette question, puisque leurs définitions de la concentration des ressources n'est pas adéquate. Certaines études définissent une ressource concentrée comme étant un agrégat de nourriture reconnaissable par un changement abrupt dans l'espace de la densité de la nourriture (exemple: un arbre ou un agrégat d'arbres) (Leighton et Leighton, 1982; White et Wrangham, 1988; Strier, 1989; Chapman et al., 1994; Phillips, 1995; Saito, 1996; Sterck et Steenbeek, 1997; Rodrigues et al., 1998). Selon d'autres études, une ressource est considérée comme étant concentrée lorsqu'elle peut accueillir quelques individus, mais pas tout le groupe (Shopland, 1987; Boccia et al., 1988; Barton, 1993; Barton et al., 1996; Koenig et al., 1998). Il y a cependant deux problèmes dans ces définitions: (1) elles ne permettent pas d'isoler l'effet de la concentration de la nourriture de toutes les autres variables socioécologiques pouvant affecter la monopolisation et la défense des ressources, dont la qualité de la nourriture (Shopland, 1987; Gore, 1993), la quantité de nourriture (Leighton et Leighton, 1982) et la distance entre les différentes concentrations de nourriture (Leighton et Leighton, 1982; Janson, 1988; Symington, 1988; Saito, 1996). Il leur est donc impossible de ne

voir que l'effet du degré de concentration de la nourriture sur la monopolisation; (2) ces définitions ne sont pas suffisamment précises pour définir ce qu'est une ressource concentrée. Ainsi, ce que certaines études définissent comme étant une ressource concentrée pourrait être considérée comme étant dispersée par d'autres études. Ces définitions ne permettent donc pas d'isoler l'effet du degré de concentration de la nourriture sur la monopolisation et ne sont pas assez précises pour qu'elles soient comparables à travers les différentes études.

Puisqu'en nature il existe toute une gradation de concentrations de la nourriture, il devient important de comprendre comment la variation dans la capacité des femelles à monopoliser les ressources est susceptible d'affecter leurs rapports sociaux. Ceci permettrait de déterminer s'il existe un degré de concentration particulier auquel les femelles ont avantage à établir une hiérarchie de dominance linéaire et népotiste et en-dehors duquel leur avantage à le faire serait beaucoup moins élevé. Cependant, toutes les études réalisées sur la monopolisation des ressources par les femelles dominantes n'ont fait qu'une opposition dichotomique entre les ressources concentrées et dispersées. Il y a cependant deux études (*Saimiri oerstedii* et *Saimiri sciureus*: Mitchell et al., 1991; *Presbytis thomasi* et *Macaca fascicularis*: Sterck et Steenbeek, 1997) qui ont analysé la défense des ressources alimentaires en fonction de différentes tailles de parcelles de nourriture. Les auteurs (Mitchell et al., 1991; Sterck et Steenbeek, 1997) ont observé une diminution de la fréquence des agressions lorsque la taille des parcelles augmente, sauf chez les macaques à longue-queue (*Macaca fascicularis*) où la fréquence d'agressions est la même, peu importe la taille des parcelles de nourriture (Sterck et Steenbeek, 1997). Ces études ne permettent cependant pas d'isoler le degré de concentration de la nourriture des autres variables socioécologiques.

Nous avons réalisé une expérience en laboratoire afin de déterminer comment la monopolisation des ressources alimentaires par les femelles varie en fonction de différents degrés de concentration de la nourriture. Dans une première expérience, nous avons soumis un groupe de douze macaques japonais femelles, constitué de trois sous-groupes de quatre parentes chacun, à quatre degrés de concentration de nourriture. Chacune des concentrations contenait le même type et la même quantité de nourriture. Ce protocole a donc permis d'isoler l'effet du degré de concentration de la nourriture des autres variables socioécologiques pouvant affecter la monopolisation des ressources. Dans une deuxième expérience, nous avons soumis un groupe de douze femelles non-parentes au même protocole expérimental. En comparant les résultats des deux groupes expérimentaux, nous visons à isoler l'effet du lien de parenté entre femelles de celui du rang de dominance sur l'accès aux ressources alimentaires.

Nous testons trois hypothèses principales: (1) plus la nourriture est concentrée, plus la monopolisation par les femelles de la famille dominante est élevée; (2) plus la nourriture est concentrée, plus la fréquence d'agressions pour défendre une ressource est élevée; (3) plus la nourriture est concentrée, plus les femelles dominantes qui sont avec leurs parentes ont un accès élevé aux ressources comparativement aux femelles dominantes qui ne sont qu'avec des non-parentes.

Matériel et méthodes

Groupe d'étude et environnement

Les données utilisées pour cette étude proviennent d'expériences réalisées sur la colonie de macaques japonais du Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal. Cette colonie provient de la troupe d'Arashiyama qui fut implantée au Texas en 1972. Durant l'été 1984, un groupe de quinze individus a été importé à l'Université de Montréal. Il se composait d'un mâle adulte (mâle alpha) et de quatorze individus appartenant à trois matrilineages (A, B et C) de composition similaire. Depuis leur arrivée, la hiérarchie entre les matrilineages est stable et linéaire. Les membres du matrilineage A dominent les membres du matrilineage B qui dominent les membres du matrilineage C.

Le laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal comprend cinq pièces intérieures et deux enclos extérieurs (Figure 1). Les pièces et les enclos communiquent entre eux ce qui permet aux singes de circuler librement. Toutes les salles sont munies de portes guillotines actionnées à distance. Des planches, des câbles et des pneus sont installés à l'intérieur des pièces et des enclos ce qui permet aux singes de maximiser l'utilisation de l'espace tridimensionnel. En situation non-expérimentale, les singes sont nourris quotidiennement de biscuits pour singes, de fruits, de légumes et de différentes sortes de grains (maïs, tournesol, etc.) qui sont distribués dans une épaisse litière de copeaux de bois. L'eau est disponible en tout temps.

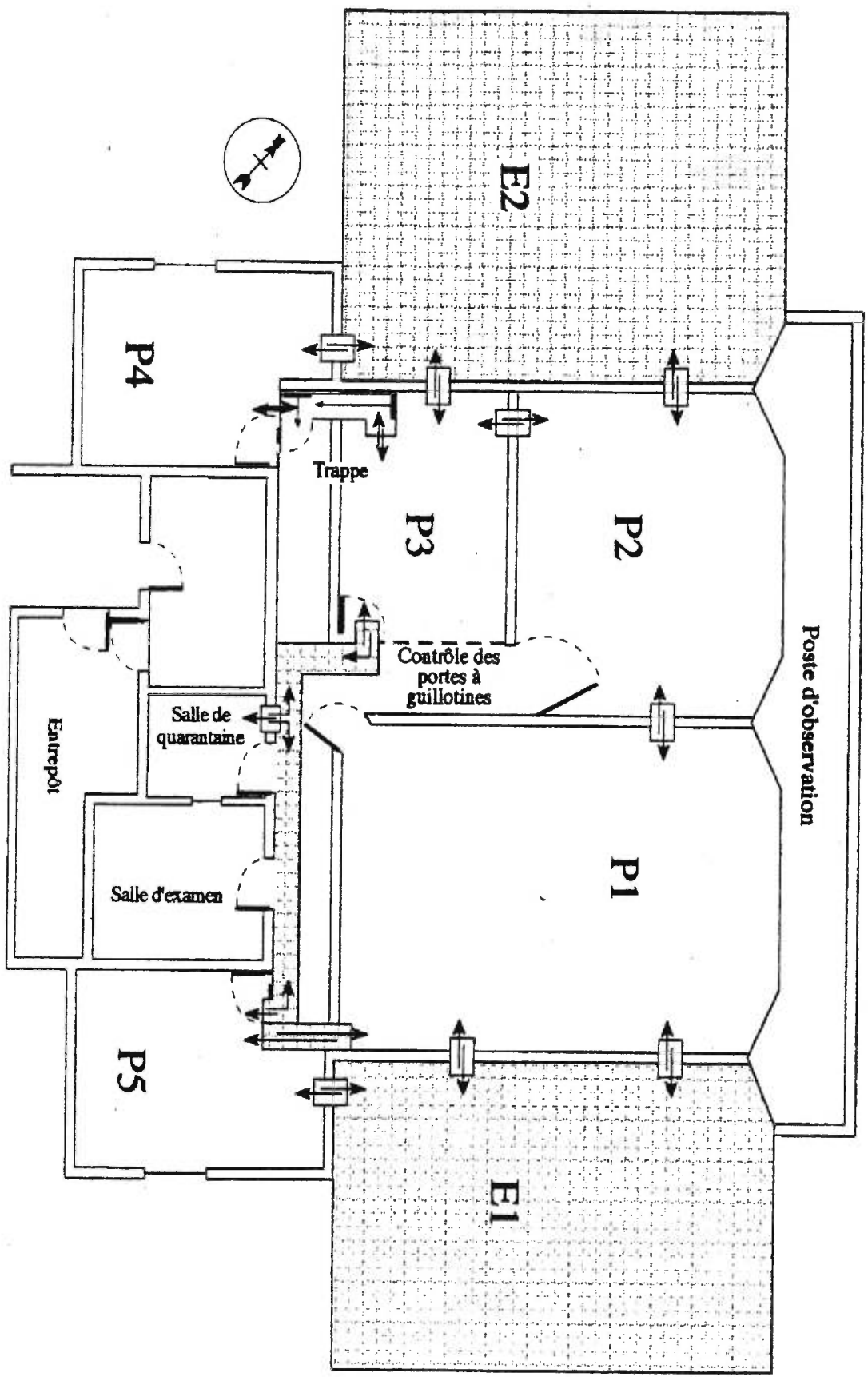


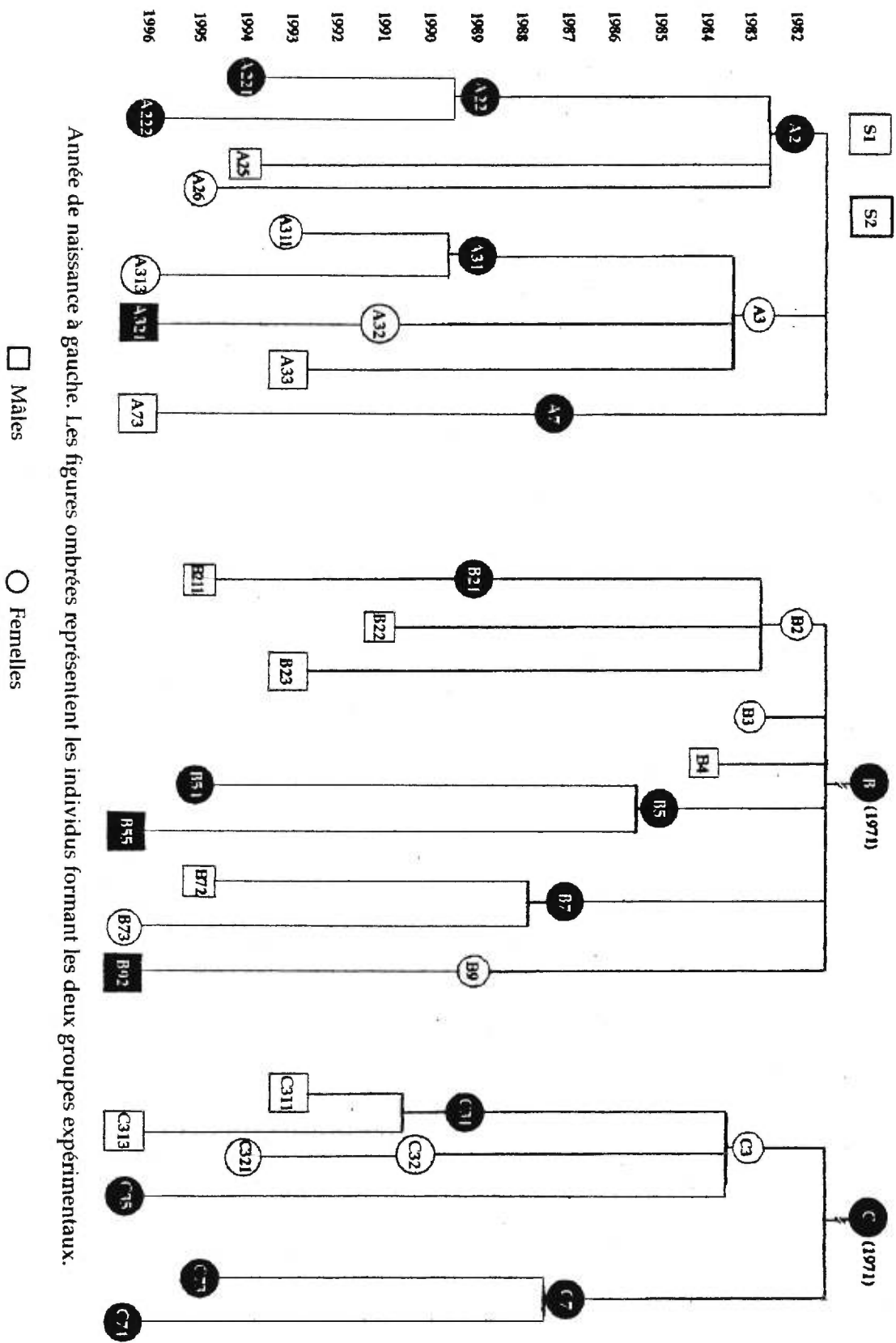
Figure 1. Plan du laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal

Sujets

La prise de données pour cette étude a été réalisée du 28 juillet au 3 octobre 1997. La colonie comptait alors 42 individus. L'âge et le degré d'apparentement maternel étaient connus pour tous les individus du groupe (Figure 2).

