

**Direction des bibliothèques**

**AVIS**

Ce document a été numérisé par la Division de la gestion des documents et des archives de l'Université de Montréal.

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

**NOTICE**

This document was digitized by the Records Management & Archives Division of Université de Montréal.

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal

Les limites du favoritisme entre parents chez les macaques japonais :  
une étude de la relation tante-nièce

par  
Julie Cascio

Département d'anthropologie  
Faculté des arts et des sciences

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

Avril, 2009

© Julie Cascio, 2009



Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Les limites du favoritisme entre parents chez les macaques japonais :  
une étude de la relation tante-nièce

présenté par :  
Julie Cascio

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Michelle Drapeau  
président-rapporteur

Bernard Chapais,  
directeur de recherche

Jean Prud'homme  
membre du jury

## RÉSUMÉ

Chez le macaque japonais (*Macaca fuscata*), des recherches antérieures ont montré que la catégorie de parenté tante-nièce se situait dans une zone grise en ce qui a trait à la reconnaissance de l'apparentement, zone au-delà de laquelle les individus sont traités comme des non-parents. Le but de la présente étude était de mieux situer la relation tante-nièce par rapport aux autres catégories d'apparentés (mère-fille, grand-mère-petite-fille, sœurs, cousines et non-parentes) de façon à mieux comprendre les limites du favoritisme parental. Les sujets étaient quatre jeunes femelles provenant d'un groupe de macaques japonais en captivité. Nous avons comparé les taux de proximité et de toilettage entre les dyades tante-nièce et les autres catégories d'apparentement. En contrôlant l'effet de la disponibilité spatiale sur les taux d'interactions nous avons trouvé que tantes et nièces se toilettaient à des taux semblables aux dyades grand-mère-petite-fille et aux dyades de sœurs, contrairement aux résultats obtenus lorsque le toilettage n'était pas pondéré par le temps passé en proximité. Nous avons aussi analysé l'intensité et les taux d'agression. Les résultats indiquent que tantes et nièces s'agressaient aussi souvent que les non-parentes, mais tout de même moins intensément que ces dernières. Pour leur part, les cousines ressemblent aux non-parentes: elles s'affilient peu et sont très compétitives. Nous concluons que tantes et nièces, de par la nature ambiguë de leur relation, correspondent à la dernière catégorie de parents collatéraux discriminée dans notre groupe.

**Mots clés :** anthropologie biologique, primates, macaques, parenté, népotisme, toilettage, agression.

## ABSTRACT

Prior research in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) has shown that the aunt-niece kin category was a grey area as far as kin recognition is concerned, and that kinship was no longer recognized beyond that point. The objective of the present study is to better assess the situation of the aunt-niece relationship in relation to other kin categories (mother-daughter, grandmother-granddaughter, sisters, cousins, and non-kin) in an attempt to better understand the limits of kin favoritism. The subjects were four young females living in a captive group of Japanese macaques. We compared rates of proximity and grooming between aunt-niece dyads and other kin categories. By controlling for the effect of spatial availability on rates of interactions, we found that aunts and nieces groomed each other at rates similar comparable to those of grandmothers and granddaughters, and sisters. We also analysed rates and intensity of aggression. The results indicate that aggression was as frequent between aunts and nieces as between non-kin, although it was less intense between aunts and nieces. Cousins interacted like non-kin in that they affiliated little and competed intensely. We conclude that aunts and nieces, owing to the ambiguous nature of their relationship, are the last category of collateral kin to be discriminated in our group.

**Keywords:** Biological anthropology, primates, macaques, kinship, nepotism, grooming, aggression.

## TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ .....	i
ABSTRACT.....	ii
TABLE DES MATIÈRES .....	iii
LISTE DES TABLEAUX.....	v
LISTE DES FIGURES.....	vi
REMERCIEMENTS .....	vii
INTRODUCTION .....	1
La profitabilité de l'altruisme .....	4
Les contraintes temporelles .....	5
La satisfaction cumulative des besoins.....	6
La capacité de discrimination .....	7
MÉTHODOLOGIE.....	10
Groupe d'étude et environnement .....	10
Méthode de collecte des données .....	12
Définitions et analyses.....	13
Tests statistiques .....	15
RÉSULTATS .....	16
La proximité .....	16
Le toilettage .....	18
L'agression .....	24
DISCUSSION .....	28
Agression et apparentement.....	30

La limite du favoritisme parental.....	31
BIBLIOGRAPHIE.....	33
ANNEXE .....	viii

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau I. Synthèse des résultats concernant les mesures du comportement affiliatif pour les dyades tante-nièce comparées aux dyades des autres catégories d'apparement <sup>1</sup> . .....	20
Tableau II. Synthèse des résultats concernant l'intérêt relatif des sujets pour leurs tantes en opposition aux autres catégories d'apparement (l'indice de Hinde et les taux de toilettage donnés par dyade) <sup>1</sup> . .....	22
Tableau III. Synthèse des résultats concernant les taux d'agression pondérés par la proximité et l'intensité des agressions pour les dyades tante-nièce comparées aux dyades des autres catégories d'apparement <sup>1</sup> . .....	27
Tableau IV. Synthèse des résultats concernant l'ensemble des comportements étudiés (affiliatif et agonistique) pour les dyades de cousines comparées aux dyades de non-parentes <sup>1</sup> . .....	27

## LISTE DES FIGURES

Figure 1. Structure généalogique du groupe de macaques japonais du Laboratoire de primatologie comportementale de l'université de Montréal au moment de l'étude.	11
Figure 2. Le Laboratoire de primatologie comportementale de l'université de Montréal. ....	11
Figure 3. Taux moyen de proximité par dyade selon les catégories d'apparement. ....	16
Figure 4. Indice de Hinde moyen par dyade pour chaque catégorie d'apparement. ....	17
Figure 5. Taux moyen de toilettage par dyade selon les catégories d'apparement. ....	18
Figure 6. Taux moyen de toilettage pondéré par la proximité par dyade selon les catégories d'apparement. ....	19
Figure 7. Taux moyen de toilettage donné par les sujets selon la catégorie d'apparement. ....	21
Figure 8. Taux de toilettage reçu par les sujets selon la catégorie d'apparement. ....	22
Figure 9. Fréquence moyenne d'agression brute par dyade selon la catégorie d'apparement. ....	24
Figure 10. Taux moyen d'agression par dyade selon la catégorie d'apparement.	25
Figure 11. Intensité moyenne des agressions par dyade selon la catégorie d'apparement. ....	26

## REMERCIEMENTS

Merci à ma mère, mon père et ma grand-mère pour tout le support et l'aide irremplaçable et pour m'avoir toujours poussée à aller plus loin.

