

Université de Montréal

Stratégies de reproduction des mâles et des femelles chez le macaque rhésus
(*Macaca mulatta*)

Par
Constance Dubuc

Département d'anthropologie
Faculté des Arts et des Sciences

Thèse présentée à la Faculté des Études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Philosophiæ Doctor (Ph.D.)
en anthropologie

Décembre 2010

© Constance Dubuc, 2010

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée :
Stratégies de reproduction des mâles et des femelles chez le macaque rhésus
(*Macaca mulatta*)

présentée par :
Constance Dubuc

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Michelle Drapeau, président-rapporteur

Bernard Chapais, directeur de recherche

Frédérique Dubois, membre du jury

Paul Vasey, examinateur externe

Thora Hermann, représentant du doyen

RÉSUMÉ

Contrairement à d'autres groupes animaux, chez les primates, la hiérarchie de dominance ne détermine pas systématiquement le succès reproductif des mâles. Afin de comprendre pourquoi, j'ai étudié les stratégies de reproduction des mâles et des femelles dans un groupe de macaques rhésus de la population semi-libre de Cayo Santiago (Porto Rico), collectant des données comportementales, hormonales et génétiques pendant deux saisons de reproduction. Les résultats se résument en cinq points.

1. Les nouveaux mâles qui ont immigré dans le groupe d'étude occupaient tous les rangs les plus subordonnés de la hiérarchie de dominance et ont monté en rang suite au départ de mâles plus dominants. Ainsi, l'acquisition d'un rang supérieur s'est faite passivement, en absence de conflits. Par conséquent, les mâles dominants étaient généralement d'âge mature et avaient résidé plus longtemps dans le groupe que les mâles subordonnés.

2. L'accès des mâles aux femelles est en accord avec le « modèle de la priorité d'accès » selon lequel le nombre de femelles simultanément en œstrus détermine le rang de dominance du mâle le plus subordonné qui peut avoir accès à une femelle (p. ex. le mâle de rang 4 s'il y a quatre femelles en œstrus). Bien que les mâles dominants aient eu plus de partenaires et aient monopolisé les femelles de qualité supérieure (dominance, parité, âge) pendant leur période ovulatoire (identifiée grâce au profil hormonal de la progestérone), le rang de dominance n'a pas déterminé le succès reproductif, les mâles intermédiaires ayant engendré significativement plus de rejetons que prédit. Il est possible que ces jeunes adultes aient produit un éjaculat de meilleure qualité que les mâles dominants d'âge mature, leur donnant un avantage au niveau de la compétition spermatique.

3. Les mâles dominants préféraient les femelles dominantes, mais cette préférence n'était pas réciproque, ces femelles coopérant plutôt avec les mâles intermédiaires, plus jeunes et moins familiers (c.-à-d. courte durée de résidence). Au contraire, les femelles

subordonnées ont coopéré avec les mâles dominants. La préférence des femelles pour les mâles non familiers pourrait être liée à l'attrait pour un nouveau bagage génétique.

4. L'intensité de la couleur de la peau du visage des femelles pendant le cycle ovarien était corrélée au moment de la phase ovulatoire, une information susceptible d'être utilisée par les mâles pour maximiser leur probabilité de fécondation.

5. Les femelles retiraient des bénéfices directs de leurs liaisons sexuelles. En effet, les femelles en liaison sexuelle bénéficiaient d'un niveau de tolérance plus élevé de la part de leur partenaire mâle lorsqu'elles étaient à proximité d'une source de nourriture défendable, comparativement aux autres femelles.

En somme, bien que les mâles dominants aient bénéficié d'une priorité d'accès aux femelles fertiles, cela s'est avéré insuffisant pour leur garantir la fécondation de ces femelles parce que celles-ci avaient plusieurs partenaires sexuels. Il semble que l'âge et la durée de résidence des mâles, corrélats de leur mode d'acquisition du rang, aient confondu l'effet du rang de dominance.

Mots-clés :

Sélection sexuelle, dominance, compétition spermatique, tolérance, bénéfices directs, paternité génétique, couleur, hormones sexuelles, primates, macaque rhesus

SUMMARY

In contrast to most animal groups, dominance hierarchy does not systematically determine male reproductive success in primates. In order to investigate why, I studied male and female reproductive strategies in a group of free-ranging rhesus macaques on Cayo Santiago, Puerto Rico. I collected behavioural, genetic, and hormonal data during two consecutive mating seasons. My results are summarized below.

1. All new males who immigrated into the study group occupied the lowest-ranking position in the dominance hierarchy and rose in rank as the higher-ranking males left the group. Achieving a higher dominance rank occurred passively, without physical conflict. Thus, dominant males were mature individuals who resided longest in the group.

2. Male access to oestrus females followed the predictions of the ‘priority of access’ model, in which the number of females in oestrus determines the rank of the lowest-ranking male who can access a female (e.g. the fourth ranking male if four females are in oestrus). Even though dominant males obtained more mating partners and monopolised higher quality females (dominance, parity, age) during the ovulation window (as identified using progesterone profiles), dominance rank did not determine reproductive success, as intermediate-ranking males sired significantly more infants than predicted. It is likely that those young, intermediate-ranking adult males produced high quality ejaculate, giving them an advantage in sperm competition.

3. Dominant males preferred high-ranking females, but this preference was not reciprocal; high-ranking females cooperated with younger and less familiar intermediate-ranking males. Conversely, subordinate females cooperated with dominant males. Female preference for non-familiar males (i.e. short residency in the group) may be explained by an attraction to a novel genetic pool.

4. Female facial color intensity during the ovarian cycle was correlated with the timing of the ovulation window. This information may be used by males in order to maximize their fertilisation probability.

5. Consort females enjoyed a higher level of tolerance from their male partner when they were in proximity to a monopolisable food source, compared to other, non-consort females. This suggests that females obtained direct benefits from their sexual consorts.

In conclusion, even though dominant males had priority access to ovulating females in the group, this was insufficient to guarantee fertilisation when females had several sexual partners. It appears that males' age and length of residency, both correlates of their rank acquisition mode, may have been confounding factors in dominance rank.

Keywords:

Sexual selection, dominance, sperm competition, tolerance, direct benefits, genetic paternity, colour, ovarian hormones, primates, rhesus macaques

TABLE DES MATIÈRES

Résumé.....	i
Table des matières.....	v
Liste des tableaux.....	ix
Liste des figures	x
Remerciements / Acknowledgements.....	xiii
Avant-propos.....	xv
1. Introduction générale.....	1
Mise en contexte théorique	2
Objectifs de la thèse	3
Revue de littérature	4
Sélection sexuelle et stratégies sexuelles : bref survol des concepts et définitions	4
Organisations sociale et sexuelle du macaque rhésus.....	8
Méthode générale.....	10
Site de recherche et groupe étudié	10
Analyses génétiques de paternité	14
Établissement de la période de fertilité.....	15
2. Mode d'acquisition du rang de dominance par les mâles chez une espèce à reproduction saisonnière, le macaque rhésus.....	18
Résumé.....	19
Introduction.....	19
Méthode	22
Sujets et site de l'étude	22
Hiérarchie de dominance des mâles.....	22
Données démographiques	23
Détermination de la paternité.....	24
Analyses statistiques	25
Résultats.....	26
Relation entre le rang de dominance et le succès reproductif des mâles	26

Mode d'acquisition du rang de dominance.....	26
Durée de résidence et âge des mâles.....	28
Discussion.....	29
3. Succès reproductif des mâles chez le macaque rhésus : influence de la simultanéité des œstrus, de la probabilité d'ovulation et de la qualité des femelles.....	32
Résumé.....	33
Introduction.....	33
Méthode.....	37
Sujets et site de l'étude.....	37
Collecte des données comportementales.....	37
Hiérarchie de dominance mâle.....	38
Établissement de la période d'œstrus.....	38
Effort sexuel.....	39
Priorité d'accès.....	39
Détermination de la paternité.....	41
Phase fertile.....	41
Qualité des femelles.....	43
Analyses statistiques.....	43
Résultats.....	44
Degré de simultanéité des œstrus.....	44
Dominance et priorité d'accès.....	44
Probabilité d'ovulation.....	47
Tactiques sexuelles et succès reproductif.....	47
Sélectivité des mâles et qualité des femelles.....	50
Discussion.....	51
Conclusion.....	55
4. Liaisons sexuelles chez le macaque rhésus : la coopération des femelles influence-t-elle la probabilité de paternité des mâles dominants?.....	57
Résumé.....	58
Introduction.....	58
Méthode.....	62

Sujet d'étude et site de recherche.....	62
Collecte des données comportementales	62
Définition et qualification des liaisons sexuelles.....	63
Analyse en composante principale.....	65
Caractéristiques individuelles des mâles	66
Hiérarchie de dominance des femelles	67
Détermination de la paternité.....	67
Établissement de la phase fertile.....	68
Analyses statistiques	68
Résultats.....	69
Interprétation des composantes.....	70
Probabilités de paternité.....	71
Caractéristiques des mâles	71
Discussion	73
5. Sexual skin color contains information about the timing of the fertile phase in free-ranging <i>Macaca mulatta</i>	77
Abstract	78
Introduction.....	78
Methods.....	81
Study site and subjects	81
Assessment of skin coloration	81
Assessment of the ovarian cycle and definition of the fertile phase.....	83
Data analysis and statistics.....	85
Results.....	86
Discussion	87
Postface	91
6. Co-alimentation tolérée entre les partenaires sexuelles chez le macaque rhésus.....	93
Résumé.....	94
Introduction.....	94
Méthode	98
Site et sujets d'étude	98

Définition d'œstrus et de liaison sexuelle.....	99
Dispositif expérimental.....	100
Procédure	100
Mesures de co-alimentation	101
Analyses statistiques	102
Résultats.....	102
Discussion	104
7. Conclusions générales	108
8. Références	113

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1-I : Composition des 6 groupes de la population de Cayo Santiago (10 janvier 2007).	11
Tableau 4-I : Les 2 composantes caractérisant les 55 liaisons à l'étude obtenues par la ACP et niveau de corrélation des 5 comportements avec les composantes. Seuls les comportements hautement corrélés aux composantes ($r > 0,5 $) ont été utilisés pour interpréter les composantes; ils sont indiqués par un *.....	70

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 : Schéma de l'île de Cayo Santiago. Image modifiée de Marriott (1988).	10
Figure 1.2 : Composition des 4 matrilineages du groupe V. Seules les femelles sexuellement actives pendant la période étudiée (2006-2009) sont incluses. Les lignes illustrent les descendance directes (i.e. relations mère-fille). À l'horizontale, les femelles sont classées en fonction de leur année de naissance; à la verticale, elles sont classées en fonction de leur rang hiérarchique. Le symbole * indique les femelles qui se sont reproduites en 2006 et/ou 2007 et le le symbole †, les femelles mortes (le nom de la femelle décédée n'est pas indiqué si elle est morte avant le début de l'étude). Il est à noter que les femelles du matrilineage 4 ont renversé les deux femelles les plus subordonnées du matrilineage 3, probablement avant le début de l'étude.	13
Figure 1.3: Schéma du cycle ovarien (ou menstruel) chez les primates	16
Figure 2.1 : Relation entre le rang de dominance et le succès reproductif pendant les deux années étudiées, 2006 (losanges) et 2007 (croix). Un rang de dominance a été attribué à 20 mâles à chaque année.	26
Figure 2.2 : Composition mâle du groupe et hiérarchie de dominance pendant les deux années étudiées. Les flèches illustrent les changements de rang. Les nouveaux mâles sont en italique et les mâles natifs en gras. Les accolades illustrent l'écart de rang couvert par les mâles natifs pendant une saison de reproduction, leur position dans la liste indique la position maintenue au cœur de la saison. Sept mâles ont quitté le groupe entre les deux années (i.e. absent en 2007) et 7 nouveaux mâles ont immigré dans le groupe en 2007. Le mâle 51J a quitté le groupe pendant la saison de reproduction 2007.	27
Figure 2.3 : Relation entre le rang de dominance et (a) la durée de résidence et (b) l'âge des mâles pour les deux années étudiées, 2006 (losanges) et 2007 (croix). Les deux mâles adolescents, natifs, ne sont pas inclus.	28
Figure 3.1 : Comparaison entre l'accès aux femelles prédit sur la base du rang de dominance (modèle de la priorité d'accès) (lignes pleines) et (a) l'effort sexuel relatif (losanges) et (b) le succès reproductif obtenu (losanges). Les deux années étudiées sont présentées, mais ne sont pas distinguées.	45

Figure 3.2 : Relation entre le nombre de femelles simultanément en œstrus et le rang de dominance du géniteur.	46
Figure 3.3 : Comparaison entre le succès reproductif observé et le succès prédit sur la base du rang (priorité d'accès). Les mesures représentent la différence entre le nombre observé et le nombre prédit; une valeur élevée indique que le succès est plus grand que prédit.	46
Figure 3.4 : Distribution de la période d'œstrus (gris pâle) et de la formation des liaisons (gris foncé) pour 13 cycles ovariens ayant mené à une conception chez 12 femelles classées par rang; la phase fertile est indiquée en gras. Les chiffres illustrent le rang des partenaires de liaison, les géniteurs sont identifiés par un *. Le symbole > illustre la succession entre deux mâles pendant la journée et /, les cas où un second mâle suivait la liaison. Il est à noter qu'aucune donnée de paternité n'est disponible pour les 3 cycles du bas.	48
Figure 3.5 : Relation entre le rang de dominance des géniteurs et la qualité des femelles fécondées. (a) Taux annuel des naissances; (b) parité. Conceptions : losanges et lignes pleines; Liaisons : croix et lignes pointillées.	50
Figure 4.1 : Influence du niveau de coopération de maintien de la proximité sur deux mesures d'effort sexuel des mâles : (a) le taux d'accouplement (nb d'accouplements / nb de blocs) et (b) la durée de la liaison (nb de jours)	71
Figure 4.2 : Niveau moyen du maintien de la proximité en fonction des catégories de succès reproductif annuel. Les mâles sont classés en trois catégories selon qu'ils ont eu 0, 1 ou plus de 1 rejeton. Moyenne \pm erreur standard à la moyenne.	72
Figure 4.3 : Influence des caractéristiques mâles sur le maintien de la proximité. (a) Influence du rang de dominance des mâles parmi les femelles du matrilignage dominant. (b) Influence de l'âge relatif des mâles parmi les femelles du matrilignage subordonné.	73
Figure 5.1: Location of sexual skin in female rhesus macaques. Squares and dashed lines illustrate how the areas in which color was measured were selected (enlarged versions of 10x10 pixels, see Methods for details).....	83
Figure 5.2: Composite hormonal profile of the 10 ovarian cycles included in this study. Black line: PdG; gray line: E1C. Values represent means + SEM.	85

Figure 5.3: Composite sexual skin color profile throughout the ovarian cycle. Values represent the mean percentage of maximum R/G reached for each cycle. N=10 cycles for facial skin, N=8 cycles for hindquarter skin. Values represent means + SEM.	87
Figure 5.4: Red to green ratio for the cycles of individual females for the 3 defined phases. N=10 cycles for facial skin, N=8 cycles for hindquarter skin. Female identities are given in the figure legend.....	88
Figure 6.1 : Comparaison de la fréquence à laquelle les 4 niveaux de tolérance (de 0 à 3) ont été atteints entre les femelles en liaison et les autres paires testées.....	103
Figure 6.2 : Comparaison du nombre de morceaux de fruit obtenus par les femelles (de 0 à 2 morceaux) entre les paires en liaison et les autres paires testées.	103
Figure 6.3 : Comparaison de la fréquence à laquelle les 4 niveaux de tolérance (de 0 à 3) ont été atteints au sein des liaisons sexuelles entre les femelles dominantes et les autres femelles du groupe.	104

REMERCIEMENTS / ACKNOWLEDGEMENTS

Je voudrais remercier tous les collègues, parents et amis qui ont contribué à la réalisation de cette thèse et qui m'ont apporté leur soutien tout au long de mon parcours.

- Mon superviseur de thèse, Bernard Chapais, qui m'a toujours laissé la marge de manœuvre dont j'avais besoin, tout en étant disponible et présent lorsque j'avais besoin de lui.
- Mes collaborateurs, qui m'ont initié à de nouvelles méthodes, approches, idées, etc. : Anja Widdig (et sa stagiaire post-doctorale, Laura Muniz), Antje Engelhardt et Michael Heistermann, Lauren Brent (et ses superviseurs de thèse, Ann MacLarnon and Stuart Semple), Melissa Gerald (et son assistante de recherche Amanda Accamando), et finalement Kelly Hughes et son superviseur de thèse, Laurie Santos. Leur contribution spécifique est décrite dans l'avant-propos.
- Mes assistants de terrain, les membres du « Canada team » : Julie Cascio, Véronique Martel, Camille Guillier, Claude Richer, Giulia Sirianni, Edith Hovington, Isabelle Benoît et François Bourgault.
- Les étudiants et collègues présents sur le terrain en même temps que moi, qui ont contribué à qualité des données recueillies : Lauren Brent, Doreen Heß, Christy Hoffmann, Richard MacFarland, Maria Rahkovskaya and Akie Yanagi.
- Melissa Gerald, qui m'a accueillie chaleureusement à Cayo Santiago.
- Les employés du CPRC qui ont rendu ce travail possible, particulièrement Janet Rivera, William Walker, Edgar Avila et Julio Resto.
- Les assistants de laboratoires du DPZ, Jutta Hagedorn et particulièrement Andrea Heistermann.
- Mes voisins de bureaux et collègues à Montréal – Émilie Martin, Louis-Bruno Théberge, Julie Robert et Steven Légaré – et à Göttingen – Ines Fürtbauer, Christof Neumann, Cédric Girard-Buttoz, Teja Febranouv et Susilo Hadi.
- Véronique Martel, qui a joué différents rôles pendant mon doctorat : en plus d'avoir été mon assistante de terrain (surqualifiée), elle m'a également inspirée, soutenue, conseillée, divertie, etc.

- Un merci tout spécial à ma mère aussi, qui m'a non seulement soutenue – tant émotivement que financièrement – tout au long de mon doctorat, mais dont l'intelligence, la rigueur, l'esprit scientifique, la curiosité et l'amour du travail bien fait ont non seulement été une source d'inspiration, mais un phare qui m'a permis de ne pas perdre de but mes objectifs.
- Ma famille, pour leur soutien pendant mon parcours doctoral : mon père, Alain, mon frère, François, et toute la petite famille Dubuc — Suzanne, Antoine, Charlotte et maintenant Laurence!
- Lauren Brent et Amanda Accamando pour leur amitié et collaboration sur le terrain.
- Geoff Gallice pour son soutien, son amour de la nature et de la science, son énergie, son rire, sa façon de voir la vie et le monde.
- Les organismes qui m'ont financé pendant mon doctorat, le CRSH (Conseil de Recherche en Sciences Humaines), le département d'anthropologie de l'Université de Montréal et les bourses de mobilité du MEQ (Ministère de l'Éducation du Québec) ainsi que le CRSNG (Conseil de Recherche en Science Naturelle et Génie) et le DFG (German Science Foundation) qui ont contribué au projet à travers des fonds de recherche attribué à Bernard Chapais, Antje Engelhardt et Anja Widdig.

AVANT-PROPOS

Le contenu de cette thèse a été tributaire de plusieurs collaborations. Voici une description de la contribution respective de chacun des collaborateurs :

- Les analyses de paternité génétique ont été réalisées en collaboration avec Anja Widdig et son étudiante postdoctorale, Laura Muniz, du département de primatologie du *Max-Planck Institute for Evolutionary Anthropology* (MPI EVA, Allemagne). J'ai collecté les échantillons d'ADN et Laura Muniz a réalisé les analyses de paternité, le tout sous la direction d'Anja Widdig. Ces données sont utilisées dans les chapitres 2, 3 et 4.
- Les analyses hormonales ont été réalisées en collaboration avec les docteurs Antje Engelhardt et Michael Heistermann, membres du groupe de recherche en endocrinologie de terrain du département de biologie de la reproduction du *Deutsches Primatenzentrum* ou *German Primate Centre* (DPZ, Allemagne). J'ai collecté les échantillons et réalisé les analyses hormonales sous la direction d'Antje Engelhardt et Michael Heistermann. Ces données sont utilisées dans les chapitres 3, 4 et 5.
- Les analyses objectives de couleur ont été réalisées en collaboration avec Melissa Gerald, responsable du centre de recherche de Cayo Santiago du *Caribbean Primate Research Center* à Porto Rico (États-Unis), et son assistante de recherche, Amanda Accamando. L'initiative du projet est issue d'une collaboration avec Lauren Brent, doctorante au *Centre for Research in Evolutionary Anthropolgy* de la Roehampton University (Angleterre) sous la supervision de Stuart Semple et Ann MacLarnon. Amanda Accamando a collecté les images digitales et Lauren Brent et moi avons ajusté les images et fait les mesures de couleur. Ces données sont présentées dans le chapitre 5.

- Les expérimentations en milieu naturel ont été réalisées en collaboration avec Kelly Hughes, doctorante, et son superviseur, Laurie Santos, respectivement des départements d'anthropologie et de psychologie de Yale University (États-Unis). Kelly Hughes a conçu le dispositif expérimental et participé à la réalisation des expériences. Ces données sont présentées dans le chapitre 6.

Cette thèse est une thèse par article, dont seul un article (Chapitre 5) a été publié. Cet article, « *Sexual skin color contains information about the timing of fertile phase in free-ranging Macaca mulatta* » (Dubuc *et al.* 2009), était une contribution invitée dans un numéro spécial sur l'étude de la couleur chez les primates du périodique scientifique *International Journal of Primatology*. J'ai établi le plan d'analyse, réalisé les analyses statistiques et été la principale rédactrice de l'article. Tous les coauteurs ont contribué à la révision de l'article, tant au niveau de la qualité de la langue que de son contenu, avec une contribution toute particulière de Lauren Brent. Les coauteurs et l'éditeur de l'*International Journal of Primatology* (Springer) ont fourni l'autorisation officielle me permettant d'inclure cet article dans ma thèse.

Les quatre autres chapitres sont des articles en préparation qui devront notamment être traduits avant d'être soumis à des périodiques scientifiques spécialisés. Je tiens à souligner que le contenu de ces articles ne représente pas nécessairement le point de vue de mes collaborateurs, qui, ne lisant pas le français, n'ont pas pu en réviser la forme et le contenu. J'ai néanmoins obtenu leur autorisation officielle d'inclure ces données dans ma thèse.

Finalement, il est à noter que toutes les investigations réalisées dans cette étude ont été approuvées par le comité IACUC du Medical Sciences Campus de la University of Puerto Rico.

1. INTRODUCTION GÉNÉRALE

MISE EN CONTEXTE THÉORIQUE

Chez les animaux, les mâles entrent en compétition pour l'accès aux femelles réceptives, la ressource qui limite leur reproduction (Trivers 1972). Quand les femelles réceptives sont concentrées dans l'espace, les mâles entrent en compétition directe (ou agressive) et forment alors des hiérarchies de dominance qui déterminent l'accès aux femelles réceptives (Altmann 1962, Emlen & Oring 1977). Étant donné que la capacité d'atteindre un rang de dominance élevée constitue un signal honnête de la qualité génétique d'un mâle et/ou de sa qualité comme protecteur, on s'attend à ce que les femelles préfèrent les mâles dominants (voir Clutton-Brock & McAuliffe 2009).

La relation entre le rang de dominance des mâles et leur succès reproductif est bien établie chez la plupart des espèces animales (Dewsbury 1982b, Ellis 1995). Bien qu'on ait longtemps cru que cela s'appliquait également aux espèces de primates, les analyses de paternité génétique ont montré que, chez plusieurs espèces, la relation peut aller de forte à nulle (voire inverse), et ce, tant en captivité qu'en liberté (Alberts *et al.* 2003, Paul 2004, Rodriguez-Llanes *et al.* 2009, Soltis 2004).

Le principal facteur qui semble influencer la capacité des mâles dominants de monopoliser la reproduction des femelles chez les primates est le degré de saisonnalité de la reproduction (Kutsukake & Nunn 2006, Ostner *et al.* 2008, Paul 1997). Selon le modèle de la priorité d'accès (Altmann 1962), plus le nombre de femelles simultanément en œstrus augmente, plus des mâles de rang subordonné auront accès aux femelles. Alors que les prédictions du modèle de la priorité d'accès semblent bien s'appliquer chez les espèces qui se reproduisent tout au long de l'année (ci-après : *espèces non saisonnières*) (Alberts *et al.* 2003, Setchell *et al.* 2005, Wroblewski *et al.* 2009), il semble toutefois que cela soit insuffisant pour expliquer la faible relation entre la dominance et le succès reproductif chez les espèces à reproduction saisonnière (ci-après : *espèces saisonnières*) (Chapais 1983b, Hayakawa 2007). En effet, l'accès des mâles subordonnés aux femelles est supérieur à ce que prédit leur rang (p. ex. Chapais

1983b), et ceux-ci obtiennent une part relativement importante de la paternité (Brauch *et al.* 2008, Widdig *et al.* 2004).

Il semble donc que d'autres facteurs viennent s'ajouter à l'effet de la saisonnalité de la reproduction pour déjouer la priorité d'accès des mâles dominants aux femelles en œstrus. Par exemple, il semble que les tactiques de rechange (traduction de *alternative tactics*) des mâles subordonnés puissent être efficaces (Setchell 2008) et que les femelles puissent ne pas préférer les mâles dominants (Manson 2007, Paul 2002).

OBJECTIFS DE LA THÈSE

L'objectif principal de la présente étude est de déterminer les facteurs qui affectent la paternité chez les macaques rhésus (*Macaca mulatta*), un exemple type d'espèce de primates à reproduction saisonnière qui montre une faible relation, voire une absence de relation, entre dominance et paternité (Berard *et al.* 1994, Duvall *et al.* 1976, Smith 1994, Widdig *et al.* 2004). De manière plus spécifique, le but est de comprendre pourquoi la dominance ne détermine pas systématiquement la distribution de la paternité entre les mâles d'un groupe.

Les objectifs spécifiques sont les suivants :

- 1- Vérifier si la faible relation entre rang de dominance et succès reproductif, soulevée dans les études précédentes, s'applique au groupe étudié et si, tel que prédit par van Noordwijk & van Schaik (2004), cette faible probabilité de succès influence les caractéristiques des mâles dominants (p. ex. durée de résidence et âge) (Chapitre 2);
- 2- Déterminer les facteurs proximaux qui réduisent le succès reproductif des mâles dominants (Chapitres 3 à 5) :

- i. plusieurs femelles simultanément en œstrus, qui, tel que prédit par Altmann (1962), empêcherait le ou les mâles les plus dominants de monopoliser toutes les femelles du groupe (Chapitre 3);
 - ii. l'incapacité des mâles dominants de distinguer le moment de l'ovulation, ce qui entraînerait une mauvaise synchronisation de la monopolisation avec la période de fertilité (Chapitres 3 et 5);
 - iii. l'efficacité des tactiques de rechange des mâles non dominants, qui génèrerait de la compétition spermatique (Chapitre 3);
 - iv. le manque d'intérêt des femelles envers les mâles dominants, qui amènerait une résistance des femelles à la monopolisation (Chapitre 4);
- 3- Chercher à établir les facteurs qui peuvent influencer la préférence des femelles :
- i. les caractéristiques individuelles des mâles, c'est-à-dire leur rang, leur âge et leur durée de résidence dans le groupe (c.-à-d. le degré de familiarité avec les femelles) (Chapitre 4);
 - ii. la possibilité d'acquérir des bénéfices immédiats, comme un accès à des ressources alimentaires de qualité (Chapitre 6).

REVUE DE LITTÉRATURE

Sélection sexuelle et stratégies sexuelles : bref survol des concepts et définitions

La théorie de la sélection sexuelle comprend deux mécanismes de base : la compétition intrasexuelle et la sélectivité intersexuelle (Darwin 1871). La *compétition intrasexuelle* a lieu quand les membres du même sexe entrent en compétition pour maximiser le nombre de partenaires sexuels, au détriment des autres. La *sélectivité intersexuelle* a lieu quand les membres d'un même sexe donnent un avantage reproductif à certains membres du sexe opposé au détriment des autres. Étant donné que les facteurs donnant un avantage

compétitif ne sont pas nécessairement les critères de sélectivité des membres du sexe sélectif, un troisième mécanisme entre également en ligne de compte : le *conflit sexuel*. Le conflit sexuel a lieu quand les membres d'un sexe utilisent des tactiques pour résister à celles de l'autre sexe ou les contourner (Gowaty 1997, van Schaik *et al.* 2004).

Le sexe sélectif est généralement celui qui investit le plus dans la reproduction (Trivers 1972). L'investissement reproductif prend deux formes : l'investissement sexuel (ou effort sexuel) et l'investissement parental. L'*effort sexuel* a lieu avant la fécondation et inclut le temps et l'énergie investis pour obtenir le partenaire et pour amener la fécondation : la cour, la monopolisation et l'accouplement. L'*investissement parental* a lieu après la fécondation. Il inclut le temps et l'énergie investis pour mener le rejeton à maturité sexuelle. Chez la plupart des espèces animales, les femelles investissent davantage dans la reproduction que les mâles et sont donc plus sélectives (Bateson 1982, Trivers 1972).

La compétition intrasexuelle des mâles peut se dérouler avant ou après l'accouplement (Paul 2002). La *compétition pré-accouplement* est celle qui augmente l'accès aux femelles. Elle prend elle-même deux formes : la compétition directe et la compétition indirecte (Emlen & Oring 1977). Les mâles entrent en *compétition directe* (ou agressive) quand les femelles réceptives sont concentrées dans l'espace, permettant à certains mâles d'en monopoliser l'accès. Les mâles peuvent alors former une *hiérarchie de dominance* pour déterminer l'accès aux femelles en œstrus (Altmann 1962). Les autres mâles utilisent alors des *tactiques de rechange*, leur permettant d'usurper des accouplements aux mâles dominants, seuls ou en coalition (Setchell 2008). Les mâles entrent en *compétition indirecte* (ou compétition de vitesse), quand les femelles ne peuvent pas être monopolisées. Ce sont alors les mâles les plus rapides et les plus efficaces qui se reproduisent le plus. Le niveau compétitif d'un mâle est alors amélioré par son *endurance compétitive*, c'est-à-dire sa capacité à maintenir un effort sexuel soutenu (Paul 2002).

La compétition *post-accouplement* est celle qui a lieu après la fécondation, plus particulièrement celle entre les spermatozoïdes; c'est la *compétition spermatique* (Parker 1970). Cette forme de compétition a lieu dans les contextes où les femelles parviennent à s'accoupler avec plusieurs mâles pendant leur *phase péri-ovulatoire* ou phase fertile (voir ci-dessous). Les mâles qui sont avantagés à ce niveau sont ceux qui produisent des spermatozoïdes de meilleure qualité, qui produisent de plus gros éjaculats, qui s'accouplent le plus souvent avec la femelle ou étant parvenu à maintenir les autres mâles à distance.

Les critères de sélectivité intersexuelle ou de *choix des partenaires* par les femelles varient selon le type de bénéfices associés : directs ou indirects (Clutton-Brock & McAuliffe 2009, Paul 2002). Les *bénéfices directs* sont ceux qui augmentent les chances des femelles de se reproduire : accès à la nourriture, possession d'un territoire, protection contre les agressions et la prédation, etc. Les *bénéfices indirects* sont ceux qui améliorent la probabilité des rejetons d'atteindre la maturité sexuelle et de se reproduire. L'exemple le plus classique est la qualité génétique du mâle (garante de santé), ce qui inclut la qualité de son sperme (compétition spermatique) et la compatibilité génétique entre le mâle et la femelle (Paul 2002). Les femelles sont très sensibles au maintien de l'hétérozygotie, et peuvent ainsi être attirées envers les mâles non familiers qui apportent un nouveau bagage génétique (Birkhead & Kappeler 2004, Dixson 1998, Zeh & Zeh 2001). Il est parfois difficile de déterminer si les femelles obtiennent des bénéfices directs ou indirects via le d'un choix de partenaire. Par exemple, les femelles pourraient préférer les mâles dominants soit parce que leur position est garante d'une qualité génétique élevée, soit parce qu'ils sont en mesure d'investir des ressources ou des services de qualité supérieure (Birkhead 2000). De plus, il y a de plus en plus de preuves que les femelles d'une même espèce peuvent utiliser des critères de sélectivité différents en fonction du contexte auquel elles font face, par exemple leur santé et la disponibilité des ressources alimentaires (Jennions & Petrie 1997, Widemo & Saether 1999).

Les femelles sont considérées comme faisant un *choix direct* si elles investissent temps et énergie pour évaluer les mâles par elles-mêmes (Paul 2002). Les femelles font un *choix indirect* si elles choisissent les mâles qui gagnent au niveau de la compétition intermâle. Par exemple, les femelles pourraient s'accoupler avec les mâles dominants, cette position augmentant les probabilités d'obtenir des bénéfices et/ou des gènes de qualité. Il peut toutefois être difficile de distinguer entre le choix indirect et le conflit sexuel (Clutton-Brock & McAuliffe 2009); si les femelles s'accouplent davantage avec les mâles dominants parce qu'elles y sont contraintes, il y a alors *coercition sexuelle*, une forme de conflit sexuel (Smuts 1992, van Schaik *et al.* 2004). Quelque part entre le choix direct ou indirect, les femelles peuvent *copier le choix* des autres femelles (Pruett-Jones 1992).

Chez certaines espèces, il y a *inversion* ou *partage des rôles*, les mâles étant sélectifs et les femelles, compétitives. Cela se produit notamment quand il y a investissement paternel (Trivers 1972), un phénomène qui est plus rare chez les mammifères que chez les oiseaux et les poissons, puisque seules les femelles peuvent porter et allaiter les rejetons chez les mammifères (Clutton-Brock 1991). Toutefois, il y a de plus en plus de preuves que les mâles peuvent être sélectifs même en absence d'investissement paternel (Gowaty 2004). En effet, l'effort sexuel d'un mâle envers une femelle peut réduire sa capacité à féconder d'autres femelles (Dewsbury 1982a), particulièrement si les femelles réceptives sont concentrées dans le temps et l'espace (Emlen & Oring 1977). Dans certains contextes, les mâles devraient alors être sélectifs et investir leur effort sexuel envers les femelles qui ont le plus de chance de se reproduire. Si les mâles de qualité montrent un certain niveau de sélectivité, les femelles devraient en retour montrer un certain niveau de compétitivité (Gowaty 2004). Au final, les deux sexes d'une espèce donnée montrent souvent tous deux des niveaux de sélectivité et de compétitivité simultanément (Cunningham & Birkhead 1998, Gowaty 2004).

Organisations sociale et sexuelle du macaque rhésus

Le macaque rhésus est une espèce de primates catarrhiniens (ou primates de l’Ancien Monde) de la sous-famille des cercopithécinés, qui comprend notamment les babouins (Melnick & Pearl 1987). Cette espèce vit dans plusieurs pays d’Asie : Chine, Inde, Bhutan, Laos, Burma, Népal, Bangladesh, Thaïlande, Viêtnam, Pakistan et Afghanistan. Comme la plupart des espèces de primates de l’Ancien Monde, le macaque rhésus est une espèce à *philopatrie femelle* (Gouzoules & Gouzoules 1987), c’est-à-dire que les femelles restent dans leur groupe de naissance toute leur vie, alors que les mâles le quittent généralement avant de débiter leur vie reproductive (Colvin 1983, Lindburg 1969). Chez cette espèce, les mâles peuvent à l’occasion rester dans leur groupe de naissance pour commencer leur carrière reproductrice (ou *mâles natifs*), du moins dans la population semi-libre de Cayo Santiago étudiée (Bercovitch *et al.* 2003, Chapais 1983a, Krawczak *et al.* 2005).

Les femelles rhésus forment des hiérarchies de type *despotiques-népotistes* (Sterck *et al.* 1997, van Schaik 1989), c’est-à-dire des hiérarchies linéaires, rigides et permanentes, au sein desquelles les femelles héritent le rang de leur mère (Chapais 1988, 1992, Thierry 2007). En théorie, ce genre d’organisation sociale émerge dans les contextes où les ressources alimentaires sont distribuées en agrégats pouvant facilement être monopolisés par quelques individus seulement (Sterck *et al.* 1997, van Schaik 1989). Le despotisme des femelles règle toutes les sphères de leur vie sociale. Les femelles dominantes ont un accès prioritaire aux ressources alimentaires et à tout ce qui est convoité (Deutsch & Lee 1991, Koenig 2002, van Schaik 1989), reçoivent plus de toilettage (Schino 2001, Seyfarth 1977), ont plus d’alliées intervenant pour elles dans les conflits (Chapais 1995), et ont une position plus centrale au sein du groupe, les protégeant contre les agressions et la prédation (Di Bitetti & Janson 2001, Seyfarth 1977). Pour avoir accès à ces services et ressources, les femelles subordonnées peuvent former des relations avec les femelles qui les dominent (Chapais 1995, de Waal 1989) en les toilettant fréquemment (Henzi & Barrett 1999, Seyfarth 1977).

Les macaques forment des groupes multimâle-multifemelle permanents, plusieurs mâles s'associant aux femelles tout le long de l'année, une structure typiquement primates (Chapais 1986, Melnick & Pearl 1987). Cette espèce est celle dont les groupes sont les plus grands chez les macaques (Ménard 2004). Étant donné que les macaques rhésus se reproduisent de manière saisonnière (Drickamer 1974), cela entraîne un niveau élevé de simultanéité des œstrus (Kutsukake & Nunn 2006, Ostner *et al.* 2008).