Pour notre étude, nous avons formé deux groupes expérimentaux composés chacun de douze femelles, qui furent isolées de la colonie principale pendant cinq semaines. Le premier groupe fut testé du 20 juillet au 23 août 1997. Il était composé de trois sous-groupes comprenant chacun quatre parentes, soit une grand-mère, sa fille et les deux filles juvéniles de cette dernière, âgées de un et deux ans. Nous n'avons utilisé que ce groupe expérimental pour tester nos deux premières hypothèses, soit celles sur la monopolisation et la défense des ressources alimentaires. Le deuxième groupe fut testé du 30 août au 3 octobre 1997. Il était formé de douze femelles non-parentes, d'âge similaire aux femelles du premier groupe. Il a été démontré dans une étude précédente (Chapais et al., 1997) qu'en dessous du degré d'apparentement tante-nièce ($r=0.125$) les femelles se comportaient l'une envers l'autre comme des non-parentes. Par conséquent, nous avons, dans la mesure du possible, choisi des femelles qui avaient entre elles un degré d'apparentement inférieur à celui de tante-nièce. Nous avons cependant dû utiliser une dyade soeur-soeur ainsi qu'une dyade mère-fille, appartenant toutes deux au matrilignage C. Puisque ces deux dyades appartiennent au matrilignage le plus subordonné, elles ne peuvent avoir influencé de façon significative la monopolisation des ressources. Les données recueillies sur ce groupe ne seront utilisées dans les résultats que pour tester la troisième hypothèse.

Figure 2. Composition et structure généalogique du groupe de macaques japonais du laboratoire de primatologie comportemental de l'Université de Montréal.



Nous avons dû utiliser un mâle d'un an pour former le premier groupe, et deux mâles d'un an pour former le deuxième groupe. Cependant, puisqu'à cet âge les mâles s'ordonnent de la même façon que les femelles dans la hiérarchie matrilineaire, les données ne risquent pas d'en être affectées.

Le tableau I présente le rang, le sexe et l'âge des individus formant les deux groupes expérimentaux.

Tableau I: Composition des deux groupes expérimentaux

Groupe de parentes				Groupe de non-parentes			
Rang	Individus	Sexe	Âge	Rang	Individus	Sexe	Âge
1	A2	f	15 ans	1	A7	f	10 ans
2	A22	f	8 ans	2	A31	f	8 ans
3	A222	f	1 an	3	A321	m	1 an
4	A221	f	3 ans	4	A221	f	3 ans
5	B	f	26 ans	5	B7	f	10 ans
6	B5	f	12 ans	6	B21	f	8 ans
7	B55	m	1 an	7	B92	m	1 an
8	B54	f	2 ans	8	B54	f	2 ans
9	C	f	26 ans	9	C7	f	10 ans
10	C7	f	10 ans	10	C31	f	8 ans
11	C73	f	2 ans	11	C73	f	2 ans
12	C74	f	1 an	12	C35	f	1 an

Protocole expérimental

Chaque groupe expérimental fut isolé du reste de la colonie dans deux pièces intérieures ainsi que dans un enclos. Lors des expérimentations, les singes n'avaient accès qu'aux pièces qui permettaient à l'observateur de voir tous les individus à partir du poste d'observation sans avoir à se déplacer. Il y avait une pièce qui n'était occupée ni par le groupe expérimental, ni par le reste de la colonie. Elle servait de pièce tampon afin que le bruit fait par le groupe principal ne dérange pas les expérimentations.

Nous avons soumis chaque groupe à quatre degrés de concentration de la nourriture, les mêmes pour chaque groupe expérimental. Pour chaque degré de concentration, nous avons réalisé douze tests par groupe. Nous faisons deux tests par jour, soit un à 9h00 et un à 15h00, afin que les individus ne soient pas rassasiés et soient toujours motivés à se rendre aux ressources.

Afin de bien définir le degré de concentration de la nourriture et d'éviter la dispersion des ressources alimentaires, nous avons placé la nourriture dans douze boîtes de 30 cm de longueur par 30 cm de largeur et par 5cm de hauteur. Chaque boîte contenait 45 raisins secs, une nourriture dont raffolent les singes. Sur le dessus des boîtes, nous avons installé un grillage dont chaque alvéole mesurait 4 cm par 2 cm. Ceci obligeait les individus à ne prendre qu'un raisin sec à la fois, permettant ainsi d'augmenter la durée des expériences. Puisque chaque groupe expérimental comprenait douze individus, il y avait assez de sites alimentaires pour tous les accueillir simultanément.

Les boîtes étaient fixées sur des planches de bois, elles-mêmes installées sur des échafaudages. Cette installation nous permettait d'avoir un espace en trois dimensions. Pour modifier le degré de concentration de la nourriture,

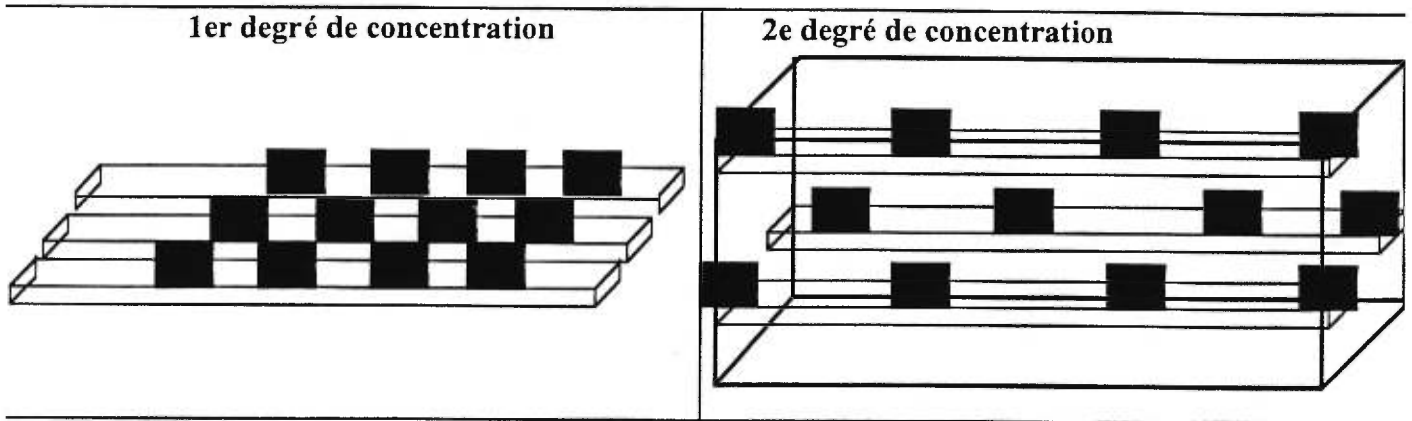
nous déplaçons les boîtes sur les trois dimensions. Entre un degré de concentration et le degré suivant, nous augmentons de 50 cm la distance entre une boîte et les boîtes qui lui étaient adjacentes. La figure 3 illustre un schéma des quatre degrés de concentration, et le tableau II fait la description de la distance qui séparait chaque boîte des boîtes qui lui étaient adjacentes ainsi que du volume des concentrations.

Tableau II. Description des concentrations de nourriture

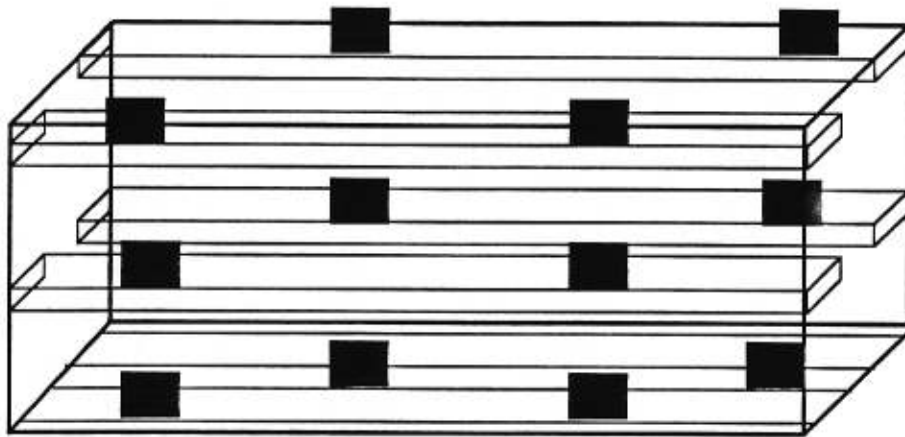
Degré de concentration	Distance entre les boîtes adjacentes	Volume des concentrations
1er	30 cm	1,5m ³
2e	80 cm	4,6 m ³
3e	130 cm	12 m ³
4e	180 cm	24 m ³

Avant de procéder à la prise de données, nous avons soumis chaque groupe expérimental aux installations pendant une semaine afin qu'ils puissent s'y familiariser. Pour ne pas que les singes s'habituent graduellement au changement de concentration de la nourriture, nous avons d'abord soumis chaque sous-groupe au quatrième degré de concentration, puis au deuxième, suivi du troisième et finalement du premier.

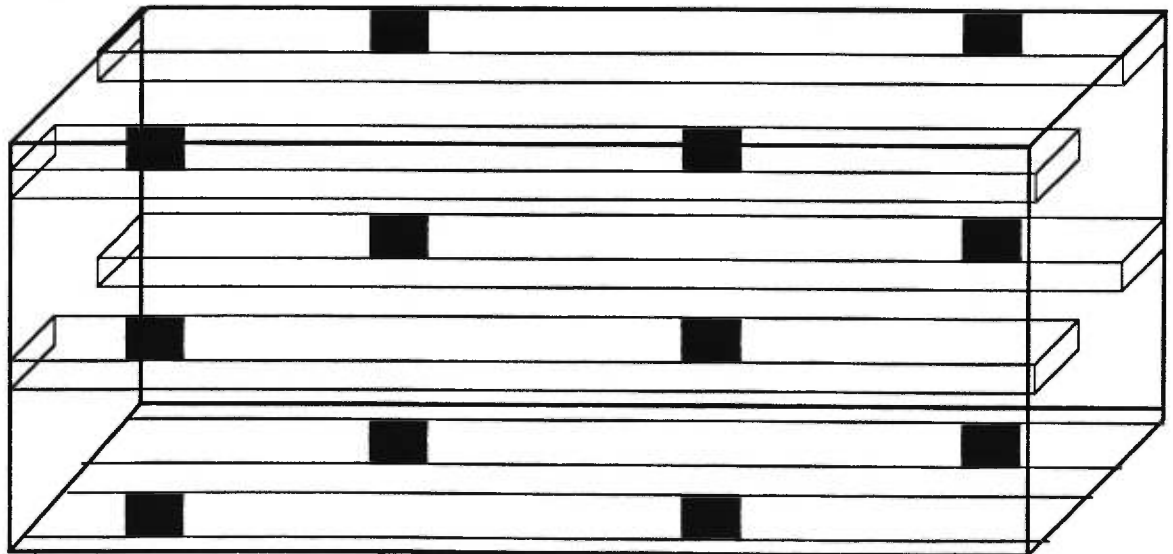
Les échafaudages étaient installés dans une pièce intérieure. En dehors des expériences, les individus n'avaient pas accès à cette pièce. Le soir, au moins trois heures après la dernière expérience de la journée, nous distribuons des biscuits pour singes ainsi que des grains dans une autre pièce, afin de ne pas affamer les singes de rang subordonné (puisque ce sont ceux qui mangeaient en dernier). Le matin, au moins une heure avant la première



3e degré de concentration



4e degré de concentration



■ = Boîte

— 1 m —

expérience de la journée, les singes n'avaient plus accès à cette pièce afin qu'ils ne puissent plus s'y nourrir. Entre les deux expériences de la journée, les singes n'avaient accès qu'à l'enclos extérieur, à l'intérieur duquel il n'y avait pas de nourriture. Lors des expériences, les singes étaient donc toujours motivés à manger. L'expérience débutait avec l'ouverture des portes à guillotines donnant accès à la pièce contenant les sites alimentaires.