Merci à mon amoureux, Bertrand, pour toute l'aide et le support, sous de multiples formes, apportés lors de l'écriture de ce mémoire.

Merci à Constance pour les brunchs, les soupers et parfois les lunches qui ont permis de discuter primatologie, et de bien d'autres choses, et pour m'avoir fait vivre des expériences de terrain tout à fait incroyables.

Merci à Edith, Camille, François, Steven et Louis-Bruno pour les discussions constructives ou non, mais toujours intéressantes et divertissantes.

Merci à Carole pour son excellent talent d'observation et pour son aide indispensable lors des étapes préliminaires de ce mémoire.

Merci à mon directeur, Bernard Chapais, grâce à qui j'ai appris énormément tout au long de mon parcours en anthropologie et pour l'ensemble des critiques et commentaires pertinents qu'il a apportés à toutes les étapes de ce mémoire.

Merci à Michelle Drapeau et Jean Prud'homme pour les commentaires et les corrections apportés aux premières versions de ce mémoire qui ont permis de l'améliorer.

## INTRODUCTION

Chez les primates, la tendance à s'affilier de façon disproportionnée avec certains parents a été abondamment recensée (Gouzoules 1984; Silk, 1987; Walters, 1987; Bernstein, 1991). Plusieurs études ont établi des corrélations entre comportements et degré d'apparentement génétique indiquant que les différentes catégories de parents sont discriminées jusqu'à un certain seuil, au-delà duquel les individus n'agissent plus préférentiellement envers leurs parents (Kapsalis et Berman 1996a; Chapais *et al.*, 1997, 2001; Bélisle et Chapais, 2001; Chapais, 2001). Bien que plusieurs facteurs contraignent l'expression du favoritisme parental (népotisme) et rendent l'identification de ses limites difficile, il n'en est pas moins un phénomène central dans les relations sociales des primates.

Le favoritisme parental varie d'une espèce à l'autre en fonction de la structure sociale de celles-ci (Kapsalis, 2004). Puisque notre étude a pour objet un groupe de macaques japonais (*Macaca fuscata*), nous nous intéresserons principalement à la structure sociale des espèces de la famille des cercopithecidés qui regroupe des espèces tels que les macaques, les babouins et les guenons. La parenté matrilineaire a une importance considérable dans les rapports sociaux chez ces espèces caractérisées par un patron de philopatrie femelle (Kawamura, 1965; Sade, 1972; Missikian, 1972). Une fois la maturité sexuelle atteinte, les mâles natifs quittent le groupe pour se reproduire ailleurs (Drickamer et Vessey, 1973; Pereira, 1992) : ils coupent ainsi tout lien avec l'ensemble de leurs parents. Les femelles, quant à elles, demeurent dans leur groupe de naissance et peuvent former des liens solides avec les femelles qui leurs sont apparentées (Yamada, 1963; Kawamura, 1965; Sade, 1972; Kurland, 1977). Si les conditions écologiques le permettent, il peut y avoir jusqu'à douze catégories de parentes directes (mères, grands-mères, etc.) ou collatérales (sœurs, tantes, etc.) dans un même groupe (Chapais *et al.*, 1997).

Les liens de parenté matrilineaire sont particulièrement importants dans la formation de la hiérarchie de dominance chez les espèces dites despotiques : les

macaques rhésus (*Macaca mulatta*) et les macaques japonais (Hausfarter *et al.*, 1982; Silk, 1988; Kapsalis et Berman, 1996b). Les femelles y sont subordonnées à leurs mères (Kawamura, 1965; Sade, 1972; Chapais, 1992; Pereira, 1992) et le rang de dominance entre sœurs y est contraire à l'ordre de naissance : la cadette domine l'aînée (Kawamura, 1958; Datta, 1988). Par conséquent, les femelles apparentées occupent un rang adjacent (Hausfarter *et al.*, 1982; Silk, 1988; Kapsalis et Berman, 1996b). L'appui des parentes sous la forme d'intervention lors de conflits est très important dans l'acquisition du rang social. Une femelle a acquis son rang dit de naissance par rapport à une autre femelle lorsque les agressions et les soumissions entre elles sont unidirectionnelles. Toutefois, elle aura toujours besoin du support de ses parentes pour assurer le maintien de son rang face à des coalitions possibles de femelles subordonnées (Chapais, 1988a; Chapais et Gauthier, 1993).

Pour évaluer l'étendue du népotisme de nombreuses études ont comparé les fréquences de certains comportements entre différentes catégories de parents et non-parents. Par exemple, si deux parents se toilettent plus fréquemment que deux non-parents, nous pouvons conclure qu'il s'agit de népotisme et que les deux individus se reconnaissent comme parents. Plusieurs de ces études ont uniquement comparé des groupes de parents à des groupes de non-parents sans tenir compte des différents degrés d'apparementement génétique ( $r$ ) (Silk *et al.*, 1981; Silk, 1982; Gouzoules, 1984; Bernstein et Ehardt, 1985; de Waal et Luttrell, 1986; Walters, 1987; Thierry *et al.*, 1990; Bernstein, 1991; de Waal, 1991; Bernstein *et al.*, 1993; Call *et al.*, 1996). Cette méthodologie ne permet donc pas d'identifier les limites du népotisme en terme de degré d'apparementement.