Les mâles et femelles s'accouplent avec *promiscuité sexuelle*, formant de courtes associations allant d'un simple accouplement à une liaison sexuelle pouvant durer quelques jours (Berard *et al.* 1994, Carpenter 1942, Chapais 1983b). Les femelles ont donc plusieurs partenaires sexuels pendant leur œstrus, et tout porte à croire que cela s'applique également à leur période de fertilité (Chapais 1983b, Manson 1992, Small 1990). En effet, les femelles rhésus, comme les autres espèces de l'Ancien Monde, sont sexuellement actives (œstrus) pendant un nombre de jours largement supérieur à la durée réelle de la période de fertilité pendant le cycle ovarien (Dixson 1998). Il est à noter que, chez cette espèce, les mâles doivent réaliser une série de montes de courte durée avant d'éjaculer (Manson 1996), pouvant compliquer la réalisation de montes en cachette. La fonction de ce patron comportemental est inconnue, bien qu'une fonction possible pourrait être de préparer le canal vaginal de la femelle à accueillir le sperme et faciliter son transport dans le conduit vaginal (Dixson 1998).

Chez la plupart des espèces de primates catarrhiniens, la capacité des mâles d'identifier le moment de la période de fertilité dépend de la présence, de la fiabilité et de la précision des signaux sexuels utilisés par les femelles (Dixson 1998, van Schaik *et al.* 1999). Chez les primates catarrhiniens, le principal signal sexuel de la période de fertilité est l'*enflure sexuelle* (Dixson 1998, van Schaik *et al.* 1999), mais d'autres signaux ont été proposés, comme les odeurs (Goldfoot 1981, Michael & Keverne 1968, Michael *et al.* 1971), et les vocalisations sexuelles (Semple 1998, Semple *et al.* 2002). Chez les macaques rhésus, aucun signal sexuel honnête et fiable du moment de l'ovulation n'a été identifié chez cette espèce. En effet, seules les femelles adolescentes *nullipares* (c.-à-d. des femelles qui ne se sont jamais reproduites) développent de petites

enflures sexuelles (Dixson 1998, Nunn 1999a) et les autres signaux ne semblent pas s'appliquer (Dixson 1998).

MÉTHODE GÉNÉRALE

Site de recherche et groupe étudié

Le projet de recherche s'est déroulé à Cayo Santiago, un centre de recherche administré par le Caribbean Primate Research Center (University of Puerto Rico). Il s'agit d'une île de 0,152 km² située à 1 km au large de Porto Rico sur laquelle évoluent près de 1000 macaques rhésus de manière semi-libre. L'accès à l'île se fait par bateau, selon un horaire imposé par le CPRC, et est permis de 7h00 à 14h00 en semaine, et de 7h00 à 13h00 la fin de semaine et les jours fériés. L'île est constituée de deux parties reliées par un isthme de sable, « Big Cay » et « Small Cay », respectivement de 0,117 et 0,35 km² (Figure 1.1).

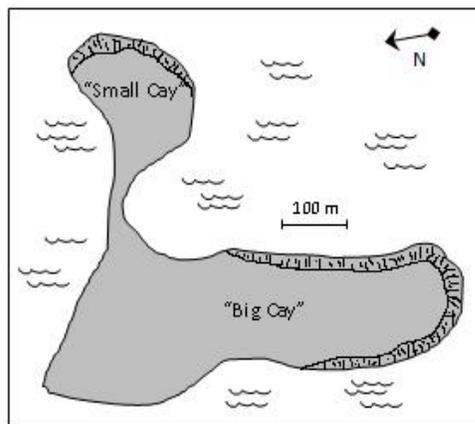


Figure 1.1 : Schéma de l'île de Cayo Santiago. Image modifiée de Marriott (1988).

Tous les singes de l'île sont les descendants des 400 animaux fondateurs capturés en Inde et introduits sur l'île en 1938 (Rawlins & Kessler 1986). Les singes forment 6 groupes sociaux, de tailles et de compositions différentes (Tableau 1-I). L'identité des individus et les relations familiales matrilineaires sont connues pour tous les membres

de l'île, et sont rendues accessibles aux chercheurs grâce à la base de données démographiques préparée par les employés du CPRC. Les individus sont capturés l'année suivant leur naissance (saison des naissances, mi-janvier à mi-mars). Ils se voient alors attribuer un tatou unique (ID) et d'un code d'entailles dans les oreilles (Rawlins & Kessler 1986).

L'étude a été réalisée sur le groupe le plus isolé de la population, le groupe V, dont le cœur de l'aire vitale se trouve sur « Small Cay ». Seul un des cinq autres groupes de l'île, le groupe F, se rendait sur cette partie de l'île quelques fois par semaine. Il est à noter que ces rencontres étaient très agressives et étaient donc généralement évitées par le groupe V (observation personnelle), inférieur en nombre et subordonné au groupe F. Cet isolement du groupe sur une surface limitée avait plusieurs avantages. Le choix de ce groupe facilitait l'identification des nouveaux mâles du groupe et des mâles périphériques. De plus, cela facilitait le contrôle par les observateurs de l'activité sexuelle des membres du groupe de manière régulière au cours de la journée. Finalement, cela réduisait la fréquence des rencontres intergroupes (observation personnelle), situation qui se rapproche du contexte naturel. En effet, certaines études réalisées à Cayo Santiago ont détecté des cas de paternité extra-groupe (e.g. Berard et al. 1994, Widdig et al. 2004), phénomène qui devrait être relativement rare en nature.

Tableau 1-I : Composition des 6 groupes de la population de Cayo Santiago (10 janvier 2007).

	F	HH	KK	R	S	V
Total	302	108	128	269	77	93
Femelles \geq 6 ans	78	20	27	62	16	22
Mâles \geq 6 ans	43	19	16	25	7	18
Femelles 3-5 ans	17	17	12	29	10	9
Mâles 4-5 ans	11	2	5	18	4	3
Enfants	153	50	68	135	44	41

Les animaux étaient alimentés quotidiennement par les employés du CPRC avec des biscuits commerciaux en matinée (autour de 7h00-8h00) dans une des trois zones d'alimentation de l'île, dont une seule sur « Small Cay ». Il s'agissait d'enclos au sein

desquels se trouvait un distributeur de 1 x 2 m² qui pouvait facilement être monopolisé par un ou quelques individus (c.à-d. les dominants). Il était impossible pour tous les membres du groupe de s'alimenter en même temps. L'ordre d'accès à l'enclos et au distributeur étant déterminé par l'ordre de dominance, les individus subordonnés devaient attendre que les plus dominants aient terminé de s'alimenter afin d'avoir accès aux restes. Les animaux complétaient leur diète avec les plantes, baies et insectes trouvés sur l'île (Marriott 1988).

Le groupe était composé de 26 à 31 femelles sexuellement actives (3 ans et plus), de 17 à 25 mâles sexuellement actifs (4 ans et plus) et d'une quarantaine de jeunes. Les individus sexuellement actifs étaient reconnus individuellement. L'âge, les relations d'apparentement matrilineaire et la durée de résidence des mâles ont été établis à partir de la base de données démographiques du CPRC (Tableau 1-I). Les relations de dominance entre les femelles ont été établies par Lauren Brent (Brent 2010, Brent *et al.* 2011) et confirmées par mes observations.

Le groupe V était à la base constitué de trois matrilineages, le plus petit étant de position intermédiaire (Figure 1.2). Une femelle a immigré dans le groupe à l'adolescence et y a donné naissance à une fille, créant le début d'un quatrième matrilineage, le plus subordonné. Cette femelle a renversé la femelle la plus subordonnée du troisième matrilineage. La figure 1.2 illustre les relations matrilineaires et hiérarchiques entre les femelles sexuellement actives du groupe V. Deux mâles sous-adultes nés dans le groupe V n'ont pas quitté leur groupe de naissance et y ont débuté leur vie sexuelle (mâles natals) (voir également Chapais 1983a) : 30S, le fils de la femelle alpha 14E, et 84T, le fils d'une autre femelle du matrilineage dominant, 13B (Figure 1.2).

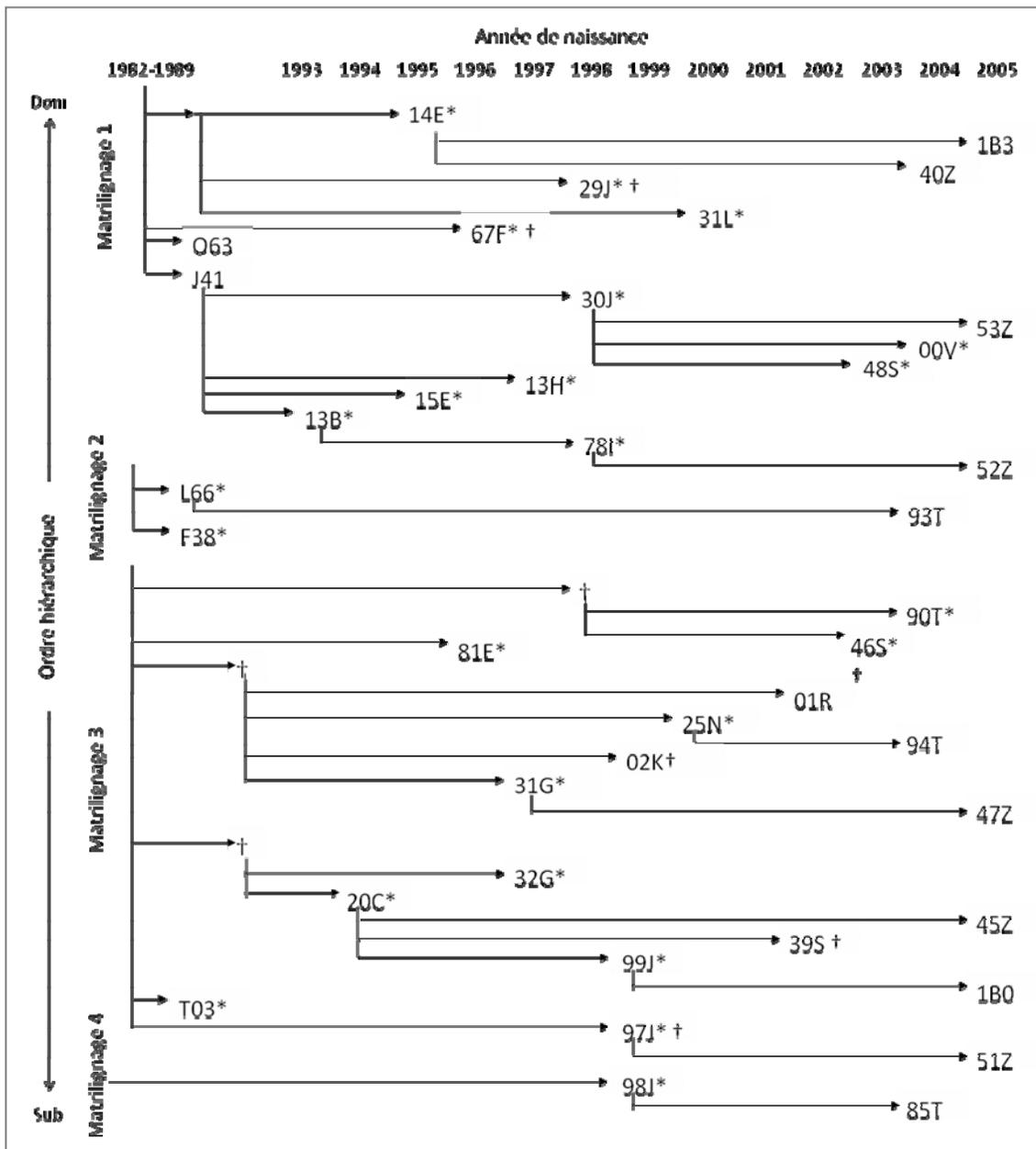


Figure 1.2 : Composition des 4 matrilignages du groupe V. Seules les femelles sexuellement actives pendant la période étudiée (2006-2009) sont incluses. Les lignes illustrent les descendance directe (i.e. relations mère-fille). À l'horizontale, les femelles sont classées en fonction de leur année de naissance; à la verticale, elles sont classées en fonction de leur rang hiérarchique. Le symbole * indique les femelles qui se sont reproduites en 2006 et/ou 2007 et le symbole †, les femelles mortes (le nom de la femelle décédée n'est pas indiqué si elle est morte avant le début de l'étude). Il est à noter que les femelles du matrilignage 4 ont renversé les deux femelles les plus subordonnées du matrilignage 3, probablement avant le début de l'étude.

Analyses génétiques de paternité

Les échantillons d'ADN ont été collectés au cours de la période de capture, à la fin de la saison des naissances, en 2007, 2008 et 2009. Des échantillons ont été collectés pour les rejets toujours vivants et pour leur mère. Étant donné que les mâles adultes de l'île avaient tous été échantillonnés pour des projets précédents (Brent 2010, Brent *et al.* 2011), seuls les mâles ayant récemment atteint l'âge de 3,5 ans, l'âge minimal de la reproduction mâle (Bercovitch *et al.* 2003, Nürnberg *et al.* 1998, Widdig *et al.* 2004), ont été échantillonnés.

Les méthodes d'extraction et d'analyse génétique avec marqueurs microsatellites utilisées ont été décrites précédemment (Bercovitch *et al.* 2003). Douze à quinze marqueurs ont été génotypés par individus. La maternité des rejets établie par la base de données démographiques a été confirmée par les données génétiques, et ces informations ont été utilisées pour faciliter la détermination de la paternité. Tous les mâles âgés de 3,5 ans et plus qui avaient été présents sur l'île 200 jours ou plus avant la naissance d'un rejeton (Nürnberg *et al.* 1998) ont été considérés comme des géniteurs potentiels.

La méthode privilégiée de détermination de la paternité a été *l'exclusion*. Dans ce cas, tous les mâles sauf un pouvaient être exclus comme géniteur potentiel. En d'autres termes, un seul mâle de l'île montrait une parfaite association à tous les marqueurs utilisés, tous les autres mâles montrant une dissociation à au moins un marqueur. Dans quelques cas, aucun mâle de l'île ne montrait une association parfaite, mais un seul mâle de l'île ne montrait une seule dissociation qu'à un seul marqueur. Pour confirmer la paternité, nous avons calculé la probabilité des mâles d'être les géniteurs à partir du programme CERVUS 2.0 (Marshall *et al.* 1998).

Établissement de la période de fertilité

Le cycle ovarien ou menstruel des mammifères se divise en deux temps : les phases folliculaire et lutéale (Figure 1.3). La phase folliculaire débute par la préparation de l'utérus pour accueillir l'ovule fécondé (endomètre) et se termine par l'ovulation et l'arrivée de l'ovule dans les trompes de Fallope; c'est la sous-phase péri-ovulatoire. La phase lutéale commence alors, la formation de l'endomètre continue pendant que l'ovule voyage le long de la trompe de Fallope jusqu'à l'utérus. Si l'ovule n'a pas été fécondé, la phase folliculaire se termine lorsqu'il y a évacuation de l'ovule et de l'endomètre; c'est la sous-phase menstruelle.

Deux types d'hormones sont impliqués dans l'ovulation : les hormones gonadotrophines hypophysaires, la FSH (follicle stimulating hormones) et la LH (hormone lutéinisante), et les hormones ovariennes (stéroïdiennes), l'œstrogène et la progestérone (Figure 1.3). La phase folliculaire est déclenchée par la sécrétion de FSH par l'hypophyse, qui amène la formation du follicule dans l'ovaire qui, lui, sécrète de l'œstrogène qui prépare le corps de la femelle, dont la préparation de l'endomètre dans l'utérus. L'augmentation de l'œstrogène dans le sang amène une boucle de rétroaction qui entraîne la sécrétion de LH par l'hypophyse. La sécrétion de LH provoque l'éclatement du follicule et la libération de l'ovule, puis la formation du corps jaune à partir du follicule. Ce dernier cesse alors de produire de l'œstrogène, ce qui entraîne la réduction de la production de LH.

Le corps jaune (ou *corpus luteus*) sécrète de la *progestérone* qui permet de continuer la préparation du corps de la femelle et de l'endomètre. L'embryon sécrète de la hCg (hormone gonado-chorionique) qui maintient le corps jaune et donc la sécrétion de progestérone. Au bout de deux semaines, s'il n'y a pas eu de fécondation de l'ovule, il y a mort du corps jaune, réduction de la progestérone, ce qui amène l'expulsion du contenu de l'endomètre et de l'ovule (menstruations).

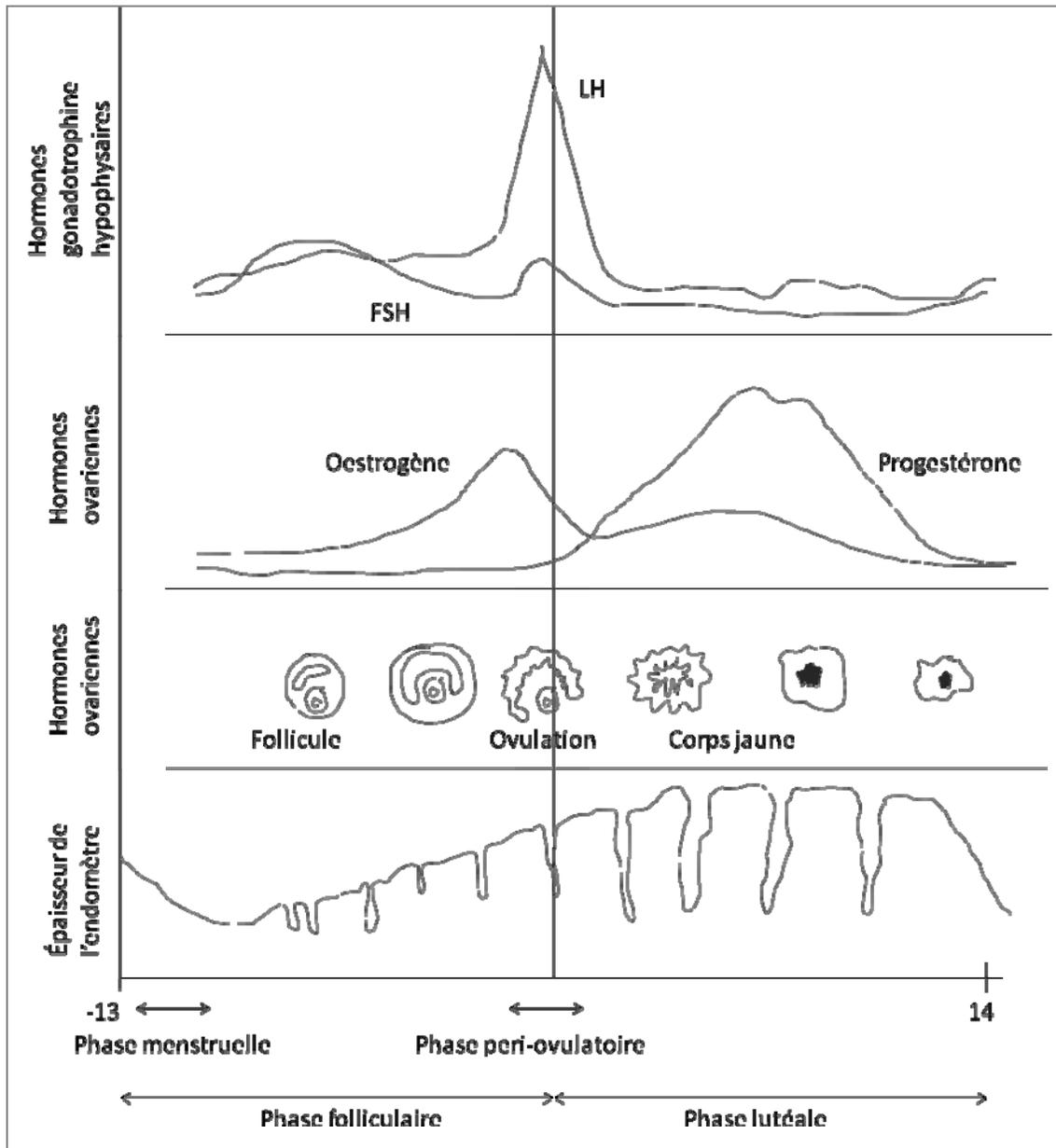


Figure 1.3: Schéma du cycle ovarien (ou menstruel) chez les primates

Les méthodes d'extraction de métabolites d'hormone à partir d'échantillons fécaux permettent la détection d'hormones stéroïdiennes. Bien que plusieurs hormones soient impliquées dans la reproduction, les profils hormonaux de l'œstrogène et de la progestérone sont suffisants pour retracer le moment de l'ovulation précisément. La progestérone est l'hormone clé. D'une part, sa sécrétion confirme qu'une ovulation a eu lieu puisqu'elle est excrétée par le corps jaune (Figure 1.3). D'autre part, les niveaux de

progestérone sont maintenus plus longtemps, ce qui augmente les chances de la détecter même si les échantillons ne sont pas collectés quotidiennement, ce qui est fréquent dans la réalité du travail de terrain. De manière générale, les échantillons étaient collectés aux 2-3 jours, ce qui est suffisant pour établir le moment de l'ovulation avec une relative précision. Toutefois, certains cycles concepteurs ont dû être rejetés si le taux de collecte n'était pas assez fréquent pour établir avec fiabilité le moment de l'ovulation.

**2. MODE D'ACQUISITION DU RANG DE DOMINANCE PAR
LES MÂLES CHEZ UNE ESPÈCE À REPRODUCTION
SAISONNIÈRE, LE MACAQUE RHÉSUS**

RÉSUMÉ

Chez les espèces de primates à reproduction saisonnière, la corrélation entre le rang de dominance et le succès reproductif des mâles est souvent très faible, le mâle alpha ne parvenant pas à monopoliser toutes les femelles en œstrus. Selon van Noordwijk & van Schaik (2004), les mâles devraient alors éviter de combattre pour renverser les mâles qui les dominent, les risques de blessure n'en valant pas la peine. Ils intégreraient alors un nouveau groupe dans le bas de la hiérarchie et monteraient en rang par succession, accédant à des rangs plus élevés à l'occasion de la mort ou du départ de mâles de rang supérieur. Par conséquent, il y aurait une corrélation positive du rang de dominance avec la durée de résidence et l'âge des mâles. Dans la présente étude, nous avons vérifié si cela s'appliquait à un groupe de macaques rhésus (*Macaca mulatta*) en collectant des données comportementales et génétiques pendant deux saisons de reproduction consécutives. Tel que prédit, il y avait une faible corrélation entre le rang de dominance et le succès reproductif et les mâles ont monté en rang par succession plutôt que par rivalité. Par conséquent, les mâles dominants étaient des mâles matures (plutôt que de jeunes mâles) et résidaient dans le groupe depuis plus longtemps que les autres mâles centraux du groupe.

INTRODUCTION

Chez les animaux, les mâles entrent en compétition pour l'accès aux femelles réceptives, la ressource qui limite leur reproduction (Trivers 1972). Quand les femelles vivent en groupe, les mâles forment des hiérarchies de dominance qui déterminent l'accès aux femelles en œstrus (Altmann 1962, Emlen & Oring 1977). Si la relation entre dominance et succès reproductif est bien établie pour la plupart des espèces animales, la situation est moins claire chez les primates (Dewsbury 1982b, Ellis 1995) : alors que la relation est très forte chez certaines espèces, elle est faible, voire nulle, chez d'autres (Rodriguez-Llanes *et al.* 2009).

Il a été proposé que le principal facteur influençant la capacité des mâles dominants de monopoliser la reproduction des femelles chez les primates soit le degré de saisonnalité de la reproduction (Cowlishaw & Dunbar 1991, Kutsukake & Nunn 2006, Nunn 1999b, Ostner et al. 2008, Paul 1997). En effet, chez les espèces non saisonnières, les femelles entrent en œstrus une à la fois, ce qui permet au mâle alpha de les monopoliser toutes, amenant une forte corrélation entre le rang de dominance et le succès reproductif. À l'opposé, chez les espèces saisonnières, plusieurs femelles entrent simultanément en œstrus, ce qui limite la capacité de monopolisation des femelles par le mâle alpha, ce qui offre des occasions de reproduction aux mâles de tout rang (Altmann 1962) et entraîne une faible corrélation entre rang de dominance et succès reproductif.

Van Noordwijk & van Schaik (2004) ont proposé que la variation de la capacité du mâle alpha de monopoliser la reproduction influence directement les coûts qu'ils sont prêts à investir pour atteindre cette position, ce qui, en retour, déterminerait le mode d'acquisition du rang de dominance. Étant donné que, chez les espèces non saisonnières, le fait d'occuper la position alpha est pratiquement le seul moyen de se reproduire, les mâles devraient être prêts à combattre et faire face au risque de blessure pour renverser les mâles qui les dominent (*rivalité*). Au contraire, étant donné que chez les espèces saisonnières le mâle alpha ne peut pas s'assurer le monopole des femelles, il ne vaudrait pas la peine pour les mâles de prendre le risque d'être blessé pour atteindre cette position (van Noordwijk & van Schaik 2004). Les mâles éviteraient donc les conflits physiques et monteraient alors en rang par *succession*, c'est-à-dire en intégrant un nouveau groupe en tant que mâles subordonnés et accédant à des rangs plus élevés à l'occasion de la mort ou du départ de mâles de rang supérieur (van Noordwijk & van Schaik 2004).

Le mode d'acquisition du rang de dominance devrait en retour influencer les caractéristiques individuelles des mâles dominants, comme leur âge et leur durée de résidence (van Noordwijk & van Schaik 2004). En effet, chez les espèces où les mâles atteignent leur rang par rivalité, les mâles les plus dominants devraient être de jeunes adultes, à l'apogée de leur condition physique (van Noordwijk & van Schaik 2004). Au

contraire, chez les espèces où les mâles atteignent leur rang par succession, non seulement les mâles dominants devraient être ceux ayant résidé le plus longtemps dans le groupe, mais le rang de dominance pourrait être indépendant de la force physique des mâles (van Noordwijk & van Schaik 2004). Par conséquent, le rang de dominance pourrait donc être positivement corrélé à l'âge des mâles, les dominants pouvant être parmi les plus âgés du groupe (voir également Ellis 1995).

Les prédictions du modèle de van Noordwijk & van Schaik semblent être bien appuyées par la littérature (van Noordwijk & van Schaik 2004), mais la seule étude testant directement ces prédictions a été réalisée sur le macaque crabier (*Macaca fascicularis*), une espèce non saisonnière (van Noordwijk & van Schaik 2001). Dans la présente étude, nous aborderons ces questions chez une espèce sœur du macaque crabier, le macaque rhésus (*M. mulatta*), une espèce saisonnière (Bercovitch & Harvey 2004, Hoffman *et al.* 2008, Lindburg 1983) qui montrent une faible corrélation entre le rang de dominance et le succès reproductif chez cette espèce (Berard *et al.* 1994, Duvall *et al.* 1976, Smith 1994, Widdig *et al.* 2004). Il existe des indices que les mâles pourraient acquérir leur rang de dominance par succession chez cette espèce : les nouveaux mâles semblent souvent entrer dans le bas de la hiérarchie et les mâles dominants peuvent être parmi les plus âgés du groupe (p. ex. Berard 1999).

Dans la présente étude, nous avons collecté des données comportementales, démographiques et génétiques chez un groupe de la population de Cayo Santiago pendant deux saisons de reproduction consécutives. Tout d'abord, nous avons vérifié s'il y avait effectivement une faible relation entre la dominance et le succès reproductif chez le groupe étudié. Le cas échant, nous avons testé la prédiction que les mâles changeaient de rang par succession dans ce contexte. La hiérarchie des mâles pendant la première saison comptait 20 mâles. Parmi ceux-ci, 40 % ont quitté le groupe après la saison et ont été remplacés par un nombre équivalent de nouveaux mâles pour la seconde saison. Ainsi, nous avons vérifié (1) si les mâles présents dans la hiérarchie pendant les deux saisons ont bel et bien monté en rang et s'ils ont conservé leur rang relatif, (2) si les nouveaux mâles qui ont intégré la hiérarchie pendant la deuxième saison occupaient bel

et bien les rangs les plus inférieurs. Finalement, nous avons aussi testé la prédiction d'une corrélation positive de la dominance avec la durée de résidence et avec l'âge des mâles, conséquence du mode d'acquisition du rang par succession.

MÉTHODE

Sujets et site de l'étude

L'étude portait sur le groupe V de la population semi-libre de Cayo Santiago, Porto Rico (Caribbean Primate Research Center, ou CPRC), au cours des saisons de reproduction 2006 et 2007. La saison de reproduction s'est étendue sur un peu plus de 5 mois, du début avril à la mi-septembre, mais 50 % des rejets ont été fécondés à la fin mai, les deux années étudiées. Le groupe V était composé de 26 femelles sexuellement matures en 2006 (3 ans et plus) et de 32 en 2007. De 17 à 25 mâles sexuellement actifs (4 ans et plus) étaient présents dans le groupe simultanément, pour un total de 36 différents mâles en 2 ans. Trois mâles adolescents (4-5 ans) résidaient dans le groupe chaque année, tous sauf un étant nés dans le groupe (mâles natifs). Seulement deux de ces mâles natifs ont intégré la hiérarchie de dominance des mâles pendant la période d'étude et ont été vus s'accoupler avec des femelles adultes. La collecte des données comportementales s'effectuait 5-6 jours par semaine, de 07h00 à 13h00 ou 14h00 (horaire du CPRC).

Hiérarchie de dominance des mâles

Tous les mâles synchronisant leurs activités avec les des membres du groupe V ont été considérés comme faisant partie du groupe V, même ceux qui étaient seulement périphériques. Pour chaque année étudiée, un rang de dominance a pu être attribué à tous les mâles sexuellement actifs ayant résidé dans le groupe pendant au moins deux mois consécutifs. Cela représente 20 mâles par année, pour un total de 27 différents

mâles. Les interactions intermâles ont été notées *ad libitum* (ou à volonté), avec une période de 1 mois, en août et septembre 2006, d'observations centrées sur les mâles (traduction de *focal sampling*) (Altmann 1974, Martin & Bateson 1986). La hiérarchie de dominance a été établie sur la base de matrices de dominance réalisées à partir de 243 interactions dyadiques agonistiques (déplacements, évitements spontanés, attaques physiques, poursuites, grimaces de peur) en 2006 et 200 en 2007. La hiérarchie de dominance des mâles rhésus est stable dans le temps (Bercovitch 1992, Berard 1999) et donc une seule hiérarchie a été créée par année. La hiérarchie obtenue a été confirmée et ajustée par comparaison avec celle obtenue par Melissa Gerald pour 2004 et par Maria Rakhovskaya pour 2007-2008 (données non publiées). Deux mâles adolescents nés dans le groupe (ou mâles natifs) ont changé de rang pendant la saison de reproduction; le rang occupé pour la plus grande part de la saison a alors été utilisé. Un mâle (51J) a quitté le groupe au cœur de la saison de reproduction.

La hiérarchie a été divisée en 4 catégories contenant 5 mâles chacune : dominants, intermédiaires, subordonnés et périphériques (afin d'alléger le texte, les mâles de rang intermédiaire seront nommés « mâles intermédiaires »). Les mâles dominants et intermédiaires étaient les plus *centraux* du groupe, c'est-à-dire qu'ils interagissaient avec les femelles dans un contexte social sur une base régulière. Si le rang de dominance détermine le succès reproductif des mâles de manière linéaire, on s'attendrait à ce que la relation entre le rang et le succès reproductif des mâles émerge au sein des mâles centraux. Ainsi, les analyses ont été réalisées pour l'ensemble des mâles d'une part et pour les mâles centraux seulement d'autre part, au cas où une corrélation émergerait uniquement parce que les mâles les plus périphériques n'auraient pas interagi avec les autres membres du groupe (Bercovitch 1997).

Données démographiques

L'âge des mâles et la durée de résidence des mâles ont été établis à partir de la base de données démographiques du CPRC. La durée de résidence est le nombre de saisons de

reproduction pendant lesquelles le mâle était présent dans le groupe, les nouveaux mâles ayant une valeur de 0. Suivant Bercovitch *et al.* (2003), les mâles ont été classés en quatre catégories d'âge : *adolescents* (4-5 ans), *jeunes adultes* (6-9 ans), *matures* (10-13) et *âgés* (14 ans et plus). Il est à noter que le tatouage des mâles donne une indication sur leur âge : tous les mâles dont le nom débute par une lettre étaient des mâles âgés, et l'ordre alphabétique des lettres est corrélé à l'âge.

Détermination de la paternité

Les échantillons d'ADN ont été collectés au cours de la période de capture, à la fin de la saison des naissances (mi-janvier à mi-mars 2007 et 2008). Trente-cinq rejetons sont nés pendant la période étudiée, de 24 femelles différentes (i.e. 11 femelles ont eu un rejeton les deux années) (2006 : 17 femelles; 2007 : 18 femelles). Quatre rejetons sont morts avant de pouvoir être échantillonnés (1 en 2006, 3 en 2007, dont celui d'une femelle nullipare). Des données de paternité étaient donc disponibles pour 31 rejetons (2006 : 16; 2007 : 15). Les échantillons ont été collectés pour les 31 rejetons et leur mère. Tous les mâles de l'île ayant atteint l'âge de 3,5 ans pendant l'étude, âge minimal de la reproduction mâle (Bercovitch *et al.* 2003), ont également été échantillonnés; tous les autres mâles adultes de l'île avaient déjà été échantillonnés (Nürnberg *et al.* 1998, Widdig *et al.* 2004). Cent poils avec follicules ont été arrachés par animal et rapidement mis au froid (2007) ou au sec (2008). Les échantillons ont été conservés dans ces conditions jusqu'aux analyses au Département d'anthropologie du *Max-Planck Institute for Evolutionary Anthropology*.

Les méthodes d'extraction et d'analyse génétique avec marqueur microsatellite utilisées ont été décrites précédemment (Nürnberg *et al.* 1998). Douze à quinze marqueurs ont été génotypés par individu (moyenne \pm SEM = 13,5 \pm 1,5). Tous les mâles âgés de 3,5 ans et plus qui étaient présents sur l'île 200 jours ou plus avant la naissance d'un rejeton (gestation; Silk *et al.* 1993) ont été considérés comme géniteurs potentiels, pour un total de 184 mâles en 2006 et 198 en 2007. La paternité a été établie avec certitude pour 29

des 31 rejetons, tous les mâles de l'île sauf un ayant pu être exclus comme géniteurs potentiels. La paternité de deux rejetons a été établie avec moins de certitude (une femelle pare et une femelle nullipare) : aucun mâle de l'île ne montrait une association parfaite pour l'ensemble des marqueurs, mais un seul mâle de l'île différait du rejeton au niveau d'un seul marqueur. L'attribution de la paternité a alors été appuyée par un niveau de confiance de 95 % calculé par CERVUS 2.0 (Marshall *et al.* 1998). Il est à noter que tous les rejetons analysés ont été engendrés par des mâles résidents du groupe.

Analyses statistiques

Le rang de dominance des mâles a été comparé à trois mesures : (1) leur succès reproductif, (2) leur durée de résidence et (3) leur âge. Les analyses statistiques combinant les deux années étudiées ont été réalisées avec des *General Linear Mixed Models* (GLMM), une extension des *General Linear Model* qui permet de prendre en considération la répétition des mêmes individus dans l'échantillon, de même que des tailles inégales d'échantillons entre les individus. Ainsi, le facteur aléatoire utilisé est « l'identité des mâles » au sein duquel « l'année » a été nichée. En cas de divergence par rapport à la normalité, des analyses non paramétriques ont été réalisées (Spearman pour les corrélations, Mann-Whitney pour les comparaisons); les résultats de ces analyses sont soulignés si les résultats obtenus diffèrent des premiers. Dans les analyses n'impliquant pas de répétition, des tests non paramétriques ont été utilisés, le test de Spearman pour les corrélations et le test de Wilcoxon pour les analyses comparatives avec échantillons pairés. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec SPSS 17,0, et le niveau de signification a été établi à $p < 0,05$.

RÉSULTATS

Relation entre le rang de dominance et le succès reproductif des mâles

Lorsque les deux années sont combinées, il existe une corrélation significative entre le rang de dominance et le succès reproductif (GLMM; $F=10,642$, $p=0,002$), mais pas si seuls les mâles centraux sont considérés ($F=0,479$, $p=0,499$) (Figure 2.1). Si les années étudiées sont considérées séparément, il existe une corrélation significative en 2006 seulement si tous les mâles sont considérés (Spearman; 2006; $r=-0,579$, $p=0,008$; mâles centraux : $r=-0,406$, $p=0,244$; 2007 : $r=-0,354$, $p=0,125$; mâles centraux : $r=0,113$, $p=0,755$) (Figure 2.1). Seulement 6,5 % des rejetons ont été engendrés par le mâle alpha (2006 : 12,5%; 2007 : 0%), mais près de 50 % ont été engendrés par les mâles dominants (2006 : 62,5%; 2007 : 46,7%) et plus de 80 %, par les mâles centraux (2006/2007 : 93,8/ 80,0).

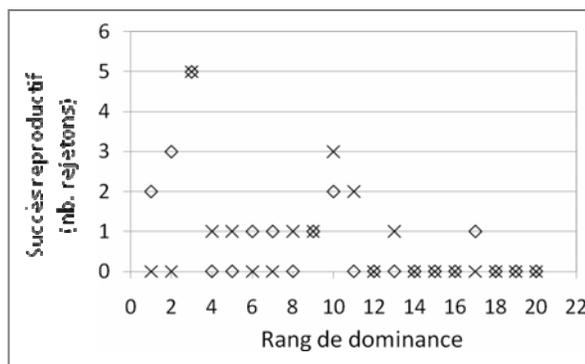


Figure 2.1 : Relation entre le rang de dominance et le succès reproductif pendant les deux années étudiées, 2006 (losanges) et 2007 (croix). Un rang de dominance a été attribué à 20 mâles à chaque année.