Entre la fin des expériences sur le premier groupe et le début des expériences sur le deuxième, nous avons laissé s'écouler sept jours afin de laisser retomber le stress dû à l'isolement et aux manipulations.

Cueillette des données

La collecte des données pour chaque expérience commençait dès que le premier individu arrivait aux ressources. Elle se terminait lorsque deux minutes s'étaient écoulées depuis que le dernier individu avait quitté les ressources.

Afin de capter tous les comportements des individus, nous utilisons deux caméras-vidéo, chacune munie d'un magnétophone incorporé. Ces caméras étaient focalisées sur les échafaudages. Nous utilisons également un enregistrement qui dictait aux dix secondes l'écoulement de temps depuis le début de l'expérience. Ceci permettait de synchroniser les deux bandes-vidéo et facilitait la transcription des données lors de leur visionnement.

Pour les fins de notre recherche, nous avons recueilli deux sortes de comportements à la fois, soit ceux d'agression et de soumission ainsi que ceux d'accès à la source d'alimentation. Pour le premier type de comportement, nous avons fait de l'échantillonnage complet et continu, où l'observateur dictait au magnétophone tous les comportements d'agressions et de

soumissions ainsi que le lieu où ils se déroulaient, soit près de la source d'alimentation ou ailleurs dans la pièce. Le visionnement des bandes-vidéo permettait de voir les interactions agressives que l'observateur n'aurait pas vues au moment du déroulement de l'expérience. Pour le deuxième type de comportement (l'accès aux sites alimentaires), nous avons fait, lors du visionnement des bandes-vidéo, des échantillons instantanés aux dix secondes en notant tous les individus qui mangeaient aux boîtes.

Comportements étudiés et définitions

Nous avons défini une boîte comme étant un site alimentaire. Une concentration est constituée de douze sites alimentaires.

Nous avons défini le degré de concentration de la nourriture par la distance qui séparait les sites alimentaires adjacents qui constituaient la concentration. Ainsi, le premier degré de concentration correspond à la plus faible distance qui sépare les sites alimentaires adjacents et le quatrième degré correspond à la distance la plus élevée.

Comme mesure des fréquences individuelles de présence à la source d'alimentation, nous avons compilé le nombre d'échantillons instantanés où chaque individu mangeait aux boîtes. Pour avoir des mesures les plus précises possibles, les échantillons instantanés ont été recueillis aux dix secondes, soit six par minute.

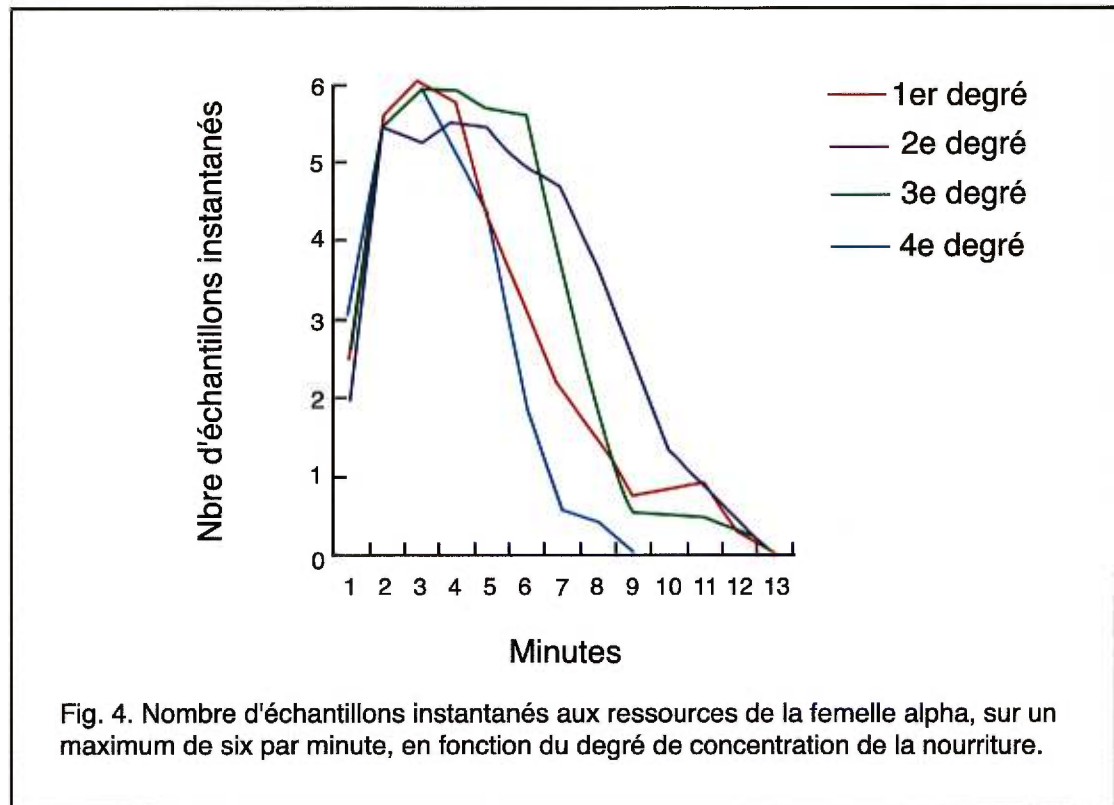
Pour les comportements agressifs étudiés, nous avons utilisé le système de classification et de codification du Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal. Les comportements agressifs sont divisés en cinq catégories selon leur niveau d'intensité croissante: niveau 1: menaces; niveau 2: se précipiter vers un individu; niveau 3: la poursuite;

niveau 4: agressions avec contact excluant les morsures; niveau 5: morsures. Pour chaque séquence d'agressions, nous n'avons retenu pour fin d'analyses que le niveau d'intensité le plus élevé. Afin d'avoir une mesure qui tient compte à la fois de la fréquence et du niveau d'agressions, nous avons défini la quantité d'agressions dirigées par un individu comme étant la somme des niveaux agressifs de chacune de ses agressions.

Les taux d'agressions ont été calculés en divisant la quantité d'agressions dirigées par l'agresseur par le nombre d'opportunités qu'il avait d'agresser. Ce nombre d'opportunités est défini par le nombre d'échantillons instantanés où les cibles potentielles (c'est-à-dire les individus qui sont subordonnés à l'agresseur) mangeaient aux boîtes.

Méthodes d'analyse

Par définition, il y a monopolisation des ressources lorsque certains individus du groupe n'y ont pas accès. Cette définition sous-entend, comme condition première, que tous les individus du groupe sont motivés à manger ces ressources. Ainsi, lorsque les individus délaissent les ressources parce qu'ils sont rassasiés ou encore parce que les ressources sont épuisées, on ne peut plus parler de monopolisation. Comme indice de la motivation des membres du groupe à se nourrir aux ressources, nous avons pris le nombre d'échantillons instantanés par minute où la femelle alpha mangeait aux boîtes. Comme elle était la seule qui ne pouvait pas être exclue des ressources, le nombre d'échantillons instantanés qu'elle a amassés ne dépendait donc que de sa motivation à manger.



La figure 4 montre qu'à tous les degrés de concentration de la nourriture, la motivation de la femelle alpha à manger aux ressources restait élevée jusqu'à environ la quatrième minute, puis diminuait par la suite. Toutes nos analyses ont donc été effectuées sur les quatre premières minutes uniquement, car nous considérons que ce n'est que pendant cette période que toutes les femelles étaient motivées à manger.

Chacun de nos tests statistiques a été réalisé au niveau individuel. Chaque donnée individuelle a été obtenue en faisant la moyenne des douze tests pour chacune des concentrations. Ainsi, pour chacun des tests statistiques, nous n'avons qu'une seule donnée par individu pour chacun des degrés de concentration. Cependant, lorsque nos tests statistiques portent sur le nombre d'individus qui mangent simultanément, nous avons fait la moyenne sur chaque test. Nous avons donc un échantillon de douze tests pour chaque degré de concentration.

Tous les tests statistiques utilisés sont bilatéraux et tous les résultats sont corrigés pour les égalités lorsqu'il y a lieu. Pour toutes les analyses, le seuil d'acceptation fut fixé à 0.05.

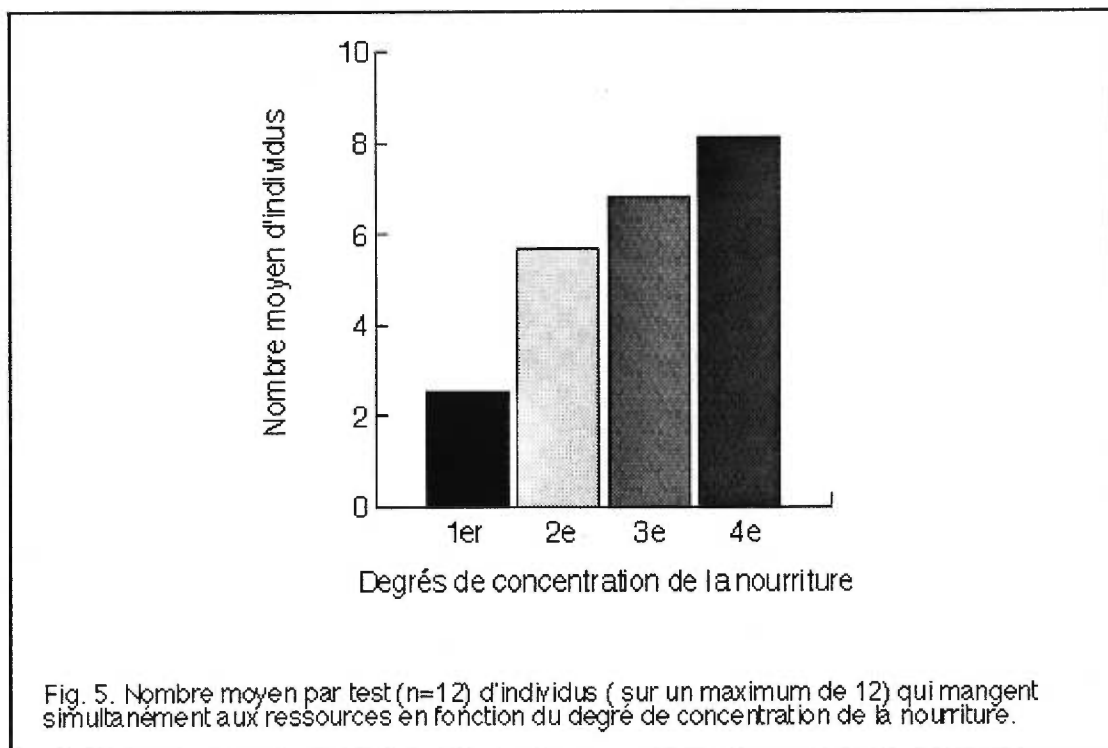
Résultats

Effet du degré de concentration de la nourriture sur la monopolisation des ressources

Tous les résultats présentés dans cette section ont été obtenus uniquement sur le groupe expérimental formé de femelles parentes.