D'autres chercheurs ont tenu compte du degré d'apparementement dans leurs analyses de la variation comportementale (Kurland, 1977; Massey, 1977; Kaplan, 1978; Berman, 1982; Glick *et al.*, 1986; Singh *et al.*, 1992; Kapsalis et Berman, 1996a, b; Rendall *et al.*, 1996; Chapais *et al.*, 1997, 2001; Bélisle et Chapais, 2001; Bélisle, 2002; Silk *et al.*, 2006; Charpentier, 2008). Il appert que les fréquences de

comportements affiliatifs, tels que la proximité et le toilettage, diminuent graduellement avec le degré d'apparentement jusqu'à un seuil d'apparentement de  $r=0,125$  (tante-nièce), au-delà duquel les individus se traitent comme des non-parents. Par ailleurs, les fréquences d'interventions, lors de conflits, diminuent plus rapidement avec le degré d'apparentement s'arrêtant au seuil de  $r=0,25$  (sœurs et grand-mère-petite-fille) (Chapais et Bélisle, 2004). Kapsalis et Berman (1996) ont aussi démontré qu'un modèle qui inclut les proches parents jusqu'à un degré d'apparentement  $r=0,125$  (arrière-grand-mère-arrière-petite-fille et tante-nièce) explique mieux la variation des comportements affiliatifs entre femelles apparentées qu'un modèle qui inclut les parentes plus éloignées ( $r \leq 0,03125$ ), chez les macaques rhésus.

Dans un contexte expérimental, Bélisle et Chapais (2001) ont étudié la tolérance à la co-alimentation entre parents chez les macaques japonais. Ils ont testé cinq catégories d'apparentement : mère-fille ( $r=0,5$ ), grand-mère-petite-fille ( $r=0,25$ ), sœurs ( $r=0,25$ ), tante-nièce ( $r=0,125$ ) et non-parentes. Ils sont arrivés à la conclusion que la limite de la tolérance à la co-alimentation entre parentes se situe au niveau des dyades de sœurs et des dyades de grand-mère-petite-fille ( $r=0,25$ ) alors que tantes et nièces ( $r=0,125$ ) se traitent comme des non-parentes. Lors d'une autre série d'expériences, Chapais et ses collègues se sont penchés sur les interventions lors de conflits en fonction de l'apparentement génétique. Lorsque l'intervenant aidait son parent, ce dernier parvenait à renverser son adversaire dominant. Les mères, les sœurs aînées, les grands-mères et les arrière-grands-mères ( $r = 0,125$ ) aidaient leurs jeunes parents à détrôner leur opposant, tandis que les tantes n'aidaient ni leurs nièces ni leurs neveux d'un an à y parvenir. Elles aidaient toutefois leurs neveux de deux ans à renverser leur adversaire dominant (Chapais *et al.*, 1988b, 1997, 2001). Quant aux grandes-tantes ( $r=0,0625$ ) et cousines ( $r=0,0625$ ), elles n'appuyaient pas leurs parents (Chapais *et al.*, 2001). Chapais et d'autres de ses collègues ont aussi identifié une limite à l'inhibition des comportements homosexuels chez le macaque japonais. Ils ont observé que mères et

filles, grands-mères et petites-filles et les sœurs n'avaient pas d'interactions homosexuelles contrairement aux tantes-nièces ( $r=0,125$ ) et aux non-parentes (Chapais et Mignault, 1991; Chapais *et al.*, 1997).

Compte tenu de l'ensemble de ces résultats, le domaine de la parenté linéaire reconnue chez le macaque japonais inclurait les dyades mère-fille, grand-mère-petite-fille et arrière-grand-mère-arrière-petite-fille alors que le domaine de la parenté collatéral comprendrait les dyades de sœurs. La catégorie tante-nièce appartient à une zone grise. Au-delà de cette limite d'apparentement, les individus seraient traités comme des non-parents.

Le but de la présente étude est de mieux situer la relation tante-nièce par rapport aux autres catégories d'apparentées de façon à mieux comprendre les limites du favoritisme parental. L'étude a pour sujet quatre jeunes femelles de un et deux ans provenant de trois matrilignages d'un groupe de macaques japonais. Chaque sujet dispose en moyenne de trois proches parentes ( $r \geq 0,25$  : mère, grand-mère et sœur) et de quatre parentes éloignées ( $0,125 \leq r < 0,25$  : tante et cousine). Notre intérêt réside principalement dans les comportements affiliatifs : la proximité et le toilettage. Pour interpréter les limites du favoritisme parental, il est impératif de tenir compte des divers facteurs qui influencent la distribution des comportements entre apparentés. Ces facteurs sont les suivants : la profitabilité de l'altruisme, les contraintes temporelles, la satisfaction cumulative des besoins et la capacité de discrimination (Chapais, 2001; Chapais et Bélisle, 2004; Chapais, 2006).