Mode d'acquisition du rang de dominance

Suivant les prédictions associées au mode d'acquisition du rang de dominance par succession, les mâles qui sont restés dans le groupe ont significativement monté en rang la seconde année (Wilcoxon : $Z=-2,988$, $p=0,003$; Figure 2.2) et ont conservé le même

ordre relatif, les rangs occupés les deux années étant significativement corrélés (Spearman : $r=0,967$, $p<0,001$). De plus, les nouveaux mâles étaient tous situés dans la moitié inférieure de la hiérarchie, étant principalement parmi les mâles périphériques (Figures 2.2 et 2.3a).

		2006	2007
Dom	1	51A	51A
	2	54F	30S
	3	44E	12E
	4	30S	61B
	5	85E	51J
Int	6	12E	98K
	7	61B	84T
	8	84G	60L
	9	17L	41N
	10	51J	89N
Sub	11	98K	17K
	12	17K	X48
	13	60L	72O
	14	41N	Z46
	15	89N	T88
Périph	16	21B	V83
	17	X48	X81
	18	31I	T82
	19	69I	I13
	20	72O	54F

Figure 2.2 : Composition mâle du groupe et hiérarchie de dominance pendant les deux années étudiées. Les flèches illustrent les changements de rang. Les nouveaux mâles sont en italique et les mâles natifs en gras. Les accolades illustrent l'écart de rang couvert par les mâles natifs pendant une saison de reproduction, leur position dans la liste indique la position maintenue au cœur de la saison. Sept mâles ont quitté le groupe entre les deux années (i.e. absent en 2007) et 7 nouveaux mâles ont immigré dans le groupe en 2007. Le mâle 51J a quitté le groupe pendant la saison de reproduction 2007.

Il existe néanmoins quelques exceptions (Figure 2.2). Premièrement, un mâle (17K) semble avoir subi une perte de rang significative pendant l'étude. Ce mâle a été gravement blessé à un membre postérieur en 2006, limitant grandement ses déplacements pendant plusieurs mois. L'attaque présumée n'ayant pas été observée, il était impossible de déterminer si la blessure était la cause ou la conséquence du

changement de rang. Deuxièmement, deux mâles natifs adolescents (30S et 84T), membres du matrilineage le plus dominant, ont rapidement monté dans la hiérarchie. L'ascension de ces deux mâles a été tributaire du soutien des femelles du groupe qui leur étaient apparentées (mère, sœur et grand-mère). Par exemple, le fils de la femelle alpha (30S) a renversé les mâles de rangs 2 et 3 à la fin de la saison 2006 et a renversé le mâle alpha au milieu de la saison 2007, en coalition avec sa mère. Les mâles de rangs 2 et 3 ont quitté le groupe après leur renversement, alors que le mâle alpha est resté dans le groupe, occupant la position de mâle bêta et récupérant sa position d'alpha quand le jeune mâle a été retiré de l'île par le CPRC l'année suivante.

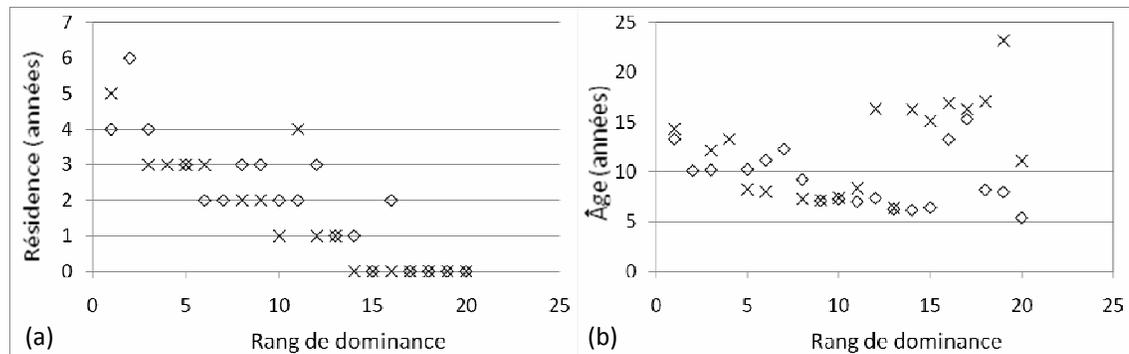


Figure 2.3 : Relation entre le rang de dominance et (a) la durée de résidence et (b) l'âge des mâles pour les deux années étudiées, 2006 (losanges) et 2007 (croix). Les deux mâles adolescents, natifs, ne sont pas inclus.

Durée de résidence et âge des mâles

Tel que prédit, il y a une corrélation significative entre le rang de dominance et la durée de résidence (GLMM; $F=115,467$, $p<0,001$; mâles centraux : $F=27,945$, $p<0,001$) (Figure 2.3a). À 1 ou 2 exceptions près, il semble que de manière générale le patron de résidence en fonction du rang soit le suivant : les mâles dominants résidaient dans le groupe depuis 3 ans ou plus (même si les mâles natifs sont inclus), les mâles intermédiaires et subordonnés, depuis 1 à 3 ans, et les périphériques, depuis 1 an ou moins. De même, il existe une corrélation significative entre le rang de dominance et l'âge des mâles, mais seulement parmi les mâles centraux ($F=2,486$, $p=0,123$; mâles

centraux : $F=24,365$, $p<0,001$; Figure 2.3b), signifiant que les mâles dominants étaient plus âgés que les mâles intermédiaires. Mis à part les mâles natifs, adolescents, les mâles dominants étaient des mâles matures ou âgés (le mâle alpha a franchi la barre des mâles âgés pendant la deuxième année étudiée), alors que les mâles intermédiaires étaient de jeunes mâles adultes. Pour leur part, les mâles de la moitié inférieure de la hiérarchie étaient d'âges très variés, allant de très jeunes à très âgés (Figure 2.3b).

DISCUSSION

Il y a une très faible corrélation entre le rang de dominance et le nombre de rejetons engendrés annuellement dans le groupe de macaques rhésus étudié. La relation est significative seulement pour l'une des deux années étudiées, et ce, seulement si les mâles périphériques sont considérés. Des résultats similaires ont été obtenus dans d'autres études réalisées chez cette espèce, tant en semi-captivité qu'en captivité (Berard *et al.* 1993, 1994, Duvall *et al.* 1976, Smith 1994, Widdig *et al.* 2004). Dans l'ensemble, ces résultats renforcent l'idée que la capacité de monopolisation par les mâles dominants est faible chez les espèces de primates à reproduction saisonnière (Kutsukake & Nunn 2006, Nunn 1999b, Ostner *et al.* 2008, Paul 1997).

Suivant les prédictions de van Noordwijk & van Schaik (2004), le principal mode d'acquisition du rang de dominance par les mâles de notre groupe semble avoir été la succession. En effet, les mâles qui sont restés dans le groupe durant les deux années étudiées ont monté en rang en conservant le même ordre relatif, et on observe une corrélation entre le rang de dominance et la durée de résidence. De plus, les nouveaux mâles étaient les plus subordonnés du groupe, même ceux qui étaient jeunes et à l'apogée de leur condition physique. Une autre étude a montré que les nouveaux mâles entraient dans le bas de la hiérarchie chez cette espèce (Berard 1999), ce qui indique que le mode d'acquisition du rang par succession pourrait lui être typique. Il semble néanmoins que certains mâles aient pu changer de rang de dominance par rivalité. En effet, deux mâles natifs, adolescents, ont rapidement monté dans la hiérarchie grâce au

soutien de leurs apparentés femelles (voir également Chapais 1983b). Il pourrait s'agir du seul – et rare – contexte où les risques encourus sont suffisamment faibles pour que cela vaille la peine de combattre pour monter dans la hiérarchie. Bien que des études incluant des données plus précises sur les taux et intensités des agressions sont nécessaires, il semble probable que les mâles de cette espèce saisonnière prennent effectivement peu de risques élevés pour atteindre la position d'alpha comparativement à des espèces non-saisonnières, tel que proposé par van Noordwijk & van Schaik (2004).

Finalement, toujours tel que prédit, il y avait une corrélation positive du rang de dominance avec la durée de résidence et l'âge des mâles parmi les mâles centraux du groupe, non-natifs (van Noordwijk & van Schaik 2004). Ainsi, les mâles dominants étaient des mâles matures ou âgés ayant résidés dans le groupe depuis plus 3 ans et plus. Or, il semble que ces deux caractéristiques puissent nuire au succès reproductif des mâles. D'une part, une étude réalisée à Cayo Santiago a montré que, chez les rhésus, les jeunes mâles adultes obtiennent un succès reproductif supérieur à celui des mâles matures et âgés (Bercovitch *et al.* 2003). D'autre part, plusieurs auteurs ont proposé que, les femelles perdent l'intérêt envers les mâles devenus familiers chez les primates (voir Manson 2007, Paul 2002, Soltis 2004), incluant le macaque rhésus (p. ex. Berard 1999), bien qu'il ne soit pas établi si cela influence la paternité. Si c'est effectivement le cas, la simultanéité des œstrus pourrait nuire au succès reproductif des mâles dominants non seulement de manière directe, en les empêchant de monopoliser toutes les femelles en œstrus, mais également de manière indirecte, en influençant le mode d'acquisition du rang de dominance et en retour, les caractéristiques individuelles des mâles du groupe.

Il serait faux de dire que la dominance n'a pas augmenté la probabilité de reproduction. En effet, les mâles de la catégorie « dominante » ont, ensemble, monopolisé 50% de la reproduction, et les mâles de la catégorie suivante, 30%. Ainsi, l'appartenance à telle ou telle catégorie hiérarchique influence la probabilité de se reproduire. Toutefois, la relation entre dominance et succès reproductif n'était pas linéaire, c'est-à-dire qu'il est impossible de prédire le succès d'un mâle donné uniquement à partir de son rang de

dominance. Pourquoi les mâles forment-ils une hiérarchie de dominance linéaire? Il est probable que la hiérarchie de dominance permette de réduire le risque de conflit agressif que génère la compétition pour les femelles en œstrus. Or, si les mâles entraient quotidiennement en compétition directe pour déterminer l'accès à une femelle, ils réduiraient leur succès reproductif de deux manières, (1) en augmentant le risque de blessure et (2) en perdant temps et de énergie qui pourraient être investis envers les femelles. En établissant une hiérarchie de dominance linéaire, les mâles du groupe peuvent ainsi concentrer leur effort sexuel sur les femelles elles-mêmes.

La compétition agressive entre les mâles n'est néanmoins pas absente. En effet, une étude récente a montré que le taux de mortalité des mâles est à son maximum pendant la saison de reproduction à Cayo Santiago (Hoffmann 2008). Dans le groupe étudié, par exemple, deux mâles ayant quitté le groupe en 2007 sont revenus blessés, dont l'un grièvement. De plus, en 2006, un mâle périphérique du groupe a été retrouvé sérieusement blessé. Il semble possible que la compétition agressive ait principalement eu lieu entre les mâles situés au bas de la hiérarchie. En effet, il pourrait être très important pour ces mâles d'établir leur ordre hiérarchique s'ils le conserveront pendant les années suivantes. Qui plus est, étant donné que les mâles très subordonnés et périphériques interagissent très rarement avec les femelles, ils pourraient être les seuls à avoir intérêt à investir temps et énergie dans la compétition intermâle.

Nous pensons qu'il est peu probable que le patron comportemental observé dans cette étude soit une conséquence de la captivité, et ce pour plusieurs raisons. Premièrement, van Noordwijk & van Schaik (2004) ont montré que ce phénomène existait chez nombre d'espèces saisonnières, indépendamment du type de terrain. De même, chez les espèces non saisonnières, les mâles atteignent la dominance par rivalité plutôt que par succession, qu'ils soient en captivité ou en nature (voir revue Berard 1999). Finalement, la formation de très grands groupes à Cayo Santiago, contexte qui augmente la probabilité de formation de hiérarchie par succession (van Noordwijk & van Schaik 2004) est une caractéristique des rhésus, même en nature (Ménard 2004). Il serait néanmoins pertinent de répéter cette même étude dans un contexte naturel.

**3. SUCCÈS REPRODUCTIF DES MÂLES CHEZ LE MACAQUE
RHÉSUS : INFLUENCE DE LA SIMULTANÉITÉ DES
ŒSTRUS, DE LA PROBABILITÉ D'OVULATION ET DE LA
QUALITÉ DES FEMELLES**

RÉSUMÉ

Chez les espèces de primates à reproduction saisonnière, plusieurs femelles entrent en œstrus simultanément, ce qui limite la capacité du mâle alpha de les monopoliser toutes. Bien que cela soit bien établi, le déroulement de la perte de contrôle au niveau proximal n'est pas élucidé. Pour en savoir plus, nous avons collecté des données comportementales, hormonales et génétiques sur un groupe de macaques rhésus (*Macaca mulatta*) de la population semi-libre de Cayo Santiago. Au niveau comportemental, la simultanéité des œstrus explique assez bien la relation entre le rang de dominance et l'effort sexuel des mâles du groupe étudié. En plus d'avoir plus de partenaires, les mâles dominants ont eu accès aux femelles de qualité supérieure, et ce, au moment du cycle ovarien où la probabilité de conception était la plus élevée (phase fertile), ce qui leur a permis d'optimiser leur effort sexuel. Toutefois, cette priorité d'accès ne s'est pas traduite en un succès reproductif plus élevé, les mâles intermédiaires s'étant reproduits plus que prédit tant sur la base de leur rang que de leur effort sexuel. Il semble que l'optimisation de l'effort sexuel par les mâles dominants dans ce contexte de compétition intermâle élevée ait fait en sorte qu'ils n'aient pas accordé d'intérêt à des femelles de qualité inférieure qui se sont néanmoins reproduites, d'une part, et qu'ils n'aient pas monopolisé les femelles suffisamment longtemps pour les empêcher d'avoir plusieurs partenaires sexuels pendant leur période de fertilité, d'autre part. En outre, les mâles dominants étaient plus âgés que les mâles intermédiaires, il est possible qu'ils aient produit un éjaculat de qualité inférieure, leur donnant un désavantage au niveau de la compétition spermatique.

INTRODUCTION

Chez les espèces animales où les femelles fertiles vivent en groupe, les mâles forment des hiérarchies déterminant l'accès aux femelles en œstrus (Emlen & Oring 1977). Si la relation entre la dominance et le succès reproductif est bien établie chez la plupart des espèces animales, la situation est moins claire chez les primates (Dewsbury 1982b, Ellis

1995). Des études comparatives ont montré que l'intensité de cette relation diminuait avec l'augmentation du nombre de femelles dans le groupe, du sex-ratio (nombre de mâles / nombre de femelles) et du degré de saisonnalité de la reproduction (Kutsukake & Nunn 2006, Nunn 1999b, Ostner *et al.* 2008, Paul 1997). En effet, quand plusieurs femelles sont simultanément en œstrus et que plusieurs compétiteurs sont présents dans le groupe, il est impossible pour le mâle alpha de monopoliser toutes les femelles, ce qui laisse des opportunités de fécondations aux autres mâles.

Selon le modèle de la priorité d'accès, plus le nombre de femelles simultanément en œstrus augmente, plus des mâles de rang subordonné auront accès aux femelles (Altmann 1962). Ainsi, si deux femelles sont en œstrus en même temps, les deux mâles les plus dominants peuvent s'accoupler, si trois femelles le sont, les trois mâles les plus dominants s'accouplent, si dix femelles le sont, les dix mâles les plus dominants s'accouplent, et ainsi de suite. Alors que les prédictions de la priorité d'accès semblent bien s'appliquer chez les espèces non saisonnières (Alberts *et al.* 2003, Setchell *et al.* 2005, Wroblewski *et al.* 2009), il semble toutefois que cela soit insuffisant pour expliquer le patron observé chez les espèces saisonnières : les mâles dominants s'accouplent moins que prédit, et inversement, et les mâles subordonnés s'accouplent plus que prédit (Chapais 1983b, Hayakawa 2007). Il est probable que le même phénomène s'observe au niveau de la paternité (c.-à-d. le nombre de rejetons engendrés), mais cela n'a pas été testé.

Divers facteurs, non mutuellement exclusifs, pourraient s'ajouter à la simultanéité des œstrus pour déjouer la priorité d'accès des mâles dominants aux femelles fertiles. Premièrement, l'une des particularités des primates anthropoïdes est que la période d'œstrus (c'est-à-dire d'activité sexuelle) est plus longue que la période pendant laquelle la femelle est fertile (p. ex. 2 semaines contre 1-2 jours) (Dixson 1998, Nunn 1999a). Alors que les mâles des espèces non saisonnières peuvent monopoliser les femelles tout au long de l'œstrus (p. ex. Engelhardt *et al.* 2006), les mâles dominants des espèces saisonnières auraient intérêt à identifier plus précisément la période réelle de fertilité afin d'optimiser temps et énergie (Bercovitch 1987). S'ils ne synchronisent pas leur

effort sexuel de façon à couvrir toute la période de fertilité des femelles, ils pourraient abandonner des opportunités de conception aux autres mâles du groupe. Ensuite, les mâles non dominants peuvent utiliser des tactiques de rechange (voir revue de littérature Setchell 2008) et profiter du relâchement de la monopolisation ou de l'inattention des mâles dominants pour s'accoupler (Glick 1980, Gouzoules & Goy 1983, Small 1990, van Noordwijk 1985). Si plusieurs mâles s'accouplent avec une même femelle pendant sa période de fertilité, il devrait en résulter de la compétition spermatique (Birkhead 2000, Birkhead & Kappeler 2004). Finalement, les mâles dominants peuvent être sélectifs chez les primates, préférant les femelles dominantes, pares et matures aux jeunes femelles nullipares et aux subordonnées (Paul 2002, Soltis 2004), ce qui pourrait également donner des opportunités d'accouplements des mâles non dominants avec des femelles de moindre qualité.

Le développement de méthodes d'endocrinologie de terrain au cours de la dernière décennie (Hodges & Heistermann 2003) nous permet d'étudier de manière non invasive comment les tactiques déployées pendant la phase fertile influencent la probabilité de conception (p. ex. : Alberts *et al.* 2006, Brauch *et al.* 2008, Engelhardt *et al.* 2006). Jusqu'à maintenant, la plupart des études utilisant ces méthodes ont porté sur des espèces non saisonnières, comme le babouin de savane (*Papio anubis*; Alberts *et al.* 2006), le macaque crabier (*Macaca fascicularis*; Engelhardt *et al.* 2006) et le mandrill (*Mandrillus sphinx*; Setchell *et al.* 2005); elles montrent une forte association entre dominance, monopolisation et conception au niveau proximal. Dans la présente étude, nous aborderons ces questions chez une espèce saisonnière, le macaque rhésus, afin de vérifier si des facteurs autres que la simultanéité des œstrus influencent la faible corrélation entre le rang de dominance et le succès reproductif chez ce type d'espèce.

Le macaque rhésus est un exemple typique d'une espèce de primates à reproduction saisonnière, où les mâles subordonnés obtiennent une part importante de la paternité (Chapitre 2; Berard 1999, Berard *et al.* 1993, 1994, Bercovitch 1997, Duvall *et al.* 1976, Smith 1994, Widdig *et al.* 2004) même si les mâles dominants monopolisent les femelles pendant quelques jours consécutifs dans le cadre de liaisons sexuelles (c.-à-d.

« *consortship* »; ci-après : liaisons) (Berard *et al.* 1994, Carpenter 1942, Chapais 1983b, Manson 1992). Le macaque rhésus se reproduit pendant une période de 5-6 mois (Bercovitch & Harvey 2004, Hoffman *et al.* 2008, Lindburg 1983) et vit au sein de très grands groupes multimâles-multifemelles (Ménard 2004), ce qui devrait amener un nombre élevé de femelles simultanément en œstrus. Des études comportementales ont montré que les femelles s'accouplent avec des mâles subordonnés, dans le cadre d'accouplements plus ou moins cachés, et qu'elles préfèrent parfois ces mâles aux mâles dominants (Bercovitch 1992, Chapais 1983b, Lindburg 1983, Manson 1992, 1997, Small 1990, Smuts 1987). S'il a été établi que les femelles sollicitent davantage les mâles pendant cette période (Zehr *et al.* 1998, Zehr *et al.* 2000), il n'existe pas de preuve claire que la formation de liaisons sexuelles coïncide avec la période de fertilité; en effet, les études précédentes, fondées sur des estimations (ou méthodes subjectives) du moment de la phase fertile, ont produit des résultats contradictoires (comportements sexuels : Chapais 1983b, Lindburg 1983, date de naissance : Small 1990).

Dans la présente étude, nous avons collecté des données comportementales, endocriniennes, génétiques et démographiques pendant deux années consécutives afin d'étudier les facteurs proximaux influençant la relation entre la dominance et le succès reproductif chez un groupe de macaque rhésus de la population de Cayo Santiago. Premièrement, nous avons étudié l'influence de la simultanéité des œstrus, en testant les prédictions du modèle de la priorité d'accès (Altmann, 1962), tant au niveau comportemental (effort sexuel) (p. ex. Chapais 1983b) que de la paternité réelle (Wroblewski *et al.* 2009). Deuxièmement, nous avons cherché à savoir si les mâles dominants synchronisaient leur monopole de façon à couvrir toute la période de fertilité des femelles. Ensuite, nous avons étudié les tactiques utilisées par les géniteurs, en déterminant quelle proportion des fécondations avait eu lieu dans le cadre de liaisons ou d'accouplements isolés. Finalement, nous avons étudié si les mâles dominants avaient été sélectifs, préférant les femelles ayant le plus de chances de se reproduire (p. ex., rang, parité).

MÉTHODE

Sujets et site de l'étude

L'étude portait sur le groupe V de la population semi-libre de Cayo Santiago (Caribbean Primate Research Center, CPRC) au cours des saisons de reproduction 2006 et 2007 (avril à mi-septembre). Le groupe était composé de 22-23 femelles pares (âge en 2006: 6-23 ans) et de 4-9 femelles nullipares (3-5 ans). De 17 à 25 mâles sexuellement actifs (4 ans et plus) étaient présents dans le groupe simultanément, dont 3 mâles adolescents à chaque année (4-5 ans; tous sauf un étant nés dans le groupe ou mâles natifs). En tout, 35 rejetons sont nés de 24 femelles pendant la période étudiée, mais 4 rejetons sont décédés avant de pouvoir être échantillonnés (1 en 2006, 3 en 2007); des données de paternité étaient donc disponibles pour 31 rejetons nés de 22 femelles. En 2006, 17 femelles pares ont eu un rejeton (âge : 6-24 ans) et, en 2007, 14 femelles pares et 4 femelles nullipares pendant l'étude. Onze femelles ont donné naissance à un rejeton à chaque année.

Collecte des données comportementales

La collecte des données comportementales s'effectuait 5-6 jours par semaine, de 07h00 à 13h00 ou 14h00 (horaire imposé par le CPRC) pour les femelles pares seulement. Des journées de terrain ont été écourtées ou annulées par le CPRC en raison des conditions météorologiques (saison des ouragans). Les journées d'observation avaient lieu chaque 1,21 jour, tout au long du cycle ovarien (médiane: 1,12; écart 1,07-1,47), et en moyenne 4,07 jours sur les 5 jours de la phase fertile (médiane : 4; écart : 4-5) (définition à venir). Toutes les interactions mâle-femelle de même que la présence de bouchon spermatique étaient notées systématiquement (*all occurrence sampling*), dans le cadre d'observations centrées sur les comportements (Altmann 1974, Martin & Bateson 1986). Des périodes d'observation centrées sur une femelle étaient réalisées (1) tous les jours où la femelle s'accouplait, était sollicitée ou sollicitait des accouplements (Dixson 1998) en 2006 (2-4

blocs de 15 minutes distribués pendant la journée) et (2) à intervalles réguliers tout au long du cycle ovarien en 2007 (1 bloc de 30 minutes par jour). Les observations pouvaient également être collectées simultanément sur des femelles en œstrus qui se trouvaient dans le champ de vision de l'observateur. Les femelles ont été observées en moyenne 10,1 h pendant le cycle ovarien du cycle concepteur (médiane : 10,4; écart : 4,0-22,8), 5,0 h pendant l'œstrus (médiane : 5,0; écart : 2,8-11,3; définition à venir) et 2,1 h pendant la phase fertile (médiane : 2,0; écart : 0,8-4,0).

Hierarchie de dominance mâle

La hiérarchie de dominance des mâles a été établie à partir de 243 interactions agonistiques en 2006 et de 200 en 2007 (voir Chapitre 2 pour détails). Il est à noter que seule la position d'alpha a été occupée par le même mâle les deux années. La hiérarchie a été divisée en 4 catégories de 5 mâles : dominants, intermédiaires, subordonnés et périphériques (voir Chapitre 2). Les mâles dominants et intermédiaires étaient les plus centraux du groupe. Les analyses ont été réalisées pour l'ensemble des mâles, d'une part, et pour les mâles centraux seulement, d'autre part, au cas où une corrélation n'émergerait seulement parce que les mâles périphériques n'ont pas eu accès aux femelles (Bercovitch 1997).

Établissement de la période d'œstrus

L'œstrus correspond à la période pendant laquelle la femelle s'accouplait (Chapais 1983b, Manson 1992). Une femelle était considérée comme s'accouplant si elle était observée en train de participer à une monte éjaculatoire, à une monte en série (les macaques rhésus n'éjaculent généralement pas lors d'un accouplement isolé, mais au terme d'une longue série d'accouplements; Dixson 1998), ou encore, si elle avait un bouchon spermatique. La période d'œstrus exclut donc les périodes du cycle où seuls des comportements de sollicitation par le mâle (attractivité) ou la femelle (proceptivité)

étaient observés, périodes qui encadrent la période d'accouplement (Dixson 1998). Les journées d'accouplement intercalées de journées où seuls des comportements de sollicitation mâle ou femelle étaient observés étaient considérées comme appartenant à la même période d'œstrus. Une journée isolée d'accouplement confirmé était suffisante pour considérer qu'il s'agissait d'un œstrus. La période d'œstrus a pu être établie pour toutes les femelles paires du groupe au cours des deux années de l'étude.

Effort sexuel

L'*effort sexuel* consiste en l'investissement de temps et d'énergie envers une femelle en œstrus. Deux mesures d'effort sexuel ont été utilisées : l'accouplement et la formation de liaisons, ces deux mesures pouvant varier indépendamment l'une de l'autre chez cette espèce (Manson 1997, Small 1990). Un mâle et une femelle en œstrus étaient considérés comme s'étant accouplés dès qu'un *accouplement* vrai était observé pendant la période d'œstrus (c.-à-d. pénétration, poussée pelvienne, absence de contexte agonistique et maintien de la proximité), qu'une éjaculation soit observée ou non. Un mâle et une femelle en œstrus étaient considérés en *liaison* s'ils étaient ensemble pendant plus d'une heure, c.-à-d. plus longtemps que la durée nécessaire pour qu'ils s'isolent du groupe et complètent une série d'accouplements (Berard *et al.* 1994, Manson 1996). La proximité a été fixée à 2 m ou moins pour les paires au cœur du groupe (il était facile pour le mâle d'atteindre la femelle par un bond) et à 5 m ou moins pour les paires isolées du groupe (il était facile pour le mâle d'atteindre rapidement la femelle en se précipitant). Les liaisons ayant duré au moins une journée étaient considérées *de longue durée*, et les autres, *de courte durée*. L'accouplement a été observé dans 73,0 % des liaisons.

Priorité d'accès

Le *nombre de femelles simultanément en œstrus* pendant la période de conception d'une femelle consistait en la moyenne du nombre de femelles paires en œstrus par jour

pendant cette période, en combinant les cycles concepteurs, pré- et post-conceptions. Les données sur les femelles nullipares n'étaient pas assez complètes pour être utilisées. Étant donné que plusieurs études ont montré une absence d'intérêt des mâles envers ces femelles (Paul 2002, Soltis 2004), il est raisonnable de penser qu'elles ont eu peu d'influence sur les niveaux de compétition entre les mâles.

Le succès prédit sur la base du rang de dominance (ou succès prédit) tel que prédit par le modèle de la priorité d'accès (Altmann 1962) a été calculé de la manière suivante (Chapais 1983b, Wroblewski *et al.* 2009). Un mâle était considéré comme pouvant avoir accès à une femelle si son rang était supérieur ou égal au nombre de femelles simultanément en œstrus pendant la période de conception de cette femelle (le rang du mâle alpha étant fixé à 1). La probabilité d'accès à la femelle était alors l'inverse du nombre de mâles pouvant théoriquement y avoir accès (ou l'inverse du degré de simultanéité des œstrus). Par exemple, on considèrerait qu'un mâle de rang 4 pouvait avoir accès à une femelle pendant sa période de conception si le nombre de femelles en œstrus pendant cette période était de 4 ou plus. Une probabilité de $\frac{1}{4}$ était attribuée aux mâles de rang 1 à 4, et de 0 pour les autres mâles du groupe. Le succès reproductif prédit d'un mâle a été calculé comme représentant la somme de ses probabilités de fécondation pour chacune des femelles.

Afin de vérifier si le modèle de la priorité d'accès prédisait l'accès des femelles au niveau comportemental, nous avons calculé l'effort sexuel relatif. L'effort sexuel relatif est égal à la somme de la proportion de l'effort sexuel investi (liaisons et accouplements confondus) pour chacune des femelles pares du groupe. Par exemple, pour une femelle ayant eu 4 partenaires, la proportion de l'effort sexuel serait de $\frac{1}{4}$ pour chacun de ces mâles et de 0 pour les autres. Au niveau de la paternité réelle, nous avons calculé le succès reproductif obtenu, c'est-à-dire le nombre total de rejetons engendrés au cours d'une saison de reproduction tel qu'établi sur la base des analyses de paternité génétique.

Détermination de la paternité

Les échantillons d'ADN ont été collectés au cours de la période de capture, à la fin de la saison des naissances (mi-janvier à mi-mars 2007 et 2008). Cent poils avec follicules ont été arrachés par animal et rapidement mis au froid (2007) ou au sec (2008). Les échantillons ont été conservés dans ces conditions jusqu'à l'envoi en Allemagne, puis entreposés jusqu'à l'analyse. Trente-cinq rejets sont nés pendant la période étudiée, nés de 24 femelles différentes (2006 : 17 femelles; 2007 : 18 femelles). Quatre rejets sont morts avant de pouvoir être échantillonnés (1 en 2006, 3 en 2007, dont celui d'une femelle nullipare). Des données de paternité étaient donc disponibles pour 31 rejets (2006 : 16; 2007 : 15). La paternité a été établie avec certitude pour 29 des 31 rejets, tous les mâles de l'île sauf un ayant pu être exclus comme géniteurs potentiels. Dans les deux autres cas, la paternité a été établie avec un niveau de confiance de 95 % calculé par CERVUS 2.0 (Marshall *et al.* 1998) (voir Chapitre 2).

Phase fertile

Le moment le plus probable de l'ovulation a été établi sur la base du profil hormonal obtenu par extraction de métabolites de progestérone (PdG) d'échantillons fécaux (voir détails dans Dubuc *et al.* 2009). L'ovulation a lieu le jour précédent la montée significative de progestérone dans le sang (Heistermann *et al.* 2001, Jeffcoate 1983). Étant donné que l'excrétion hormonale peut durer de 24 à 56 heures (Shideler *et al.* 1993), l'ovulation a été considérée comme pouvant avoir lieu trois jours avant la montée significative de la concentration de PdG dans les fèces (concentration plus élevée que la déviation standard des trois échantillons précédents multipliée par deux) si la concentration élevée de progestérone se maintenait pendant au moins trois échantillons consécutifs. Afin de prendre en compte l'incertitude de la durée de l'excrétion hormonale et la durée de vie de l'ovule (Deschner *et al.* 2003, France 1981, Higham *et al.* 2008), nous avons établi une *fenêtre ovulatoire* en ajoutant la journée suivant la montée significative. Les deux jours de la fenêtre ovulatoire ont donc été définis comme

étant les jours -1 et 0 et le cycle ovarien a été établi à 28 jours (jours -14 à 13; voir Figure 5.2) (Chapitre 5, Dubuc *et al.* 2009). Puisque le sperme peut survivre jusqu'à 3 jours dans le tractus vaginal (Behboodi *et al.* 1991, Wilcox *et al.* 1995), la durée de la *phase fertile* a été fixée à 5 jours : la fenêtre ovulatoire plus les 3 jours qui la précèdent (jours -4 à 0) (Brauch *et al.* 2007, Engelhardt *et al.* 2004, Heistermann *et al.* 2001). Les périodes de 5 jours précédant (jours -9 à -5) et suivant (jours 1 à 5) la phase fertile sont respectivement nommées phase pré-fertile et phase post-fertile.

Seuls les cycles pour lesquels suffisamment d'échantillons fécaux étaient disponibles pour établir la phase fertile de manière fiable ont été utilisés : c'est-à-dire les cycles pour lesquels des échantillons étaient manquants pour un maximum de trois jours avant la montée significative de progestérone mesurée (voir Dubuc *et al.* 2009). Au total 13 cycles concepteurs (2006 : 4; 2007 : 9) de 12 femelles pares ont été utilisés : 10 dont la paternité est connue, 1 dont le rejeton est mort et 2 fausses-couches. L'existence d'une fausse-couche était présumée lorsqu'une concentration significativement élevée de progestérone se maintenant pendant au moins 30 jours.

Des analyses ont été réalisées pour déterminer si le rang des partenaires sexuels variait en fonction du jour du cycle (c.-à-d. de la probabilité de conception). Les analyses ont d'abord été faites pour toute la durée du cycle. On s'attendait à ce que le rang des partenaires soit le plus élevé autour du moment de l'ovulation (jour 0) et à ce qu'il diminue avec la valeur absolue des jours du cycle. Étant donné que les analyses utilisées permettent de détecter les associations linéaires, nous avons mis au carré les jours du cycle afin de transformer en relation linéaire la relation théorique attendue. Ensuite, des analyses ont été réalisées pour déterminer si les mâles qui avaient accès aux femelles pendant la phase fertile étaient plus dominants que pendant les phases pré- et post-fertile en testant la corrélation entre le rang de dominance des partenaires mâles et le jour du cycle (i.e. probabilité de fertilisation). Pour ce faire, nous avons donné une valeur de 0 à tous les jours de la phase fertile, les jours de la phase pré-fertile ont été numérotés de -5 à -1, et ceux de la phase post-fertile, de 1 à 5.

Qualité des femelles

Les mesures de qualité des femelles utilisées dans cette étude sont le rang de dominance, et deux mesures permettant d'estimer la valeur adaptative des femelles, c'est-à-dire le taux de naissance annuel et la parité (nombre de rejetons). La hiérarchie de dominance des femelles a été fournie par Laurent Brent (Brent 2010, Brent *et al.* 2011) et confirmée par nos propres observations. Les autres informations ont été établies à partir de la base de données démographiques du CPRC. Les mesures de la qualité des femelles ont été calculées en incluant tous les rejetons nés jusqu'à la fin de l'étude. Le taux de naissance annuel était de 0,77 rejeton/an (médiane : 0,81; écart : 0,17-1,0) et le nombre moyen de rejetons obtenus était de 6,22 (médiane : 5; écart : 2-17). Il est à noter que le rang de dominance est corrélé aux taux de naissance annuelle ($r=0,493$, $p=0,027$); aucune corrélation n'a été détectée.

Analyses statistiques

Dans un premier temps, nous testerons la relation entre l'effort sexuel, le succès reproductif prédit et le nombre de rejetons engendrés par les mâles. Ensuite, nous testerons l'association entre le rang de dominance des mâles et (1) le jour du cycle des femelles, et (2) les tactiques sexuelles employées. Finalement, nous testerons le lien entre le rang de dominance et la qualité de leur partenaire. Les analyses statistiques ont été réalisées avec des *General Linear Mixed Models* (GLMM). Cette méthode permet de prendre en considération la présence répétée des mêmes individus dans plusieurs paires, durant les deux années. Deux facteurs aléatoires ont été utilisés : « l'identité des mâles » et « l'identité des femelles » au sein desquels « l'année » a été nichée. En cas d'absence de convergence, seuls les facteurs aléatoires ayant une influence significative ont été conservés (sur la base de la statistique Z de Wald et de la variation de la valeur du critère d'information d'Akaike (AIC)). Le respect de la présomption de normalité de la distribution des données a été vérifié par la visualisation des graphiques de distribution et par l'utilisation du test de Kolmogorov-Smirnov ($p<0,05$). Des analyses non

paramétriques ont été réalisées pour accompagner les GLMM dans les cas de divergences significatives; les différences de résultats sont soulignées, le cas échéant. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec SPSS 17,0, et le niveau de signification a été établi à $p < 0,05$.

RÉSULTATS

Degré de simultanéité des œstrus

De 3 à 4 femelles pares étaient simultanément en œstrus en moyenne par jour, avec un maximum approximatif de 10 femelles (2006/2007 : moyenne : 3,78/3,37; médiane : 4/3; maximum : 11/10). Si seuls les cycles concepteurs sont considérés, en moyenne 1 femelle pare était en œstrus par jour, avec un maximum approximatif de 4,5 (2006/2007 : moyenne : 1,33/1,10; médiane : 1/1; maximum : 5/4). Le degré de simultanéité des œstrus était donc très élevé dans le groupe étudié.

Dominance et priorité d'accès

Au niveau comportemental, l'effort sexuel relatif était corrélé au succès prédit sur la base du rang de dominance, même si seuls les mâles centraux sont considérés ($F=34,746$, $p < 0,001$; mâles centraux : $F=6,854$, $p=0,017$; Figure 3.1a). Toutefois, la courbe de l'effort sexuel relatif a une pente plus douce que le succès prédit sur la base du rang de dominance, les mâles de rangs 1-5 ont eu moins de partenaires que prédit, et les mâles de rangs 6-20, plus que prédit. En d'autres termes, l'effort sexuel des mâles dominants a été inférieur à ce que prédit le modèle de la priorité d'accès.