Nombre d'individus qui ont accès simultanément aux ressources

Plus la nourriture est concentrée, moins il y a d'individus qui mangent simultanément à la ressource (Test de Kruskal-Wallis: $N=48$ (4 X 12 tests), $df=3$, $H=41.36$, $p<0.001$). Donc, plus la nourriture est concentrée, plus la ressource est monopolisable (Figure 5).



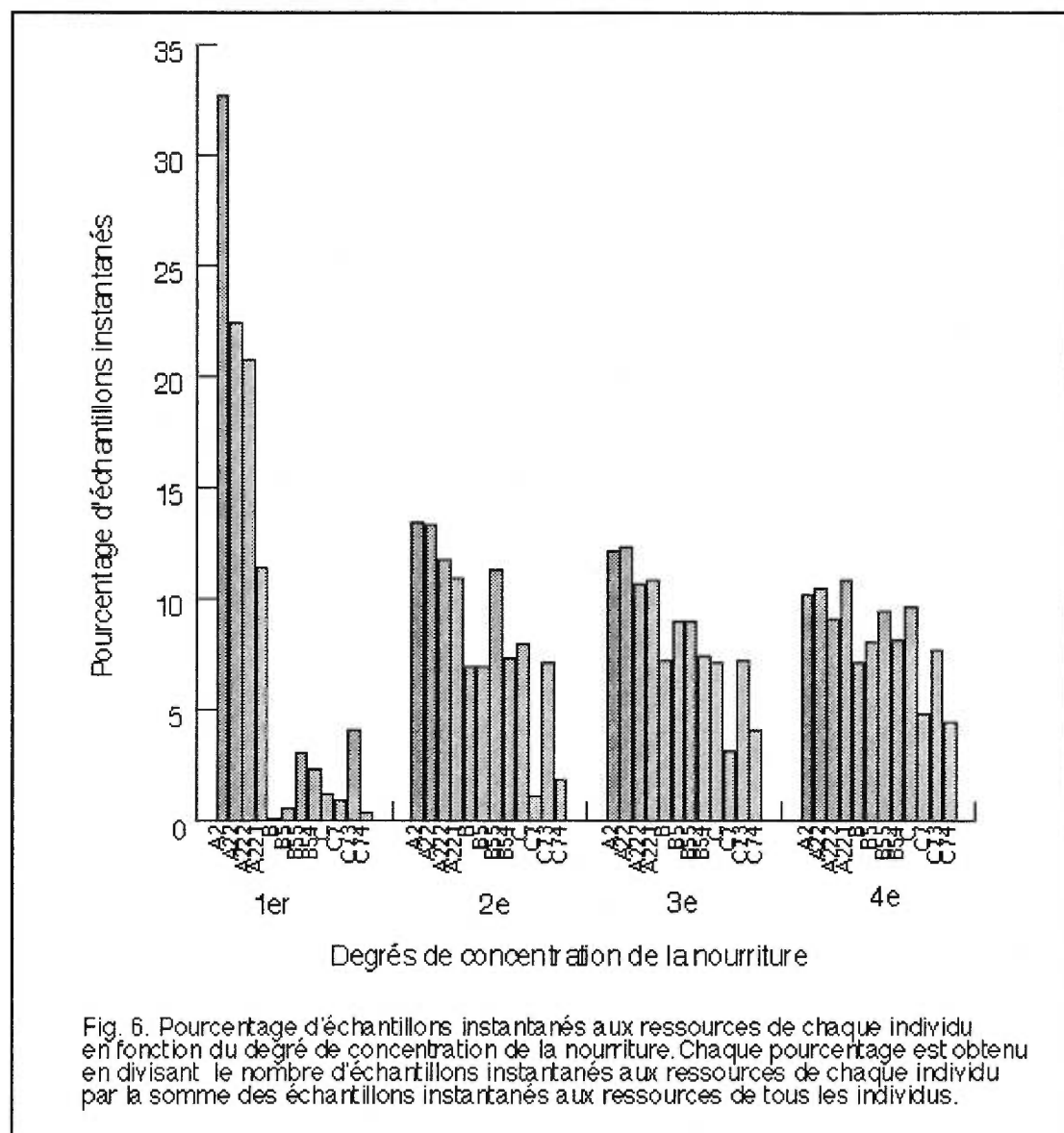
L'écart entre le nombre d'individus présents aux ressources entre le premier et le deuxième degré de concentration est plus grand que l'écart entre le deuxième et le troisième degré et qu'entre le troisième et le quatrième degré (Test de Kruskal-Wallis: $N=36$, $dl=2$, $H=19.05$, $p<0.001$). Il n'y a pas de différence dans l'écart du nombre d'individus présents aux ressources entre le deuxième et le troisième degré et l'écart entre le troisième et le quatrième degré de concentration (Test U de Mann-Whitney: $N_{1,2}=12,12$, $Z=0.087$, $p=0.94$). Le premier degré de concentration de la nourriture semble donc correspondre à un seuil au-dessus duquel les ressources sont beaucoup plus monopolisables qu'aux degrés suivants.

Effet du rang de dominance sur l'accès aux ressources

Lorsque les ressources sont monopolisables, le succès alimentaire devrait être corrélé au rang de dominance. Nous avons donc déterminé, pour chacun des degrés de concentration, la proportion d'échantillons instantanés pour chaque individu et analysé comment cette proportion variait en fonction du degré de concentration de la nourriture (Figure 6). Pour chacun des quatre degrés de concentration, le rang de dominance est corrélé à l'accès aux ressources (Test de corrélation de rang de Spearman; 1er degré: $N=12$ individus, $r_s=0.629$, $p<0.03$; 2e degré: $N=12$, $r_s=0.769$, $p<0,01$; 3e degré: $N=12$, $r_s=0.848$, $p<0,002$; 4e degré: $N=12$, $r_s=0.699$, $p<0,02$).

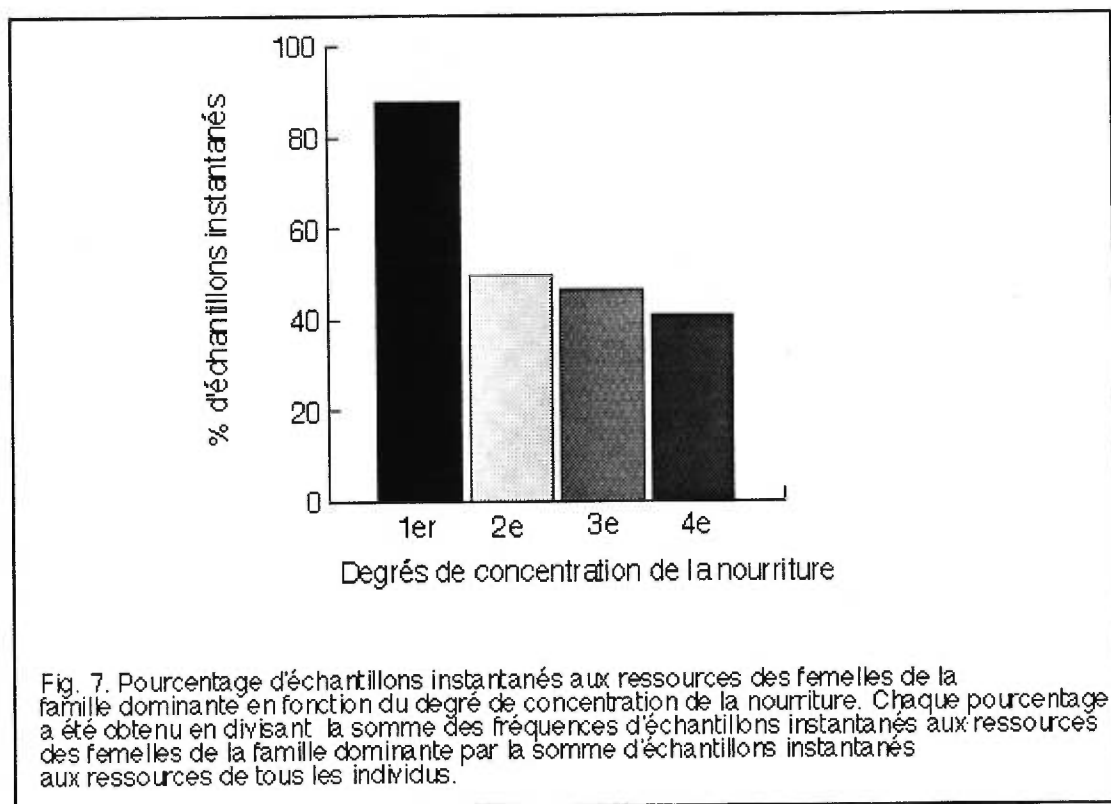
À chacun des degrés de concentrations de la nourriture, les femelles de la famille dominante obtiennent une plus grande proportion d'échantillons instantanés que les femelles des familles de rang intermédiaire et subordonné (Test de Kruskal-Wallis: 1er degré: $N=12$ individus, $dl=2$, $H=7.423$, $p<0.025$; 2e degré: $N=12$, $dl=2$, $H=6.962$, $p<0.05$; 3e degré: $N=12$, $dl=2$, $H=9.041$, $p<0.02$; 4e degré: $N=12$, $dl=2$, $H=6$, $p<0.05$). Les individus de la famille intermédiaire obtiennent une plus grande proportion d'échantillons instantanés que les

individus de la famille subordonnée au troisième degré de concentration, mais cette différence n'est pas significative aux trois autres degrés (Test U de Mann-Whitney: 1er degré: $N_{1,2}=4,4$, $U=0.289$, $p=0.77$; 2e degré: $N_{1,2}=4,4$, $U=0.866$, $p=0.38$; 3e degré: $N_{1,2}=4,4$, $U=1.95$, $p=0.05$; 4e degré: $N_{1,2}=4,4$, $U=0.866$, $p=0.38$).



L'efficacité de la monopolisation par les femelles de la famille dominante

Puisque les femelles de la famille dominante monopolisent les ressources à tous les degrés de concentration, nous avons vérifié si l'efficacité de leur monopolisation variait en fonction du degré de concentration de la nourriture. Les femelles dominantes obtiennent 87.6% des échantillons instantanés au premier degré de concentration, 49.6% au deuxième, 46.4% au troisième et 40.6% au quatrième (Figure 7). Ainsi, plus la nourriture est concentrée, plus les membres de la famille dominante obtiennent une proportion élevée d'échantillons instantanés (Test de Friedman: $N=4$, $dl=3$, $S=7.5$, $p=0.05$).



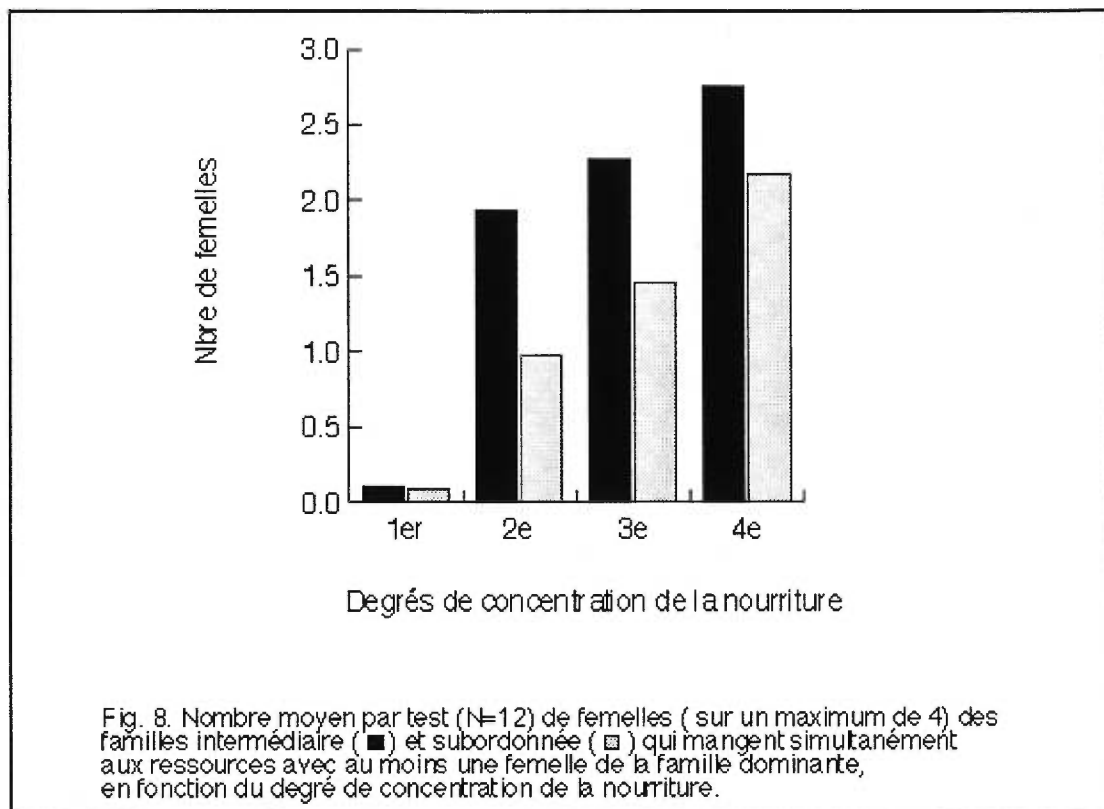
La différence dans la proportion d'échantillons instantanés des femelles de la famille dominante, entre le premier et le deuxième degré de concentration, est beaucoup plus grande que la différence de proportion entre

le deuxième et le troisième degré et qu'entre le troisième et le quatrième degré (Test de Friedman: $N=4$, $dl=2$, $S=6.5$, $p<0.05$). La différence de proportion d'échantillons instantanés de la famille dominante entre le deuxième et le troisième degré tend à être plus faible que la différence de proportion entre le troisième et le quatrième degré de concentration, mais ce n'est pas significatif (Test de Wilcoxon: $N=4$, $T^+=10$, $p=0.06$). Le premier degré de concentration de la nourriture semble donc correspondre à un seuil au-dessus duquel les femelles dominantes monopolisent beaucoup mieux les ressources qu'aux degrés suivants.