### **La profitabilité de l'altruisme**

Par définition, un comportement altruiste est bénéfique au receveur et coûteux pour le donneur. À première vue, ce type de comportement va à l'encontre de la théorie de la sélection naturelle parce qu'il réduit la valeur sélective du donneur pour augmenter celle du receveur. Pour expliquer le phénomène, Hamilton (1964) a

proposé la théorie de la sélection de parentèle qui stipule qu'un individu qui est altruiste envers un parent reçoit des bénéfices génétiques indirectement. Par exemple, une mère qui est altruiste envers sa fille, avec qui elle a 50% de gènes en commun, contribue aussi à la survie d'une importante fraction de ses gènes. L'altruisme est donc une forme particulière de népotisme. La règle de Hamilton ( $br > c$  (où  $b$  représente les bénéfices du receveur,  $r$  représente le degré d'apparentement entre le donneur et le receveur et  $c$  représente les coûts encourus par le donneur)) permet de calculer le degré d'apparentement au-delà duquel une forme spécifique d'altruisme cesse d'être profitable pour le donneur. Pour que l'altruisme soit profitable entre deux individus, leur degré d'apparentement doit être plus élevé que le ratio  $b/c$  (Chapais, 2001). Si un comportement est risqué et coûteux, comme la protection contre les prédateurs, il n'est pas avantageux d'être altruiste envers un parent éloigné. Ces comportements sont réservés aux proches parents. Par contre, si un comportement est peu risqué, son déploiement envers les catégories de parents sera plus étendu. Puisque la proximité et le toilettage – les comportements étudiés ici – sont des comportements à faible risque, on ne s'attend pas à ce qu'ils soient limités aux proches parents.

### **Les contraintes temporelles**

Ce facteur s'applique au donneur et est basé sur trois principes : (1) chaque individu a une quantité de temps limitée à accorder aux autres; (2) il est plus avantageux de satisfaire d'abord les besoins de ses proches parents avant de répondre à ceux de ses parents éloignés et (3) puisque les bénéfices au receveur associés à un comportement diminuent une fois que la tâche est accomplie, le donneur devrait cesser d'aider son proche parent pour aller répondre au besoin du prochain parent le plus proche et ainsi de suite jusqu'à ce qu'il ait épuisé son temps de disponibilité (Chapais et Bélisle, 2004). Par exemple, si le toilettage a pour fonction l'hygiène et l'élimination de parasites (Hutchins et Barash, 1976), la tâche peut prendre un certain temps à accomplir, mais une fois que le receveur est propre

et exempt de parasites, le donneur ne retire plus d'avantages à continuer le toilettage et devrait se concentrer sur le prochain parent le plus proche (Altmann, 1979). Ainsi, si la tâche est longue à effectuer elle devrait être limitée aux proches parents, tandis que si elle est brève, on ne s'attend pas à ce qu'elle soit limitée aux proches parents (Chapais et Bélisle, 2004). Puisque la proximité n'est pas une tâche mais plutôt un état de fait, nous ne nous attendons pas à ce qu'elle soit affectée par cette contrainte temporelle. Par contre, le toilettage est un comportement qui peut prendre un certain temps à accomplir et peut limiter le déploiement du népotisme aux proches parents.

La taille du matrilignage est un autre facteur qui affecte à la contrainte de temps. Plus le matrilignage est gros et le nombre de proches parents à aider élevé, moins un individu a de temps pour aider les parents plus éloignés (Chapais et Bélisle, 2004). Par exemple, Berman et ses collègues (2008) ont déterminé que les femelles adultes qui disposent de trois à cinq proches parentes ( $r \geq 0,25$ ) toilettent chacune de celles-ci moins intensément que celles qui en disposent de seulement une ou deux (Berman, *et al.*, 2008). Ainsi, l'absence de favoritisme entre deux individus apparentés pourrait refléter non pas l'absence de reconnaissance de l'apparentement entre les deux individus mais plutôt le manque de temps disponible pour les interactions. Compte tenu du fait que nos sujets d'étude ont en moyenne trois proches parents et quatre parents éloignés chacun, nous ne nous attendons pas à ce que la taille des matrilignages limite le déploiement du népotisme dans le cas présent.

### **La satisfaction cumulative des besoins**

Ce facteur s'applique aux receveurs. Chapais et Bélisle (2004) arguent que comme tout individu dépend de ses parents pour satisfaire ses besoins, plus l'individu a de proches parents moins il aura besoin de ses parents éloignés pour le faire. Puisque la satisfaction des besoins est cumulative, l'individu sera moins

dépendant de ses parents éloignés que de ses proches parents, en fonction du nombre de parents qui sont disponibles pour répondre à ses besoins. Dans cette optique, nous pouvons nous attendre à observer une chute de la dépendance entre parents pour la satisfaction des besoins. Par le fait même, le népotisme devrait chuter avec le degré d'apparentement (Chapais et Bélisle, 2004). La limite du favoritisme entre parents pourrait donc représenter la frontière où l'individu n'a plus besoin de ses parents éloignés pour satisfaire ses besoins puisque ceux-ci sont déjà comblés par ses parents plus proches.

### **La capacité de discrimination**

La limite du favoritisme entre parents pourrait représenter la frontière au-delà de laquelle les individus ne se reconnaissent plus comme parents. Le mécanisme qui explique le plus parcimonieusement la reconnaissance de l'apparentement est la familiarité développementale (Rendall, 2004). Au coeur de la reconnaissance de l'apparentement, il y a la relation longue et intense entre la mère et son enfant (Walters, 1987; Bernstein *et al.*, 1993). Puisque ce dernier passe la majorité de son temps avec sa mère, il devient particulièrement familier avec les membres du réseau social de celle-ci, qui est principalement composé de sa parenté matrilineaire (Berman et Kapsalis, 1999). Entre sept et douze mois, l'enfant commence à exprimer du favoritisme envers ses parents matrilineaires (de Waal, 1996) et éventuellement, il maintiendra activement ses relations avec les mêmes individus avec lesquels il s'est accoutumé lors de son développement (Berman, 1982; Nakamichi, 1996). Les preuves de la familiarité développementale comme mécanisme de reconnaissance de l'apparentement résident, entre autres, dans le fait que des germains utérins élevés séparément n'interagissent pas préférentiellement une fois adultes (Sackett et Frederickson, 1987). Puisque le favoritisme entre parents est transmis par la mère (Galef, 1988; de Waal, 1996), si une femelle n'interagit pas préférentiellement avec sa nièce, la fille de cette femelle, ne pourra pas reconnaître la nièce comme étant sa cousine. Donc, si la familiarité

développementale limite la reconnaissance de l'apparentement de l'enfant aux parents préférés de la mère, il est possible que les limites du népotisme représentent la limite de la discrimination de l'apparentement.