Au niveau de la paternité, toutefois, le succès prédit sur la base du rang de dominance (priorité d'accès) était corrélé au succès reproductif obtenu seulement si tous les mâles du groupe sont considérés ($F=9,576$, $p=0,004$; mâles centraux : $F=1,400$, $p=0,253$;

Figure 3.1b), tandis que les analyses non paramétriques ne sont pas significatives. De plus, il n'y a pas de corrélation entre le rang des géniteurs et le nombre de femelles simultanément en œstrus pendant la période de fécondation ($F=8,356$, $p=0,013$; mâles centraux : $F=8,662$, $p=0,012$; Figure 3.2; analyses non paramétriques ne sont pas significatives). En d'autres termes, les mâles non dominants se sont reproduits indépendamment du nombre de femelles simultanément en œstrus.

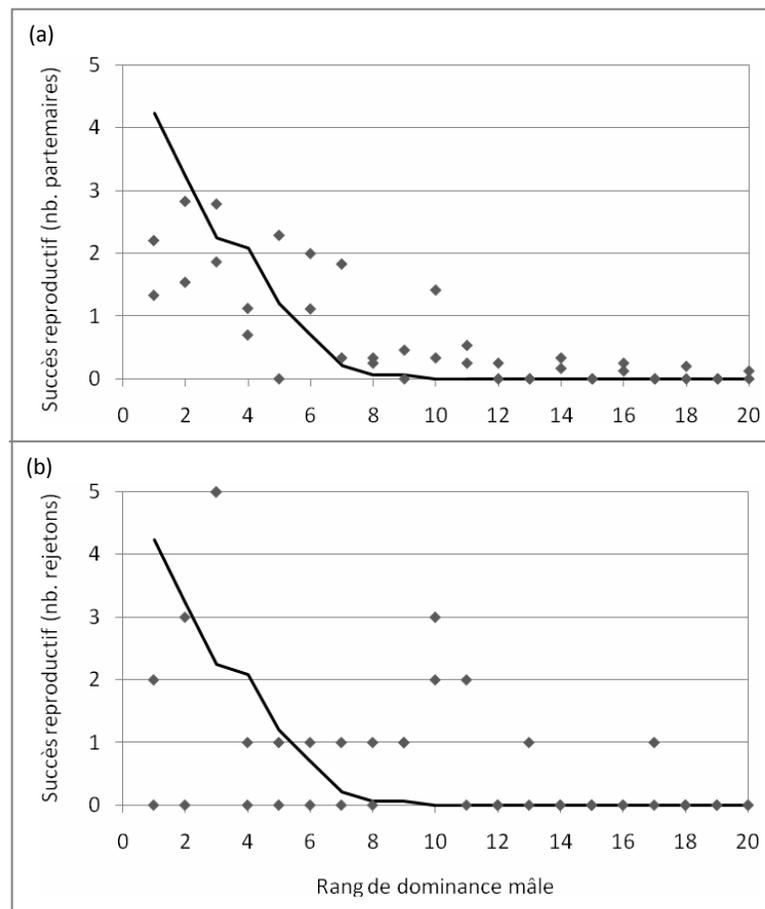


Figure 3.1 : Comparaison entre l'accès aux femelles prédit sur la base du rang de dominance (modèle de la priorité d'accès) (lignes pleines) et (a) l'effort sexuel relatif (losanges) et (b) le succès reproductif obtenu (losanges). Les deux années étudiées sont présentées, mais ne sont pas distinguées.

La figure 3.1b indique que les mâles intermédiaires se sont reproduits plus que prédit sur la base de leur rang tel que prédit par le modèle de la priorité d'accès. En effet, alors

qu'il n'y a pas de différence significative entre les succès reproductifs observé et prédit des mâles dominants ($F=1,733$, $p=0,221$), les mâles intermédiaires ont fécondé plus de

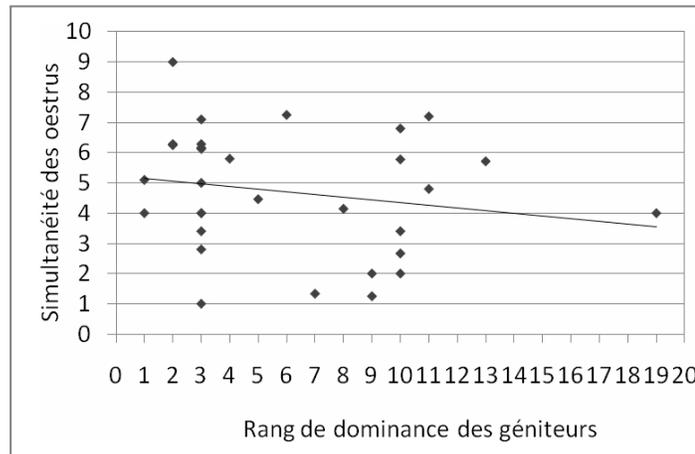


Figure 3.2 : Relation entre le nombre de femelles simultanément en œstrus et le rang de dominance du géniteur.

femelles que prédit sur la base du rang de dominance ($F=5,053$, $p=0,037$; Figure 3.3). Les mêmes résultats sont obtenus si l'on compare le succès reproductif obtenu avec l'effort sexuel relatif (dominants : $F=0,013$, $p=0,912$; intermédiaires : $F=72,819$, $p<0,001$), indiquant que les mâles intermédiaires ont engendré plus de rejetons qu'on ne l'aurait prédit sur la base de leur effort sexuel.

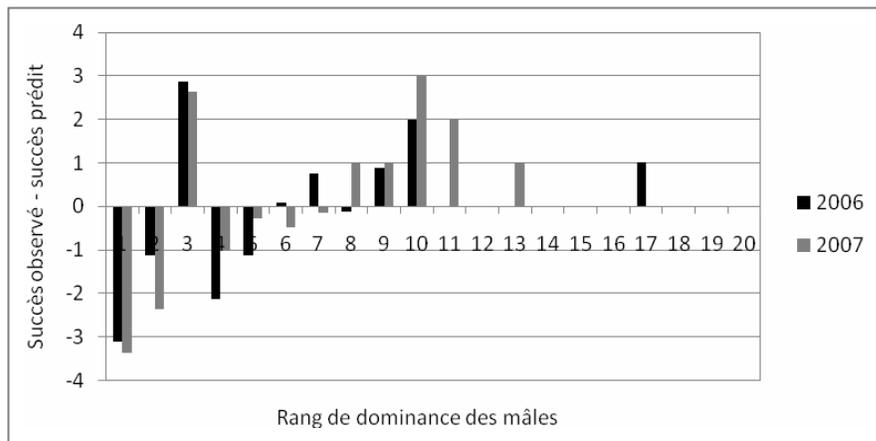


Figure 3.3 : Comparaison entre le succès reproductif observé et le succès prédit sur la base du rang (priorité d'accès). Les mesures représentent la différence entre le nombre observé et le nombre prédit; une valeur élevée indique que le succès est plus grand que prédit.

Probabilité d'ovulation

Les femelles ont été en œstrus en moyenne pendant 9,3 jours (médiane: 8; écart : 4-16) pendant leur cycle concepteur. Cette période inclut, mais excède la période de fertilité (Figure 3.4). Pendant l'œstrus, les femelles ont eu en moyenne 2,7 partenaires d'accouplement (médiane : 2; écart : 0-8). Elles ont été en liaison pendant en moyenne 5,1 jours consécutifs (médiane : 4,5; écart : 1-11) avec en moyenne 2,1 différents mâles (médiane : 2; écart : 1-4), dont 1,4 mâle dans le cadre d'une liaison de longue durée (médiane : 1; écart : 0-3). Durant la phase fertile exclusivement, les femelles ont eu en moyenne 1,5 partenaire (médiane : 1; écart : 0-5) et ont formé des liaisons pendant 3,0 jours (médiane : 3; écart : 1-5) avec 1,8 mâle (médiane : 2; écart : 1-3), dont 1,3 dans le cadre d'une liaison de longue durée (médiane : 1; écart : 1-2). Par conséquent, il est rare qu'un seul mâle ait monopolisé une femelle tout le long de la phase fertile (Figure 3.4)

Il existe une corrélation significative entre le rang de dominance des mâles avec lesquels les femelles étaient en liaison et le jour du cycle (c.-à-d. la probabilité de fécondation) ($F=10,193$, $p<0,008$). Les femelles forment des liaisons avec des mâles plus dominants dans la phase fertile que dans la phase pré-fertile (fertile vs pré-fertile : $F=7,825$, $p=0,013$; Figure 3.4). Il n'y a pas de différence entre les phases fertile et post-fertile, probablement parce qu'il y a alors rarement de changement de partenaires (Figure 3.4). De tels résultats ne sont pas obtenus au niveau des accouplements. En d'autres termes, dans l'ensemble, les mâles dominants investissent leur temps au bon moment du cycle concepteur, mais pas les accouplements.

Tactiques sexuelles et succès reproductif

Seuls les mâles centraux (rangs 1 à 11) ont formé des liaisons sexuelles, mais des mâles de tous les rangs ont été vu s'accoupler avec les femelles. Néanmoins, il y a corrélation significative entre le rang de dominance et toutes les mesures d'effort sexuel ($F=49,522$, $p<001$; mâles centraux : $F=9,414$, $p=0,007$), même si les différentes

ID/ année	Cycle ovarien																											
	Phase pré-fertile					Phase fertile					Phase post-fertile																	
	-14	-13	-12	-11	-10	-9	-8	-7	-6	-5	-4	-3	-2	-1	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
31 L / 07													11 > 4*	4*	-	-	4*	4*		4	4							
67F / 07													3	3/ 1	-	-	3	3	3	3	3	3						
30J / 07														1	-	1			1									
15E / 07						10	6	6	6		-	4	4 > 3*	3*	3*													
25N/ 06								9	8		6	6	6	-	6	6	6	-	6									
25N/ 07												8	-	8	6	6	6											
32G/ 07													3*	3* > 2	2	2												
20C / 06												7	-	3* / 7	3* / 7	3* / 7	3*	3*										
99J/ 06														6 / 7*	6 > 3	-	6 / 7*	6										
T03/ 06									2		-	1	1	1	1	1	2											
	-14	-13	-12	-11	-10	-9	-8	-7	-6	-5	-4	-3	-2	-1	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
14E / 07										1					1	1												
78I / 07										2	2	2	2	2	2	-	2	2	2									
F38 / 06										4			5/ 1	-	1													

Figure 3.4 : Distribution de la période d'œstrus (gris pâle) et de la formation des liaisons (gris foncé) pour 13 cycles ovariens ayant mené à une conception chez 12 femelles classées par rang; la phase fertile est indiquée en gras. Les chiffres illustrent le rang des partenaires de liaison, les géniteurs sont identifiés par un *. Le symbole > illustre la succession entre deux mâles pendant la journée et /, les cas où un second mâle suivait la liaison. Il est à noter qu'aucune donnée de paternité n'est disponible pour les 3 cycles du bas.

formes d'effort sexuel sont distinguées : accouplements ($F=48,057$, $p<0,001$; mâles centraux : $F=9,900$, $p=0,006$), liaisons de courte durée ($F=13,213$, $p=0,001$; mâles centraux : $F=0,257$, $p=0,618$) et liaisons de longue durée ($F=42,185$, $p=0,001$; mâles centraux : $F=33,858$, $p<0,001$). Les liaisons de courte durée étaient en moyenne de 2,8 h (médiane : 3; écart : 1,5-4) et les liaisons de longue durée étaient, de 3,0 jours (médiane : 1,5; écart : 1-9,5).

Plus de la moitié (61,6 %) des femelles ont été fécondées par l'un des mâles avec lesquels elles ont formé des liaisons : 38,5 % lors de liaisons de longue durée et 23,1 % lors de liaisons de courte durée. Seuls les mâles dominants ont fécondé des femelles lors de liaisons de longue durée (rang moyen : 3,2; écart : 1-4), et seuls des mâles centraux, lors de liaisons de courte durée (médiane : 5,4; écart : 2-10). Les femelles fécondées dans le cadre d'une liaison de longue durée l'ont été par le plus dominant de leurs partenaires de liaison ($F=8,908$, $p=0,011$) ayant formé la liaison la plus longue ($F=7,168$, $p=0,017$), mais il n'existe aucun effet du rang pour les liaisons de courte durée. Finalement, moins de la moitié (38,4 %) des femelles ont été fécondées par un mâle avec qui elles n'ont pas été vues en liaison sexuelle (tactique de rechange). Des mâles de toutes les catégories hiérarchiques ont fécondé des femelles de cette manière (médiane : 8,6; écart : 1-17), mais près de la moitié (45,5 %) des fécondations sont attribuables à des mâles intermédiaires. Il s'agit du seul moyen par lequel les mâles de la moitié inférieure de la hiérarchie se sont reproduits. Il est probable que ce taux soit légèrement surestimé (i.e. absence sur le terrain après 14h) et que certaines de ces fécondations soient attribuables à des liaisons de courte durée. Toutefois, le fait que les géniteurs étaient alors plus subordonnés que les mâles avec lesquels les femelles avaient formé des liaisons ($F=33,717$, $p<0,001$) supporte l'idée qu'une partie importante de ces fécondations sont attribuables à des tactiques alternatives permettant d'usurper des fécondations à des mâles plus dominants.

Si seuls les cycles pour lesquels nous connaissons le moment de la phase fertile sont considérés, 50 % des femelles ont été fécondées par le mâle avec lequel elles formaient une liaison au cours de la fenêtre ovulatoire (Figure 3.4), alors que 30 % des femelles

ont été fécondées par des mâles avec qui elles ont seulement été vues s'accoupler à l'extérieur de liaisons sexuelles. Les autres femelles (20 %) ont été fécondées par un autre mâle que celui avec lequel elles étaient en liaison, bien qu'elles aient été en liaison avec ce dernier mâle tout au long de la phase fertile, indiquant que les accouplements pourraient avoir été usurpés.

Sélectivité des mâles et qualité des femelles

Il existe une corrélation entre le rang des mâles et les mesures de qualité des femelles avec lesquelles ils forment des liaisons : les mâles dominants se sont associés aux femelles plus dominantes ($F=7,407$, $p=0,010$), ayant une parité plus élevée ($F=7,172$, $p=0,011$), et ayant un taux annuel de reproduction élevé ($F=5,653$, $p=0,023$; le test non paramétrique n'est pas significatif). En d'autres termes, les mâles dominants ont investi plus de temps envers les femelles de qualité. Du côté des accouplements, il n'y a pas de corrélation entre le rang des mâles et ces mesures de qualité. Toutefois, il y a une corrélation négative entre le rang de dominance des mâles et le rang de dominance moyen de leurs partenaires femelles ($r=-0,743$, $p=0,001$). En d'autres termes, les femelles dominantes se sont donc accouplées principalement avec des mâles non dominants.

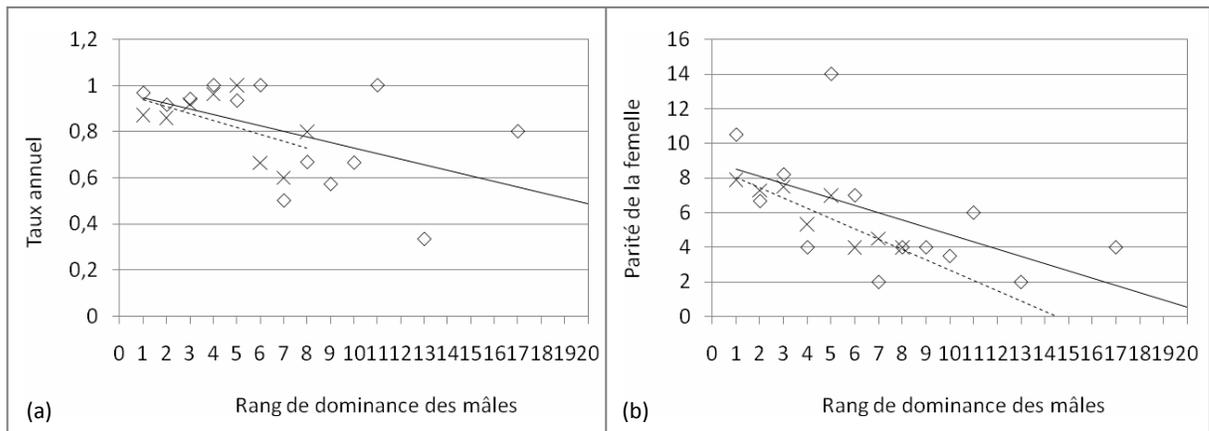


Figure 3.5 : Relation entre le rang de dominance des géniteurs et la qualité des femelles fécondées. (a) Taux annuel des naissances; (b) parité. Conceptions : losanges et lignes pleines; Liaisons : croix et lignes pointillées.

Quant à la paternité, il existe également une corrélation entre le rang des géniteurs et la qualité des femelles : les mâles dominants ont fécondé des femelles ayant un intervalle de naissance plus faible ($F=3,659$, $p=0,075$; mâles centraux : $F=8,768$, $p=0,014$), et un taux de reproduction élevé ($F=5,207$, $p=0,042$; mâles centraux : $F=12,833$, $p=0,009$; Figure 3.5), mais pas nécessairement celles ayant une parité plus élevée ($F=11,281$, $p=0,007$; mâles centraux : $F=9,984$, $p=0,018$; dans ce dernier cas, le test non paramétrique n'est pas significatif). Dans le même ordre d'idées, les 3 femelles nullipares ont été fécondées par des mâles situés au milieu de la hiérarchie (rangs 9, 10 et 11). Toutefois, il n'y a pas aucune corrélation entre le rang des géniteurs et celui des femelles ($F=0,571$, $p=0,466$; mâles centraux : $F=0,091$, $p=0,770$).

DISCUSSION

Dans cette étude, nous avons associé des données comportementales, génétiques, hormonales et démographiques afin d'examiner les facteurs proximaux expliquant la faible relation entre le rang de dominance et le succès reproductif chez les macaques rhésus (Berard *et al.* 1993, 1994, Duvall *et al.* 1976, Smith 1994, Widdig *et al.* 2004). Nos résultats montrent que les prédictions du modèle de la priorité d'accès (Altmann 1962) sont relativement bien respectées au niveau comportemental. En effet, il y a corrélation entre les distributions du succès reproductif prédit et la distribution de l'effort sexuel. La relation n'est toutefois pas parfaite : les mâles de rangs 6 à 20 ont eu plus de partenaires sexuels que prédit, et ceux de 1 à 5, moins que prédit, tel qu'observé par Chapais (1983b) chez la même espèce. Au niveau de la paternité, toutefois, il n'existe aucune corrélation entre le succès reproductif prédit et observé. Par conséquent, l'effort sexuel supérieur des mâles dominants n'a pas garanti la fécondation. Pour leur part, les mâles intermédiaires ont usurpé plusieurs conceptions, se reproduisant plus que prédit tant sur la base de leur rang que sur la base de leur effort sexuel. Contrairement à ce qui a été soulevé chez les espèces non saisonnières (babouins olives : Alberts *et al.* 2006, macaques crabiers : Engelhardt *et al.* 2006, mandrills : Setchell *et al.* 2005), ces mâles ont pu se reproduire en utilisant des tactiques sexuelles de rechange, comme

l'usurpation et l'opportunisme (Setchell 2008). En effet, chez les macaques rhésus, les mâles peuvent profiter de toutes les occasions où les femelles en œstrus sont isolées d'un mâle dominant pour s'accoupler; la paire s'isole alors pour se cacher du reste du groupe (Berard et al. 1994). Dans l'ensemble, il semble donc que le modèle de priorité d'accès surestime la capacité de monopolisation de la paternité des mâles dominants chez les macaques rhésus, une espèce à reproduction saisonnière.

Les mâles dominants ont concentré leur effort sexuel sur la phase fertile, formant des liaisons d'environ 3 jours coïncidant avec la fenêtre ovulatoire. Cela indique que les mâles rhésus sont capables de percevoir des variations dans les probabilités de conception pendant le cycle, et soutient l'idée que les femelles utilisent un ou des signaux sexuels honnêtes indiquant la phase fertile (p. ex. couleur du visage : Dubuc *et al.* 2009, Higham *et al.* 2010; voir Chapitre 5), tel qu'observé chez les autres espèces de cercopithécinés (p. ex. macaques longue-queue : Engelhardt *et al.* 2004, macaques japonais : Garcia *et al.* 2009, macaques de Barbarie : Heistermann *et al.* 2008; babouins de savane : Higham *et al.* 2009). Contrairement à d'autres espèces, les mâles dominants ne monopolisaient les femelles ni tout le long de l'œstrus ni tout le long de la phase fertile, ce qui permettait aux femelles d'avoir plusieurs partenaires sexuels (voir également Chapais 1983b, Manson 1992, Small 1990). Chez le macaque crabier par exemple, les mâles forment des liaisons de près d'une semaine qui couvrent la totalité de la phase fertile, ce qui garantit pratiquement la conception (Engelhardt *et al.* 2006). La réduction de la durée des liaisons chez les macaques rhésus pourrait être due à une tentative des mâles d'optimiser le temps et l'énergie dédiés à l'effort sexuel, compte tenu du nombre élevé de femelles simultanément en œstrus (« *time budget dilemma* ») (Bercovitch 1987, Kutsukake & Nunn 2006, Ostner *et al.* 2008). Il est également possible que cela soit dû à des tactiques femelles visant à limiter la durée de monopolisation par les mâles dominants (Nunn 1999a, van Schaik *et al.* 1999). La répétition de ce même genre d'études sur d'autres espèces saisonnières est nécessaire pour déterminer ce qui influence la durée des liaisons sexuelles chez les primates.

Les mâles dominants se sont également montrés sélectifs quant au choix de leurs partenaires sexuels : ils ont formé des liaisons de longue durée avec les femelles de qualité supérieure, à savoir celles qui avaient le plus de chances de concevoir, de porter la gestation à terme et d'amener le rejeton à l'âge de la maturité sexuelle. La question de la sélectivité mâle chez les primates a été soulevée dans plusieurs études (Anderson 1986, Glick 1980, Keddy-Hector 1992, Kuester & Paul 1996, Parga 2006, Perloe 1992, Setchell & Wickings 2006, Smuts 1987), mais il s'agit à notre connaissance de la première étude montrant un effet de la sélectivité sur la conception. La dominance des femelles est le critère de sélectivité mâle le plus souvent observé chez les primates et il semble qu'il y ait généralement intérêt mutuel (macaques crabiers : Engelhardt *et al.* 2006, macaques bonnets : Glick 1980, macaques de Barbarie : Kuester & Paul 1996, mandrills : Setchell & Wickings 2006; mais voir Parga 2006 pour *Lemur catta*). Toutefois si, dans notre étude, les mâles dominants ont effectivement sélectionné les femelles dominantes, cela ne s'est traduit ni en accouplement, ni en fécondation, ce qui indique une absence d'intérêt mutuel entre mâles et femelles dominants, et qui laisse à penser que les femelles dominantes pourraient avoir résisté à ces mâles (voir Chapitre 4).

De plus en plus d'études révèlent que les mâles peuvent être sélectifs chez les animaux, même en absence d'investissement parental (p. ex. : Gowaty *et al.* 2003, Martel *et al.* 2008). En effet, il semble que la quantité de spermatozoïdes produite par les mâles puisse parfois être insuffisante pour féconder toutes les femelles disponibles (Birkhead & Kappeler 2004, Dewsbury 1982a, Gowaty 2004). Chez les mammifères par exemple, si la fréquence d'éjaculation est trop élevée par rapport à la vitesse de production des spermatozoïdes, l'éjaculat des mâles s'accouplant fréquemment pourrait éventuellement contenir trop peu de spermatozoïdes pour assurer la fécondation d'une femelle (p. ex. Marson *et al.* 1989, Preston *et al.* 2001). Les mâles auraient donc intérêt à économiser leurs éjaculats et à ne les investir que si la probabilité de conception et de survie du rejeton est élevée (phase fertile et/ou femelle de qualité). Dans notre étude, la sélectivité envers les femelles de qualité supérieure ne semble pas avoir assuré un succès reproductif plus élevé aux mâles dominants. Il est toutefois prématuré de tirer une

conclusion définitive sur la signification de ce résultat. D'une part, il est possible qu'une plus grande proportion de la progéniture des femelles de qualité supérieure, et donc des mâles dominants, atteigne l'âge de la maturité sexuelle (p. ex. Duvall *et al.* 1976), ce qui représente le véritable succès reproductif. D'autre part, il est possible que l'utilisation de cette tactique dans un contexte de semi-captivité soit moins efficace qu'elle ne l'aurait été dans un contexte naturel. En effet, les femelles de la population semi-libre de Cayo Santiago reçoivent un apport quotidien de croquettes commerciales et ne subissent aucun risque de prédation, ce qui pourrait faciliter la reproduction des femelles de qualité inférieure. On sait peu de choses sur les macaques rhésus en milieu naturel, mais il est intéressant de noter que l'intervalle entre les naissances mesuré à Cayo Santiago est plus court que celui mesuré sur des populations naturelles d'autres espèces de macaques (voir p. ex. Bercovitch & Harvey 2004).

La compétition spermatique semble avoir eu une influence significative sur la détermination de la paternité dans notre étude, comme on l'a observé chez d'autres espèces de macaques (Brauch *et al.* 2008, Engelhardt *et al.* 2006). En effet, certains mâles semblent avoir eu un avantage reproductif par rapport à leur rang de dominance et leur investissement sexuel, particulièrement les mâles intermédiaires. Plusieurs facteurs pourraient expliquer ce phénomène. Par exemple, les femelles pourraient leur avoir facilité la tâche en coopérant avec eux dans le cadre d'accouplements cachés, phénomène sous-estimé dans cette étude. En effet, ces mâles résidaient dans le groupe depuis moins longtemps que les mâles dominants (Chapitre 2), et étaient donc moins familiers aux femelles. Or l'attirance pour la nouveauté est un critère de sélectivité femelle souvent proposé chez les macaques (Berard 1999, Paul 2002, Soltis 2004, Takahata *et al.* 1999), bien qu'il n'ait pas été démontré (voir p. ex. Manson 1995). Cette idée est appuyée par le fait que les mâles dominants de notre groupe ont investi plus de temps (durée des liaisons) envers les femelles dominantes, mais que celles-ci se sont accouplées davantage avec les mâles non dominants.

Une autre possibilité est que les mâles intermédiaires aient produit des éjaculats de meilleure qualité. Cela pourrait être dû à leur plus faible taux d'accouplement (voir ci-

dessus; Preston *et al.* 2001, Thomsen 2000) ou encore à leur plus jeune âge (Chapitre 2). En effet, fait intéressant, ces mâles faisaient partie du groupe d'âge qui se reproduit le plus à Cayo Santiago : les mâles de 6-9 ans (Bercovitch *et al.* 2003). Il y a de plus en plus de preuves que la qualité du sperme diminue avec l'âge et que cela pourrait avoir une influence importante sur l'issue de la compétition spermatique (Dean *et al.* 2007, Møller *et al.* 2009, Pizzari *et al.* 2008). Chez les humains, il semble que la vitesse de déplacement des spermatozoïdes commence à diminuer tôt au cours de la vie reproductive, ce qui pourrait donner un avantage aux jeunes hommes (Pasqualotto *et al.* 2008, Slotter *et al.* 2006). Si l'effet de l'âge s'applique aux macaques, cela pourrait expliquer pourquoi les mâles alpha et bêta en 2007 ne se sont pas reproduits en 2007, ces deux mâles appartenant aux catégories d'âge qui se reproduisent le moins à Cayo Santiago : les mâles âgés et les mâles adolescents (Bercovitch *et al.* 2003; Chapitre 2). On sait peu de choses sur les facteurs qui influencent la variation de la fécondité chez les mâles primates (Dixson 1998) et les études à venir gagneraient à évaluer le niveau de fertilité de leurs sujets (voir p. ex. la méthode développée par Thomsen 2000). Il serait pertinent de vérifier si les caractéristiques du sperme varient entre les mâles d'un même groupe, mais surtout, si cette variation est suffisante pour créer une variation de la probabilité de fécondation, en présence et en l'absence de sperme de compétiteur.

CONCLUSION

Il semble que, chez le groupe de macaques rhésus étudié, les prédictions du modèle de la priorité d'accès aient été insuffisantes pour expliquer la faible capacité des mâles dominants de monopoliser la reproduction des femelles dans un contexte de saisonnalité de la reproduction. La simultanéité des œstrus semble avoir influencé l'accès des mâles aux femelles de manière directe, mais également de manière indirecte. En effet, les mâles dominants semblent avoir cherché à optimiser le temps et l'énergie dans un contexte de saisonnalité de la reproduction en concentrant leur effort sexuel sur la fenêtre ovulatoire du cycle ovarien et en sélectionnant les femelles de qualité supérieure. Il semble donc que les mâles dominants aient eu une priorité d'accès aux femelles ayant

le plus de chance de se reproduire, plutôt qu'un accès à un nombre plus élevé de femelles. Cette tactique des mâles dominants a ouvert des occasions de conception aux autres mâles du groupe en leur permettant de s'accoupler au début de la phase fertile, avant l'ovulation, et en laissant disponibles certaines femelles de qualité inférieure. Nous pensons donc que les mâles dominants ont utilisé la meilleure tactique disponible pour tirer profit du niveau élevé de compétition intermâle au niveau proximal, mais que l'efficacité de cette tactique dépend du contexte dans lequel elle est utilisée.

**4. LIAISONS SEXUELLES CHEZ LE MACAQUE RHÉSUS : LA
COOPÉRATION DES FEMELLES INFLUENCE-T-ELLE LA
PROBABILITÉ DE PATERNITÉ DES MÂLES DOMINANTS?**

RÉSUMÉ

La préférence des femelles pour les mâles dominants dans le cadre de la reproduction a reçu un appui mitigé chez les primates, plusieurs études montrant qu'elles préfèrent plutôt les autres mâles. Dans la présente étude, nous avons tenté de vérifier si le manque d'intérêt des femelles envers les mâles dominants pouvait expliquer pourquoi ceux-ci se reproduisent moins que prédit sur la base de leur rang et de leur effort sexuel chez le macaque rhésus (*Macaca mulatta*). Pour le tester, nous avons étudié un groupe de la population semi-libre de Cayo Santiago à Porto Rico. Nous avons réalisé une analyse en composante principale pour créer une mesure de l'intérêt des femelles envers leurs partenaires combinant différents comportements influençant la probabilité que des accouplements aient lieu. Premièrement, l'intérêt des femelles a une influence significative sur l'effort sexuel de leur partenaire mâle, ce qui suggère que cet intérêt pourrait jouer un rôle important dans la probabilité de fécondation des mâles. Toutefois, l'intérêt des femelles n'a pas influencé directement l'identité du géniteur, ce qui indique que d'autres facteurs contribuent à déterminer la paternité. Deuxièmement, les femelles dominantes ont résisté aux mâles dominants, coopérant plutôt avec les mâles intermédiaires. Étant donné que les mâles dominants ont investi plus de temps envers ces femelles, cette résistance pourrait avoir nui à la traduction de leur effort sexuel en paternité. Pour leur part, les femelles subordonnées n'ont pas résisté aux mâles dominants. Il semble que le statut social des femelles influence l'intérêt porté aux mâles dominants, probablement en créant une variation intragroupe du contexte dans lequel a lieu la reproduction.

INTRODUCTION

Le choix de partenaires sexuels par les femelles a été observé chez plusieurs espèces animales (Andersson 1994, Manson 2007, Paul 2002), incluant l'humain (Buss 1994). Si certains auteurs considèrent la sélectivité femelle comme une force évolutive importante chez les primates, ce point de vue n'est toutefois pas unanime (voir revues de

littérature : Manson 2007, Paul 2002). Un des sujets les plus controversés concerne la préférence des femelles pour les mâles dominants (Ellis 1995, Manson 2007, Paul 2002, Soltis 2004, van Schaik *et al.* 1999). En effet, chez la plupart des espèces animales, les femelles semblent préférer les mâles dominants, probablement parce que la capacité d'atteindre une position hiérarchie élevée est un signal honnête de bonne qualité génétique ou de la capacité à les protéger, elles et leurs futurs rejetons (voir Clutton-Brock & McAuliffe 2009). Or, si cette préférence a effectivement été observée chez quelques espèces de primates (p. ex. Bercovitch 1991, Janson 1984), plusieurs études montrent, au contraire, que les femelles cherchent à se maintenir en proximité et à s'accoupler avec des mâles subordonnés et périphériques (Bercovitch 1991, 1997, Chapais 1983b, Manson 1992, Soltis *et al.* 2001, Sprague 1991, Strier 1997).

Plusieurs auteurs ont proposé que l'attrance des femelles pour d'autres mâles que les dominants pourrait refléter une préférence pour les nouveaux mâles (p. ex. Berard 1999, Huffman 1991), peu familiers, ce qui aurait pour but de créer de la diversité génétique parmi les rejetons et de maintenir l'hétérozygotie (Berard 1999, Brown 1997, Soltis 2004). D'autres croient plutôt que cette attrance soit due à la tendance des femelles à s'accoupler avec plusieurs partenaires sexuels (promiscuité sexuelle), ce qui aurait pour but de créer une confusion de paternité entre les mâles du groupe, de générer de la compétition spermatique ou encore, de réduire les risques d'incompatibilité génétique (Birkhead & Kappeler 2004, Dixson 1998, Hrdy 2000, Soltis 2002, van Schaik *et al.* 2004, Zeh & Zeh 2001). D'autre part, certains auteurs mettent en doute la capacité des femelles à exprimer quelque choix de partenaire que ce soit (Paul 2002), les femelles étant incapables de résister à la monopolisation et à la coercition par les mâles, tous plus forts et plus puissants qu'elles. Ainsi, si les mâles dominants monopolisent les femelles pendant leur période de fertilité, l'intérêt montré par les femelles envers les autres mâles aurait peu d'influence sur la distribution de la paternité (p. ex. Engelhardt *et al.* 2006, Setchell *et al.* 2005).

Le macaque rhésus (*Macaca mulatta*) est un excellent modèle pour tenter de vérifier si l'intérêt des femelles peut porter sur des critères de sélection autre que la dominance

chez les primates et si cela peut influencer la probabilité de paternité des mâles. En effet, il est bien établi que les femelles rhésus peuvent résister aux tentatives d'accouplements et qu'elles s'accouplent avec des mâles subordonnés et périphériques (Berard 1999, Berard *et al.* 1994, Bercovitch 1992, 1997, Chapais 1983b, Manson 1992, 1995, 1997; Chapitre 3). De plus, les mâles non dominants obtiennent une part importante des paternités (Berard *et al.* 1993, 1994, Widdig *et al.* 2004; Chapitres 2 et 3). Ensuite, cette espèce se reproduit de manière saisonnière (Kutsukake & Nunn 2006, Ostner *et al.* 2008, Paul 1997) et est caractérisée par un faible degré de dimorphisme de taille (Singh & Sinha 2004) et par un pouvoir compétitif élevé des femelles, résultant des alliances qu'elles forment entre elles (Chapais 1992, Thierry 2007). Toutes ces caractéristiques pourraient réduire la capacité de monopolisation des femelles par les mâles dominants. Finalement, les mâles rhésus atteignent généralement leur rang de dominance de manière passive (par succession) plutôt que par rivalité agressive (Chapitre 2, van Noordwijk & van Schaik 2004) : les mâles intègrent le groupe en tant que subordonnés et accèdent à un rang plus élevé à l'occasion de la mort ou du départ de mâles de rang supérieur (à l'exception des mâles natifs; Chapitre 2). Ainsi, les autres critères de sélection potentiels, comme la force physique et la nouveauté (voir revues de littérature : Paul 2002, Soltis 2004, Manson 2007), peuvent être indépendants du rang des mâles.

Dans une étude précédente (Chapitre 3), nous avons montré que la formation de liaisons sexuelles de quelques jours pendant la phase fertile des femelles ne garantissait pas la fécondation par les mâles dominants dans le groupe de macaques rhésus étudié, avec une probabilité de succès de seulement 50-60 %. Dans la présente étude, nous avons vérifié si ce phénomène pourrait être lié à une variation de la qualité de la relation entre partenaires sexuels, ou en d'autres termes, la variation l'intérêt que la femelle porte à la formation de cette liaison (voir Manson 1997). En effet, chez les macaques rhésus, les liaisons sexuelles prennent plusieurs formes. Alors que les partenaires de liaison peuvent synchroniser leurs déplacements et activités, échanger des comportements affiliatifs et s'allier pour maintenir à distance les individus qui s'approchent (Carpenter 1942, Lindburg 1983), le mâle est parfois le seul responsable du maintien de la proximité, la femelle cherchant à s'en défaire (Berard *et al.* 1994, Chapais 1983b, Manson 1997,

Small 1990). Il y a en effet une variation de l'intérêt que les femelles manifestent envers leurs partenaires, c'est-à-dire une variation de la fréquence à laquelle elles agissent de sorte à augmenter (ou à réduire) la probabilité qu'un accouplement ait lieu (Manson 1997).

Pour établir une variable représentant le degré d'intérêt mutuel entre les partenaires de liaisons, nous avons utilisé une analyse en composante principale (ACP) (voir Fraser *et al.* 2008, Manson 1997, Schino *et al.* 1995, Soltis 1999). En effet, l'intérêt entre d'une femelle envers son partenaire ne s'exprime pas uniquement par l'utilisation par la femelle d'un comportement donné (e.g. approche), mais plutôt par l'utilisation, par les deux partenaires, d'un ensemble de comportements augmentant la probabilité que l'association se maintienne (e.g. approche, suit, toilette, etc.). L'ACP permet de regrouper plusieurs variables (ici, les comportements observés) en un plus petit nombre de variables artificielles, nommées composantes, chacune représentant une dimension comportementale, spécifique et indépendante, de la qualité des interactions entre les partenaires.