Nombre de femelles des familles intermédiaire et subordonnée qui mangent simultanément avec les femelles de la famille dominante

Nous avons vu précédemment que plus les ressources sont concentrées, moins les femelles des familles intermédiaire et subordonnée y ont accès. Nous avons cependant voulu vérifier si le nombre de femelles des familles intermédiaire et subordonnée qui mangent simultanément avec les femelles de la famille dominante diminue avec la concentration des ressources.

Le nombre de femelles de la famille intermédiaire (Test de Kruskal-Wallis: $N=48$ (4 X 12 tests), $dl=3$, $H=33.037$, $p<0.001$) et de la famille subordonnée (Test de Kruskal-Wallis: $N=48$ (4 X 12 tests), $dl=3$, $H=38.393$, $p<0.001$), qui mangent simultanément avec au moins une femelle de la famille dominante augmente au fur et à mesure que la nourriture est dispersée (Figure 8).



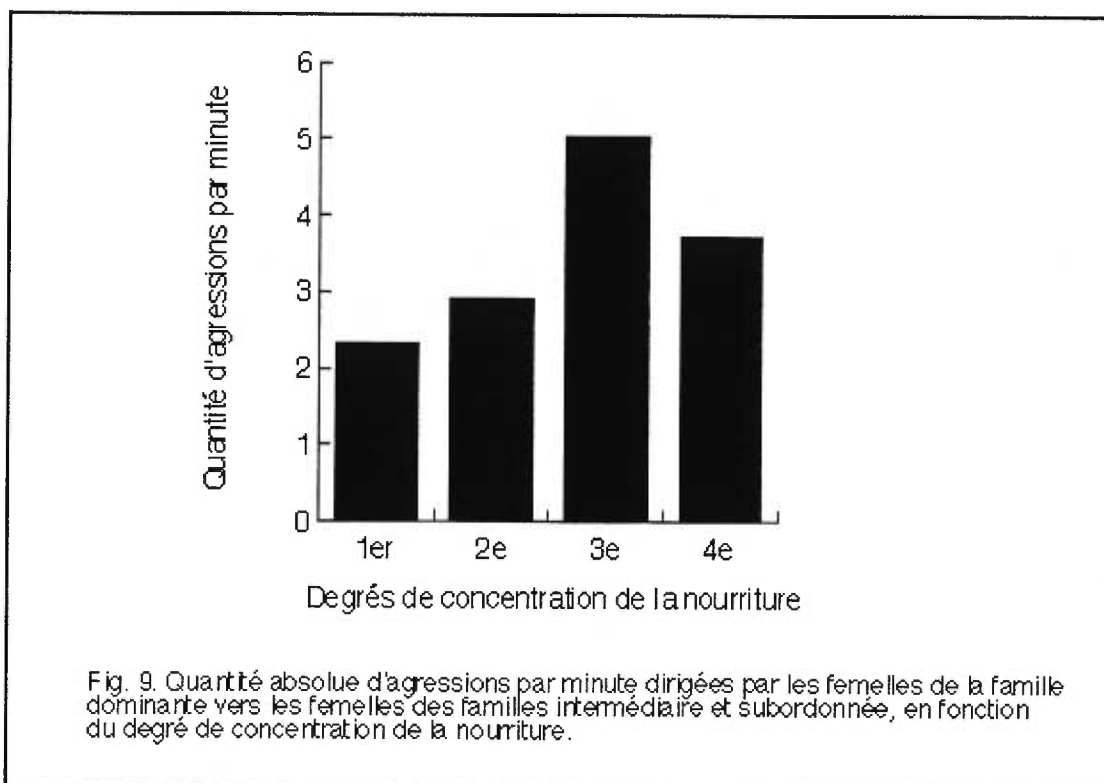
L'écart entre le nombre d'individus des familles subordonnées qui mangent simultanément avec les femelles dominantes au premier et deuxième degré de concentration est plus élevé que l'écart entre le deuxième et le troisième degré et que celui entre le troisième et le quatrième degré (Test de Kruskal-Wallis: $N=36$, $dl=2$, $H=16.746$, $p<0.001$). L'écart entre le deuxième et le troisième degré de concentration ne diffère pas significativement de l'écart entre le troisième et le quatrième degré (Test de U de Mann-Whitney: $N_{1,2}=12,12$, $Z=0.549$, $p=0.58$). Le premier degré de concentration de la nourriture semble donc correspondre à un seuil au-dessus duquel le nombre de femelles subordonnées qui mangent simultanément avec les femelles dominantes est beaucoup plus faible qu'aux degrés suivants.

Effet du degré de concentration de la nourriture sur la défense des ressources par les femelles dominantes

Dans cette section, nous analyserons les agressions dirigées par les femelles de la famille dominante vers les autres femelles du groupe afin de comprendre comment elles monopolisent les ressources alimentaires. Ces résultats ont été obtenus uniquement sur le groupe expérimental formé de femelles parentes.

Quantité absolue d'agressions dirigées par les femelles de la famille dominante vers les femelles des familles intermédiaire et subordonnée

Plus la nourriture est concentrée, plus la quantité d'agressions dirigées par les femelles de la famille dominante tend à diminuer (Figure 9. Test de Friedman: $N=8$, $dl=3$, $S=6.873$, $p=0.07$), mais elles tendent cependant à diriger une plus grande quantité d'agressions au troisième degré de concentration qu'au quatrième (Test de Wilcoxon: $N=4$, $T^+=10$, $p=0.06$).



Comme nous l'avons vu précédemment, plus les ressources sont concentrées, moins les femelles des familles intermédiaire et subordonnée ont accès aux ressources, et ce, même si elles reçoivent de moins en moins d'agressions. Ainsi, plus les ressources sont concentrées, plus les femelles des familles intermédiaire et subordonnée sont inhibées d'approcher les ressources.

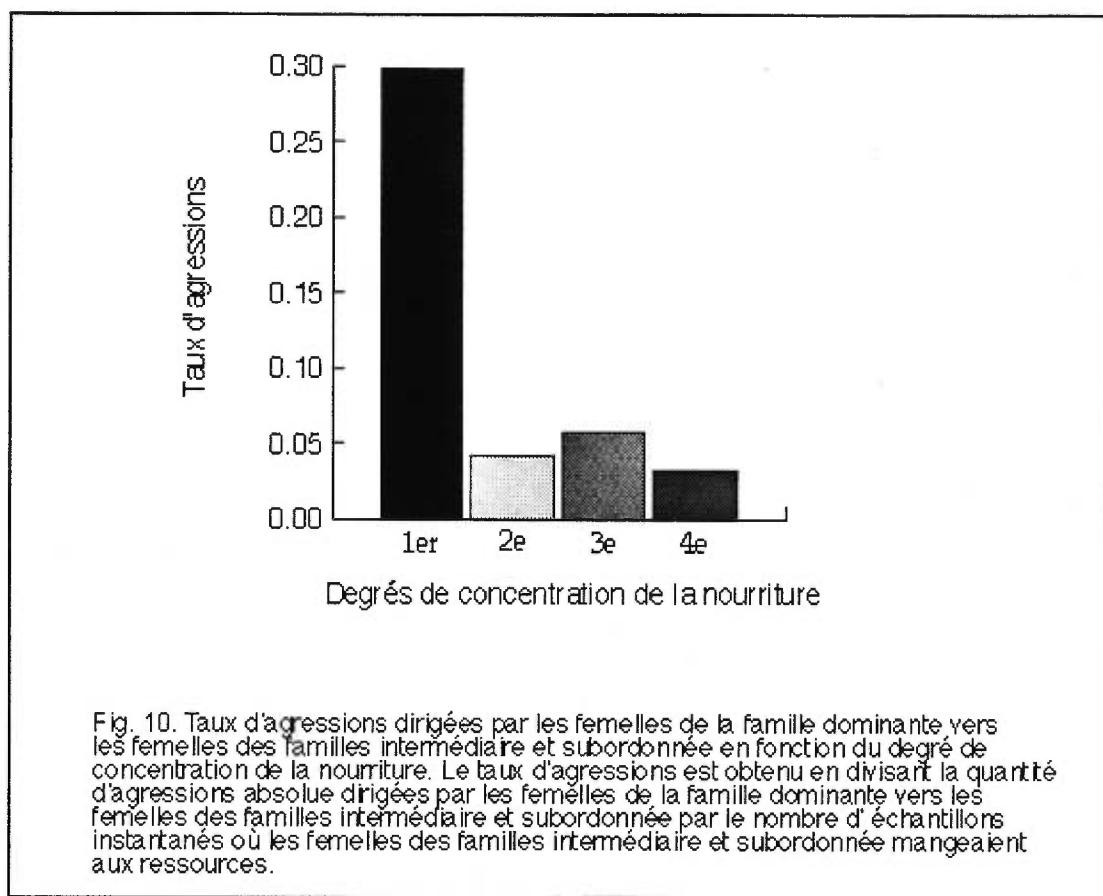
Taux d'agressions dirigées par les femelles de la famille dominante vers les femelles des familles intermédiaires et subordonnées

Puisque les femelles des familles intermédiaire et subordonnée sont de plus en plus inhibées d'approcher les ressources plus elles sont concentrées, les femelles dominantes ont donc moins d'opportunités de les agresser. Par conséquent, nous avons voulu savoir comment la quantité d'agressions que les femelles dominantes dirigent vers les femelles subordonnées lorsqu'elles approchent des ressources varie en fonction du degré de concentration de la nourriture.

Plus les ressources sont concentrées, plus le taux d'agressions dirigées par les femelles dominantes vers les femelles des familles intermédiaire et subordonnée augmente (Figure 10. Test de Friedman: $N=4$, $dl=3$, $S=8.4$, $p<0.05$)

L'écart dans le taux d'agressions entre le premier et le deuxième degré de concentration est supérieur à l'écart entre le deuxième et le troisième degré ainsi qu'entre le troisième et le quatrième degré (Test de Friedman: $N=4$, $dl=2$, $S=6.5$, $p<0.05$). L'écart entre le deuxième et le troisième degré de concentration ne diffère pas significativement de l'écart entre le troisième et le quatrième degré (Test de Wilcoxon: $N=4$, $T^+=6$, $p=0.44$). Le premier degré de concentration de la nourriture semble donc correspondre à un seuil au-dessus

duquel les femelles dominantes sont beaucoup plus agressives envers les femelles des familles intermédiaire et subordonnée qui approchent les ressources qu'aux degrés suivants.