\*

Compte tenu de ces facteurs, nous avons cherché à caractériser les limites du favoritisme entre parents en étudiant en profondeur la relation tante-nièce. Nous avons comparé les taux de proximité et de toilettage entre les dyades tante-nièce et les autres catégories de parents. À l'exception des contraintes temporelles spécifique au toilettage, on ne s'attend pas à ce que le déploiement de la proximité et du toilettage soit limité de façon significative par les facteurs contraignants mentionnés plus haut.

Si la proximité relève du népotisme, il se pourrait que tout effet de l'apparentement sur le toilettage reflète simplement le fait que le toilettage est corrélé à la proximité. En effet, plusieurs études ont rapporté une corrélation positive entre l'apparentement génétique et la proximité (Kurland, 1977; Kapsalis et Berman, 1996a). Si la relation privilégiée entre mère et enfant forge le réseau social de l'enfant et produit une corrélation positive entre le degré d'apparentement et la proximité entre apparentées matrilinéaires (Kurland, 1977; Kapsalis et Berman, 1996a), alors les proches parents sont plus souvent en proximité, les uns des autres, et plus facilement disponibles pour répondre à leurs besoins mutuels que des parents éloignés qui, eux, sont trop loin pour voir ou entendre leurs sollicitations respectives (Chapais et Bélisle, 2004). Autrement dit, moins les individus sont apparentés, moins ils ont d'opportunités d'interagir ensemble. Par conséquent, afin de contrôler l'effet de la disponibilité spatiale différentielle des catégories de parents, nous avons pondéré les fréquences de toilettage en fonction de la proximité et nous avons réévalué la limite du favoritisme entre parents pour le toilettage.

Nous avons aussi analysé les comportements agressifs. Un corrélat attendu de la théorie de la sélection parentale de Hamilton (1964) est que les individus apparentés devraient s'agresser moins fréquemment et moins intensément que les non-parents. Par contre, les apparentés sont aussi compétitifs et rivalisent autant pour la dominance entre eux. Chez les espèces despotiques, une femelle est subordonnée à sa sœur cadette, même si elle est physiquement plus grosse et forte, parce que leur mère défend sa plus petite fille (Kawamura, 1965). La compétition pour la dominance entre sœurs est intense et dure toute la vie (Datta 1988), ce qui limite les niveaux de népotisme entre soeurs (Chapais *et al.*, 1994). Comme les filles de la cadette seront dominantes aux sœurs aînées de leur mère (leurs tantes) cela pourrait expliquer pourquoi le favoritisme entre tantes et nièces est inconsistant (Chapais *et al.*, 1997).

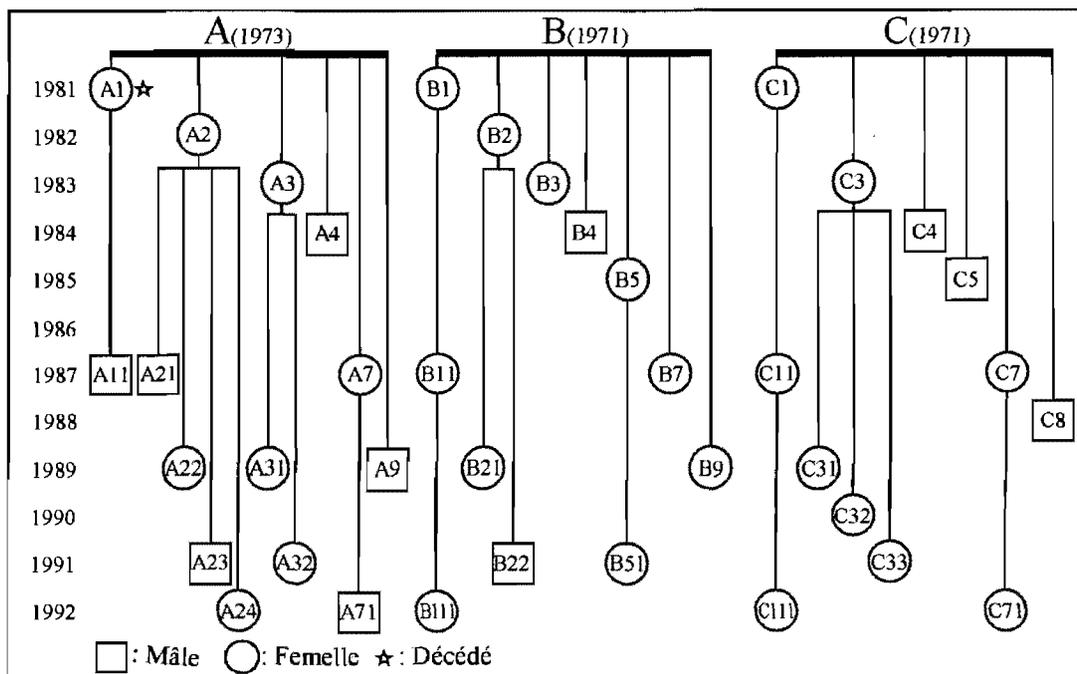
Suivant cette hypothèse, nous pourrions nous attendre à ce que les niveaux d'agression entre tantes et nièces soient plus élevés que ceux entre proches parents, ce qui pourrait limiter l'expression du favoritisme entre elles. Les résultats d'études sur l'agression en rapport avec l'apparentement sont variables (Walters, 1987; Bernstein, 1991). Des études ont montré que les femelles adultes apparentées s'agressent moins souvent que les autres (Hrdy, 1976; Berman, 1980; Silk *et al.*, 1981; Silk *et al.*, 1999, Charpentier, *et al.*, 2008), et que les formes d'agression les plus intenses sont moins fréquentes entre parents matrilineaires (Bernstein et Ehardt, 1985). Toutefois, les informations se rapportant spécifiquement aux dyades tante-nièce sont pratiquement inexistantes.