L'objectif de l'étude est de vérifier si la contribution des femelles au maintien des liaisons sexuelles a influencé la probabilité de paternité de leur partenaire et si cela peut expliquer le relativement faible succès reproductif des mâles dominants dans le groupe étudié. Dans un premier temps, nous avons créé une variable artificielle représentant l'intérêt de la femelle à partir de sept variables comportementales avec une ACP. Dans un deuxième temps, nous avons évalué l'influence de l'intérêt de la femelle sur la probabilité de paternité par le partenaire de deux manières. Tout d'abord, la relation sera étudiée de manière indirecte, en établissant la corrélation du niveau de coopération des femelles avec (1) *l'effort sexuel* des mâles (durée de la liaison et taux d'accouplement) et (2) le niveau de *proceptivité* des femelles (taux de présentation sexuelle et de refus). Ensuite, la relation a été étudiée de manière directe, en comparant le niveau de coopération des femelles (1) entre les liaisons conceptrices et les liaisons non-conceptrices, et (2) entre les géniteurs principaux et les autres mâles. Finalement, nous

avons testé la variation de l'intérêt des femelles en fonction du rang de dominance, de la condition physique (estimée à partir de l'âge) et de la durée de résidence des mâles.

MÉTHODE

Sujet d'étude et site de recherche

L'étude a porté sur le groupe V de la population semi-libre de macaques rhésus de Cayo Santiago (Caribbean Primate Research Center, ou CPRC) et s'est déroulée au cours des saisons de reproduction 2006 et 2007 (avril à mi-septembre). Le groupe était composé de 22-23 femelles paires (âge en 2006 : 6-23 ans), de 4-9 femelles nullipares (3-5 ans) et de 17 à 25 mâles sexuellement actifs (4 ans et plus). Les données comportementales ont été collectées pour les femelles paires du groupe seulement. En tout, 23 femelles adultes ou adolescentes ont engendré un rejeton pendant la période étudiée et un total de 35 rejetons sont nés (2006 : 17; 2007 : 18), dont 4 sont morts avant d'avoir été échantillonnés (2006 : 1; 2007 : 3). Seuls les cycles concepteurs pour lesquels des données comportementales étaient disponibles et pour lesquels le géniteur du rejeton avait pu être identifié ont été inclus dans l'étude, pour un total de 27 cycles (2006 : 16; 2007 : 11) pour 18 femelles.

Collecte des données comportementales

La collecte des données comportementales s'effectuait 5-6 jours par semaine, de 07h00 à 13h00 ou 14h00 (horaire imposé par le CPRC). Des journées de terrain ont été écourtées ou annulées par le CPRC en raison des conditions météorologiques (saison des ouragans). Le groupe était observé en moyenne chaque 1,21 jour (médiane : 1,12). L'observation des interactions mâle-femelle et la présence de bouchons spermatiques étaient notées systématiquement, dans le cadre d'observations centrées sur les comportements (Altmann 1974, Martin & Bateson 1986). La journée était divisée en

blocs de 30 minutes et les femelles étaient alors vues en moyenne 1 fois par 2,3 blocs (médiane : 2,2), soit environ une fois par heure. Des périodes d'observation (30 minutes par jour ou 15 minutes 2 à 4 fois par jour) centrées sur une femelle (Altmann 1974, Martin & Bateson 1986) étaient réalisées tous les jours ou aux deux jours sur les femelles en œstrus (définition à venir). Les observations étaient collectées simultanément sur les autres femelles en œstrus qui se trouvaient dans le champ de vision de l'observateur. Les femelles ont été observées en moyenne 5,0 h pendant l'œstrus (médiane : 5) et 2,1 h pendant la phase fertile (médiane : 2).

Définition et qualification des liaisons sexuelles

Seules les interactions se déroulant pendant la période d'œstrus des cycles concepteurs ont été considérées; c'est-à-dire la période pendant laquelle la femelle était observée en train de participer à des montes éjaculatoires ou à des montes en séries (les mâles rhésus éjaculent au terme de plusieurs montes consécutives; Dixson 1998, Manson 1996), ou encore, avait un bouchon spermatique (voir détails Chapitre 3). Un mâle et une femelle en œstrus étaient considérés comment formant une liaison sexuelle si ils étaient ensemble de manière continue pendant plus d'une heure (voir Chapitre 3). Les partenaires devaient avoir été en proximité ou dans un mouvement synchronisé chaque fois que l'un ou l'autre était vu. La proximité a été fixée à 2 m ou moins pour les paires au cœur du groupe (facile de s'atteindre en un bond) et à 5 m ou moins pour les paires isolées du groupe (facile de s'atteindre rapidement en se précipitant). Si plus d'un mâle suivait la femelle, seul le mâle le plus proche était considéré comme son partenaire de liaison.

Le taux quotidien d'observation des comportements était calculé en divisant la somme du nombre de blocs de 30 minutes pendant lesquels le comportement avait été observé par la somme du nombre de blocs pendant lesquels la liaison avait été vue. Cette méthode a permis de regrouper toutes les données collectées, tant les observations centrées sur un sujet que celles centrées sur un comportement. Pour être considérés

comme indépendants (c.-à-d. comptabilisé dans deux blocs consécutifs), deux épisodes de toilettage devaient être séparés de 10 minutes (sauf s'il y avait eu changement de rôle), et deux accouplements devaient être séparés de 30 minutes (sauf si une éjaculation était observée; basé sur Manson 1996). La durée d'une liaison a été établie comme étant la période ininterrompue d'association. Dans les rares cas où un mâle et une femelle avaient formé des liaisons à deux moments différents du même œstrus concepteur, tous les blocs de liaisons ont été utilisés pour calculer les taux, mais seule la période d'association continue la plus longue des deux a été considérée pour la durée. Étant donné que la durée réelle des liaisons de moins d'une journée n'est pas connue, cette durée a été fixée à 0,5 jour.

Les comportements principaux utilisés pour décrire les liaisons chez les macaques rhésus (Carpenter 1942, Lindburg 1983) ont été retenus pour créer les variables comportementales artificielles : (1) les comportements associés au maintien de la proximité (approche et suit), (2) le toilettage social et (3) la menace conjointe spontanée. Ces comportements étaient tous facilement observables à l'extérieur de périodes d'observation centrées sur les femelles. Chez les macaques rhésus, les partenaires de liaison peuvent menacer les individus qui entrent dans leur champ de vision, incluant les observateurs (Carpenter 1942, Dixson 1998 (citant Ball & Hartman 1935), Lindburg 1983). Les causes immédiates et les conséquences ultimes de ce comportement sont inconnues. En effet, ces menaces ne mènent pas à de véritables attaques et semblent être déclenchées en l'absence de stimulation agressive de la part des pairs et ne semblent donc pas être des coalitions au sens propre (voir Chapais 1995). Étant donné que les liaisons étaient fréquemment en déplacement, le comportement « quitter » n'a pas été utilisé parce qu'il ne contient pas d'information incontestable sur l'identité du partenaire responsable de la fin de la proximité, celui qui quittait ou celui qui ne suivait pas le premier. Le comportement « suit » pouvait être attribué aux deux partenaires pour un bloc de 30 minutes donné si : (1) les deux partenaires échangeaient leur rôle dans un même mouvement, (2) les deux partenaires se déplaçaient côte-à-côte dans un mouvement synchronisé, ou (3) les deux partenaires adoptaient un rôle différent au cours des différentes fois où ils étaient vus.

Analyse en composante principale

Une ACP a été réalisée afin de réduire le nombre de variables mesurées (comportements observés) en variables artificielles (composantes). La matrice de corrélation (plutôt que de covariance) a été utilisée parce que certains comportements étaient plus rarement exprimés que d'autres (p. ex., menace des tiers). Tous les comportements observés ont initialement été inclus dans l'analyse, mais seuls les comportements qui contribuaient au modèle ont été conservés. Cela a été établi de la manière suivante, à partir des directives du programme statistique SPSS 17.0. Tout d'abord, afin de s'assurer qu'il était justifié de regrouper les variables mesurées en composantes, la solution proposée devait avoir une mesure de KMO $> 0,5$ et un résultat au test de Bartlett significatif ($p < 0,05$). Une mesure de KMO près de 1 indique que certaines des variables mesurées covarient de manière significative. Le test de Bartlett est une statistique qui permet de vérifier si les composantes créées sont significativement indépendantes les unes des autres. Ensuite, chacune des variables mesurées devait respecter deux critères : (1) elles devaient avoir une mesure de variance commune avec le modèle $\geq 0,5$ et (2) elles devaient avoir un niveau de corrélation de $r \geq |0,5|$ à au moins une, mais à une et une seule, des composantes générées (simplicité du modèle). Cela permet d'éviter d'inclure dans le modèle des comportements qui peuvent être exprimés dans des contextes différents (i.e. avoir des fonctions différentes) et qui pourraient donc nuire aux analyses. Ainsi, les comportements « approcher » réalisés par le mâle et « toiletter » réalisés par la femelle ont été rejetés parce qu'ils s'écartaient du respect de ces critères. Une rotation de varimax a été réalisée pour faciliter l'interprétation des composantes. Seules les composantes ayant une valeur propre supérieure ou égale à 1 ont été retenues et seuls les comportements étant corrélés à $r \geq |0,5|$ à la composante ont été utilisés pour l'interpréter (Fraser *et al.* 2008, Legendre & Legendre 1998, Stevens 1992, Tabachnick & Fidell 2007). Le score de régression a été utilisé pour générer les nouvelles variables artificielles correspondant aux composantes principales.

Caractéristiques individuelles des mâles

La hiérarchie de dominance des mâles a été établie à partir de 443 interactions (voir détails dans le Chapitre 2). Seuls les mâles de rang de dominance de 1 à 11, les plus centraux du groupe, ont formé des liaisons sexuelles, et ils sont donc les seuls inclus dans l'étude. Ces mâles étaient les plus centraux du groupe, c'est-à-dire qu'ils interagissaient régulièrement avec les femelles. Seuls deux mâles du groupe qui ont engendré un rejeton pendant la période étudiée ne sont pas inclus dans l'étude (2006 : rang 17; 2007 : rang 13; Chapitre 2). Les mâles de rang 1 à 5 sont considérés comme *dominants* et ceux de rangs 6 à 11, comme *intermédiaires* (Chapitre 2). Il est à noter qu'il n'y avait pas de corrélation entre le rang de dominance et le succès reproductif pour les mâles de rangs 1 à 11 (Chapitres 2).

L'âge des mâles et leur durée de résidence des mâles antérieure au début de l'étude ont été établis à partir de la base de données démographiques du CPRC. La *durée de résidence* est le nombre de saisons de reproduction pendant lesquels le mâle résidait dans le groupe, les nouveaux mâles ayant une valeur de 0. Suivant Bercovitch *et al.* (2003), les mâles ont été classés en quatre catégories d'âge : adolescents (4-5 ans), jeunes adultes (6-9 ans), matures (10-13) et âgés (14 ans et plus). Les mâles jeunes et matures sont considérés à l'apogée de leur condition physique (ci-après : *apogée physique*), le point médian de la distribution se situant à 10 ans. Afin de prendre en compte la condition physique du mâle, nous avons calculé la valeur absolue de la différence entre l'âge du mâle et l'âge médian de l'apogée physique (10 ans). Cette mesure a été nommée *âge relatif*.

Des analyses précédentes ont révélé que les mâles dominants étaient des mâles matures ayant résidé dans le groupe depuis 3 ans ou plus, alors que les mâles intermédiaires, de jeunes adultes ayant résidé dans le groupe depuis 1 à 3 ans (voir Chapitre 2). Il y a toutefois deux exceptions parmi les mâles dominants : d'une part, le fils de la femelle alpha, ayant occupé les positions 4 et 2, était adolescent, et d'autre part, le mâle alpha a franchi la barre des mâles dits âgés en 2007. Étant donné que le fils de la femelle alpha a

éventuellement renversé le mâle alpha en place en juin 2007, les deux mâles les plus dominants étaient le plus jeune et le plus âgé des mâles centraux, c'est-à-dire les plus éloignés de leur apogée physique. Il est à noter que le mâle natal dominant n'a pas été vu former de liaison sexuelle avec un membre de sa famille proche (i.e. sa mère).

Hierarchie de dominance des femelles

La hiérarchie de dominance des femelles a été fournie par Laurent Brent (Brent 2010, Brent *et al.* 2011) et confirmée par nos propres observations. Les relations de parenté matrilineaire entre les femelles ont été déterminées à partir de la base de données démographiques du CPRC. Le groupe était composé de trois matrilignages : deux principaux, les matrilignages dominant et subordonné, et un plus petit, de position intermédiaire (Figure 1.2). Toutes les femelles incluses dans la présente étude appartenaient aux matrilignages dominant et subordonné, à une exception près. En effet, une femelle subordonnée qui avait intégré le groupe après sa naissance n'appartenait à aucun matrilignage.

Détermination de la paternité

Les échantillons d'ADN ont été collectés au cours de la période de capture, à la fin de la saison des naissances (mi-janvier à mi-mars 2007 et 2008). Cent poils avec follicules ont été arrachés par animal et rapidement mis au froid (2007) ou au sec (2008). Les échantillons ont été conservés dans ces conditions jusqu'à l'envoi en Allemagne, puis entreposés jusqu'à l'analyse. Trente-cinq rejets sont nés pendant la période étudiée, nés de 24 femelles différentes (2006 : 17 femelles; 2007 : 18 femelles). Quatre rejets sont morts avant de pouvoir être échantillonnés (1 en 2006, 3 en 2007, dont celui d'une femelle nullipare). Des données de paternité étaient donc disponibles pour 31 rejets (2006 : 16; 2007 : 15). La paternité a été établie avec certitude pour 29 des 31 rejets, tous les mâles de l'île sauf un ayant pu être exclus comme géniteurs potentiels. Dans les

deux autres cas, la paternité a été établie avec un niveau de confiance de 95 % calculé par CERVUS 2.0 (Marshall *et al.* 1998) (voir détails Chapitre 2) . Les mâles ont été regroupés en trois catégories selon qu'ils ont engendré 0, 1 ou plus de 1 rejeton annuellement.

Établissement de la phase fertile

Le moment le plus probable de l'ovulation a été établi sur la base du profil hormonal obtenu par extraction de métabolites de progestérone (PdG) d'échantillons fécaux. Les échantillons étaient collectés à tous les 2-3 jours au cours du cycle ovarien, puis entreposés au froid (-80°C) jusqu'aux analyses. La méthode d'extraction et d'analyse est décrite en détail dans les Chapitres 3 et 5, et s'inspire de la méthode utilisée dans d'autres études (p. ex. Engelhardt *et al.* 2006). En résumé, l'ovulation était considérée comme ayant lieu trois jours avant la montée significative de la concentration de PdG dans les fèces (concentration plus élevée que la déviation standard des trois échantillons précédents multipliée par deux). Compte tenu de l'incertitude de la durée de l'excrétion hormonale et de la durée de vie de l'ovule, une fenêtre ovulatoire a été établie en ajoutant la journée suivant la montée significative de PdG. Puisque le sperme peut survivre jusqu'à 3 jours dans le tractus vaginal, la durée de la phase fertile a été fixée à 5 jours en ajoutant les 3 jours précédant la fenêtre ovulatoire. Seuls les cycles pour lesquels la collecte des échantillons fécaux était suffisamment fréquente pour donner des résultats fiables ont été utilisés pour les analyses concernant la phase fertile (trois jours ou moins; voir détails dans Dubuc *et al.* 2009).

Analyses statistiques

Pour pouvoir combiner les deux années étudiées et prendre en considération la répétition des mêmes individus, les analyses ont été réalisées avec des « General Linear Mixed Models » (GLMM). Le GLMM est une extension du GLM (General Linear Model) qui

permet de prendre en considération la répétition des mêmes individus et l'inégalité des échantillons. Cette méthode permet d'évaluer l'effet d'une variable fixe (intérêt de la femelle) sur une variable réponse (p. ex. taux d'accouplement), tout en prenant en considération l'effet de variables aléatoires sur la variation observée. Deux facteurs aléatoires ont été utilisés dans les analyses, « identité des mâles » et « identité des femelles », au sein desquels le facteur « année » a été niché. Deux formes d'analyses ont été réalisées : des analyses continues (régressions linéaires) ou catégoriques (comparaisons entre 2 catégories ou plus). La plupart des mesures utilisées devaient d'une distribution normale et donc tous les résultats significatifs ont été vérifiés avec des analyses non paramétriques équivalentes (corrélation : Spearman; catégories : Mann-Whitney); la disparité des résultats était indiquée le cas échéant. Toutes les analyses statistiques et les ACP ont été réalisées avec SPSS 17.0, et le niveau de signification a été établi à $p < 0,05$.

RÉSULTATS

En tout, 55 liaisons mâle-femelle en œstrus ont été utilisées (2006 : 33; 2007 : 22); seulement 2 liaisons se sont répétées sur les deux années. L'étude inclut 18 femelles et 14 mâles différents (2006 : 16 femelles et 10 mâles; 2007 : 11 femelles et 8 mâles en 2007). Les liaisons sexuelles duraient en moyenne 2,1 jours (médiane : 1; écart : 0,5-11). Les femelles ont formé des liaisons avec en moyenne 2,1 mâles (médiane : 2; écart : 1-4). La phase fertile a pu être établie avec suffisamment de précision pour 10 cycles (2006 : 3; 2007 : 7). Les mâles approchaient ($F=17,138$, $p < 0,001$), suivaient ($F=32,355$, $p < 0,001$) et toilettaient ($F=4,215$, $p=0,004$) leurs partenaires plus souvent que les femelles.

Interprétation des composantes

Deux composantes ont été identifiées par l'ACP; elles expliquent 64,14 % de la variation des comportements parmi les 55 liaisons étudiées (Tableau 4-I). La composante 1 est positivement corrélée aux comportements « approcher » et « suivre » réalisés par la femelle et négativement au comportement « suivre » réalisé par le mâle (Tableau 4-I) et est interprétée comme représentant la *coopération de la femelle au maintien de la proximité*. La composante représente un gradient qui se lit de la manière suivante : (i) une valeur très négative à la composante 1 indique que seul le mâle est responsable du maintien de la proximité (i.e. suit la femelle), (ii) une valeur très positive indique que la femelle est principalement responsable (i.e. suit et approche le mâle plus souvent qu'il ne le fait), et (iii) une valeur autour de 0 indique que les deux partenaires sont tous deux responsables (i.e. les deux partenaires s'approchent et se suivent). La composante 2, significativement corrélée aux comportements « toiletter » réalisé par le mâle et « menace conjointe spontanée » réalisé par les partenaires (Tableau 4-I), n'est pas interprétée comme une mesure de l'intérêt femelle.

Tableau 4-I : Les 2 composantes caractérisant les 55 liaisons à l'étude obtenues par la ACP et niveau de corrélation des 5 comportements avec les composantes. Seuls les comportements hautement corrélés aux composantes ($r > |0,5|$) ont été utilisés pour interpréter les composantes; ils sont indiqués par un *.

	Composante 1	Composante 2
Valeur propre	1,912	1,304
% de variation	38,07	26,07
Femelle approche	0,778*	0,013
Femelle suit	0,770*	-0,040
Mâle suit	-0,714*	-0,066
Mâle toilette	-0,264	0,833*
Menace un tiers	0,350	0,785*

Probabilités de paternité

Le niveau de coopération des femelles au maintien de la proximité est significativement corrélé au taux d'accouplement ($F=5,799$, $p=0,020$; Figure 4.1a) et de présentation ($F=16,772$, $p<0,001$), mais pas au taux de refus ($F=0,000$, $p=0,998$) ou à la durée des liaisons ($F=0,002$, $p=0,997$; Figure 4.1b). La figure 4.1b montre que les liaisons de plus longues durées sont celles dont la mesure du maintien de la proximité était de 0, c.-à-d. que le maintien de la proximité était partagé par les partenaires. Toutefois, un test de corrélation entre la valeur absolue du niveau de coopération et la durée des liaisons montre que cette relation n'est pas significative ($F=4,205$, $p=0,045$; mais les analyses non paramétriques n'étaient pas significatives). En d'autres termes, la coopération de la femelle au maintien était nécessaire pour qu'il y ait accouplement, mais n'influçait pas nécessairement la durée des associations.

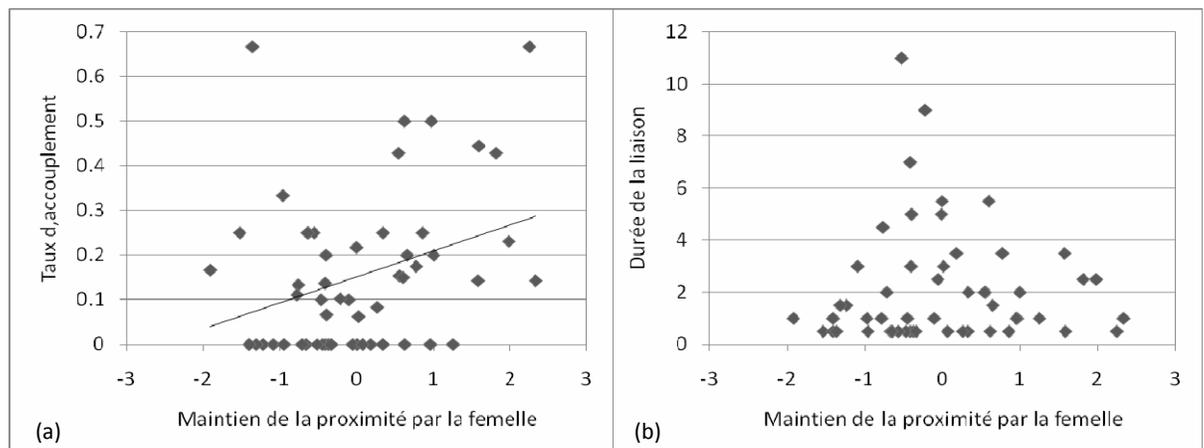


Figure 4.1 : Influence du niveau de coopération de maintien de la proximité sur deux mesures d'effort sexuel des mâles : (a) le taux d'accouplement (nb d'accouplements / nb de blocs) et (b) la durée de la liaison (nb de jours)

Caractéristiques des mâles

Lorsque l'ensemble des femelles est considéré, le niveau de coopération des femelles au maintien de la proximité n'est corrélé à aucune des caractéristiques mâles, que ce soit le

rang de dominance ($F=2,173$, $p=0,159$), l'âge relatif du mâle ($F=3,890$, $p=0,086$) ou la durée de résidence ($F=3,486$, $p=0,098$). Toutefois, si les femelles des matrilineages dominant et subordonné sont considérées séparément, le niveau de coopération des femelles est positivement corrélé au rang de dominance des mâles pour les femelles dominantes ($F=5,359$, $p=0,029$; Figure 4.3a), c'est-à-dire qu'elles ont coopéré davantage avec les mâles non dominants. Du côté des femelles subordonnées, le niveau de coopération des femelles était positivement corrélé à l'âge relatif du mâle ($F=17,041$, $p<0,001$; Figure 4.3b), c'est-à-dire qu'elles coopéraient davantage au maintien de la proximité avec les mâles qui n'étaient pas à leur apogée physique.

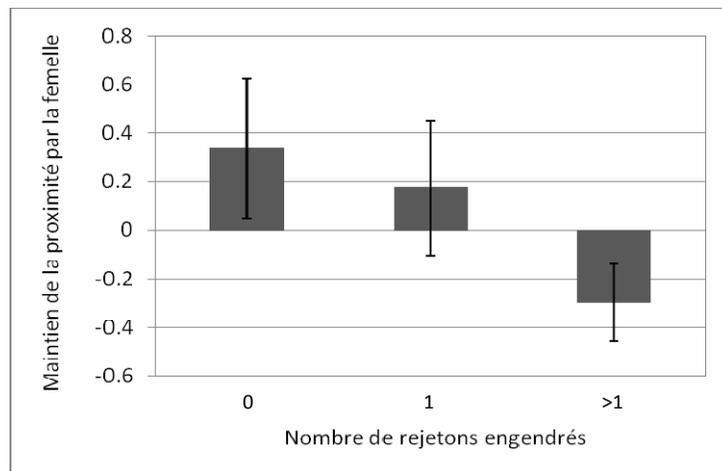


Figure 4.2 : Niveau moyen du maintien de la proximité en fonction des catégories de succès reproductif annuel. Les mâles sont classés en trois catégories selon qu'ils ont eu 0, 1 ou plus de 1 rejeton. Moyenne \pm erreur standard à la moyenne.

Il n'y a pas de différence dans les niveaux de coopération des femelles au maintien de la proximité entre les liaisons conceptrices et les liaisons non-conceptrices, et ce, aussi bien si toutes les liaisons ($F=0,489$, $p=0,503$) ou seulement celles incluant au moins un jour de la phase fertile (18 liaisons; $F=0,051$, $p=0,825$) sont considérées. Quant à la comparaison entre les mâles en fonction de leur succès reproductif, il n'y a pas de différence significative si les trois catégories sont considérées (maintien de la proximité : $F=2,535$, $p=0,089$; échange coopératif : $F=1,399$, $p=0,254$). Toutefois, les niveaux de coopération des femelles au maintien de la proximité étaient plus faibles pour les mâles ayant engendré plus d'un rejeton que pour ceux qui ne se sont pas

reproduits ($p=0,042$; Figure 4.2). En d'autres termes, la coopération de la femelle au maintien de la proximité n'a pas eu d'influence sur la probabilité de paternité, voire une influence négative.

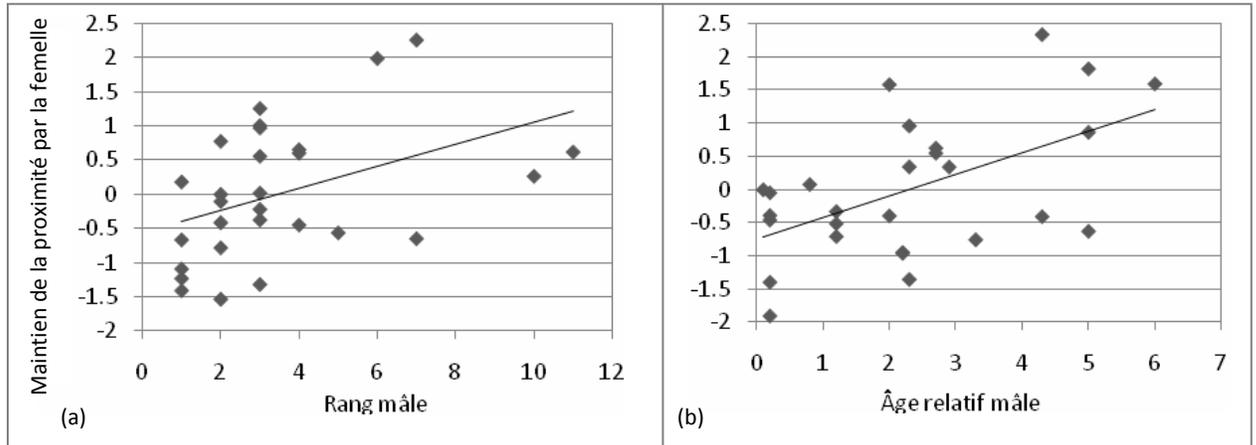


Figure 4.3 : Influence des caractéristiques mâles sur le maintien de la proximité. (a) Influence du rang de dominance des mâles parmi les femelles du matrilineage dominant. (b) Influence de l'âge relatif des mâles parmi les femelles du matrilineage subordonné.

DISCUSSION

Dans la présente étude, des données comportementales, endocriniennes et génétiques ont été associées afin de vérifier si l'intérêt des femelles envers leur partenaire de liaison (ou l'intérêt mutuel entre les partenaires) avait une influence sur la probabilité de paternité du partenaire chez les macaques rhésus. Les mâles approchaient, suivaient et toilettaient leurs partenaires plus souvent que les femelles ne le faisaient, montrant qu'ils étaient généralement les principaux responsables du maintien des liaisons sexuelles. Le niveau de coopération de la femelle au maintien de la proximité semble avoir varié de manière significative. Le fait que les liaisons sexuelles observées allaient de la tentative de monopolisation par les mâles à la coopération de la femelle au maintien de la proximité reflète bien la variation des liaisons décrites dans la littérature (Carpenter, 1942; Berard *et al.* 1994, Chapais 1983b, Manson 1992, 1997).

Le niveau de coopération de la femelle au maintien de la proximité influençait directement le succès copulatoire des mâles. Ces résultats confirment que cette dimension est liée à l'intérêt de la femelle envers son partenaire. Nos résultats confirment ceux obtenus par Manson (1997) montrant que les accouplements étaient tributaires de la coopération des femelles chez les macaques rhésus. De même, la coopération des femelles au maintien de la proximité semble influencer la durée et le maintien des liaisons chez les babouins olives, *Papio anubis* (Bercovitch 1995), et chez les chimpanzés, *Pan troglodytes* (Tutin 1979). Dans l'ensemble, il semble donc que les femelles peuvent influencer l'effort sexuel des mâles chez les primates, même chez les espèces où elles ne peuvent pas résister aux tentatives d'accouplement, comme chez les babouins (Bercovitch 1992). Pour s'assurer que le lien de causalité déduit de cette corrélation est le bon, il faudrait idéalement vérifier que c'est bien coopération femelles qui favorise l'effort sexuel du mâle et non pas l'inverse, à savoir que l'effort sexuel du mâle forcerait la coopération de la femelle.

Même si la coopération de la femelle augmentait l'effort sexuel du partenaire mâle, elle n'a pas augmenté les probabilités de conception (c.-à-d. paternité vraie) dans le groupe étudié. Au contraire, les femelles ont moins coopéré avec les mâles du groupe qui ont engendré le plus de rejetons. Ces résultats renforcent l'idée que la compétition spermatique ait joué un rôle significatif sur la distribution de la paternité dans ce groupe de macaques rhésus (Chapitre 3), tel que cela a été proposé chez d'autres espèces de macaques (Brauch *et al.* 2008, Engelhardt *et al.* 2006). En effet, nous avons montré que certains mâles du groupe étudié s'étaient reproduits davantage que prédit sur la base de leur effort sexuel, et inversement, suggérant qu'il y avait eu une variation de la qualité du sperme entre les mâles (Chapitre 3). Il semble possible que les femelles aient donné un avantage aux partenaires avec lesquels elles ont coopéré le plus, mais sans que cela influence la fécondation par ces mâles.

Le manque de coopération des femelles semble néanmoins expliquer, en partie du moins, pourquoi les mâles dominants du groupe étudié n'ont pas systématiquement fécondé les femelles avec lesquelles ils ont formé des liaisons de longue durée pendant

leur cycle concepteur. En effet, nous avons montré précédemment que les mâles dominants du groupe ont investi plus de temps (effort sexuel) envers les femelles dominantes, sans que cela traduise ni en accouplement ni en fécondation (Chapitre 3). Or, les résultats de la présente étude montrent que les femelles dominantes ont montré peu d'intérêt envers les mâles dominants, coopérant principalement avec les mâles intermédiaires. Elles semblent donc avoir évité avec succès les mâles dominants. Cette résistance pourrait avoir favorisé la fécondation par les mâles intermédiaires avec lesquels elles s'étaient accouplées avant d'ovuler, réduisant la traduction de l'effort sexuel des mâles dominants en succès reproductif, même s'ils formaient des liaisons au meilleur moment du cycle (Chapitre 3).

La préférence des femelles envers les mâles non dominants a été notée dans plusieurs autres études portant sur les macaques rhésus (Chapais 1983b, Manson 1992, Berard 1999, Bercovitch 1997). Toutefois, la présente étude indique que l'intérêt envers les mâles dominants (ou non dominants) a varié en fonction du rang des femelles. En effet, contrairement aux femelles dominantes, les femelles subordonnées ont coopéré au maintien des liaisons avec les mâles les plus vieux et les plus jeunes (plutôt que ceux à leur apogée physique). Or, les deux mâles les plus dominants du sous-groupe à l'étude étaient le mâle le plus jeune et le mâle le plus âgé. Bien que d'autres études devront être réalisées pour vérifier si cet effet du rang est fréquent chez les macaques rhésus ou est plutôt une simple idiosyncrasie du groupe étudié, il semble que les femelles dominantes et subordonnées aient exprimé différents choix de partenaires sexuels.

Plusieurs facteurs, non mutuellement exclusifs, pourraient expliquer pourquoi les femelles dominantes montreraient moins d'intérêt envers les mâles dominants que les femelles subordonnées chez cette espèce. En effet, étant donné que les femelles dominantes sont plus puissantes au niveau social (Thierry 2007) et qu'elles font probablement face à moins de contraintes limitant leur reproduction que les femelles subordonnées (Harcourt 1987), il est probable que les femelles d'un même groupe ne se reproduisent pas dans le même contexte. Ainsi, les femelles dominantes pourraient être plus en mesure de résister aux mâles dominants. De plus, elles pourraient accorder peu

d'importance aux services que les mâles dominants ont à offrir, comme la protection contre les agressions ou la tolérance aux sites alimentaires (voir Chapitre 6). C'est peut-être seulement dans ce contexte que les femelles peuvent se tourner vers d'autres critères de sélectivité que la dominance, la nouveauté par exemple. Il est également possible que les femelles subordonnées aient été moins familières envers les mâles dominants que les femelles dominantes parce qu'elles interagissent moins fréquemment avec eux. En effet, la familiarité sociale crée une perte d'intérêt sexuel chez les macaques (Soltis 2004). Qui plus est, les femelles macaques refusent de s'accoupler avec des mâles apparentés (Manson et Perry 1993). Or, l'un des mâles les plus dominants en 2007 était un mâle natal. Bien qu'aucun patron comportemental ne suggère que cela ait influencé les interactions sexuelles avec d'autres mâles que leur mère, cette possibilité ne peut pas être rejetée. Étant donné que ce sont généralement les fils de femelles dominantes qui restent dans leur groupe de naissance pour se reproduire et qu'ils acquièrent alors des rangs dominants chez cette espèce (Chapais 1983a), ce pourrait être plus fréquemment les femelles dominantes qui font face à cette réalité. La variation intraspécifique du choix de partenaire par les femelles en fonction du contexte a été montrée chez d'autres groupes animaux (p. ex. Burley & Foster 2006, voir Jennions & Petrie 1997, Widemo & Saether 1999). Chez les humains par exemple, la pauvreté influence les critères de sélectivité des femmes (Buss 1994, DeBruine *et al.* 2010, Gangestad & Buss 1993). Si l'intérêt des femelles envers les mâles dominants varie en fonction du contexte auquel les femelles font face, cela pourrait fournir une explication simple à la variation inter- et intraspécifique soulevée chez les primates (Manson 2007, Paul 2002, Soltis 2004).

**5. SEXUAL SKIN COLOR CONTAINS INFORMATION ABOUT
THE TIMING OF THE FERTILE PHASE IN FREE-RANGING
*MACACA MULATTA***

Lauren J.N. Brent, Amanda K. Accamando, Melissa S. Gerald, Ann MacLarnon, Stuart Semple, Michael Heistermann & Antje Engelhardt (2009) *International Journal of Primatology*, 2009, 30: 777-789.

ABSTRACT

Females of several primate species undergo cyclical changes of their sexual skin, i.e., the development of a swelling or a change in color. The relationship between intracycle probability of fertility and the size of sexual swellings is well established, but in the only study to combine an objective measure of color with endocrinological data, researchers found no evidence that swelling color contains such information. To evaluate the role of female skin color in the context of sexual signaling further, we investigated whether changes in sexual skin color contain information about the timing of the fertile phase in rhesus macaques (*Macaca mulatta*), a species in which adult females do not develop sexual swellings, but do express visually detectable changes in the skin color of the face and hindquarters. Using an objective and quantitative measure of color, along with detailed data on fecal progesterone and estrogen metabolite levels collected from 8 females of the Cayo Santiago colony, we show that the ratio of red to green (R/G) for facial and hindquarter skin significantly varies throughout the ovarian cycle. In addition, facial skin R/G is significantly higher during the 5-day fertile phase versus the 5-day periods immediately before or after this time, but no such pattern occurs in hindquarter R/G. This suggests that skin color change in female rhesus macaques may potentially signal information about the intracycle probability of fertility to male receivers, but that only facial skin color may signal reliable information about its timing.

INTRODUCTION

In several primate species, there is variation over the ovarian cycle in the sexual skin of females, namely an increase in size ('sexual swelling') and/or change in color (Dixson 1983, Nunn 1999a, Zinner *et al.* 2004). Among cercopithecines, the ancestral state appears to include changes in both the size and color of the skin of the anogenital region and its surrounding areas, and a lack of these traits is most likely due to secondary loss (Dixson 1983, 1998, Nunn 1999a). Members of this subfamily who express changes in skin color, but who do not have sexual swellings, may therefore represent an

intermediate evolutionary stage to a complete loss of sexual skin changes (Dixson 1998, Sillén-Tullberg & Møller 1993). All such species express skin color changes in the anogenital region (e.g. vervets, *Cercopithecus aethiops*, and patas monkeys, *Erythrocebus patas*; Dixson 1983, 1998), while some also express color change in ventral anatomical areas such as the chest and abdomen of gelada baboons (*Theropithecus gelada*) (Alvarez 1973, Matthews 1956), as well as the face of rhesus (*Macaca mulatta*) and Japanese macaques (*M. fuscata*) (Baulu 1976, Fujita *et al.* 2004, Garcia *et al.* 2009, Zuckerman *et al.* 1938).