Effet du lien de parenté entre femelles sur l'accès aux ressources en fonction du degré de concentration de la nourriture

Jusqu'ici, nous avons vu l'effet du rang de dominance sur l'accès aux ressources en fonction du degré de concentration de la nourriture. Dans cette section nous verrons l'effet du lien de parenté entre femelles sur l'accès aux ressources alimentaires en fonction du degré de concentration de la nourriture. Cependant, comme les femelles parentes sont de rangs adjacents, nous ne pouvons dissocier l'effet du lien de parenté de celui du rang de

dominance. Nous avons donc réalisé une autre expérience avec un groupe composé uniquement de femelles non-parentes. En comparant l'accès aux ressources des femelles dominantes qui sont avec leurs parentes à celui des femelles dominantes qui ne sont qu'avec des non-parentes, nous pourrions voir l'effet réel du lien de parenté en maintenant l'effet du rang constant. Par cette comparaison, nous voulons déterminer si, outre la transmission et le maintien du rang de dominance, les femelles retirent des avantages à rester avec leurs parentes, et si ces avantages varient en fonction du degré de concentration de la nourriture.

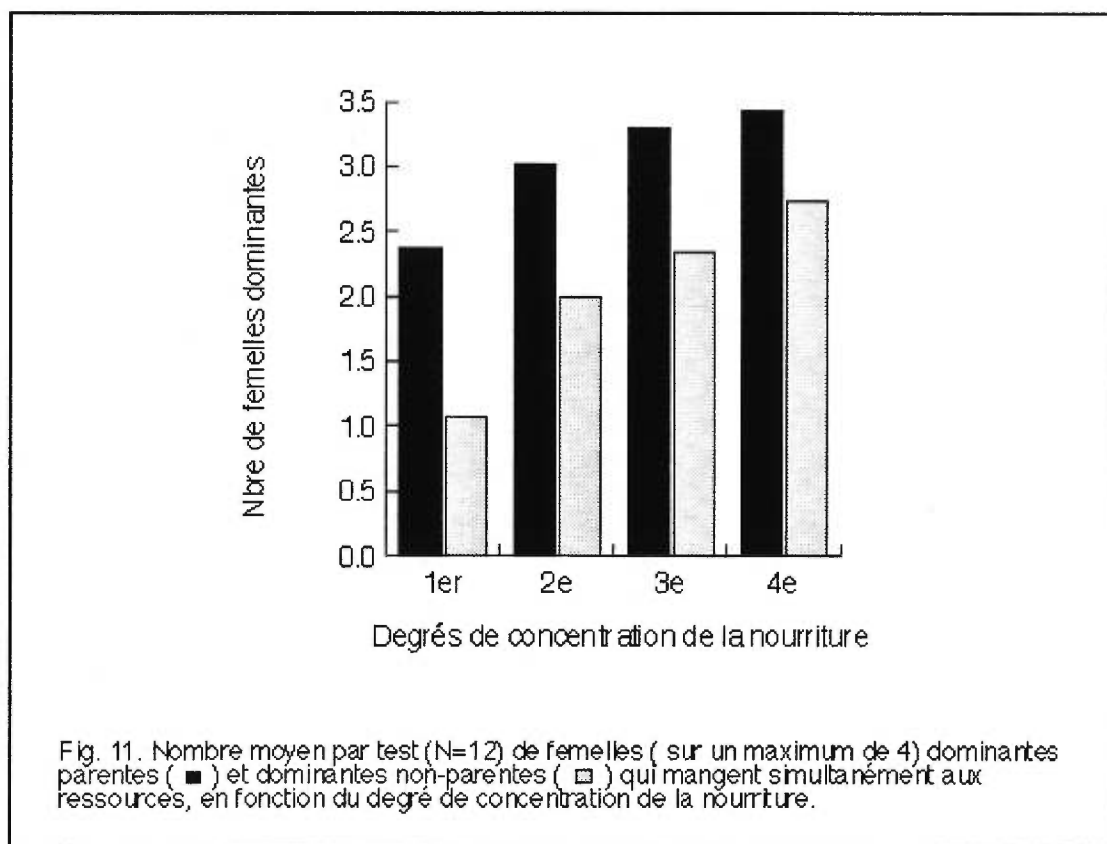
Nombre de femelles dominantes parentes et non-parentes qui mangent simultanément

Afin de voir si l'accès aux ressources des femelles parentes est plus élevé que celui des non-parentes, nous avons mesuré le nombre moyen par test de femelles dominantes qui mangent simultanément pour chacune de ces deux catégories de parenté.

Plus la nourriture est concentrée, plus le nombre de dominantes parentes (Figure 11. Test de Kruskal-Wallis: $N=48$ (4 X 12 tests), $dl=3$, $H=24.514$, $p<0.001$) et de dominantes non-parentes (Test de Kruskal-Wallis: $N=48$ (4 X 12 tests), $dl=3$, $H=32.924$, $p<0.001$) qui mangent simultanément diminue.

Pour déterminer si les femelles ont des avantages à rester avec leurs parentes, il faut déterminer si les femelles dominantes mangent simultanément avec un plus grand nombre de femelles parentes que de non-parentes du même rang. À chacun des degrés de concentration, le nombre de femelles dominantes parentes qui mangent simultanément est plus élevé que le nombre de femelles non-parentes dominantes qui mangent simultanément

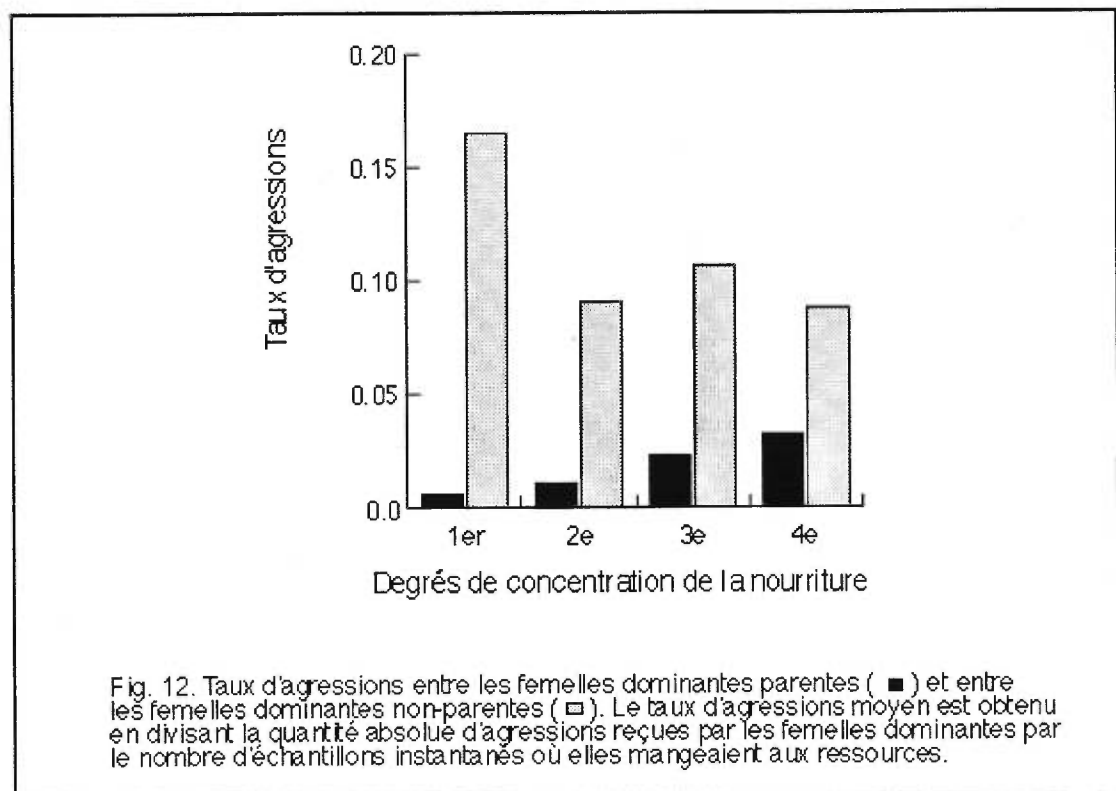
(Figure 11. Test U de Mann-Whitney: 1er degré: $N_{1,2}=12,12$, $Z=4.181$, $p<0.01$; 2e degré: $N_{1,2}=12,12$, $Z=3.523$, $p<0.01$; 3e degré: $N_{1,2}=12,12$, $Z=4.044$, $p<0.01$; 4e degré: $N_{1,2}=12,12$, $Z=3.64$, $p<0.01$). Plus les ressources sont concentrées, plus l'amplitude de cette différence est élevée (Test de Kruskal-Wallis: $N=48$ (4 X 12 tests), $dl=3$, $H=9.04$, $p<0.05$). Ainsi, plus la nourriture est concentrée, plus l'accès aux ressources des femelles qui sont avec leurs parentes est élevé comparativement à celui des femelles qui ne sont qu'avec des non-parentes. Il n'y a cependant pas de seuil dans l'amplitude de cet écart à un degré de concentration particulier puisque la différence entre le premier et le deuxième degré ne diffère pas de la différence entre le deuxième et le troisième degré, ni entre le troisième et le quatrième degré (Test de Kruskal-Wallis: $N=36$, $dl=2$, $H=0.876$, $p>0.10$).



Taux d'agressions entre femelles dominantes parentes et non-parentes

Afin de comprendre pourquoi un plus grand nombre de femelles parentes que de non-parentes mangent simultanément aux ressources, nous devons déterminer si les taux d'agressions que les femelles dominantes reçoivent de leurs parentes diffèrent de ceux qu'elles reçoivent de leurs non-parentes, et ce en fonction du degré de concentration de la nourriture. Nous excluons de l'analyse la femelle alpha de chaque groupe expérimental, puisqu'elles ne peuvent pas se faire agresser.

À chacun des degrés de concentrations, le taux d'agressions entre femelles dominantes parentes est plus petit que le taux d'agressions entre femelles dominantes non-parentes, mais cette différence n'est significative qu'au premier degré de concentration (Figure 12. Test U de Mann-Whitney: 1er degré: $N_{1,2}=3,3$, $U=1.964$, $p=0.05$; 2e degré: $N_{1,2}=3,3$, $U=1.528$, $p=0.15$; 3e degré: $N_{1,2}=3,3$, $U=0.665$, $p=0.5$; 4e degré: $N_{1,2}=3,3$, $U=0.665$, $p=0.5$).



Plus les ressources sont concentrées, plus les taux d'agressions entre les femelles non-parentes tendent à augmenter (Test de Friedman: $N=3$, $dl=3$, $S=6.6$, $p=0.08$). À l'inverse, plus les ressources sont concentrées, plus les taux d'agressions entre les femelles parentes diminuent (Test de Friedman: $N=3$, $dl=3$, $S=8.2$, $p<0.05$). Ainsi, plus les ressources sont concentrées, plus l'écart entre les taux d'agressions que les femelles reçoivent de leurs parentes et ceux qu'elles reçoivent de leurs non-parentes est élevé (Test de Friedman: $N=3$, $dl=3$, $S=8.2$, $p<0.05$).

La différence entre les écarts de taux d'agressions des parentes et des non-parentes tend à être plus élevée entre le premier et le deuxième degré de concentration qu'entre le deuxième et le troisième degré ainsi qu'entre le troisième et le quatrième degré (Test de Kruskal-Wallis: $N=9$, $dl=2$, $H=5.468$, $p=0.06$). Le premier degré de concentration de la nourriture semble donc correspondre à un seuil au-dessus duquel l'écart de tolérance entre parentes et non-parentes est beaucoup plus élevé qu'aux degrés suivants.