## MÉTHODOLOGIE

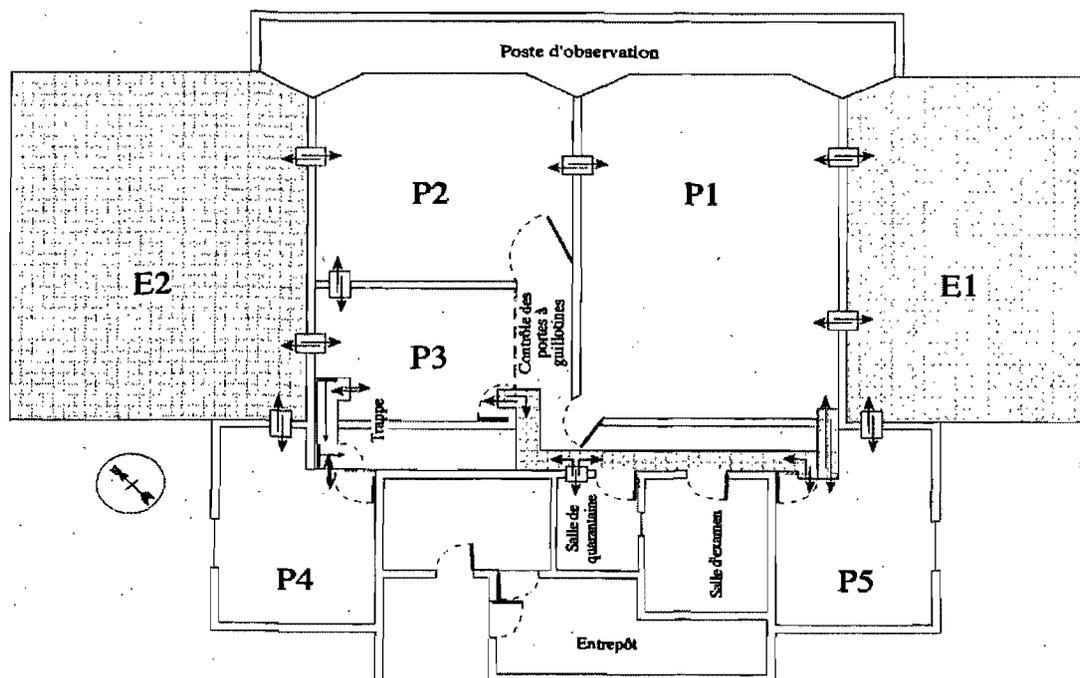
### Groupe d'étude et environnement

L'étude a été réalisée sur le groupe de macaques japonais établi au laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal en 1984, dont les membres fondateurs provenaient de la colonie d'Arashiyama localisée au Texas en 1972 (Fedigan 1991). Au moment de l'étude, le groupe comptait quarante individus : seize femelles adultes ( $\geq$  quatre ans), treize jeunes femelles, quatre mâles adultes ( $\geq$  six ans) et sept jeunes mâles. Il était constitué des trois matrilignages distincts illustrés à la figure 1: A, B et C. Les femelles du matrilignage A étaient dominantes à celles du matrilignage B et elles étaient toutes deux dominantes aux femelles du matrilignage C.

Le laboratoire comprenait cinq pièces intérieures et deux enclos extérieurs couvrant une superficie de 230m<sup>2</sup> (figure 2). Lors de la collecte des données, les singes avaient accès aux deux pièces intérieures et aux deux enclos extérieurs qui étaient reliés par des portes coulissantes. Chaque pièce était munie de nombreuses planches et de cordes, ainsi les singes pouvaient se déplacer et grimper à leur guise dans tout l'espace. Le poste d'observation était muni d'une grande fenêtre vitrée qui donnait sur les pièces intérieures et extérieures. Des biscuits pour singes, des fruits et légumes frais et des graines diverses étaient éparpillés uniformément quotidiennement sur le sol couvert de copeaux de bois et de l'eau était disponible en tout temps.



**Figure 1.** Structure généalogique du groupe de macaques japonais du Laboratoire de primatologie comportementale de l'université de Montréal au moment de l'étude.



**Figure 2.** Le Laboratoire de primatologie comportementale de l'université de Montréal.

### **Méthode de collecte des données**

Les sujets de l'étude sont quatre jeunes femelles : C32 (deux ans), A32, B51, C33 (un an). Chacune d'elle a été observée pendant une période de vingt minutes par jour durant cent dix jours entre le 12 mai 1992 et le 15 janvier 1993, par Carole Gauthier, une observatrice expérimentée. Trois méthodes ont été utilisées. En premier lieu, lors de l'échantillonnage centré sur le sujet, chaque femelle était observée vingt minutes durant lesquelles tous les comportements affiliatifs (les approches, les éloignements, le toilettage) et les comportements agonistiques (les agressions, les soumissions et leurs intensités) étaient enregistrés. En deuxième lieu, lors du balayage instantané, nous notions à chaque minute si le sujet était en proximité ou non d'un autre individu, son identité et s'ils se toilettaient. Le total des échantillons instantanés pour chaque femelle focale est : 1925 pour A32, 1915 pour B51, 1925 pour C32 et 1935 pour C33.

En troisième lieu, pendant les périodes d'échantillonnage centré sur le sujet, toutes les interactions agressives entre les membres du groupe étaient notées en suivant la technique d'échantillonnage centré sur le comportement. C'est-à-dire que tous les comportements agonistiques étaient notés: si le focal était sur A, l'observateur notait les agressions entre B et C. Étant donné que cette collecte était spécifique aux comportements agonistiques qui sont des comportements visibles, et que l'observatrice était expérimentée, le problème de l'observation différentielle des individus était évité. Un total de 2023 interactions agonistiques a été collecté.