Given that changes in the sexual skin of cercopithecines occur over the ovarian cycle, they may contain information regarding the within cycle likelihood of conception. Indeed, a relationship between the size of sexual swellings and the timing of the fertile phase is well established (e.g. Aujard *et al.* 1998, Barelli *et al.* 2007, Deschner *et al.* 2003, Engelhardt *et al.* 2005, Gesquiere *et al.* 2007, Higham *et al.* 2008, Möhle *et al.* 2005, Thomson *et al.* 1992). In contrast, few studies have investigated the potential link between female fertility and red skin coloration (Bradley & Mundy 2008), even though catarrhine species are trichromats and thus perceive red (reviewed in: Surridge *et al.* 2003, Waitt & Buchanan-Smith 2006), and that red skin coloration has been proposed to be an important socio-sexual signal in these species (Changizi *et al.* 2006, Fernandez & Morris 2007). Of those studies undertaken, most lacked an objective means to quantify color (Czaja *et al.* 1977, Fujita *et al.* 2004, Gauthier 1999), endocrine information to determine the timing of the fertile phase (Setchell *et al.* 2006), or both of these elements (Alvarez 1973, Baulu 1976, Matthews 1956). The only study to date to combine an objective measure of color with endocrinological data found no evidence that anogenital skin color contains precise information regarding the timing of the fertile phase in olive baboons (*P. anubis*), a species with a prominent sexual swelling (Higham *et al.* 2008). To our knowledge, no comparable analysis has been carried out on a species lacking a prominent swelling. In order to evaluate the role of female skin color in the context of sexual signalling more fully, data for more species based on objective measures of color and detailed hormone profiles are therefore required, with special attention paid to species which do not have sexual swellings.

Adult female rhesus macaques do not exhibit sexual swellings, but do express changes in the skin color of the face and hindquarters (i.e. the anogenitals, legs, thighs, and base of the tail) which are very pronounced, ranging from pale pink to deep red, and clearly visible to human observers (Baulu 1976, Bernstein 1963, Carpenter 1942, Cleveland *et al.* 1943, Czaja *et al.* 1977, Zuckerman *et al.* 1938). There is some evidence to suggest skin color change in rhesus macaques may contain information about when females are most likely to be fertile during the ovarian cycle. For example, estrogen, in addition to its reproductive role, regulates variation in blood flow directly under the skin in this species, which in turn causes changes to skin redness (reviewed in Dixson 1998, Rhodes *et al.* 1997). Moreover, male rhesus macaques are more attracted to redder skin as shown by experiments that recorded gaze durations toward images of adult females (Gerald *et al.* 2009, Waite *et al.* 2006). The most direct evidence, however, comes from studies by Baulu (1976) and Czaja *et al.* (1977). Using subjective observer ratings of color intensity, and reproductive assessment via reproductive hormones (Czaja *et al.* 1977) or visual inspection of menstruation (Baulu 1976), these authors found that the hindquarters of captive females are reddest at mid-cycle (i.e. when females are more likely to be fertile). While these results are promising, in order to understand the relationship between skin color and the timing of the fertile phase in rhesus macaques, studies in which both reproductive status and color are quantified objectively are required.

In this study, we combine an objective measure of color with detailed hormonal data to examine whether facial and hindquarter skin color of free-ranging adult female rhesus macaques varies over the course of the ovarian cycle in such a way as to reveal information about the timing of the fertile phase. This constitutes the first study of its type in nonhuman primates to investigate the potential role of skin color as a sexual signal in a species without a sexual swelling.

METHODS

Study site and subjects

We studied free-ranging rhesus macaques on Cayo Santiago (Caribbean Primate Research Center, Puerto Rico). We collected data during the peak of the mating season from April 22nd to July 12th, 2007. At the time of study, our focal group (Group 'V') comprised 22 adult females (≥ 7 years old), 9 nulliparous females (3-5 years old) and 15-20 sexually active males (≥ 4 years old). In this paper, we present data from 8 parous adult females (average age: 11.6, range: 7-18) for which both sufficient fecal samples for assessment of the ovarian cycle, and skin color data, were available. We analyzed 10 ovarian cycles for the face and 8 for the hindquarters. Of the 10 cycles used, 5 were conceptive (as indicated by maintenance of elevated PdG levels for more than 4 weeks and/or occurrence of birth).

Assessment of skin coloration

We used digital images of subjects' faces and hindquarters to quantify color. We captured images in RAW format using a Canon EOS Digital Rebel XTi camera with a 10.1 megapixel CMOS sensor and an EF28-135mm f/3.5-5.6 IS USM lens and converted them to 16-bit TIFF files for analysis. We collected images approximately 1-3 meters from subjects with the flash disabled and with the shutter speed and aperture size determined automatically by the camera. We attempted to capture all images straight on (i.e. directly facing the camera) and avoided taking images of subjects in locations that were unevenly or heavily shaded, as well as those in full sunlight. We conducted image collection between 7:30AM and 10:30AM, a time period leading up to and following the distribution of commercial food by CPRC employees and characterized by feeding behavior and general activity (e.g. traveling, vigilance).

Immediately following the capture of an image, we took a second photograph of a color rendition chart (GretagMacbeth ColorChecker; hereafter 'color chart'). We placed the color charts in the same location as the subject, and photographed them under the same lighting conditions using the same shutter speed and aperture size as for the subject image (Bergman & Beehner 2008, Higham 2006, Higham *et al.* 2008). The color chart consists of 24 colored squares of known and varying reflectance. Following Bergman and Beehner (2008), we adjusted subject images according to the known values of their corresponding color chart using the inCamera plug-in (Pictocolor Corporation, v. 4.0.1) for Adobe Photoshop (CS2, 9.0.1). This technique allows comparisons of color data between images captured under different lighting conditions and with different camera settings.

To verify whether our method measures color accurately, we tested our outputs for a linear relationship to light intensity and determined whether the reflectance values of the 3 color channels were equal (2009, Stevens *et al.* 2007). To achieve this, we measured the red, green and blue (R, G and B) reflectance values for each of the 6 gray colored squares of 10 adjusted color chart images. Linear regressions of the measured R, G and B values and the known reflectance values of the grey squares yielded an R^2 of 1.0 for all 3 color channels. The absolute difference between measured reflectance values of R, G and B was in the range of 0-2 (out of a maximum possible difference of 255) with a mean (\pm SD) difference of 0.52 ± 0.64 . Based on these findings, we concluded our method measures color accurately.

We measured color in 10x10 pixel areas from 3 pairs of points on the face and from 1 pair of points on the hindquarters in pre-defined locations to ensure consistency between individuals (Figure 5.1). For the face we measured the first pair of points in the middle of the canthal eye region (i.e. the outer corner of the eye; see Figure 5.1). We measured the second pair of points in the upper cheek region; we selected this point to lie midway along an imaginary line extending horizontally from the hairline to another line, which was extended vertically from the inner corner of the eye to the outer edge of the nostril. We chose the third pair of points to lie in the lower cheek region, midway along a line

extending horizontally from the outer edge of the nostril to the hairline. For the hindquarters, we measured color from 1 point directly underneath each of the ischial callosities. These points were all easily identified in straight on and slightly angled images. We discarded points if they were obstructed by an object (e.g. a tree branch) or by the angle of the image. We determined mean R, G and B values for each point (Jasc Paint Shop Pro 7) and from these calculated mean values for the face and hindquarters. Following Bergman and Beehner (2008), we used the ratio of R to G (hereafter, 'R/G') to assess changes in skin color.

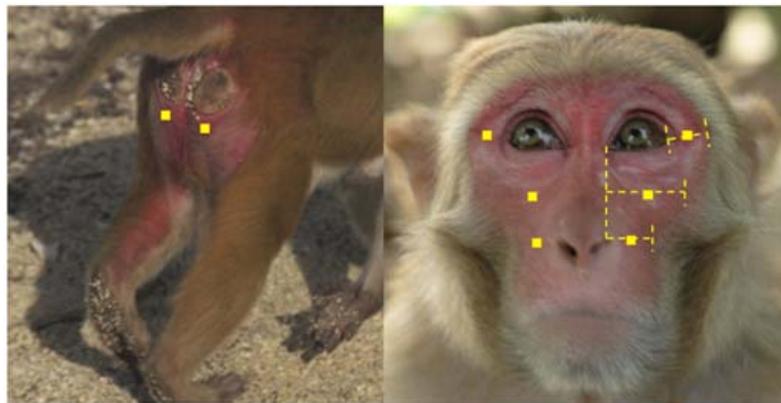


Figure 5.1: Location of sexual skin in female rhesus macaques. Squares and dashed lines illustrate how the areas in which color was measured were selected (enlarged versions of 10x10 pixels, see Methods for details).

Assessment of the ovarian cycle and definition of the fertile phase

We collected a median of 31 fecal samples per focal female during the period of image collection (range: 14-42), with samples collected on average every 2.7 days (range: 1.9-5.8). We collected samples directly after defecation and discarded those that were contaminated with urine. We homogenized fecal boluses and placed 0.5-2 g in individual polypropylene tubes. We kept the samples on ice until we returned to the field station at the end of the observation day where they were stored -20°C. We shipped the samples on dry ice to the German Primate Center for hormone analysis.

Prior to hormone analysis, we lyophilized and pulverized the fecal samples (Heistermann *et al.* 1993) and extracted an aliquot of the fecal powder with 3 ml of 80% methanol in water (Heistermann *et al.* 1995). We centrifuged (3000 rpm, 5 min) the sample extracts and stored the supernatants at -20°C until assayed. We measured the fecal extracts for progestogen and estrogen metabolites using microtiterplate enzymeimmunoassay (EIA) for pregnanediol glucuronide (PdG) and estrogen conjugates (E1C). These assays are described in detail by Heistermann *et al.* (1995), and have both been successfully used for monitoring female reproductive status and the timing of ovulation in macaque species (Fujita *et al.* 2001, Heistermann *et al.* 2001, Shideler *et al.* 1993). Both assays were highly successful in yielding the typical patterns of estrogen and progestogen during the ovarian cycle in rhesus macaques, from which timing of ovulation and the fertile phase could be reliably deduced (see below; Figure 5.2). Sensitivity of the assays at 90% binding was 12.5pg for PdG and 1.0pg for E1C. Inter-assay coefficients of variation determined from quality controls were 10.6% (high, N=37) and 14.9% (low, N=37) for PdG, and 11.4% (high, N=27) and 14.6% (low, N=27) for E1C. Intra-assay coefficients of variation were 7.2% (high, N=16) and 9.4% (low, N=16) for PdG and 5.3% (high, N=16) and 7.7% (low, N=16) for E1C.

We used fecal progestogen metabolite profiles to determine the dates when ovulation most likely occurred (the ‘ovulation window’). We considered ovulation to have occurred when PdG concentrations rose above a threshold of the mean plus 2 standard deviations of 3 to 5 preceding baseline values, and maintained at this level for at least 3 consecutive samples (Heistermann *et al.* 2001, Jeffcoate 1983). On the basis of a time lag of 24-56h in the excretion of reproductive hormone metabolites in the feces of macaques (Shideler *et al.* 1993) and to account for life span of the oocyte (Deschner *et al.* 2003, France 1981, Higham *et al.* 2008), we defined the most likely two days of ovulation as days -2/-3 relative to the defined PdG rise (Brauch *et al.* 2007, Engelhardt *et al.* 2004, Heistermann *et al.* 2001) (Figure 5.2). Following Bosu *et al.* (1973), we set the length of the ovarian cycle at 28 days (Figure 5.2). We defined the fertile phase as a 5-day period including the 2-day ovulation window and the 3 days preceding it to account for sperm life span in the female tract (Behboodi *et al.* 1991, Wilcox *et al.*

1995). We referred to the 5 days preceding and the 5 days following the fertile phase as pre- and post-fertile phases (Figure 5.2).

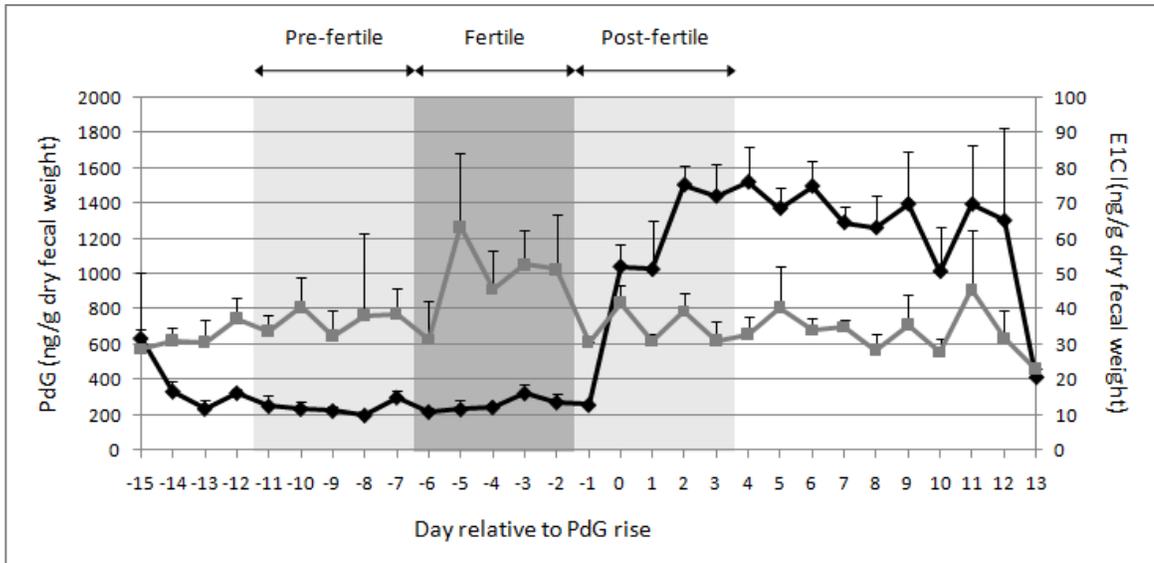


Figure 5.2: Composite hormonal profile of the 10 ovarian cycles included in this study. Black line: PdG; gray line: E1C. Values represent means + SEM.

Data analysis and statistics

We included in the analysis only cycles for which the frequency of fecal sample collection during the periovulatory period allowed us to estimate the fertile phase with reasonable reliability (i.e. a maximum of a 3-day gap between the day of the PdG rise and the previous sample; median: 2, range: 0-3) and for which at least one picture was available per phase. We used a total of 10 cycles for the face (2 cycles for 2 females, 1 cycle for 6 females) and 8 for the hindquarters (1 cycle per female). A median of 12 images were available per 28-day ovarian cycle for facial skin (range: 10-15) and 11 for hindquarter skin (range: 7-14).

We performed general linear mixed models (GLMMs) to examine whether R/G varies in such a way as to reveal information about the timing of the fertile phase. GLMM is an extension of the general linear model that accounts for repeated measurements of the

same subject and for unbalanced sample size by including random factors in the model. We analyzed the effect of a continuous fixed variable, “day to estimated fertile phase” on R/G values and included “female identity” as random factor, with “cycle number” included as a nested random factor in facial color analyses. In this analysis, the 5 days of the fertile phase were all numbered 0; the day directly preceding the fertile phase was labelled day -1, the day directly following it labelled day 1, and so on (Higham *et al.* 2008, 2009). First, we tested whether R/G throughout the 28-day ovarian cycle follows a quadratic curve (i.e. highest values reached at mid-cycle when the fertile phase occurs). Because GLMMs test for linear relationships, we squared the numbers of the scale “day to estimated fertile phase” (Higham *et al.* 2008, 2009). Next, in order to verify whether R/G values were higher during the fertile phase compared to each of the other 2 phases, we tested the effect of the “day to estimated fertile phase” on R/G values during the 10-day periods spanning 2 of the 3 defined phases (fertile vs. pre-fertile, and fertile vs. post-fertile). Given potential problems associated with GLMMs and samples sizes as small as ours, we also carried out non-parametric statistics (Friedman tests with post-hoc Wilcoxon signed-rank tests) using one cycle per female (the cycles for which R/G data was available for both facial and hindquarter skin) to confirm our results. The two types of analysis gave results with similar levels of statistical significance and we therefore present only the results of the GLMMs here. Statistical analyses were undertaken in SPSS 17.0. All statistical analysis were two-tailed and significance levels set at $p < 0.05$.

RESULTS

R/G of both the face and the hindquarters varied significantly throughout the ovarian cycle when the entire 28 days of the cycle were considered; R/G values rose as the probability of fertility increased and fell as the probability of fertility decreased (facial skin: $F=13.914$, $p < 0.001$; hindquarter skin: $F=5.977$, $p=0.017$; Figure 5.3). Facial R/G was significantly higher during the fertile phase compared to the 2 other phases (fertile vs. pre-fertile: $F=23.257$, $p < 0.001$; fertile vs. post-fertile: $F=8.958$, $p=0.005$), but no

such pattern was found for hindquarter R/G (fertile vs. pre-fertile: $F=2.932$, $p=0.097$; fertile vs. post-fertile: $F=4.102$, $p=0.053$) (Figure 5.4).

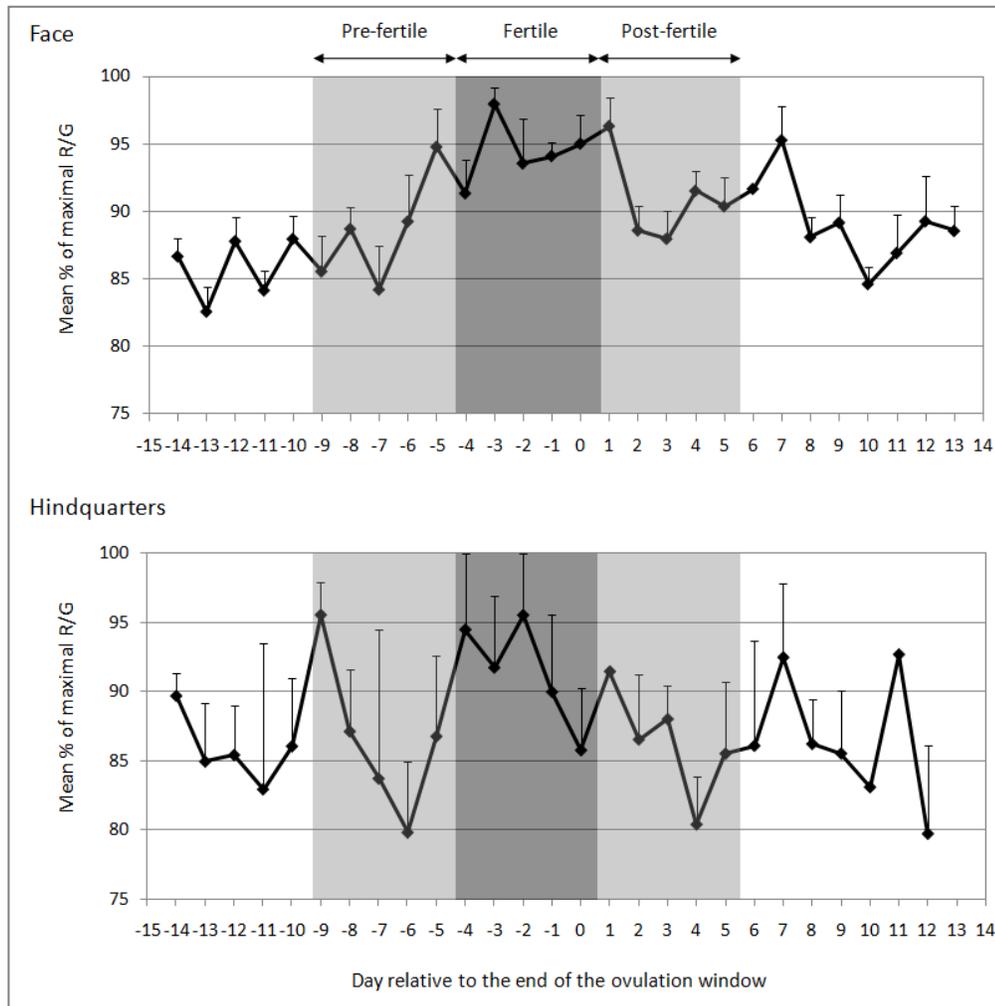


Figure 5.3: Composite sexual skin color profile throughout the ovarian cycle. Values represent the mean percentage of maximum R/G reached for each cycle. $N=10$ cycles for facial skin, $N=8$ cycles for hindquarter skin. Values represent means + SEM.

DISCUSSION

Using an objective and quantitative measure of color, along with estimates of ovulation date based on measurements of fecal progesterone and estrogen metabolite levels, we have shown that red skin coloration (R/G) for two regions of free-ranging female rhesus macaque sexual skin significantly varies throughout the ovarian cycle in such a way that

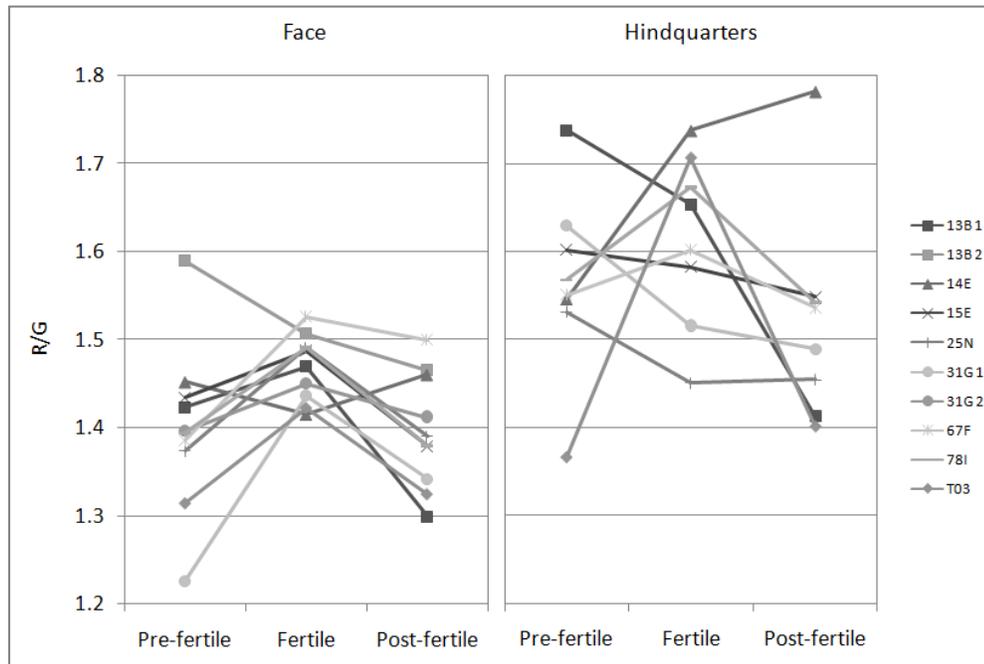


Figure 5.4: Red to green ratio for the cycles of individual females for the 3 defined phases. N=10 cycles for facial skin, N=8 cycles for hindquarter skin. Female identities are given in the figure legend.

R/G values increase as the probability of fertility rises. Facial R/G values were significantly higher during the fertile phase compared to the 5-day periods immediately preceding and following it, but such a pattern was not found for hindquarter R/G. Therefore, although sexual skin color appears to contain general information about the probability of fertility during the ovarian cycle in rhesus macaques, only facial skin color seems to contain reliable information about its timing. Skin color in this species, which lacks a prominent swelling, therefore appears to contain similar graded information (Nunn 1999a) about the timing of the fertile phase to swelling size in other catarrhine primates (e.g. Brauch *et al.* 2007, Deschner *et al.* 2004, Higham *et al.* 2008).

Previous descriptive studies using subjective color measures have also reported that hindquarter color varies throughout the ovarian cycle and is most intense during mid-cycle (the presumed time of the fertile phase) in single-caged rhesus macaque females (Baulu 1976, Czaja *et al.* 1977). Our results suggest that the period during which the highest R/G values are reached includes, but might exceed, the fertile phase and thus

only contains partial information regarding its timing. In the only other study to combine detailed hormonal data with an objective measure of hindquarter sexual skin color, Higham *et al.* (2008) showed that, in olive baboons, the color of the sexual swelling does not contain information regarding the timing of the fertile phase. Although more studies are needed, it appears that in cercopithecines color changes in the skin of the anogenital region and its surrounding areas contain some information regarding the probability of fertility, but perhaps only in the absence of sexual swellings.

In addition to color in the hindquarters, Baulu (1976) also examined facial coloration in rhesus macaques and found that it did not show cycle-related changes. In contrast, our results suggest that facial color change contains reliable information about the timing of the fertile phase in this species. The discrepancy between these studies may be attributed to the accuracy of measurements. Baulu (1976) measured color based on weekly observer ratings and estimated the timing of ovulation from menstruation date, both of which might not produce reliable data. Our results for facial coloration are in accord with studies in other primate species: facial skin was reddest during the periovulatory period of Japanese macaques (Fujita *et al.* 2004) and mandrills (*Mandrillus sphinx*; Setchell *et al.* 2006), although it should be noted that these studies used either an objective measure of color (Setchell *et al.* 2006) or reproductive status (Fujita *et al.* 2004), but not a combination of the two. More studies using objective measures to investigate the role of color change as a sexual signal in areas outside the anogenital region are clearly needed.

In order to establish whether skin color change in rhesus macaques acts as a signal of the timing of the fertile phase, it is crucial to determine whether males can perceive and interpret the information contained therein (Maynard-Smith & Harper 2005, Snowdon 2004). An effective way to achieve this is with an experimental approach that examines the impact of skin color variation on male behavior in isolation from other potential signals and cues of female reproductive status (e.g. female behaviors; Engelhardt *et al.* 2005). In pioneering experiments, Waite *et al.* (2006) showed that single-caged rhesus macaque males gaze longer at red than non-red images of female hindquarters (but

showed no difference for female faces), while Deaner *et al.* (2005) found no effect of skin redness in the motivation of rhesus macaque males (as measured by juice sacrifice) to view female faces or hindquarters. As detailed reproductive hormone data were unavailable in these two experiments, it is unknown exactly what stage of the ovarian cycle the images used represented, which could have influenced results. Male rhesus macaques do pay selective attention to red color associated with pregnancy in images of female faces (Gerald *et al.* 2009), thus red facial coloration is able to attract male attention. However, female skin color may contain information other than the timing of the fertile phase, such as age (Setchell & Wickings 2004, facial color: Setchell *et al.* 2006, swelling color: Strum & Western 1982), competitive ability (facial color: Waitt *et al.* 2006; but see Setchell *et al.* 2006), or parity (swelling color: Gauthier 1999, Higham *et al.* 2008, but see Setchell & Wickings 2004; facial color: Setchell *et al.* 2006), which may or may not be perceived by males (e.g. Setchell & Wickings 2004). In order to investigate skin color change as a signal of the timing of the fertile phase in this species further, more experiments are required using stimuli based on detailed reproductive hormone data. Future experiments should also ideally be designed in a manner that takes into account the specifics of the rhesus visual system (Higham *et al.* 2010, Stevens *et al.* 2009).

If skin color does act as a visual signal of the timing of the fertile phase, it remains unclear why rhesus macaques have secondarily lost sexual swellings in their evolution only to express the information about the timing of the fertile phase with a different signal. Perhaps the costs of color change are less than those associated with swellings (e.g. increased body weight, parasite loads, risks of injuries, and water retention; reviewed in Nunn 1999b). As skin color change in the perineal area may be less conspicuous than swelling size, it may be more visible if it covers a larger skin surface: legs, thighs, tails and face. The sexual skin on the chest and abdomen of gelada baboons has been explained by the large amount of time this species spends sitting on the ground feeding, which hides the anogenital area (Dixson 1983, 1998). This explanation could also apply to rhesus macaques since they may be one of the most terrestrial macaque species (Napier & Napier 1967); wild rhesus macaques spend a significant amount of

time feeding on herbs and grass in some populations (Goldstein & Richard 1989), though there is variation in diet and habitat use between sites (e.g., Lindburg 1977, Seth *et al.* 2001). Although we know little about the ecological conditions under which rhesus macaques evolved, it is likely that an ecological force would be at play in the evolution of a sexual signal in the skin in the upper body. If color change is more visible to potential male receivers in the face than in the hindquarters in rhesus macaques, it may be that facial skin color change is more likely to have been selected as a reliable signal of the timing of the fertile phase, as suggested by our results.

It is important to note that changes in color may occur more quickly and less predictably than changes to the size of a swelling since stress, emotion and social interactions may affect blood flow, and thus skin redness, in a short-term manner independent of reproductive hormones (Bradley & Mundy 2008, Changizi *et al.* 2006). If the information contained in color change can be interpreted by males, this information could perhaps be used more effectively by those males who can monitor females on a regular basis (e.g. during a long consortship: Higham *et al.* 2008). Moreover, as baseline and maximal colors vary between females in this species (Brent *et al.* unpublished data), previous experience with a given female may be crucial to the interpretation of the signal. As proposed by Higham *et al.* (2009), information regarding the timing of the fertile phase may therefore be unevenly distributed among males, which may potentially allow females to alter costs and benefits of male monopolization and bias paternity toward preferred males (Nunn 1999a). A combination of behavioral and genetic data, along with objective measurements of hormones and color, may shed light on the function of sexual skin color in rhesus macaques, and lead to a greater general understanding of the evolution of sexual signalling in primates.

POSTFACE

Les données présentées dans cet article ont été utilisées dans deux projets de collaboration initiés et menés par Dr. James Higham (University of Chicago). Dans un

premier temps, en collaboration avec Dr. Martin Stevens (Cambridge University), nous avons cherché à vérifier si la variation de couleur mesurée était perçue par le système visuel des macaques rhésus, en utilisant une méthode d'analyse tout récemment proposée (Stevens *et al.* 2009). Les résultats montrent que le changement de couleur de la peau du visage des femelles au moment de la phase fertile est perçu par leur système visuel, mais que c'est le changement de luminance qui est perçu et non pas le changement de « rougeur ». En d'autres termes, la peau du visage est perçue comme devenant de plus en plus foncée au moment de l'ovulation (Higham *et al.* 2010). L'article a été accepté pour publication dans le périodique scientifique *Behavioral Ecology*.

Dans un deuxième temps, en collaboration avec Kelly Hughes, doctorante, et Dr. Laurie Santos (Yale University), nous avons cherché à vérifier si le changement de couleur constituait un signal sexuel, c'est-à-dire que la perception visuelle du changement de couleur du visage provoquait une réponse comportementale de la part des mâles. Des images de visage de femelles ont été présentées aux mâles de Cayo Santiago afin de vérifier s'ils fixaient plus longtemps les images collectées pendant la fenêtre ovulatoire de leur cycle ovarien que celles collectées pendant les phases pré- et post-fertile. Les résultats montrent que les mâles du groupe de résidence des femelles (groupe V) regardaient significativement plus longtemps les images des visages des femelles en ovulation, mais pas les autres mâles de l'île (Higham *et al.* resoumis). Par conséquent, cela montre que le changement de couleur est un signal visuel du moment de la phase fertile, mais que la familiarité avec la femelle donne un avantage aux mâles. L'article, en préparation, est destiné à être soumis au périodique scientifique *Current Biology*.

**6. CO-ALIMENTATION TOLÉRÉE ENTRE LES PARTENAIRES
SEXUELLES CHEZ LE MACAQUE RHÉSUS**

RÉSUMÉ

L'échange de sexe contre des ressources ou des services a été montré chez plusieurs espèces animales, incluant l'humain. Toutefois, il y a peu de preuves que cela s'applique aux primates non-humains. Pourtant, les liaisons sexuelles constituent le contexte idéal pour échanger des accouplements contre des services de qualité. Pour étudier cette question, nous avons vérifié si les mâles macaques rhésus de Cayo Santiago étaient plus tolérants envers leurs partenaires de liaisons qu'envers les autres femelles. Nous avons présenté un dispositif expérimental pouvant facilement être monopolisé qui contenait un nombre limité de morceaux de fruit prisé à des paires mâle-femelle, en liaison ou non, qui étaient isolées du groupe. Tel que prédit, les femelles en liaisons étaient significativement plus tolérées au dispositif expérimental que les autres femelles, et obtenaient ainsi significativement plus de nourriture. En outre, les femelles dominantes ont montré significativement moins d'intérêt envers le dispositif. En somme, il semble que les femelles peuvent obtenir des bénéfices immédiats en formant des liaisons sexuelles avec les mâles chez le macaque rhésus, mais que ces bénéfices sont plus intéressants aux yeux des femelles subordonnées, probablement parce que leur statut social limite l'accès aux ressources prisées chez cette espèce très despotique.

INTRODUCTION

En théorie, la sélectivité des femelles quant à leurs partenaires sexuels mâles peut se faire sur deux catégories de bénéfices que les mâles sont susceptibles de leur apporter (Andersson 1994, Paul 2002). Les bénéfices indirects augmentent la qualité génétique et la probabilité de santé et de reproduction des rejetons. Les femelles choisissent alors, par exemple, des partenaires de haute qualité génétique. Quant aux bénéfices directs, ils augmentent la probabilité immédiate des femelles de se reproduire. Chez les oiseaux et les insectes, par exemple, des bénéfices directs peuvent découler de l'offrande de nourriture comme cadeau nuptial par les mâles, cette valeur nutritive ajoutée augmentant le nombre et la taille des œufs produits (p. ex. Gonzalez-Solis *et al.* 2001, Gwynne 1984,

2008, Seymour & Sozou 2009). Certains auteurs ont proposé que les bénéfices directs soient plus importants que les bénéfices indirects puisqu'ils affectent de manière immédiate la fertilité, la santé et le succès reproductif des femelles (Hadfield *et al.* 2006, Paul 2002, Price *et al.* 1993). L'accès à des bénéfices directs liés à la reproduction a été observé chez plusieurs espèces animales (Andersson 1994), incluant l'humain (Buss 1994), mais peu d'études ont vérifié si cela pouvait s'appliquer aux primates non-humains (voir Manson 2007, Paul 2002).

Pourtant, dans un contexte de vie en groupe multimâle-multifemelle typique des primates où les mâles dominant les femelles (Melnick & Pearl 1987, Wrangham 1987), les mâles sont en mesure d'offrir aux femelles des services de qualité à relativement peu de frais, comme le toilettage, la protection, la priorité d'accès aux ressources, etc. En effet, chez plusieurs espèces, l'accès des femelles aux alliés et aux ressources est déterminé par une hiérarchie de dominance linéaire et rigide imposant des contraintes importantes aux subordonnées (Sterck *et al.* 1997, van Schaik 1989). Les femelles subordonnées investissent alors une part importante de leur temps à toiletter les femelles dominantes afin d'obtenir de tels services en retour (Barrett & Henzi 2006, Chapais 1995, Schino 2001, 2007, Seyfarth 1977). Il existe peu d'études montrant que les mâles offrent ce genre de services aux femelles (p. ex. Dubuc & Chapais 2007), probablement parce que les femelles sont rarement des alliées compétentes aux yeux des mâles (voir Chapais 2006). La situation pourrait toutefois s'inverser quand elles entrent en période d'œstrus (Walters & Seyfarth 1987), l'accouplement étant très prisé par les mâles. Si les accouplements peuvent être échangés contre d'autres services (p. ex. Gumert 2007), les femelles en œstrus pourraient alors avoir accès temporairement aux alliés les plus puissants, les mâles dominants, ce qui pourrait être d'autant plus avantageux pour les femelles subordonnées. L'échange réciproque serait d'autant plus probable que, chez plusieurs espèces de primates, mâles et femelles peuvent former des liaisons sexuelles (traduction de *consortship*) pendant plusieurs jours (Carpenter 1942, Manson 1997, Chapitres 3 et 4) et que l'on sait que la durée d'une relation et la disponibilité permanente des partenaires sont de nature à augmenter les probabilités de réciprocité et

favoriser les opportunités de coopération (Axelrod & Hamilton 1981, Brosnan & De Waal 2002, Sachs *et al.* 2004, Schino & Aureli 2009, St-Pierre *et al.* 2009).

Quelques auteurs ont proposé que les femelles puissent obtenir des bénéfices en formant des liaisons dans les espèces formant des groupes multimâle-multifemelle (Rasmussen 1985, Takahata 1982, van Noordwijk 1985), mais peu l'ont démontré (Manson 2007), du moins pour les liaisons hétérosexuelles (en ce qui a trait aux liaisons homosexuelles, voir Chapais & Mignault 1991, Vasey 1996). Jusqu'à récemment, les seuls indices disponibles provenaient des travaux de Janson (1984, 1986, 1994) qui a montré que, chez les capucins bruns (*Cebus apella*), les femelles en œstrus préféraient les mâles alphas dans les populations où ces mâles pouvaient monopoliser les sites alimentaires, mais s'accouplaient avec des mâles de rangs variés dans les populations où les ressources étaient plus dispersées et accessibles à tous. En ce qui a trait au premier cas, les résultats furent interprétés en tant qu'un échange d'accouplement pour l'accès aux sites alimentaires (Janson 1994, Manson 2007, Paul 2002). Plus récemment, Gomes & Boesch (2009) ont montré que chez les chimpanzés (*Pan troglodytes*), les mâles qui partageaient de la viande avec des femelles augmentaient leurs probabilités de s'accoupler avec celles-ci lorsqu'elles devenaient en œstrus; l'échange était donc différé. Il y a toutefois des indices que le partage de nourriture entre partenaires sexuels ait lieu chez les espèces de primates solitaires et monogames. Van Noordwijk & van Schaik (2009) ont montré que chez l'orang-outang (*Pongo pongo*), une espèce solitaire, les partenaires de liaison sexuelle partageaient de la nourriture, et ce, même si la ressource échangée était abondante et dispersée dans le milieu. Le partage de nourriture a également été observé entre les partenaires de couple chez les espèces monogames, comme chez les gibbons, *Hylobates lar* (Fox 1984), et les singes-hiboux, *Aotus azarai* (Wolovich *et al.* 2008). Chez ces espèces solitaires et monogames, le but du partage semble être de montrer et de tester la force du lien entre les partenaires (van Noordwijk & van Schaik 2009, Wolovich *et al.* 2008) plutôt que d'augmenter l'apport nutritif des femelles.