Discussion

La monopolisation des ressources

Nos résultats indiquent que plus les ressources sont concentrées, moins il y a de femelles qui y ont accès. Ainsi, plus les ressources sont concentrées, plus il peut y avoir une inégalité importante dans le succès alimentaire des femelles. Selon les modèles théoriques, si la concentration de la nourriture est à l'origine de la hiérarchisation des femelles, ce sont les dominantes qui devraient monopoliser les ressources lorsqu'elles sont concentrées (van Schaik, 1989; Sterck et al., 1997). Nos résultats confirment ces modèles puisqu'à chacun des degrés de concentration, les femelles dominantes avaient un meilleur accès aux ressources que les femelles subordonnées. Nous avons cependant observé que la relation entre le degré de concentration et le degré de monopolisation de la nourriture n'était pas linéaire. Au premier degré de concentration de la nourriture, pratiquement aucune femelle subordonnée n'accédait aux ressources alors qu'aux trois autres degrés de concentration, ces femelles y avaient un accès beaucoup plus élevé. Le premier degré de concentration de la nourriture, semble donc correspondre à un seuil au-dessus duquel les femelles dominantes monopolisent beaucoup mieux la nourriture qu'aux degrés suivants. Elles ont ainsi obtenu une proportion de 87.6% des ressources, alors que cette proportion diminuait à 49.6% au deuxième degré de concentration, à 46.4% au troisième et à 40.6% au quatrième.

Le succès alimentaire des femelles étant le principal facteur qui affecte leur succès reproducteur, les bénéfices reliés à un rang de dominance élevé sont donc très importants lorsque les femelles se nourrissent sur des ressources qui correspondent à notre premier degré de concentration. Puisque dans notre groupe expérimental les parentes occupaient des rangs de dominance adjacents, c'est le succès reproducteur global des femelles dominantes qui s'en trouve augmenté.

Comment les femelles dominantes monopolisent-elles les ressources?

La défense des ressources par les femelles dominantes

Selon les modèles théoriques, lorsque les ressources sont concentrées, les femelles dominantes devraient en exclure agressivement les femelles subordonnées afin d'en obtenir une plus grande proportion (van Schaik, 1989; Sterck et al., 1997). Nos résultats confirment ces modèles. Le taux d'agressions que les femelles dominantes dirigeaient vers les femelles subordonnées qui approchaient les ressources était en moyenne 6.5 fois plus élevé qu'aux degrés de concentration suivants. Ainsi, il semble exister un seuil dans le degré de concentration des ressources au-dessus duquel les femelles dominantes sont plus facilement capables de défendre les ressources et sous lequel, leur capacité diminue de façon marquée. En effet, sous ce seuil, plus les ressources sont dispersées, plus la surface à défendre est grande et moins les femelles dominantes peuvent en exclure agressivement les femelles subordonnées. Le taux d'agressions dirigées par les femelles dominantes diminue conséquemment de façon progressive.

L'inhibition des femelles subordonnées à approcher les ressources

Nos résultats tendent à démontrer que plus les ressources sont concentrées, plus la quantité absolue d'agressions dirigées par les femelles dominantes afin d'exclure les subordonnées des ressources est faible. Comme nous avons vu précédemment qu'au premier degré de concentration de la nourriture le taux d'agressions des femelles dominantes envers les subordonnées était très élevé, nous pouvons conclure que les femelles subordonnées approchent très peu les ressources. Ainsi, il existe un seuil dans le degré de concentration des ressources au-dessus duquel l'inhibition des femelles subordonnées à approcher les ressources est beaucoup plus élevé

qu'aux degrés de concentration suivants. Ceci corrobore les résultats obtenus par certains chercheurs qui ont démontré que la présence d'un individu dominant peut réduire ou supprimer le comportement compétitif des subordonnés lorsque la distance qui sépare les deux individus est très faible (Furuichi, 1983; Ihobe, 1989; Schaub, 1995; Hall et Fedigan, 1997). Passé ce seuil, l'inhibition des femelles subordonnées tombe drastiquement et décroît ensuite progressivement avec le degré de dispersion des ressources.

Interaction entre la défense et l'inhibition

Les coûts encourus par les femelles dominantes pour la défense des ressources résultent de la combinaison entre l'inhibition des femelles subordonnées à approcher les ressources et la capacité des femelles dominantes à les défendre.

Au premier degré de concentration, la motivation des femelles dominantes à défendre les ressources est très élevée, mais puisque les femelles subordonnées sont très inhibées, les dominantes n'ont à dépenser que peu d'énergie pour les exclure des ressources. Lorsque les ressources sont plus dispersées, les femelles dominantes sont nettement moins capables de défendre les ressources, mais puisque les femelles subordonnées sont beaucoup moins inhibées, le nombre d'opportunités d'agressions s'accroît; la quantité d'agressions dirigées par les femelles dominantes est donc plus élevée. Cependant, à partir du quatrième degré de concentration, la capacité des femelles dominantes à défendre les ressources est si faible que même si les subordonnées sont moins inhibées, la quantité d'agressions dirigées par les dominantes est plus faible. La quantité d'agressions dirigées par les femelles dominantes augmente donc avec la dispersion des ressources jusqu'à un certain degré de concentration puis diminue passé ce degré. Puisque chaque étude réalisée sur la défense des ressources utilisait des mesures différentes pour définir une ressource concentrée, ceci pourrait expliquer pourquoi

certaines études ont observé une plus grande quantité d'agressions lorsque les ressources étaient concentrées que lorsqu'elles étaient dispersées (Southwick, 1967; Boccia et al., 1988; Barton, 1993; Barton et al, 1996; Gil-Burmann et al., 1998) alors que d'autres ont observé le contraire (Chamove et al., 1982; Whitten, 1983; Belzung et Anderson, 1986; Shopland, 1987; Barton, 1990).

Implications pour l'établissement d'une hiérarchie de dominance

Tous les modèles théoriques qui tentent d'expliquer l'origine des relations sociales entre femelles par la distribution spatiale de la nourriture font une opposition dichotomique entre les groupes où les femelles forment des hiérarchies de dominances linéaires népotistes et ceux où elles n'en forment pas (Wrangham, 1980; van Schaik, 1989; Isbell, 1991; Sterck et al., 1997). Nos résultats tendent à supporter cette dichotomie, puisqu'ils n'indiquent pas une progression graduelle dans la monopolisation, mais indiquent plutôt qu'il existe un seuil au-dessus duquel les femelles dominantes monopolisent beaucoup mieux les ressources qu'aux degrés de concentration suivants.

Le succès alimentaire des femelles étant le principal facteur qui affecte leur succès reproducteur, les femelles cherchent à monopoliser les ressources pour en obtenir la plus grande quantité possible. Le premier degré de concentration de la nourriture correspond à un seuil au-dessus duquel la monopolisation des ressources est beaucoup plus élevée que lorsque la nourriture est plus dispersée. Donc, lorsque les groupes se nourrissent à ce degré de concentration, les femelles vont rivaliser très agressivement entre elles afin d'obtenir le meilleur accès possible aux ressources. Puisque le taux d'agressions est très élevé, la quantité d'énergie dépensée pour défendre les ressources et les risques de blessures seront considérables. Les femelles vont établir entre elles une hiérarchie de dominance très rigide afin que les femelles

subordonnées assument leur rang et soient inhibées d'approcher les ressources. Les femelles dominantes vont donc avoir un succès alimentaire élevé comparativement aux femelles subordonnées tout en réduisant les coûts associés à la défense. Puisque les bénéfices engendrés par un rang de dominance élevé sont très grands, les femelles vont transmettre leur rang à leurs parentes afin d'augmenter leur succès reproducteur global, créant ainsi une hiérarchie de dominance népotiste très rigide. Les femelles ne quitteront pas leur groupe natal afin de maintenir leur rang et les alliances servant à le maintenir. Ces systèmes sociaux caractérisent la majorité des espèces de cercopithèques.

Cependant, passé ce degré de concentration, plus les ressources sont dispersées, moins elles sont monopolisables. Puisque les femelles peuvent de moins en moins avoir un accès différentiel aux ressources, elles rivaliseront moins entre elles. La hiérarchie de dominance qui en résultera sera probablement plus souple et moins linéaire. C'est ce que l'on observe chez les lémurs catta (*Lemur catta*), où les rapports de dominance ne sont pas stables et où les renversements de rangs sont fréquents (Pereira, 1993; 1995). Étant donné que les bénéfices alimentaires associés à un rang de dominance élevé sont faibles, les femelles retirent peu d'avantages à transmettre leur rang à leur parentes. De plus, il a été démontré que ce sont les interventions des femelles en faveur de leurs parentes lors de conflits qui permettent à ces dernières de se positionner dans la hiérarchie de dominance (Kawai, 1965; Sade, 1967; de Waal, 1977; Cheney, 1977; Kaplan, 1977, 1978; Kurland, 1977; Massey, 1977; Watanabe, 1979; Berman, 1980; Chapais, 1988; Chapais et Larose, 1988; Pereira, 1988). Cependant, à ces degrés de concentration le taux d'agressions est faible, et les femelles ont donc peu d'opportunités de supporter leurs parentes contre les autres femelles du groupe. Nous pouvons supposer que dans ces situations, les femelles n'atteindront pas nécessairement un rang adjacent à celui de leurs parentes. C'est ce que l'on observe chez certaines espèces de primates où les femelles forment des hiérarchies de dominance mais ne

transmettent pas leur rang à leurs parentes (*Alouatta palliata* : Jones, 1980; Glander, 1992; *Presbytis entellus* : Borries, 1993). Puisque chez ces espèces les bénéfices alimentaires que les femelles retirent à maintenir un rang de dominance élevé et les alliances qui servent à le maintenir sont faibles, les avantages des femelles à être philopatriques devraient varier. Ainsi, chez les singes hurleurs (*Alouatta palliata* : Jones, 1980; Glander, 1992) les femelles quittent leur groupe natal alors que chez les langur hanuman (*Presbytis entellus* : Borries, 1993), les femelles restent dans leur groupe natal toute leur vie.

Ainsi, lorsque les groupes se nourrissent de ressources qui correspondent à ces degrés de dispersion de la nourriture, les femelles établiront probablement entre elles des systèmes sociaux intermédiaires entre un système à hiérarchie de dominance très rigide et népotiste et un système où il n'y a aucune hiérarchie de dominance.

Effet du lien de parenté matrilineaire sur la monopolisation des ressources alimentaires

Selon le modèle de van Schaik (1989), si le rang de dominance des femelles est corrélé à leur accès à la nourriture, les femelles qui transmettent leur rang à leurs parentes vont augmenter le succès alimentaire de ces dernières. Les femelles auraient donc avantage à former des hiérarchies de dominance népotistes et à rester avec leurs parentes afin de conserver leurs alliées pour le maintien de leur rang de dominance. Outre le maintien du rang de dominance, la tolérance entre parentes peut également permettre aux femelles qui restent dans leur groupe natal d'obtenir un meilleur succès alimentaire. Furuichi (1983) a démontré que les femelles parentes pouvaient davantage manger à proximité les unes des autres sans s'agresser que les femelles non-parentes. D'autres études ont démontré que lorsque les ressources sont monopolisables, les femelles qui sont parentes aux dominantes ont un accès plus élevé aux ressources que les femelles qui leur

sont non-parentes (Robinson, 1981; Lecomte, 1992; Belisle, en préparation). Or, dans les groupes où il y a une hiérarchie de dominance népotiste, les femelles qui sont parentes occupent des rangs de dominance adjacents. Par conséquent, le favoritisme entre parentes peut refléter une préférence soit pour les femelles de rangs adjacents soit pour les parentes. Ainsi, de Waal (1991) a montré que la proximité de co-alimentation était corrélée au rang de dominance, et ce, indépendamment du lien de parenté entre femelles. Afin d'isoler l'effet du lien de parenté matrilineaire de l'effet de dominance sur l'accès aux ressources, nous avons comparé les résultats obtenus avec le groupe expérimental formé de femelles parentes à ceux obtenus avec un groupe formé uniquement de femelles non-parentes.

Nos résultats démontrent qu'à tous les degrés de concentration, les femelles dominantes qui étaient avec leurs parentes avaient un meilleur accès aux ressources que les femelles dominantes qui étaient avec des non-parentes. Cet avantage s'accroissait avec la concentration des ressources, car plus les ressources étaient concentrées, plus l'accès aux ressources des femelles dominantes parentes était élevé comparativement à celui des non-parentes. Ainsi, à rang de dominance équivalent, plus les ressources sont concentrées, plus les femelles qui sont avec leurs parentes ont un succès alimentaire élevé par rapport à celles qui ne sont qu'avec des non-parentes.