L'étude porte sur six catégories de dyades qui sont toujours constituées d'une des quatre femelles focales et d'une adulte de quatre ans et plus. Il s'agit de quatre dyades de mère et fille, quatre dyades de grand-mère et petite-fille, quatre dyades de sœurs, dix dyades de tante et nièce, trois dyades de cousines et 43 dyades de femelles adultes non-parentes (Annexe I). Nous supposons que les grands-mères et

petites-filles et les soeurs ont le même degré d'apparentement ( $r=0.25$ ) parce que nous assumons que les sœurs sont des demi-sœurs (de pères différents).

### **Définitions et analyses**

La *proximité* est notée lorsque les membres d'une dyade sont à une distance maximum d'un bras de macaque. Puisque notre étude porte sur l'ensemble des échantillons instantanés, pris pendant les périodes d'observations centrées sur le sujet et que nous comparons le comportement des sujets avec des individus de différents degrés d'apparentement, nous avons établi des taux de proximité spécifiques à ces femelles. Le taux de proximité pour une dyade donnée a été établi en divisant le nombre d'échantillons instantanés où le sujet était en proximité de l'autre femelle par le nombre total d'échantillons instantanés pour ce sujet.

L'*indice de Hinde* permet de calculer la responsabilité des membres d'une dyade dans le maintien de la proximité. Nous avons utilisé les données de l'échantillonnage centré sur le sujet pour obtenir l'indice de Hinde pour chaque dyade : dans une dyade donnée, le pourcentage d'approche fait par le sujet fût soustrait du pourcentage d'éloignement fait par le sujet. Une approche fût notée lorsqu'un individu entre en proximité d'un autre et un éloignement fût noté lorsqu'un individu quitte la proximité d'un autre. Un indice de Hinde positif indique que le sujet est responsable de la proximité alors qu'un indice négatif indique que l'autre femelle est responsable du maintien de la proximité.

Le *taux de toilettage* total pour une dyade donnée a été établi en divisant le nombre d'échantillons instantanés où le sujet était en toilettage dans cette dyade par le nombre total d'échantillons de toilettage du sujet. Cette méthode permet d'obtenir un taux de toilettage par dyade qui est spécifique à son sujet, en fonction de son intérêt personnel pour le toilettage. Donc, par rapport à son taux général de

participation au toilettage, on obtient une mesure qui indique la proportion de toilettage avec ce sujet dans chaque dyade.

Le *toilettage pondéré par la proximité* représente le taux de toilettage divisé par le taux de proximité pour chaque dyade. Cette mesure permet de contrôler l'effet de la proximité disproportionné entre certaines catégories de dyade et ainsi d'obtenir une mesure du taux de toilettage comme si chaque dyade était également en proximité.

Le *toilettage donné* fut mesuré pour évaluer la préférence du sujet pour chaque catégorie de parents. Cette mesure représente la quantité de toilettage dirigée par un sujet vers un autre individu divisé par le toilettage total émis par le sujet. Ainsi on obtient une mesure de l'intérêt relatif de la femelle focale pour l'autre individu dans la dyade.

Le *toilettage reçu* permet de déterminer quelle femelle a toiletté le sujet. Cette mesure permet de savoir quelles catégories de parents participent au toilettage du sujet. Nous avons divisé le toilettage qu'un sujet a reçu d'un individu par le toilettage total que le sujet a reçu. Ceci indique qui a toiletté le sujet et à quelle fréquence, en fonction du total de toilettage que ce sujet a reçu.

La *fréquence d'agression brute* représente le nombre total d'agressions observées pour chaque dyade. Nous avons utilisé uniquement les séquences d'agressions qui ont provoqué une soumission claire. Nous avons ignoré les séquences d'agressions ambivalentes et les soumissions spontanées (sans agression). Les comportements agonistiques ont été compilés selon leur degré d'intensité croissant (1 : les déplacements; 2 : les agressions à distances; 3 : les charges; 4 : les poursuites; 5 : les agressions avec contact excluant les morsures; 6 : les morsures). Dans le cas d'une séquence d'agressions multiple, nous avons retenu le degré d'intensité le plus élevé.

Dans le but d'éliminer tout effet causé par le taux de proximité disproportionné de certaines catégories de dyades, nous avons établi un *taux d'agression pondéré par la proximité* en divisant la fréquence d'agression brute par le taux de proximité pour chaque dyade.

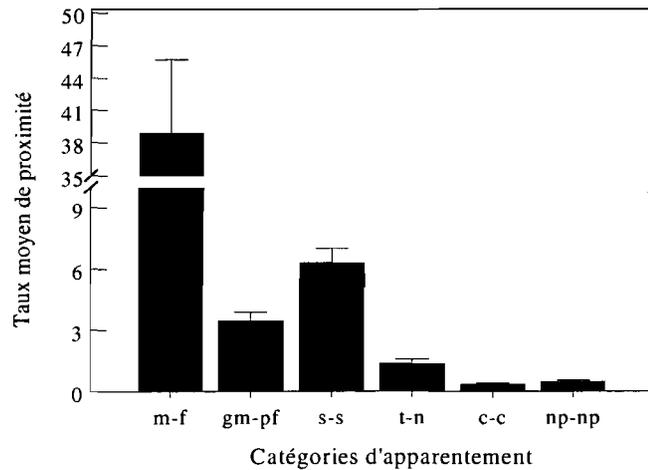
L'*intensité moyenne des agressions* représente la somme des degrés d'intensités d'agressions d'une dyade divisée par le nombre total d'agressions observées pour cette dyade.