Dans la présente étude, nous tenterons de vérifier si les femelles en œstrus formant des liaisons sexuelles peuvent obtenir un accès prioritaire une nourriture de qualité pouvant facilement être monopolisée par le partenaire mâle chez le macaque rhésus (*Macaca mulatta*), une espèce formant des groupes multimâle-multifemelle. Chez cette espèce, la hiérarchie de dominance des femelles est de type despotique et linéaire et limite grandement l'accès des femelles subordonnées aux ressources (Sterck *et al.* 1997, van Schaik 1989). Par conséquent, accompagner son partenaire mâle alors qu'il s'alimente pourrait augmenter l'accès de la femelle aux ressources prisées pouvant être monopolisées, une telle co-alimentation tolérée (Bélisle & Chapais 2001) étant une forme passive de partage alimentaire (Feistner & McGrew 1989). Pour tester cette hypothèse, nous avons utilisé une approche expérimentale dans un groupe de la population semi-libre de Cayo Santiago. Étant donné que la coopération peut impliquer l'échange de services de diverses natures, de manière immédiate ou différée (Barrett & Henzi 2006, Brosnan & De Waal 2002, Schino & Aureli 2009, Schino *et al.* 2003, Seyfarth & Cheney 1988, Sussman & Garber 2007), cette approche a permis de contrôler la nature exacte et le moment de la coopération. De plus, cela nous a permis de tester des paires d'individus en liaison ou non qui s'étaient formées naturellement. Comme les animaux ne coopérant pas nécessairement avec tous leurs congénères (Melis *et al.* 2006, St-Pierre *et al.* 2009), le fait que les paires étaient naturelles pourrait être particulièrement important.

La co-alimentation tolérée a été testée à l'aide d'un dispositif expérimental contenant une quantité très limitée de nourriture prisée et pouvant facilement être monopolisé par le mâle (voir Feistner & McGrew 1989). La co-alimentation était donc tributaire de la tolérance du mâle à l'égard de la femelle autant que de la témérité de celle-ci, la prémisse de l'étude étant que ces deux variables sont positivement corrélées. L'hypothèse nulle était que le mâle, toujours plus dominant par rapport à la femelle, monopolisera l'accès au dispositif dans tous les cas. L'hypothèse de départ était que les femelles en liaisons sexuelles seront plus tolérées par le mâle que les femelles des autres paires testées, c'est-à-dire qu'elles obtiendraient plus de nourriture, qu'elles seraient plus souvent au dispositif en même temps que les mâles et qu'elles y arriveraient plus

souvent les premières. Afin de vérifier si la co-alimentation était liée à la tolérance mâle plutôt qu'à la simple témérité femelle, nous comparerons les niveaux de co-alimentation tolérées observés entre les femelles dominantes et les autres femelles du groupe; la prémisse étant que les femelles dominantes sont plus téméraires. Afin de vérifier si c'est bel et bien la formation de liaisons plutôt que le statut de la femelle (en œstrus ou non) qui influence le niveau de tolérance du mâle, nous vérifierons si les femelles des paires non en liaison où la femelle était en œstrus ont été tolérées au dispositif alimentaire.

MÉTHODE

Site et sujets d'étude

L'étude portait sur le groupe V de la population semi-libre de Cayo Santiago (Caribbean Primate Research Center, ou CPRC) au cours de la saison de reproduction 2009 (mai-juillet). Le groupe était composé de 29 femelles adultes ou adolescentes et sexuellement actives (3 ans et plus), et de 25 mâles adultes ou adolescents (4 ans et plus). Tous les membres sexuellement actifs du groupe étaient connus individuellement. Les singes étaient approvisionnés avec des croquettes commerciales en matinée (autour de 7h00 ou 8h00; horaire du CPRC) distribuée dans un dispositif de 1 x 2 m² situé au sein d'un enclos dont l'accès pouvait facilement être monopolisé par les individus dominants. Les singes complètent leur diète avec certaines feuilles, insectes, et baies trouvés sur l'île (Marriott 1988). Les données comportementales étaient collectées pendant cinq jours sur sept et les expériences avaient lieu deux jours par semaine, non consécutifs, afin d'éviter un trop haut niveau d'accoutumance des animaux.

Les expériences ont été réalisées sur toutes les paires mâle-femelle, en liaison ou non, dont les membres étaient en proximité et relativement isolées des autres membres du groupe. La proximité a été fixée à 2 m ou moins (facile de s'atteindre en un bond) pour les paires proches du groupe et à 5 m ou moins (facile de s'atteindre rapidement en se précipitant) pour les paires très isolées du groupe. Ces paires étaient considérées comme

étant en proximité par choix plutôt que par hasard. À notre connaissance, aucune paire n'était en conflit au moment de l'expérimentation. Les paires étaient testées une fois par jour seulement, mais les mêmes individus et mêmes paires peuvent avoir été testés plusieurs fois au cours de l'étude.

La hiérarchie de dominance des femelles a été établie par Laurent Brent (Brent 2010, Brent *et al.* 2011) et confirmée par nos propres observations. Afin de tester l'effet de la dominance des femelles sur la co-alimentation, nous avons comparé les femelles les plus dominantes avec les autres femelles du groupe. Les femelles de rang 1 à 6 ont été considérées comme les femelles dominantes. Il s'agit de la femelle alpha, de ses deux filles, de sa sœur et ses deux tantes (voir Figure 1.2).

Définition d'œstrus et de liaison sexuelle

Tous les membres du groupe étaient observés lors d'un balayage instantané (« scan ») (Altmann 1974, Martin & Bateson 1986) du groupe chaque matin afin de repérer toutes les femelles en œstrus et d'identifier leurs partenaires de liaison, le cas échéant. Les femelles en œstrus étaient vues au moins une fois à chaque intervalle de 2 h au cours de la journée entre 7h00 et 14h00 ou 7h00 et 17h00 (horaire imposé par le CPRC) pour vérifier si leurs liaisons étaient les mêmes ou non. Des critères flexibles de définition d'œstrus ont été utilisés sur le terrain (couleur de la peau, agitation, proximité avec les mâles, etc.). Nous notions systématiquement toutes les interactions sexuelles et les bouchons spermatiques observés à tout moment de la journée (« *all occurrence sampling* ») (Altmann 1974, Martin & Bateson 1986). Un mâle et une femelle testés étaient considérés comme étant en liaison s'ils étaient ensemble pendant plusieurs heures avant et/ou après la séance expérimentale, ou s'ils s'accouplaient au moment de l'expérimentation. Le fait qu'une femelle testée ait été en œstrus et en proximité d'un mâle ne suffisait donc pas à considérer la paire testée comme étant en liaison.

Dispositif expérimental

Nous avons utilisé des morceaux de noix de coco d'un pouce cube, un fruit qui pousse sur l'île et qui est très prisé par les singes, mais qu'ils ont rarement l'occasion de manger en raison de la difficulté d'accès à sa chair. Quatre morceaux de fruit étaient placés dans deux boîtes opaques rouges (2 morceaux par boîte) de 15 x 15 x 15 cm³. Ce nombre de morceaux était suffisant pour créer une motivation pour les individus et évitait tout risque de satiété et de perte d'intérêt pendant la séance (Feistner & McGrew 1989) en plus de réduire les risques d'interposition par d'autres membres du groupe. Dans chaque boîte, les morceaux de fruit étaient mélangés avec 50 feuilles de buisson fraîches collectées sur l'île. Cela avait pour but d'augmenter la durée de la période d'alimentation (Bélisle & Chapais 2001) et de maintenir l'intérêt des individus après qu'ils aient mangé les quatre morceaux. Les deux boîtes étaient solidement attachées à deux perches de bois de 80 cm et les deux boîtes étaient séparées de 50 cm. Les boîtes étaient suffisamment éloignées pour éviter que les mâles puissent chercher dans les deux en même temps, mais suffisamment rapprochées pour qu'ils puissent les toucher toutes les deux et aisément repousser une femelle approchant l'autre boîte; le dispositif expérimental pouvait donc facilement être monopolisé (Bélisle & Chapais 2001). L'utilisation de deux boîtes a permis d'augmenter la taille du site alimentaire artificiel et de créer différents niveaux de tolérance (présence à la même boîte vs à différentes boîtes).

Procédure

Les séances expérimentales s'effectuaient approximativement entre 13h00 et 14h00. Comme le groupe avait eu accès au distributeur de nourriture commerciale quelques heures avant, les individus n'étaient ni affamés ni à pleine satiété. Trois expérimentateurs ont réalisé les expériences. Le premier agissait comme caméraman et enregistrait l'ensemble de la séance expérimentale. Le second présentait la nourriture aux singes en s'assurant que les deux membres de la paire étaient témoins du dépôt des

4 morceaux de nourriture dans les deux boîtes, les déposants un à la fois. Les individus étaient autorisés à approcher le dispositif expérimental dès que le deuxième expérimentateur s'en éloignait. Le troisième expérimentateur notait l'identité des individus, le statut reproducteur de la femelle (en œstrus ou non) et le type de paire que les partenaires formaient (en liaison ou non). Le caméraman enregistrait la séance jusqu'à ce que le mâle et la femelle aient quitté la zone entourant le dispositif.

Mesures de co-alimentation

Les mesures suivantes ont été extraites lors de la visualisation des enregistrements vidéo : l'ordre d'arrivée au dispositif, le nombre de morceaux de noix de coco obtenus par chacun des deux partenaires et la durée de la présence simultanée au dispositif, soit à la même boîte, soit à des boîtes différentes. Un individu était considéré comme étant à une boîte dès qu'il y touchait. Les membres de la paire ont été considérés comme étant au dispositif ou à la même boîte dès qu'ils y touchaient en même temps, même pour un bref instant, sans qu'il y ait soumission ou agression.

Les mâles se sont rendus au dispositif expérimental dans tous les tests, mais les femelles n'y sont pas systématiquement allées. Quatre niveaux de tolérance ont été établis; niveau 0 : la femelle ne s'est pas rendue au dispositif expérimental, ce qui montre une crainte de la femelle, une absence de tolérance de la part du mâle, ou encore, un manque d'intérêt; niveau 1 : la femelle s'est rendue au dispositif, mais en l'absence du mâle, ce qui suggère qu'elle ne craint pas les représailles (tolérance différée); niveau 2 : la femelle s'est rendue au dispositif en même temps que le mâle, mais les deux vont à des boîtes différentes; niveau 3 : la femelle a été à la même boîte que le mâle (niveau de tolérance maximal).

Analyses statistiques

Nous avons testé 44 paires, dont 22 en liaison. Les 22 paires qui n'étaient pas en liaisons incluaient 4 paires dont la femelle était en œstrus mais sans qu'il y ait liaison sexuelle (4 femelles et 4 mâles différents). Les paires étaient formées par un total de 11 mâles différents, dont 2 mâles adolescents natifs (moyenne : 4,0 tests/mâle, écart : 1-9;) : 8 mâles différents pour les liaisons et 10 pour les autres paires formées, 7 mâles ont été testés dans les deux contextes. Les paires étaient formées par un total de 20 femelles différentes (moyenne : 2,2 tests/femelle, écart : 1-10) : 12 femelles différentes pour les liaisons et 11 pour les autres paires; 5 femelles ont été testées dans les deux contextes. Un total de 29 différentes paires mâle-femelle a été testé et 4 paires ont été testées dans les deux contextes. Les 6 femelles les plus dominantes ont été impliquées dans le quart des tests (11 sur 44).

Les analyses ont été réalisées avec des *General Linear Mixed Models* (GLMM) afin de prendre en considération la répétition des mâles individus mâles et femelles composant les paires testées (facteurs aléatoires). Les analyses ont été réalisées avec le programme SPSS 17.0 et le niveau de signification a été fixé à $p < 0,05$.

RÉSULTATS

Les séances ont duré en moyenne 57 secondes (médiane : 37, écart : 9-237). Les mâles sont restés en moyenne 36 secondes au dispositif (médiane : 17, écart : 2-237), et les femelles, 25 secondes (médiane : 11, écart : 2-111), le cas échéant. Lors de la coalimentation, les partenaires ont été en même temps au dispositif pendant 12 secondes (médiane : 5, écart : 1-69), et à la même boîte, 5 secondes (médiane : 7, écart : 1-8). Tous les mâles testés étaient des mâles centraux, dominants et intermédiaires.

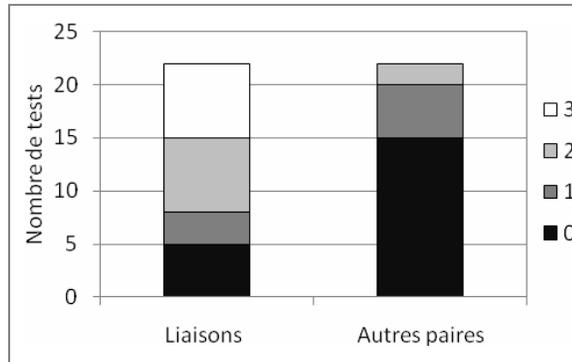


Figure 6.1 : Comparaison de la fréquence à laquelle les 4 niveaux de tolérance (de 0 à 3) ont été atteints entre les femelles en liaison et les autres paires testées

Les femelles des paires en liaison ont été davantage tolérées par le mâle au dispositif expérimental que les femelles des autres paires testées (niveaux 0-3; $F=23,293$, $p<0,001$; Figure 6.1). Seules des femelles de paires en liaison ont atteint un niveau de tolérance de 3 (Figure 6.1). Parmi les 4 paires non en liaison où la femelle était en œstrus, la femelle s'est rendue au dispositif (et a obtenu de la nourriture) dans un seul cas, atteignant un niveau de tolérance de 2.

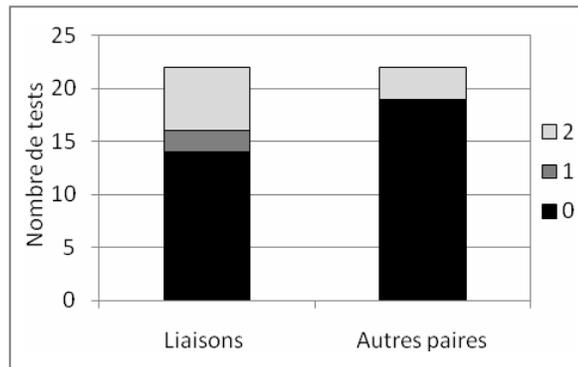


Figure 6.2 : Comparaison du nombre de morceaux de fruit obtenus par les femelles (de 0 à 2 morceaux) entre les paires en liaison et les autres paires testées.

Les femelles des paires en liaison ont obtenu significativement plus de morceaux de fruit que celles des autres paires testées ($F=4,858$, $p=0,034$; Figure 6.2). Cette différence est directement liée au niveau de tolérance du mâle. En effet, il y a une corrélation

positive entre le niveau de tolérance et le nombre de morceaux obtenus ($F=17,419$, $p<0,001$). Il est toutefois à noter que la majorité des femelles n'a pas obtenu de morceaux de fruit, peu importe le type de paires formées, et qu'aucune femelle n'a obtenu plus de 2 morceaux de fruit, soit le contenu d'une des deux boîtes (Figure 6.2).

Parmi les femelles qui ont été au dispositif, il n'y a pas de différence entre les types de paire dans le nombre de fois que la femelle est arrivée la première au dispositif expérimental ($F=1,592$, $p=0,225$). De plus, l'ordre d'arrivée au dispositif n'influait pas le nombre de morceaux obtenus ($F=3,373$, $p=0,082$).

Finalement, il n'y a pas de différence des niveaux de tolérance entre les femelles dominantes et les autres femelles du groupe si toutes les paires sont considérées ($F=0,388$, $p=0,540$). Toutefois, si seules les liaisons sexuelles sont considérées, les femelles dominantes ont atteint des niveaux de co-alimentation tolérée plus faibles que les autres femelles du groupe ($F=9,565$, $p=0,016$) (Figure 6.3).

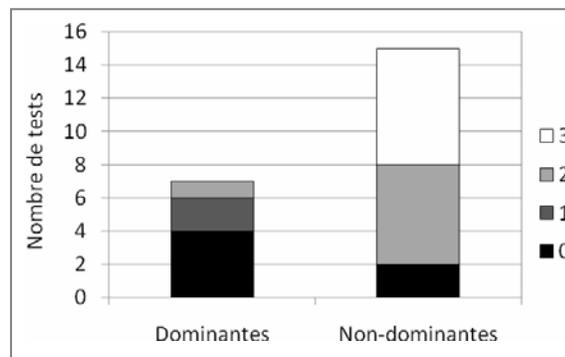


Figure 6.3 : Comparaison de la fréquence à laquelle les 4 niveaux de tolérance (de 0 à 3) ont été atteints au sein des liaisons sexuelles entre les femelles dominantes et les autres femelles du groupe.

DISCUSSION

En utilisant une méthode expérimentale sur la population semi-naturelle de macaques rhésus de Cayo Santiago, nous avons montré que les femelles en œstrus pouvaient

obtenir des services de qualité, comme le partage passif de nourriture prisée, par leur partenaire de liaison sexuelle. En effet, les femelles en liaison ont été plus tolérées au dispositif expérimental et ont ainsi obtenu plus de morceaux de fruit que les autres femelles. Étant donné que les femelles des paires non en liaison où la femelle était en œstrus n'ont généralement pas été tolérées au site alimentaire, il semble que ce soit bien la formation d'une liaison et non pas le fait que les femelles soient en œstrus qui ait généré la tolérance du mâle. Par conséquent, les femelles pourraient avoir des bénéfices immédiats à former des liaisons sexuelles avec des mâles, tel que proposé par d'autres auteurs (Small 1990, van Noordwijk 1985). Il reste toutefois à déterminer si la tolérance du mâle est suffisante pour permettre aux femelles en liaison d'obtenir de tels bénéfices dans un contexte de compétition alimentaire de groupe, comme dans le cadre de relations affiliatives (Chapais 1986, Dubuc & Chapais 2007, King *et al.* 2008). En effet, l'inhibition des femelles pourrait faire en sorte qu'elles ne profitent pas de la tolérance des mâles. Si c'est le cas, il est probable que les mâles dominants soient ceux en mesure d'offrir le plus grand accès aux ressources alimentaires.

Les femelles non dominantes ont montré plus d'intérêt envers le dispositif expérimental que les femelles les plus dominantes du groupe. Étant donné que les femelles dominantes sont plus téméraires et moins inhibées par les mâles dominants que les femelles subordonnées, ce résultat confirme que c'est bel et bien la tolérance du partenaire mâle qui a permis la co-alimentation. En outre, cette observation appuie d'autant plus l'idée que les femelles pourraient obtenir des bénéfices immédiats en formant des liaisons. En effet, les femelles dominantes pourraient avoir accordé peu d'importance à la nourriture, leur statut élevé leur conférant déjà une priorité d'accès aux ressources alimentaires principales (les croquettes commerciales) (Chapais 1992, 1995, Pusey & Packer 1997, Schino 2001, Seyfarth 1977, van Schaik 1989). Par conséquent, si les bénéfices relatifs associés à la formation de liaison varient entre les femelles dominantes et subordonnées, cela pourrait influencer les critères de sélectivité qu'elles utilisent (voir Chapitre 4). Les femelles pourraient faire des choix de partenaires liés à l'acquisition de bénéfices immédiats seulement dans les contextes où les services offerts ont de la valeur à leurs yeux. Dans le même ordre d'idées, des travaux réalisés

chez les capucins bruns ont montré que les femelles préféraient les mâles alpha seulement dans les populations où le mâle alpha pouvait monopoliser les ressources alimentaires principales, alors qu'elles s'accouplaient avec plusieurs mâles, de rang variable, là où les ressources étaient dispersées (Janson 1984, 1994, voir Manson 2007, Paul 2002).

Les mâles n'ont pas restreint leur propre accès au dispositif et à la nourriture. En effet, les mâles auraient facilement pu laisser leurs partenaires obtenir toute la nourriture en ne se rendant pas au dispositif. Or, les femelles en liaison n'ont pas toutes obtenu de la nourriture, elles n'ont jamais obtenu plus de la moitié des morceaux de fruit et elles ne sont pas arrivées plus souvent les premières au dispositif. Par conséquent, les femelles en liaison ont été plus tolérées au dispositif, mais cela ne s'est pas nécessairement traduit en accès à la nourriture. Il est probable que les femelles ayant utilisé des tactiques efficaces qui aient obtenu une part des quelques morceaux de fruit (Brennan & Anderson 1988, Deutsch & Lee 1991, Dubuc & Chapais 2007, Garber *et al.* 2009, Koenig 2002). Il semble que les partenaires de liaison soient entrés en compétition indirecte (ou de vitesse) plutôt qu'en compétition directe (ou agressive) (Janson & van Schaik 1988, van Schaik 1989), malgré leur différence de statut social, agissant donc comme s'ils étaient de rangs équivalents (levier social : Chapais 1995, Lewis 2002). Le partage de nourriture n'a donc pas été une forme d'offrande ou de cadeau nuptial de la part des mâles, contrairement à ce qui peut être observé chez les oiseaux et les insectes (Seymour & Sozou 2009). Le phénomène observé semble se rapprocher davantage du partage de nourriture observé chez les espèces de primates monogames (Wolovich *et al.* 2008) qui est la conséquence de la force du lien formé par les partenaires et de la tolérance mutuelle qui en découle.

En somme, les femelles en liaison sexuelle ont été plus tolérées par les mâles dominants, ce qui a augmenté leur possibilité d'obtenir de la nourriture, sans toutefois la leur garantir. Il semble qu'en suivant leur partenaire dans ses déplacements, les femelles peuvent obtenir des services comme l'accès à de la nourriture convoitée. Étant donné que les mâles n'ont pas restreint l'accès des femelles au dispositif, il semble que le

service offert par le mâle soit la tolérance, la co-alimentation n'étant qu'un service secondaire qui en découle. On peut imaginer que l'espace spatial entourant un mâle dominant soit de haute qualité et que de s'y trouver augmente temporairement la position sociale des femelles, même aux yeux du mâle, entraînant un levier social temporaire (Chapais 1986, 1995, de Waal 1989, Lewis 2002). La présence dans cet espace pourrait entraîner des bénéfices de trois manières pour les femelles : (1) en amenant la protection passive contre les agressions par les autres membres du groupe intimidés par le mâle (bouclier social) (p. ex. Rasmussen 1985, van Noordwijk 1985); (2) en augmentant l'échange de services entre elles et leur partenaire en raison de leur disponibilité (toilettage : Gumert 2007, interventions et coalitions : Vasey 1996); (3) en leur donnant l'accès à tout ce à quoi leur partenaire a accès, comme un accès prioritaire aux ressources alimentaires, une position plus centrale au sein du groupe, etc. (présente étude). Des méthodes expérimentales comme celle utilisée dans la présente étude pourraient être utilisées pour vérifier si ces autres services peuvent découler du maintien de la proximité physique avec un mâle.

7. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'objectif principal de cette étude était de vérifier ce qui détermine la paternité chez les macaques rhésus. Plus précisément, le but était de comprendre pourquoi la hiérarchie de dominance ne détermine pas, ou du moins seulement faiblement, la distribution annuelle de la paternité au sein des groupes chez cette espèce à reproduction saisonnière.

Tel que prédit par le modèle de la priorité d'accès (Altmann 1962), le rang de dominance des mâles et le degré de simultanéité des œstrus ont prédit la distribution de l'effort sexuel des mâles au niveau comportemental. Toutefois, cette relation n'est pas parfaite, les mâles non dominants ayant eu plus de partenaires que prédit. Plus encore, la combinaison de l'effet du rang et de la saisonnalité de la reproduction n'a pas prédit la distribution de la paternité au sein du groupe, des mâles intermédiaires ayant obtenu une part importante de la paternité. Trois éléments principaux, non mutuellement exclusifs, semblent expliquer pourquoi l'effort sexuel supérieur des mâles dominants ne s'est pas traduit en succès reproductif supérieur.

Le premier élément est lié au mode d'acquisition du rang de dominance chez cette espèce saisonnière. En effet, étant donné l'incapacité du mâle alpha de monopoliser une portion significative des femelles en œstrus, les mâles ont pris peu de risques pour atteindre un rang élevé, et ont plutôt fait la queue pour monter graduellement dans la hiérarchie par succession, tel que prédit par van Noordwijk et van Schaik (2004). Dans ce contexte, les mâles dominants étaient les mâles centraux les plus âgés du groupe, et des mâles plus familiers, ce qui semble influencer les deux éléments suivants.

Le deuxième élément est une conséquence de l'ajustement proximal des mâles au degré élevé de simultanéité des œstrus. En effet, il semble que, dans ce contexte, les mâles aient optimisé l'investissement de leur temps, énergie et spermatozoïdes en concentrant leur effort sexuel sur la fenêtre ovulatoire (plutôt que tout l'œstrus) et en sélectionnant les femelles de qualité supérieure, celle ayant le plus de chance de se reproduire. Les mâles dominants ont donc délaissé des opportunités d'accouplement au profit des autres mâles, mais seulement quand les probabilités de conception étaient faibles. Or, les mâles intermédiaires ont néanmoins obtenu une part importante des conceptions. D'une part,

certaines femelles de qualité inférieure mises de côté par les mâles se sont néanmoins reproduites. Il est possible que cela reflète un artefact de la captivité, l'apport alimentaire artificiel pourrait avoir augmenté la probabilité que ces femelles se reproduisent. D'autre part, la durée de monopolisation des femelles par les mâles dominants pourrait avoir été insuffisante pour couvrir toute la période de fertilité, c'est-à-dire pour éviter que le sperme du partenaire précédent soit encore viable au moment de l'ovulation. Nos résultats suggèrent que cette période pourrait être détectée grâce au changement de couleur de la peau du visage des femelles pendant le cycle ovarien. Il semble donc que les mâles intermédiaires aient eu un avantage au niveau de la compétition spermatique, probablement parce que leur jeune âge leur permet de produire un éjaculat de qualité supérieure.

Le troisième élément concerne les préférences des femelles. En effet, il semble que bien que les mâles dominants aient préféré les femelles dominantes, celles-ci leur aient résisté, préférant des mâles intermédiaires. Bien que nos résultats ne le montrent pas directement, cela appuie l'idée selon laquelle les femelles préfèrent les mâles moins familiers chez cette espèce (voir Paul 2002, Soltis 2004, Manson 2007). Fait intéressant, les femelles non dominantes, pour leur part, n'ont pas résisté aux mâles dominants, et semblent même plutôt avoir coopéré à la formation de liaisons sexuelles avec eux. Chez les macaques rhésus, la position hiérarchique des femelles modifie grandement le contexte dans lequel elles se reproduisent : les femelles dominantes ont un accès prioritaire aux ressources alimentaires de qualité, ont plus d'alliées et sont moins stressées que les femelles subordonnées. Ainsi, il est possible que le statut social des dominantes leur ait permis de résister à la coercition des mâles dominants et/ou ait fait en sorte qu'elles aient accordé moins d'importance aux bénéfices immédiats découlant de la formation de liaisons sexuelles avec les mâles, comme l'accès aux ressources alimentaires de qualité. Elles auraient ainsi pu se tourner vers des bénéfices indirects associés à l'accouplement avec des mâles moins familiers. L'effet du contexte sur le choix de partenaire a été montré chez d'autres groupes animaux (Jennions & Petrie 1997, Widemo & Saether 1999).

En somme, il semble que chez les macaques rhésus, la saisonnalité de la reproduction affecte le succès reproductif des mâles dominants à deux niveaux : de manière directe, en limitant la capacité de monopolisation et en forçant la sélectivité; et de manière indirecte, en leur donnant un désavantage au niveau de la compétition spermatique et de la sélectivité des femelles dominantes.

Par conséquent, nous prédisons que chez les espèces où les mâles atteignent leur rang par succession, la relation annuelle entre le rang de dominance et le succès reproductif pourrait dépendre de la variation de l'âge et de la durée de résidence entre les mâles du groupe, et de leur corrélation avec la dominance. Ainsi, nous prédisons que la corrélation entre rang et succès reproductif serait (1) positive si les mâles dominants étaient à leur apogée physique et/ou relativement non familiers; (2) négative s'ils sont vieux et familiers, et que les mâles non dominants sont jeunes et nouveaux; et (3) nulle si tous les mâles sont relativement du même âge et de la même durée de résidence (ou si l'âge et la résidence ne sont pas corrélés au rang, ce qui est très improbable chez cette espèce). Selon leur propre âge et/ou capacité compétitive et les caractéristiques des groupes qu'ils intègrent (nombre de mâles et de femelles, âge des mâles, etc.), les mâles pourraient avoir intérêt à faire la queue pour monter graduellement dans la hiérarchie ou à plutôt migrer fréquemment d'un groupe à l'autre. Toutefois, l'influence négative de l'âge (et, potentiellement, de la familiarité) des mâles dominants sur l'efficacité de la monopolisation pourrait être compensée dans les contextes où les mâles dominants peuvent offrir des services qui ont de la valeur aux yeux des femelles. Cette variation peut s'observer au niveau intra-groupe (hiérarchie de dominance femelle) ou inter-groupe. Par exemple, dans des contextes où les ressources seraient plus rares et pourraient être facilement monopolisées par le mâle alpha, les femelles dominantes pourraient former des liaisons coopératives avec ce mâle, lui donnant un avantage reproductif, même s'il est âgé et a une faible capacité compétitive.

Afin de vérifier les conclusions tirées dans cette thèse, il serait nécessaire de tester plus avant certaines choses. Premièrement, il faudrait vérifier que l'âge a un effet sur la qualité du sperme chez les primates (comme chez d'autres espèces), et si cela est

suffisant pour modifier la probabilité de fécondation. Deuxièmement, il serait nécessaire de vérifier directement si les femelles préfèrent la nouveauté, en isolant cet effet des facteurs confondants potentiels. Troisièmement, il serait pertinent de vérifier plus avant comment la variation de l'intérêt des femelles pour les bénéfices immédiats modifie l'attraction des femelles pour les mâles dominants, tant au niveau intra- et inter-groupe, qu'interspécifique.

Pour finir, nous voudrions mentionner l'importance de répéter ce genre d'étude sur d'autres populations de macaques rhésus. Par exemple, il serait pertinent de répéter ce genre d'étude sur une population de macaques rhésus en milieu naturel non approvisionné et faisant face à des risques de prédation. À ce jour, les tentatives de réalisation d'études comportementales sur des macaques rhésus en nature ont toutes échoué. Étant donné l'importance du macaque rhésus comme espèce-modèle en primatologie, il serait important de remédier à cette lacune. À l'opposé, ce type d'étude gagnerait à être abordé dans un contexte de captivité réelle, où les variables peuvent être parfaitement contrôlées. En effet, cela permettrait de tester certaines hypothèses avec plus de précision et validité. Finalement, un aspect potentiellement négatif de la population étudiée était l'horaire de travail imposé par le CPRC, qui limitait les heures d'observation de 7 à 14h. Par conséquent, des accouplements et des liaisons de courte durée d'importance cruciale ont certainement été manqués.

8. RÉFÉRENCES

- Alberts, S.C., Watts, H.E., & Altmann, J. (2003) Queuing and queue-jumping: long-term patterns of reproductive skew in male savannah baboons, *Papio cynocephalus*. *Animal Behaviour*, 65: 821-840.
- Alberts, S.C., Buchan, J.C., & Altmann, J. (2006) Sexual selection in wild baboons: from mating opportunities to paternity success. *Animal Behaviour*, 72: 1177-1196.
- Altmann, J. (1974) Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-267.
- Altmann, S.A. (1962) A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 102: 338-435.
- Alvarez, F. (1973) Periodic changes in the bare skin areas of *Theropithecus gelada*. *Primates*, 14: 195-199.
- Anderson, C. (1986) Female age: male preference and reproductive success in primates. *International Journal of Primatology*, 7: 305-326.
- Andersson, M.B. (1994) *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Aujard, F., Heistermann, M., Thierry, B., & Hodges, J.K. (1998) Functional significance of behavioral, morphological, and endocrine correlates across the ovarian cycle in semifree ranging female tonkean macaques. *American Journal of Primatology*, 46: 285-309.
- Axelrod, R., & Hamilton, W.D. (1981) The evolution of cooperation. *Science*, 211: 1390-1396.
- Barelli, C., Heistermann, M., Boesch, C., & Reichard, U.H. (2007) Sexual swellings in wild white-handed gibbon females (*Hylobates lar*) indicate the probability of ovulation. *Hormones and Behavior*, 51: 221-230.
- Barrett, L., & Henzi, S.P. (2006) Monkeys, markets and minds: Biological markets and primate sociality. In P.M. Kappeler & C.P. van Schaik (Eds.), *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolutions* (pp. 209-223). New York: Springer.
- Bateson, P. (1982) Preferences for cousin in japanese quail. *Nature*, 295: 236-237.
- Baulu, J. (1976) Seasonal sex skin coloration and hormonal fluctuations in free-ranging and captive monkeys. *Hormones and Behavior*, 7: 481-494.

- Behboodi, E., Katz, D.F., Samuels, S.J., Tell, L., Hendrickx, A.G., & Lasley, B.L. (1991) The use of a urinary estrone conjugate assay for detection of optimal mating time in the cynomolgus macaque (*Macaca fascicularis*). *Journal of Medical Primatology*, 20: 229-234.
- Bélisle, P., & Chapais, B. (2001) Tolerated co-feeding in relation to degree of kinship in Japanese macaques. *Behaviour*, 138: 487-509.
- Berard, J.D. (1999) A four-year study of the association between male dominance rank, residency status, and reproductive activity in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Primates*, 40: 159-175.
- Berard, J.D., Nuernberg, P., Epplen, J.T., & Schmidtke, J. (1993) Male rank, reproductive behavior, and reproductive success in free-ranging rhesus macaques. *Primates*, 34: 481-489.
- Berard, J.D., Nuernberg, P., Epplen, J.T., & Schmidtke, J. (1994) Alternative reproductive tactics and reproductive success in male rhesus macaques. *Behaviour*, 129: 177-201.
- Bercovitch, F., & Harvey, N.C. (2004) Reproductive life history. In B. Thierry, M. Singh & W. Kaumanns (Eds.), *Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization*. (pp. 61-79). Cambridge: Cambridge University Press.
- Bercovitch, F.B. (1987) Reproductive success in male savanna baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21: 163-172.
- Bercovitch, F.B. (1991) Mate selection, consortship formation, and reproductive tactics in adult female savanna baboons. *Primates*, 32: 437-452.
- Bercovitch, F.B. (1992) Sperm competition, reproductive tactics, and paternity in savanna baboons and rhesus macaques. In R.D. Martin, A.F. Dixson & E.J. Wickings (Eds.), *Paternity in Primates: Genetic Tests and Theories* (pp. 225-237). Basel: Karger.
- Bercovitch, F.B. (1995) Female cooperation, consortship maintenance, and male mating success in savanna baboons. *Animal Behaviour*, 50: 137-149.
- Bercovitch, F.B. (1997) Reproductive strategies of rhesus macaques. *Primates*, 38: 247-263.

- Bercovitch, F.B., Widdig, A., Trefilov, A., Kessler, M.J., Berard, J.D., Schmidtke, J., Nuernberg, P., & Krawczak, M. (2003) A longitudinal study of age-specific reproductive output and body condition among male rhesus macaques, *Macaca mulatta*. *Naturwissenschaften*, 90: 309-312.
- Bergman, T.J., & Beehner, J.C. (2008) A simple method for measuring colour in wild animals: validation and use on chest patch colour in geladas (*Theropithecus gelada*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 94: 231-240.
- Bernstein, I.S. (1963) Social activities related to rhesus monkey consort behavior. *Psychological Reports*, 13: 375-379.
- Birkhead, T. (2000) *Promiscuity. An Evolutionary History of Sperm Competition*. Cambridge: Harvard University Press.
- Birkhead, T., & Kappeler, P.M. (2004) Post-copulatory sexual selection in birds and primates. In P.M. Kappeler & C.P. van Schaik (Eds.), *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives* (pp. 151-171). New York: Cambridge University Press.
- Bosu, W.T.K., Johansson, E.D.B., & Gemzell, C. (1973) Ovarian steroid patterns in peripheral plasma during the menstrual cycle in the rhesus monkey. *Folia primatologica*, 19: 218-234.
- Bradley, B.J., & Mundy, N.I. (2008) The primate palette: the evolution of primate coloration. *Evolutionary Anthropology*, 17: 97-111.
- Brauch, K., Pfefferle, D., Hodges, K., Möhle, U., Fischer, J., & Heistermann, M. (2007) Female sexual behavior and sexual swelling size as potential cues for males to discern the female fertile phase in free-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) of Gibraltar. *Hormones and Behavior*, 52: 375-383.
- Brauch, K., Hodges, K., Engelhardt, A., Fuhrmann, K., Shaw, E., & Heistermann, M. (2008) Sex-specific reproductive behaviours and paternity in free-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 1453-1466.
- Brennan, J., & Anderson, J.R. (1988) Varying responses to feeding competition in a group of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Primates*, 29: 353-360.

- Brent, L.J.N. (2010) *Investigating the Causes and Consequences of Sociality in Adult Female Rhesus Macaques Using a Social Network Approach*. Roehampton University, London.
- Brent, L.J.N., Semple, S., Dubuc, C., Heistermann, M., & MacLarnon, A. (2011) Social capital and physiological stress levels in adult female rhesus macaques. *Physiology and Behavior*, 102: 76-83.
- Brosnan, S.F., & De Waal, F.B.M. (2002) A proximate perspective on reciprocal altruism. *Human Nature*, 13: 129-152.
- Brown, J.L. (1997) A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behavioral Ecology*, 8: 60-65.
- Burley, N.T., & Foster, V.S. (2006) Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. *Animal Behaviour*, 72: 713-719.
- Buss, D. (1994) *The Evolution of Desire. Strategies of Human Mating*. New York: Basic Books.
- Carpenter, C.R. (1942) Sexual behavior of free ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). I. Specimens, procedures and behavioral characteristics of estrus. *Journal of Comparative Psychology*, 33: 113-142.
- Changizi, M.A., Zhang, Q., & Shimojo, S. (2006) Bare skin, blood and the evolution of primate colour vision. *Biology Letters*, 2: 217-221.
- Chapais, B. (1983a) Matriline membership and male rhesus reaching high ranks in the natal troops. In R.A. Hinde (Ed.), *Primate Social Relationships: An Integrated Approach* (pp. 171-175). Sunderland: Sinauer Associates.
- Chapais, B. (1983b) Reproductive activity in relation to male dominance and the likelihood of ovulation in rhesus monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12: 215-228.
- Chapais, B. (1986) Why do adult male and female rhesus monkeys affiliate during the birth season? In R.G. Rawlins & M.J. Kessler (Eds.), *The Cayo Santiago Macaques: History, Behavior and Biology* (pp. 173-200). Albany: State University of New York Press.
- Chapais, B. (1988) Rank maintenance in female Japanese macaques: experimental evidence for social dependency. *Behaviour*, 104: 41-59.