En outre, plus les ressources étaient concentrées, plus le taux d'agressions entre femelles parentes était faible comparativement à celui entre femelles non-parentes. Ainsi, plus les ressources étaient concentrées, plus les femelles cherchaient à exclure leur non-parentes des ressources, alors qu'à l'inverse, plus elles facilitaient l'accès à leurs parentes. L'écart dans le taux d'agressions était environ cinq fois plus élevé au premier degré de concentration qu'aux trois autres degrés indiquant un seuil de tolérance entre parentes et non-parentes.

Les avantages des femelles à rester dans leur groupe natal ne découlent donc pas seulement du maintien de leur rang de dominance comme le prédit le modèle de van Schaik (1989). Nos résultats démontrent qu'outre les bénéfices reliés au maintien de leur rang de dominance, plus les ressources sont concentrées, plus les femelles ont avantage à rester avec leurs parentes, afin d'augmenter leur accès à la nourriture, et de ce fait, leur succès reproducteur.

Conclusions

1- Lorsque la distance entre les sites alimentaires adjacents est de 30 cm, la monopolisation par les femelles dominantes est beaucoup plus prononcée que lorsque les ressources sont plus dispersées. Passé ce seuil, la proportion de nourriture amassée par les femelles dominantes tombe drastiquement et décroît ensuite progressivement avec le degré de dispersion des ressources.

2- À cette même distance de 30 cm, les femelles dominantes défendent beaucoup plus agressivement les ressources que lorsqu'elles sont plus dispersées. Passé ce seuil, le taux d'agressions dirigées par les femelles dominantes pour défendre les ressources tombe drastiquement avant de diminuer progressivement avec le degré de dispersion des ressources.

3- De même, l'inhibition des femelles subordonnées à approcher les ressources est beaucoup plus élevée au premier degré de concentration que lorsque les ressources sont plus dispersées. Passé ce seuil, l'inhibition des femelles subordonnées tombe drastiquement et décroît ensuite progressivement avec le degré de dispersion des ressources.

4- Ces résultats suggèrent que lorsque les groupes de primates se nourrissent à ce degré de concentration de la nourriture, les femelles formeront une hiérarchie de dominance népotiste beaucoup plus rigide que lorsqu'elles se nourrissent de ressources plus dispersées.

5- La tolérance des femelles dominantes envers leurs parentes est élevée comparativement à leur tolérance vis-à-vis des non-parentes. Cette tolérance différentielle permet aux femelles qui sont avec leurs parentes d'avoir un meilleur accès aux ressources que celles qui sont avec des non-parentes, et ce, d'autant plus que les ressources sont concentrées. Ces résultats suggèrent

qu'indépendamment des bénéfices reliés au maintien du rang de dominance, plus les ressources sont concentrées, plus les femelles ont avantage à rester avec leurs parentes afin d'augmenter leur succès alimentaire.

Bibliographie

- Barton, R.A. (1993). Sociospatial mechanisms of feeding competition in female olive baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, 46 (4): 791-802.
- Barton, R.A. & Whiten, A. (1993). Feeding competition among female olive baboons. *Animal Behaviour*, 46: 777-789.
- Barton, R.A., Byrne, R.W. & Whiten, A. (1996). Ecology, feeding competition and social structure in baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38: 321-329.
- Belzung, C. & Anderson, J.R. (1986). Social rank and responses to feeding competition in rhesus monkeys. *Behavioural Processes*, 12: 307-316.
- Boccia, M.L., Laudenslager, M. & Reite, M. (1988). Food distribution, dominance, and aggressive behaviors in bonnet Macaques. *American journal of primatology*, 16: 123-130.
- Borries, C. (1993). Ecology of female social relationships: Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) and the van Schaik model. *Folia Primatologica*, 12: 21-30.
- Chamove, A.S., Anderson, J.R., Morgan-Jones, S.C & Jones, S.P. (1982). Deep woodship litter: hygiene, feeding and behavioral enhancement in eight primate species. *International Journal of Studies of Animal Problems*, 3: 308-318.
- Chapais, B. (1988). Experimental matrilineal inheritance of rank in female Japanese macaques. *Animal Behaviour*, 36(4): 1025-1037.
- Chapais, B., Gauthier, C., Prud'homme, J. & Vasey, P. (1997). Relatedness threshold for nepotism in Japanese macaques. *Animal Behaviour*, 53: 1-13.
- Chapais, B. & Larose, F. (1988). Experimental rank reversals among peers in *Macaca fuscata*: rank is maintained after the removal of kin support. *American Journal of Primatology*, 16: 31-42.
- Chapman, C.A. (1990). Ecological constraints on group size in three species of neotropical primates. *Folia primatologica*, 55:1-9.

- Chapman, C.A., Wrangham, R.W. & Chapman, L.J. (1995). Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36: 59-70.
- Cheney, D.L. (1977). The acquisition of rank and the development of reciprocal alliances among free-ranging immature baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2: 303-318.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- Furuichi, T. (1983). Interindividual distance and influence of dominance on feeding in a natural Japanese macaque Troop. *Primates*, 24(4): 445-455.
- Gil-Burmann, C., Pelaez, F. & Sanchez, S. (1998). Variations in competitive mechanisms of captive male hamadryas-like baboons in two feeding situations. *Primates*, 39(4): 473-484.
- Glander, K.E. (1992). Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *International Journal of Primatology*, 13: 415-436.
- Gore, M. (1993). Effects of food distribution on foraging competition in rhesus monkeys and hamadryas baboons. *Animal Behaviour*, 45: 773-786.
- Hall, L.H. & Fedigan, L.M. (1997). Spatial benefits afforded by high rank in white-faced capuchins. *Animal Behaviour*, 53: 1069-1082.
- Ihobe, H. (1989). The social relationships influence a monkey's choice of feeding sites in troop of Japanese macaques (*Macaca fuscata fuscata*) on Koshima Islet. *Primates*, 30: 17-25.
- Isabirye-Basuta, G. (1988). Food competition among individuals in a free-ranging chimpanzee community in Kibale forest, Uganda. *Behaviour*, 105: 135-147.
- Isbel, L.A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, 2: 143-155.
- Jones, C.B. (1980). The functions of status in the mantled howler monkey. *Alouatta palliata* Gray: intraspecific competition for group membership in a folivorous neotropical primate. *Primates*, 21: 389-405.

- Kaplan, J.R. (1977). Patterns of fight interference in free-ranging rhesus monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 47: 279-288.
- Kaplan, J.R. (1978). Fight interference and altruism in rhesus monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 49: 241-250.
- Kawai, M. (1965). On the system of social ranks in a natural troupe of Japanese monkeys. 1) Basic rank and dependant rank. In K. Imanishi & S.A. Altmann (eds.) *Japanese monkeys, a collection of translations*, pp.66-86. Atlanta: Emory University.
- Klein, L.L. & Klein, D.B. (1977). Feeding behaviour of the columbian spider monkey, *Ateles belzebuth*. In: Clutton-Brock, T.H. (ed.) *Primate ecology*, pp.153-181. Academic Press, London.
- Koenig, A., Beise, J., Chalise, M.K. & Ganzhorn, J.U. (1998). When females should contest for food- testing hypotheses about resource density, distribution, size, and quality with hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42: 225-237.
- Kurland, J.A. (1977). *Kin selection in the Japanese monkey*. Basel: Karger.
- Lecomte, M. (1992). Dynamique de la compétition pour l'accès à une ressource concentrée chez le macaque japonais (*Macaca fuscata*) en captivité. *Thèse de maîtrise*.
- Leighton, M. & Leighton D.R. (1982). The relationship of size of feeding aggregate to size of food patch. Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) feeding in *Trichilia cipo* fruit trees on Barro Colorado Island. *Biotropica*, 14: 81-90.
- Massey, A. (1977). Agonistic aids and kinship in a group of pigtail macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2: 31-40.
- Mitchell, C.L., Boinski, S. & van Schaik, C.P (1991). Competitive regimes and female bonding in two species of squirrel monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28: 55-60.
- Pereira, M.E. (1988). Effects of age and sex on intra-group spacing behaviour in juvenile savannah baboons. *Animal Behaviour*. 36(1): 184-204.

- Pereira, M.E. (1995). Development and social dominance among group-living primates. *American Journal of Primatology*, 37: 143-175.
- Phillips, K.A. (1995). Resource patch size and flexible foraging in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology*, 16: 509-519.
- Robinson, J.G. (1981). Spatial structure in foraging groups of wedge-capped capuchin monkeys *Cebus nigrivittatus*. *Animal Behaviour*, 29: 1036-1056.
- Rodrigues de Moraes, P.L., de Carvalho, O. Jr. & Strier, K.B. (1998). Population variation in patch and party size in miquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 19:325-337.
- Sade, D.S. (1967). Determinants of dominance in a group of free-ranging rhesus monkeys. In S.A. Altmann (ed.) *Social communication among primates*, pp.99-111. Chicago: University of Chicago Press.
- Saito, C. (1996). Dominance and feeding success in female Japanese macaques: effects of food patch size and inter-patch distance. *Animal Behaviour*, 51: 967-980.
- van Schaik, C.P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. In V. Standen & R.A. Foley (eds.) *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other animals*, pp.195-218. London: Blackwell Scientific Publications.
- Schaub, H. (1995). Dominance fades with distance: An experiment on food competition in long-tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). *Journal of comparative psychology*, 109: 196-202.
- Shopland, J.M. (1987). Food quality, spatial deployment, and the intensity of feeding interference in yellow baboons (*Papio cynocephalus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21: 149-156.
- Southwick, C.H. (1967). An experimental study of intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behaviour*, 28: 182-209.
- Sterck, E.H.M et Steenbeek, R. (1997). Female dominance relationships and food competition in the sympatric thomas langur and long-tailed macaque. *Behaviour*, 134: 749-774.

- Sterck, E.H.M. Watts, D.P. & van Schaik, C.P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 291-309.
- Strier, K.B. (1989). Effects of patch size on feeding associations in Muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *Folio primatologica*, 52: 70-77.
- Symington, M.M. (1988). Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*). *Behaviour*, 105: 117-134.
- Terborgh, J. & Janson, C.H. (1986). The socioecology of primate groups. *Annual Review of Ecological Systems*, 17: 111-135.
- de Waal, F.B.M. (1977). The organization of agonistic relations within two captive groups of Java monkeys (*Macaca fascicularis*). *Zür of tierpsychology*, 44: 225-282.
- de Waal, F.B.M. (1991). Rank distance as a central feature of rhesus monkey social organization: a sociometric analysis. *Animal Behaviour*, 41: 383-395.
- Watanabe, K. (1979). Alliances formation in a free-ranging troop of Japanese macaques. *Primates*, 20: 459-474.
- White, F.J. & Wrangham, R.W. (1988). Feeding competition and patch size in the chimpanzee species *pan paniscus* and *pan troglodytes*. *Behaviour*, 105: 148-164.
- Whitten, P.L. (1983). Diet and dominance among female vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *American journal of primatology*, 5: 139-159.
- Whitten, P.L. (1988). Effects of patch quality and feeding subgroup size on feeding success in vervet monkeys (*Cercopithecus Aethiops*). *Behaviour*, 105: 35-51.
- Wrangham, R.W. (1979). On the evolution of ape social systems. *Soc. Sci. Inf.*, 18: 335-368.
- Wrangham, R.W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75: 262-299.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Bernard Chapais de m'avoir guidée tout au long de cette aventure. Par sa passion pour la recherche, sa rigueur intellectuelle, sa franchise et sa générosité, il m'a fait vivre une expérience enrichissante et marquante qui restera longtemps gravée dans ma mémoire.

Je tiens également à exprimer toute ma gratitude à Paul Vasey et Carole Gauthier pour m'avoir assistée dans la collecte des données et pour m'avoir communiquée leur passion pour les quelques 47 petits individus si attachants. De même, je remercie Jean Prud'homme pour son aide technique.

À tous les B4, B3, A311, S2, etc, pour m'avoir émue et captivée pendant plusieurs mois. Ce mémoire est à leur mémoire.

Merci à Anouk Breton et Violaine Fournier pour leur aide et leur soutien moral. Merci également à tous ceux qui m'ont nui ou encouragée; vous m'avez fait avancer.

Finalement, je remercie de tout mon coeur mes parents, Michel Dupuis et Fernande Desroches, les deux personnes qui me sont les plus importantes au monde. Pour leur soif de vivre, leurs encouragements, leur amour indéfectible, et pour avoir fait de moi ce que je suis aujourd'hui.