- Chapais, B. (1992) The role of alliances in social inheritance of rank among female primates. In A.H. Harcourt & F.B.M. de Waal (Eds.), *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals* (pp. 29-59). New York: Oxford University Press.
- Chapais, B. (1995) Alliances as a means of competition in primates: evolutionary, developmental, and cognitive aspects. *Yearbook of Physical Anthropology*, 38: 115-136.
- Chapais, B. (2006) Kinship, competence and cooperation in primates. In P.M. Kappeler & C.P. van Schaik (Eds.), *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution* (pp. 47-64). New York: Springer.
- Chapais, B., & Mignault, C. (1991) Homosexual incest avoidance among females in captive Japanese macaques. *American Journal of Primatology*, 23: 171-183.
- Cleveland, R., Wilkes, S., & Sabotka, G. (1943) Color measurement of the sexual skin of the *Macacus rhesus* by the Munsell system of color annotation. *Endocrinology*, 33: 289-296.
- Clutton-Brock, T.H. (1991) *The evolution of parental care*. Princeton: Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T.H. (1998) Reproductive skew, concessions and limited control. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 288-292.
- Clutton-Brock, T.H., & McAuliffe, K. (2009) Female mate choice in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 84: 3-27.
- Colvin, J. (1983) Influences of the social situation on male emigration. In R.A. Hinde (Ed.), *Primate Social Relationships: An Integrated Approach* (pp. 160-171). Sunderland: Sinauer Associates.
- Cowlshaw, G., & Dunbar, R.I.M. (1991) Dominance rank and mating success in male primates. *Animal Behaviour*, 41: 1045-1056.
- Cunningham, E.J.A., & Birkhead, T.R. (1998) Sex roles and sexual selection. *Animal Behaviour*, 56: 1311-1321.
- Czaja, J.A., Robinson, J.A., S.G., E., Scheffler, G., & Goy, R.W. (1977) Relationship between sexual skin colour of female rhesus monkeys and midcycle plasma levels of oestradiol and progesterone. *Journal of Reproduction and Fertility*, 49: 147-150.

- Darwin, C. (1871) *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray.
- de Waal, F.B.M. (1989) Dominance "style" and primate social organization. In V. Standen & R.A. Foley (Eds.), *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Humans and other Mammals* (pp. 243-263). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Dean, R., Bonsall, M.B., & Pizzari, T. (2007) Aging and sexual conflict. *Science*, 316: 383-384.
- Deaner, R.O., Khera, A.V., & Platt, M.L. (2005) Monkeys pay per view: adaptive valuation of social images by rhesus macaques. *Current Biology*, 15: 543-548.
- DeBruine, L.M., Jones, B.C., Crawford, J.R., Welling, L.L.M., & Little, A.C. (2010) The health of a nation predicts their mate preferences: cross-cultural variation in women's preferences for masculinized male faces. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, en ligne.
- Deschner, T., Heistermann, M., Hodges, K.J., & Boesch, C. (2003) Timing and probability of ovulation in relation to sex skin swelling in wild West African chimpanzees, *Pan troglodytes verus*. *Animal Behaviour*, 66: 551-560.
- Deschner, T., Heistermann, M., Hodges, K., & Boesch, C. (2004) Female sexual swelling size, timing of ovulation and male behavior in wild West African chimpanzees. *Hormones and Behavior*, 46: 204-215.
- Deutsch, J.C., & Lee, P.C. (1991) Dominance and feeding competition in captive rhesus monkeys. *International Journal of Primatology*, 12: 615-628.
- Dewsbury, D.A. (1982a) Ejaculate cost and male choice. *American Naturalist*, 119: 601-610.
- Dewsbury, D.A. (1982b) Dominance rank, copulatory behavior, and differential reproduction. *Quarterly Review of Biology*, 57: 135-159.
- Di Bitetti, M.S., & Janson, C.H. (2001) Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behavior*, 62: 47-56.
- Dixson, A.F. (1983) Observations on the evolution and behavioral significance of 'sexual skin' in female primates. *Advances in the Study of Behavior*, 13: 63-106.

- Dixon, A.F. (1998) *Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes, and Human Beings*. Oxford: Oxford University Press.
- Drickamer, L.C. (1974) A ten-year summary of reproductive data for free-ranging *Macaca mulatta*. *Folia Primatologica*, 21: 61-80.
- Dubuc, C., & Chapais, B. (2007) Feeding competition in *Macaca fascicularis*: An assessment of the early arrival tactic. *International Journal of Primatology*, 28: 357-367.
- Dubuc, C., Brent, L.J.N., Accamando, A.K., Gerald, M.S., MacLarnon, A., Semple, S., Heistermann, M., & Engelhardt, A. (2009) Sexual skin color contains information about the timing of the fertile phase in free-ranging *Macaca mulatta*. *International Journal of Primatology*, 30: 777-789.
- Duvall, S.W., Bernstein, I.S., & Gordon, T.P. (1976) Paternity and status in a rhesus monkey group. *Journal of Reproduction and Fertility*, 47: 25-31.
- Ellis, L. (1995) Dominance and reproductive success among nonhuman animals: a cross-species comparison. *Ethology and Sociobiology*, 16: 257-333.
- Emlen, S.T., & Oring, L.W. (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- Engelhardt, A., Hodges, J.K., Niemitz, C., & Heistermann, M. (2005) Female sexual behaviour, but not sex skin swelling, reliably indicates the timing of the fertile phase in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Hormones and Behavior*, 47: 195-204.
- Engelhardt, A., Heistermann, M., Hodges, J.K., Nuernberg, P., & Niemitz, C. (2006) Determinants of male reproductive success in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) -- male monopolisation, female mate choice or post-copulatory mechanisms? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 740-752.
- Engelhardt, A., Pfeifer, J.-B., Heistermann, M., Niemitz, C., van Hooff, J.A.R.A.M., & Hodges, J.K. (2004) Assessment of female reproductive status by male longtailed macaques, *Macaca fascicularis*, under natural conditions. *Animal Behaviour*, 67: 915-924.

- Feistner, A.T.C., & McGrew, W.C. (1989) Food-sharing in primates: A critical review. In P.K. Seth & S. Seth (Eds.), *Perspective in Primate Biology*, vol. 3 (pp. 21-36). New Delhi: Today & Tomorrow's Printers and Publishers.
- Fernandez, A.A., & Morris, M.R. (2007) Sexual selection and trichromatic color vision in primates: statistical support for the preexisting-bias hypothesis. *American Naturalist*, 170: 10-20.
- Fox, G.J. (1984) Food transfer in gibbons. In H. Preuschoft, D.J. Chivers, W.Y. Brockelman & N. Creel (Eds.), *The Lesser Apes: Evolutionary and Behavioural Biology* (pp. 324-332). Edinburgh: Edinburgh University Press.
- France, J.T. (1981) Overview of the biological aspects of the fertile period. *International Journal of Fertility*, 26: 143-152.
- Fraser, O.N., Schino, G., & Aureli, F. (2008) Components of relationship quality in chimpanzees. *Ethology*, 114 834-843.
- Fujita, S., Mitsunaga, F., Sugiura, H., & Shimizu, K. (2001) Measurement of urinary and fecal steroid metabolites during the ovarian cycle in captive and wild Japanese macaques, *Macaca fuscata*. *American Journal of Primatology*, 53: 167-176.
- Fujita, S., Sugiura, H., Mitsunaga, F., & Shimizu, K. (2004) Hormone profiles and reproductive characteristics in wild female Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*, 64: 367-375.
- Gangestad, S.W., & Buss, D.M. (1993) Pathogen prevalence and human mate preferences. *Ethology and Sociobiology*, 14: 89-96.
- Garber, P.A., Bicca-Marques, J.C., & Azevedo-Lopes, M.A.O. (2009) Primate cognition: integrating social and ecological information in decision-making. In P.A. Garber, A. Estrada, J.C. Bicca-Marques, E.W. Heymann & K.B. Strier (Eds.), *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation* (pp. 365-385). New York: Springer.
- Garcia, C., Shimizu, K., & Huffman, M. (2009) Relationship between sexual interactions and the timing of the fertile phase in captive female Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*, 71: 1-12.

- Gauthier, C.A. (1999) Reproductive parameters and paracallosal skin color changes in captive female Guinea baboons, *Papio papio*. *American Journal of Primatology*, 47: 67-74.
- Gerald, M.S., Waitt, C., & Little, A.C. (2009) Pregnancy coloration in macaques may act as a warning signal to reduce antagonism by conspecifics. *Behavioural Processes*, 80: 7-11.
- Gesquiere, L.R., Wango, E.O., Alberts, S.C., & Altmann, J. (2007) Mechanisms of sexual selection: sexual swellings and estrogen concentrations as fertility indicators and cues for male consort decisions in wild baboons. *Hormones and Behavior*, 51: 114-125.
- Glick, B.B. (1980) Ontogenetic and psychobiological aspects of the mating activities of male *Macaca radiata*. In D.G. Lindburg (Ed.), *The macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution*. (pp. 345-369). New York: Van Nostrand Reinhold Co.
- Goldfoot, D.A. (1981) Olfaction, sexual behavior, and the pheromone hypothesis in rhesus monkeys: a critique. *American Zoologist*, 21: 153-164.
- Goldstein, S.J., & Richard, A.F. (1989) Ecology of rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in northwest Pakistan. *International Journal of Primatology*, 10: 531-567.
- Gomes, C.M., & Boesch, C. (2009) Wild chimpanzees exchange meat for sex on a long-term basis. *PLoS ONE*, 4: e5116.
- Gonzalez-Solis, J., Sokolov, E., & Becker, P. (2001) Courtship feedings, copulations and paternity in common terns, *Sterna hirundo*. *Animal Behaviour*, 61: 1125-1132.
- Gouzoules, H., & Goy, R.W. (1983) Physiological and social influences on mounting behavior of troop-living female monkeys (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*, 5: 39-49.
- Gouzoules, S., & Gouzoules, H. (1987) Kinship. In B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 299-305). Chicago: University of Chicago Press.
- Gowaty, P.A. (1997) Sexual dialectics, sexual selection and variation in mating behavior. In P.A. Gowaty (Ed.), *Feminism and Evolutionary Biology*:

- Boundaries, Intersections, and Frontiers* (pp. 351-384). New York: Chapman and Hall.
- Gowaty, P.A. (2004) Sex roles, contests for the control of reproduction, and sexual selection. In P.M. Kappeler & P.C. van Schaik (Eds.), *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives* (pp. 37-54). New York: Cambridge University Press.
- Gowaty, P.A., Drickamer, L.C., & Schmid-Holmes, S. (2003) Male house mice produce fewer offspring with lower viability and poorer performance when mated with females they do not prefer. *Animal Behaviour*, 65: 95-103.
- Gumert, M.D. (2007) Payment for sex in a macaque mating market. *Animal Behaviour*, 74: 1655-1667.
- Gwynne, D.T. (1984) Courtship feeding increases female reproductive success in bushcrickets. *Nature*, 307: 361-363
- Gwynne, D.T. (2008) Sexual conflict over nuptial gifts in insects. *Annual Review of Entomology*, 53: 83-101.
- Hadfield, J.D., Burgess, M.D., Lord, A., Phillimore, A.B., Clegg, S.M., & Owens, I.P.S. (2006) Direct versus indirect sexual selection: genetic basis of colour, size and recruitment in a wild bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273: 1347-1353.
- Harcourt, A.H. (1987) Dominance and fertility among female primates. *Journal of Zoology*, 213: 471-487.
- Hayakawa, S. (2007) Female defensibility in small troops of Japanese macaques vis-a-vis nontroop males and copulation on the periphery of the troop. *International Journal of Primatology*, 28: 73-96.
- Heistermann, M., Tari, S., & Hodges, J.K. (1993) Measurement of faecal steroids for monitoring ovarian function in New World primates, Callitrichidae. *Journal of Reproduction and Fertility*, 99: 243-251.
- Heistermann, M., Finke, M., & Hodges, J.K. (1995) Assessment of female reproductive status in captive-housed Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) by measurement of urinary and fecal steroid excretion patterns. *American Journal of Primatology*, 37: 275-284.

- Heistermann, M., Uhrigshardt, J., Husung, A., Kaumanns, A., & Hodges, J.K. (2001) Measurement of faecal steroid metabolites in the lion-tailed macaque (*Macaca silenus*): A non-invasive tool for assessing female ovarian function. *Primate Report*, 59: 27-42.
- Heistermann, M., Brauch, K., Moehle, U., Pfefferle, D., Dittami, J., & Hodges, K. (2008) Female ovarian cycle phase affects the timing of male sexual activity in free-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) of Gibraltar. *American Journal of Primatology*, 70: 44-53.
- Henzi, S.P., & Barrett, L. (1999) The value of grooming to female primates. *Primates*, 40: 47-59.
- Higham, J.P. (2006) The reproductive ecology of female olive baboons (*Papio hamadryas anubis*) at Gashaka-Gumti National Park, Nigeria. PhD Thesis. *Roehampton University*.
- Higham, J.P., MacLarnon, A.M., Ross, C., Heistermann, M., & Semple, S. (2008) Baboon sexual swellings: information content of size and color. *Hormones and Behavior*, 53: 452-462.
- Higham, J.P., Semple, S., MacLarnon, A., Heistermann, M., & Ross, C. (2009) Female reproductive signaling, and male mating behavior, in the olive baboon. *Hormones and Behavior*, 55: 60-67.
- Higham, J.P., Brent, L.J.N., Dubuc, C., Accamando, A.K., Engelhardt, A., Gerald, M.S., Heistermann, M., & Stevens, M. (2010) Colour signal information content and the eye of the beholder: a case study in the rhesus macaque. *Behavioral Ecology*, 21: 739-746.
- Higham, J.P., Hughes, K.D., Santos, L.R., Dubuc, C., Brent, L.J.N., Maestripieri, D.M., Heistermann, M., & Stevens, M. (resoumis) Social knowledge affects assessment of facial signals in free-ranging rhesus macaques. *Proceedings of the Royal Society of London B*.
- Hodges, J.K., & Heistermann, M. (2003) Field endocrinology: monitoring hormonal changes in free-ranging primates. In J.M. Setchell & D.J. Curtis (Eds.), *Field and Laboratory Methods in Primatology. A Practical Guide* (pp. 282-294). Cambridge: Cambridge University Press.

- Hoffman, C.L., Ruiz-Lambides, A.V., Davila, E., Maldonado, E., Gerald, M.S., & Maestriperi, D. (2008) Sex differences in survival costs of reproduction in a promiscuous primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 1711-1718.
- Hrdy, S.B. (2000) The optimal number of fathers. Evolution, demography, and history in the shaping of female mate preferences. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 907: 75-96.
- Huffman, M.A. (1991) Mate selection and partner preferences in female Japanese macaques. In L.M. Fedigan & P.J. Asquith (Eds.), *The Monkeys of Arashiyama* (pp. 101-122). Albany: SUNY Press.
- Janson, C.H. (1984) Female choice and mating system of the brown capuchin monkey, *Cebus apella* (Primates: Cebidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 65: 177-200.
- Janson, C.H. (1986) The mating system as a determinant of social evolution in capuchin monkeys (*Cebus*). In J.G. Else & P.C. Lee (Eds.), *Primate Ecology and Conservation* (pp. 169-179). Cambridge: Cambridge University Press.
- Janson, C.H. (1994) Comparison of mating system across two populations of brown capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 33: 217.
- Janson, C.H., & van Schaik, C.P. (1988) Recognizing the many faces of primate food competition: Methods. *Behaviour*, 105: 165-186.
- Jeffcoate, S.L. (1983) Use of rapid hormone assays in the prediction of ovulation. In S.L. Jeffcoate (Ed.), *Ovulation: Methods for Its Prediction and Detection* (pp. 67-82). Chichester: Wiley.
- Jennions, M.D., & Petrie, M. (1997) Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biological Reviews*, 72: 283-327.
- Keddy-Hector, A.C. (1992) Mate choice in non-human primates. *American Zoologist*, 32: 62-70.
- King, A.J., Douglas, C.M.S., Huchard, E., Isaac, N.J.B., & Cowlshaw, G. (2008) Dominance and affiliation mediate despotism in a social primate. *Current Biology*, 18: 1833-1838.
- Koenig, A. (2002) Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology*, 23: 759-783.

- Krawczak, M., Trefilov, A., Berard, J., Bercovitch, F., Kessler, M., Sauermann, U., Croucher, P., Nürnberg, P., Widdig, A., & Schmidtke, J. (2005) Male reproductive timing in rhesus macaques is influenced by the 5HTTLPR promoter polymorphism of the serotonin transporter gene. *Biology of Reproduction*, 72: 1109-1113.
- Kuester, J., & Paul, A. (1996) Female-female competition and male mate choice in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Behaviour*, 133: 763-790.
- Kutsukake, N., & Nunn, C.L. (2006) Comparative tests of reproductive skew in male primates: the roles of demographic factors and incomplete control. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 695-706.
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998) *Numerical ecology. 2e édition*. Amsterdam: Elsevier Science.
- Lewis, R.J. (2002) Beyond dominance: The importance of leverage. *The Quarterly Review of Biology*, 77: 149-164.
- Lindburg, D.G. (1969) Rhesus monkeys: mating season mobility of adult males. *Science*, 166: 1176-1178.
- Lindburg, D.G. (1977) Feeding behaviour and diet of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in a Siwalik forest in north India. In T.H. Clutton-Brock (Ed.), *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviours in Lemurs, Monkeys and Apes*. (pp. 223-249). New York: Academic Press.
- Lindburg, D.G. (1983) Mating behavior and estrus in the Indian rhesus monkey. In P.K. Seth (Ed.), *Perspectives in Primate Ecology* (pp. 45-61). New Dehli: Today & Tomorrow's Printers and Publishers.
- Manson, J.H. (1992) Measuring female mate choice in Cayo Santiago rhesus macaques. *Animal Behaviour*, 44: 405-416.
- Manson, J.H. (1995) Do female rhesus macaques choose novel males? *American Journal of Primatology*, 37: 285-296.
- Manson, J.H. (1996) Male dominance and mount series duration in Cayo Santiago rhesus macaques. *Animal Behaviour*, 51: 1219-1231.
- Manson, J.H. (1997) Primate consortships: a critical review. *Current Anthropology*, 38: 353-374.

- Manson, J.H. (2007) Mate choice. In C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger & S.K. Bearder (Eds.), *Primates in Perspective* (pp. 447-463). New York: Oxford University Press.
- Marriott, B.M. (1988) Time budgets of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in a forest habitat in Nepal and on Cayo Santiago. In J.E. Fa & C.H. Southwick (Eds.), *Ecology and Behavior of Food-Enhanced Primate Groups* (pp. 125-149). New York: Alan R. Liss, Inc.
- Marshall, T.C., Slate, J., Kruuk, L., & Pemberton, J.M. (1998) Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology*, 7: 639-655.
- Marson, J., Gervais, D., Meuris, S., Cooper, R.W., & Jouannet, P. (1989) Influence of ejaculation frequency on semen characteristics in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 85: 43-50.
- Martel, V., Damiens, D., & Boivin, G. (2008) Male mate choice in *Trichogramma turkestanica*. *Journal of Insect Behavior*, 21: 63-71.
- Martin, P., & Bateson, P. (1986) *Measuring Behaviour: an introductory guide*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Matthews, L.H. (1956) The sexual skin of gelada baboons (*Theropithecus gelada*). *Transactions of the Zoological Society of London*, 28: 543-552.
- Maynard-Smith, J., & Harper, D. (2005) Introduction: What are signals? In J. Maynard-Smith & D. Harper (Eds.), *Animal signals* (pp. 1-15). Oxford: Oxford University Press.
- Melis, A.P., Hare, B., & Tomasello, M. (2006) Engineering cooperation in chimpanzees: Tolerance constraints on cooperation. *Animal Behaviour*, 72: 275-286.
- Melnick, D.J., & Pearl, M.C. (1987) Cercopithecines in multimale groups: genetic diversity and population structure. In B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 121-134). Chicago: University of Chicago Press.
- Ménard, N. (2004) Do ecological factors explain variation in social organization? In B. Thierry, M. Singh & W. Kaumanns (Eds.), *Macaque Societies: A Model for the*

- study of Social Organization* (pp. 237-262). New York: Cambridge University Press.
- Michael, R.P., & Keverne, E. (1968) Pheromones in the communication of sexual status in primates. *Nature*, 218: 746-749.
- Michael, R.P., Keverne, E.B., & Bonsall, R.W. (1971) Pheromones: isolation of male sex attractants from a female primate. *Science*, 171: 964-966.
- Möhle, U., Heistermann, M., Dittami, J., Reinberg, V., Wallner, B., & Hodges, J.K. (2005) Patterns of anogenital swelling size and their endocrine correlates during ovulatory cycles and early pregnancy in free-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) of Gibraltar. *American Journal of Primatology*, 66: 351-368.
- Møller, A.P., Mousseau, T.A., Rudolfsen, G., Balbontín, J., Marzal, A., Hermosell, I., & De Lope, F. (2009) Senescent sperm performance in old male birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 334-344.
- Napier, J.R., & Napier, P.H. (1967) *A Handbook of Living Primates*. London: Academic Press.
- Nürnberg, P., Sauermann, U., Kayser, M., Lanfer, C., Manns, E., Widdig, A., Berard, J., Bercovitch, F.B., Kessler, M., Schmidtke, J., & Krawczak, M. (1998) Paternity assessment in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): multilocus DNA fingerprinting and PCR marker typing. *American Journal of Primatology*, 44: 1-18.
- Nunn, C.L. (1999a) The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded-signal hypothesis. *Animal Behaviour*, 58: 229-246.
- Nunn, C.L. (1999b) The number of males in primate social groups: a comparative test of the socioecological model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46: 1-13.
- Ostner, J., Nunn, C.L., & Schuelke, O. (2008) Female reproductive synchrony predicts skewed paternity across primates. *Behavioral Ecology*, 19: 1150-1158.
- Parga, J.A. (2006) Male mate choice in *Lemur catta*. *International Journal of Primatology*, 27: 107-131.
- Parker, G.A. (1970) Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 45: 525-567.

- Pasqualotto, F.F., Borges, E., & Bedin Pasqualotto, E. (2008) The male biological clock is ticking: a review of the literature. *Sao Paulo Medical Journal*, 126: 197-201.
- Paul, A. (1997) Breeding seasonality affects the association between dominance and reproductive success in non-human male primates. *Folia Primatologica*, 68: 344-349.
- Paul, A. (2002) Sexual selection and mate choice. *International Journal of Primatology*, 23: 877-904.
- Paul, A. (2004) Dominance and paternity. In B. Thierry, M. Singh & W. Kaumanns (Eds.), *Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization* (pp. 131-134). New York: Cambridge University Press.
- Perloe, S.I. (1992) Male mating competition, female choice and dominance in a free ranging group of Japanese macaques. *Primates*, 33: 289-304.
- Pizzari, T., Dean, R., Pacey, A., Moore, H., & Bonsall, M.B. (2008) The evolutionary ecology of pre- and post-meiotic sperm senescence. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 131.
- Preston, B.T., Stevenson, I.R., Pemberton, J.M., & Wilson, K. (2001) Dominant rams lose out by sperm depletion: a waning success in siring counters a ram's high score in competition for ewes. *Nature*, 409: 681-682.
- Price, T.D., Schluter, D., & Heckman, N.E. (1993) Sexual selection when the female directly benefits. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48: 187-211.
- Pruett-Jones, S. (1992) Independent versus nonindependent mate choice: do females copy each other? *American Naturalist*, 140: 1000-1009.
- Pusey, A.E., & Packer, C. (1997) The ecology of relationships. In J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (pp. 254-283). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Rasmussen, K.L.R. (1985) Changes in the activity budgets of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) during sexual consortships. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17: 161-170.
- Rawlins, R.G., & Kessler, M.G. (1986) *The Cayo Santiago Macaques: History, Behavior and Biology*. Albany: State University of New York Press.

- Reeve, H.K., Emlen, S.T., & Keller, L. (1998) Reproductive sharing in animal societies: reproductive incentives or incomplete control by dominant breeders? *Behavioral Ecology*, 9: 367-378.
- Rhodes, L., Argersinger, M.E., Gantert, L.T., Friscino, B.H., Hom, G., Pikounis, B., Hess, D.L., & Rhodes, W.L. (1997) Effects of administration of testosterone, dihydrotestosterone, oestrogen and fadrozole, and aromatase inhibitor, on sex skin colour in intact male rhesus macaques. *Journal of Reproduction and Fertility*, 111: 51-57.
- Rodriguez-Llanes, J.M., Verbeke, G., & Finlayson, C. (2009) Reproductive benefits of high social status in male macaques (*Macaca*). *Animal Behaviour*, 78: 643-649.
- Sachs, J.L., Mueller, U.G., Wilcox, T.P., & Bull, J.J. (2004) The evolution of cooperation. *Quarterly Review of Biology*, 79: 135-160.
- Schino, G. (2001) Grooming, competition and social rank among female primates: A meta-analysis. *Animal Behaviour*, 62: 265-271.
- Schino, G. (2007) Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism. *Behavioral Ecology*, 18: 115-120.
- Schino, G., & Aureli, F. (2009) Reciprocal altruism in primates: partner choice, cognition and emotions. *Advances in the Study of Behavior*, 39: 45-69.
- Schino, G., D'Amato, F.R., & Troisi, A. (1995) Mother-infant relationships in Japanese macaques - sources of interindividual variation. *Animal Behaviour*, 49: 151-158.
- Schino, G., Ventura, R., & Troisi, A. (2003) Grooming among female Japanese macaques: distinguishing between reciprocation and interchange. *Behavioral Ecology*, 14: 887-891.
- Semple, S. (1998) The function of Barbary macaque copulation calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265: 287-291.
- Semple, S., McComb, K., Alberts, S.C., & Altmann, J. (2002) Information content of female copulation calls in yellow baboons. *American Journal of Primatology*, 56: 43-56.
- Setchell, J.M. (2008) Alternative reproductive tactics in primates. In R.F. Oliveira, M. Taborsky & H.J. Brockmann (Eds.), *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach* (pp. 373-398). New York: Cambridge University Press.

- Setchell, J.M., & Wickings, E.J. (2004) Sexual swellings in mandrills (*Mandrillus sphinx*): a test of the reliable indicator hypothesis. *Behavioral Ecology*, 15: 438-445.
- Setchell, J.M., & Wickings, E.J. (2006) Mate choice in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Ethology*, 112: 91-99.
- Setchell, J.M., Charpentier, M., & Wickings, J. (2005) Mate guarding and paternity in mandrills: factors influencing alpha male monopoly. *Animal Behaviour*, 70: 1105-1120.
- Setchell, J.M., Wickings, E.J., & Knapp, L.A. (2006) Signal content of red facial coloration in female mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273: 2395-2400.
- Seth, P.K., Chopra, P.K., & Seth, S. (2001) Indian rhesus macaque: Habitat, ecology and activity patterns of naturally occurring populations. *Envis Bulletin: Wildlife and Protected Areas*, 1: 68-80.
- Seyfarth, R.M. (1977) A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, 65: 671-698.
- Seyfarth, R.M., & Cheney, D.L. (1988) Empirical tests of reciprocity theory: Problems in assessment. *Ethology and Sociobiology*, 9: 181-187.
- Seymour, R.M., & Sozou, P.D. (2009) Duration of courtship effort as a costly signal. *Journal of Theoretical Biology*, 256: 1-13.
- Shideler, S.E., Orturo, A.M., Moran, F.M., Moorman, E.A., & Lasley, B.L. (1993) Simple extraction and enzyme immunoassays for estrogen and progesterone metabolites in the feces of *Macaca fascicularis* during non-conceptive and conceptive ovarian cycles. *Biology of Reproduction*, 48: 1290-1298
- Silk, J., Short, J., Roberts, J., & Kusnitz, J. (1993) Gestation length in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *International Journal of Primatology*, 14: 95-104.
- Sillén-Tullberg, B., & Møller, A.P. (1993) The relationship between concealed ovulation and mating systems in anthropoid primates: a phylogenetic analysis. *The american naturalist*, 141: 1-25.
- Singh, M., & Sinha, A. (2004) Life-history traits: ecological adaptations or phylogenetic relics? In B. Thierry, M. Singh & W. Kaumanns (Eds.), *Macaque Societies: A*

- Model for the Study of Social Organization* (pp. 80-83). New York: Cambridge University Press.
- Sloter, E., Schmid, T.E., Marchett, F., Eskenazi, B., Nath, J., & Wyrobek, A.J. (2006) Quantitative effects of male age on sperm motion. *Human Reproduction*, 21: 2868-2875.
- Small, M.F. (1990) Consortships and conceptions in captive rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Primates*, 31: 339-350.
- Smith, D.G. (1994) Male dominance and reproductive success in a captive group of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Behaviour*, 129: 225-242.
- Smuts, B.B. (1987) Sexual competition and mate choice. In B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 385-399). Chicago: University of Chicago Press.
- Smuts, B.B. (1992) Male aggression against women. An evolutionary perspective. *Human Nature*, 3: 1-44.
- Snowdon, C.T. (2004) Sexual selection and communication. In P.M. Kappeler & C.P. van Schaik (Eds.), *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives* (pp. 57-70). Cambridge: Cambridge University Press.
- Soltis, J. (1999) Measuring male-female relationships during the mating season in wild Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*). *Primates*, 40: 453-467.
- Soltis, J. (2002) Do primate female gain nonprocreative benefits by mating with multiple males? Theoretical and empirical considerations. *Evolutionary Anthropology*, 11: 187-197.
- Soltis, J. (2004) Mating systems. In B. Thierry, M. Singh & W. Kaumanns (Eds.), *Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization* (pp. 135-151). New York: Cambridge University Press.
- Soltis, J., Thomsen, R., & Takenaka, O. (2001) The interaction of male and female reproductive strategies and paternity in wild Japanese macaques *Macaca fuscata*. *Animal Behaviour*, 62: 485-494.
- Sprague, D.S. (1991) Mating by nontroop males among the Japanese macaques of Yakushima Island. *Folia Primatologica*, 57: 156-158.

- St-Pierre, A., Larose, K., & Dubois, F. (2009) Long-term social bonds promote cooperation in the iterated Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the Royal Society of London, serie B*, 276: 4223-4228.
- 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.
- Stevens, J. (1992) *Applied Multivariate Statistics for the Social Sciences, 2e edition*. Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Stevens, M., Stoddard, M.C., & Higham, J.P. (2009) Studying primate color: towards visual system-dependent methods. *International Journal of Primatology*, 30: 893-917.
- Stevens, M., Alejandro, P.C., Cuthill, I.C., Partridge, J.C., & Troscianko, T.S. (2007) Using digital photography to study animal coloration. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90: 211-237.
- Strier, K.B. (1997) Mate preferences of wild muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoides*): reproductive and social correlates. *Folia Primatologica*, 68: 120-133.
- Strum, S.C., & Western, J.D. (1982) Variations in fecundity with age and environment in olive baboons (*Papio anubis*). *American Journal of Primatology*, 3: 61-76.
- SurrIDGE, A.K., Osorio, D., & Mundy, N.I. (2003) Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 198-205.
- Sussman, R.W., & Garber, P.A. (2007) Cooperation and competition in primate social interactions. In C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger & S.K. Bearder (Eds.), *Primates in Perspective* (pp. 636-651). New York: Oxford University Press.
- Tabachnick, B.G., & Fidell, L.S. (2007) *Using Multivariate Statistics*. Boston: Pearson Education, Inc.
- Takahata, Y. (1982) The socio-sexual behavior of Japanese monkeys. *Zeitschrift fuer Tierpsychologie*, 59: 89-108.

- Takahata, Y., Huffman, M.A., Suzuki, S., Koyama, N., & Yamagiwa, J. (1999) Why dominants do not consistently attain high mating and reproductive success: a review of longitudinal Japanese macaque studies. *Primates*, 40: 143-158.
- Thierry, B. (2007) The macaques: a double-layered social organization. In C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger & S.K. Bearder (Eds.), *Primates in Perspective* (pp. 224-239). New York: Oxford University Press.
- Thomsen, R. (2000) *Sperm Competition and the Function of Masturbation in Japanese Macaques (Macaca fuscata)*. Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Thomson, J.A., Hess, D.L., Dahl, K.D., Iliff-Sizemore, S.A., Stouffer, R.L., & Wolf, D.P. (1992) The Sulawesi crested black macaque (*Macaca nigra*) menstrual cycle: changes in perineal tumescence and serum estradiol, progesterone, follicle-stimulating hormone, and luteinizing hormone levels. *Biology of Reproduction*, 46: 879- 884.
- Trivers, R.L. (1972) Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man* (pp. 1871-1971). Chicago: Aldine.
- Tutin, C.E.G. (1979) Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6: 29-38.
- van Noordwijk, M.A. (1985) Sexual behaviour of Sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Zeitschrift fuer Tierpsychologie*, 70: 277-296.
- van Noordwijk, M.A., & van Schaik, C.P. (2001) Career moves: Transfer and rank challenge decisions by male long-tailed macaques. *Behaviour*, 138: 359-395.
- van Noordwijk, M.A., & van Schaik, C.P. (2004) Sexual selection and the careers of primate males: paternity concentration, dominance-acquisition tactics and transfer decisions. In P.M. Kappeler & C.P. van Schaik (Eds.), *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives* (pp. 208-229). New York: Cambridge University Press.
- van Noordwijk, M.A., & van Schaik, C.P. (2009) Intersexual food transfer among orangutans: Do females test males for coercive tendency? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 883-890.

- van Schaik, C.P. (1989) The ecology of social relationships amongst female primates. In V. Standen & R.A. Foley (Eds.), *Comparative Socioecology: The Behavioral Ecology of Humans and Other Mammals* (pp. 195-218). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- van Schaik, C.P., van Noordwijk, M.A., & Nunn, C.L. (1999) Sex and social evolution in primates. In P.C. Lee (Ed.), *Comparative Primate Socioecology* (pp. 204-231). Cambridge: Cambridge University Press.
- van Schaik, C.P., Pradhan, G.R., & van Noordwijk, M.A. (2004) Mating conflict in primates: infanticide, sexual harassment and female sexuality. In P.M. Kappeler & C.P. van Schaik (Eds.), *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives* (pp. 131-150). New York: Cambridge University Press.
- Vasey, P. (1996) Interventions and alliance formation between female Japanese macaques, *Macaca fuscata*, during homosexual consortships. *Animal Behaviour*, 52: 539-551.
- Waite, C., & Buchanan-Smith, H.M. (2006) Perceptual considerations in the use of colored photographic and video stimuli to study nonhuman primate behavior. *American Journal of Primatology*, 68: 1054-1067.
- Waite, C., Gerald, M.S., Little, A.C., & Krebs, J.R. (2006) Selective attention toward female secondary sexual color in male rhesus macaques. *American Journal of Primatology*, 68: 738-744.
- Walters, J.R., & Seyfarth, R.M. (1987) Conflict and cooperation. In B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 306-317). Chicago: University of Chicago Press.
- Widdig, A., Bercovitch, F.B., Streich, W.J., Saueremann, U., Nuernberg, P., & Krawczak, M. (2004) A longitudinal analysis of reproductive skew in male rhesus macaques. *Proceedings of the Royal Society of London*, B271: 819-826.
- Widemo, F., & Saether, S.A. (1999) Beauty is in the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 26-31.
- Wilcox, A.J., Weinberg, C.R., & Baird, D.D. (1995) Timing of sexual intercourse in relation to ovulation. *New England Journal of Medicine*, 333: 1517-1522.

- Wolovich, C.K., Perea-Rodriguez, J.P., & Fernandez-Duque, E. (2008) Food transfers to young and mates in wild owl monkeys (*Aotus azarai*). *American Journal of Primatology*, 70: 211-221.
- Wrangham, R.W. (1987) Evolution of social structure. In B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 282-296). Chicago: University of Chicago Press.
- Wroblewski, E.E., Murray, C.M., Keele, B.F., Schumacher-Stankey, J.C., Hahn, B.H., & Pusey, A.E. (2009) Male dominance rank and reproductive success in chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *Animal Behaviour*, 77: 873-885.
- Zeh, J.A., & Zeh, D.W. (2001) Reproductive mode and the genetic benefits of polyandry. *Animal Behaviour*, 61: 1051-1063.
- Zehr, J.L., Maestriperi, D., & Wallen, K. (1998) Estradiol increases female sexual initiation independent of male responsiveness in rhesus monkeys. *Hormones and Behavior*, 33: 95-103.
- Zehr, J.L., Tannenbaum, P.L., Jones, B., & Wallen, K. (2000) Peak occurrence of female sexual initiation predicts day of conception in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Reproduction, Fertility, and Development*, 12: 397-404.
- Zinner, D.P., van Schaik, C.P., Nunn, C.L., & Kappeler, P.M. (2004) Sexual selection and exaggerated sexual swellings of female primates. In P.M. Kappeler & C.P. van Schaik (Eds.), *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives* (pp. 71-89). Cambridge: Cambridge University Press.
- Zuckerman, S., van Wagenen, G., & Gardner, R.H. (1938) The sexual skin of the rhesus monkey. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 108: 385-401.