### **Tests statistiques**

Puisque nous avons comparé des données ordinales provenant des dyades partiellement indépendantes (certains individus dans les dyades reviennent plus d'une fois) et que nos analyses portent sur des échantillons de petites tailles, nous avons utilisé le test statistique non paramétrique d'analyse de variance Kruskal-Wallis pour  $n$  échantillons et le test de Wilcoxon-Mann-Whitney pour deux échantillons afin de comparer les dyades d'individus sur la base de leur degré d'apparement. De plus, nous avons utilisé le test statistique de Spearman pour les tests de corrélation. Nous avons fixé le seuil de signification à 0,05 et, puisque nous n'effectuons aucune prédiction concernant la direction des différences, tous les tests sont bilatéraux.

## RÉSULTATS

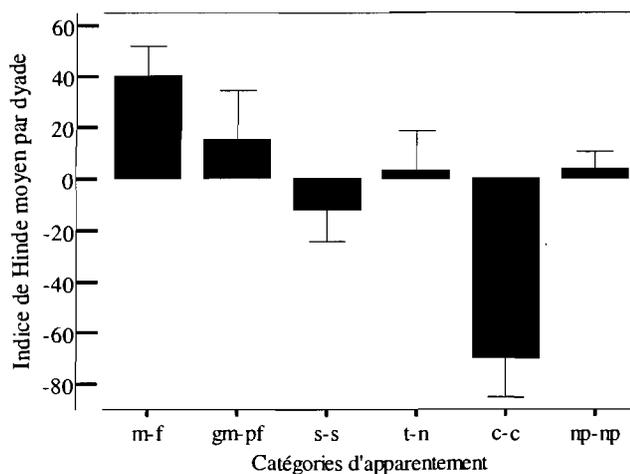
### La proximité



**Figure 3.** Taux moyen de proximité par dyade selon les catégories d'apparement. (Cette légende s'applique à tous les graphiques qui suivent : m-f = les dyades mère-fille, gm-pf = les dyades grand-mère-petite-fille, s-s = les dyades sœur-sœur, t-n = les dyades tante-nièce, c-c = les dyades cousine-cousine, np-np = les dyades non-parente-non-parente).

Les taux de proximité sont corrélés positivement au degré d'apparement (test de Spearman :  $R=0,729$ ,  $p=0,000$ ,  $N=68$ ) et ils varient significativement en fonction du degré d'apparement (test de Kruskal-Wallis :  $\chi^2=38,162$ ,  $p=0,000$ ,  $N=43, 3, 10, 4, 4, 4$ ) : c'est-à-dire que plus le degré d'apparement est élevé, plus les individus sont en proximité. En effet, comme l'illustre la figure 3, le taux de proximité moyen diminue plus ou moins graduellement avec le degré d'apparement. Les taux de proximité des dyades tante-nièce sont moins élevés que ceux des dyades de proches parentes : mère-fille (test de Mann-Whitney U :  $U=0$ ,  $p=0,005$ ,  $N=10, 4$ ), grand-mère-petite-fille ( $U=1$ ,  $p=0,007$ ,  $N=10, 4$ ) et sœurs ( $U=0$ ,  $p=0,005$ ,  $N=10, 4$ ). Nous observons aussi des taux de proximité significativement plus élevés chez les tantes et nièces que chez les non-parentes ( $U=61$ ,  $p=0,000$ ,  $N= 43, 10$ ). Nous obtenons des taux de proximité qui ont tendance à être plus élevés entre tantes et nièces ( $U=4$ ,  $p=0,063$ ,  $N=3, 10$ ) qu'entre cousines,

une catégorie d'apparentement plus éloignée. De plus, les cousines et les non parentes partagent des taux de proximité similaires ( $U=47$ ,  $p=0,434$ ,  $N=43$ , 3). Au plan de la proximité, les tantes et nièces ne se comportent ni comme des proches parentes ni comme des non-parentes.

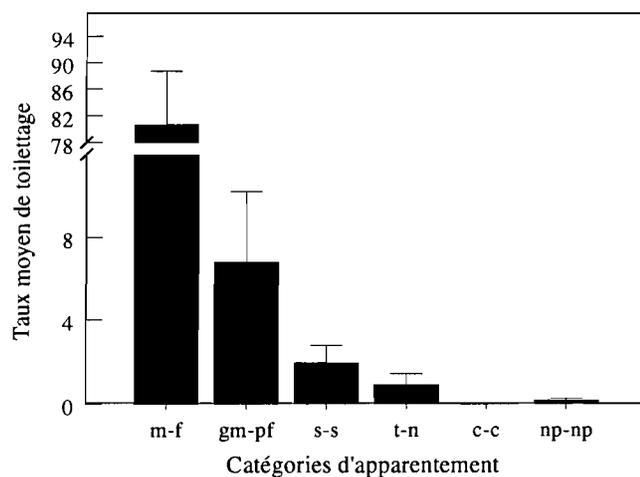


**Figure 4.** Indice de Hinde moyen par dyade pour chaque catégorie d'apparentement.

Nous n'observons pas de corrélation entre l'indice de Hinde et le degré d'apparentement (test de Spearman :  $R=0,095$ ,  $p=0,470$ ,  $N=60$ ), toutefois, l'indice de Hinde varie significativement avec l'apparentement (test de Kruskal-Wallis :  $\chi^2=11,170$ ,  $p=0,048$ ,  $N=35$ , 3, 10, 4, 4, 4). En effet, il est possible d'observer à la figure 4 que de façon générale, plus le degré d'apparentement est élevé, plus les sujets sont responsables de la proximité de la dyade. Ceci dit, nous n'obtenons pas de différence significative entre l'indice de Hinde des dyades tante-nièce et des dyades de proches parentes : mère-fille (test de Mann-Whitney :  $U=9$ ,  $p=0,118$ ,  $N=10$ , 4), grand-mère-petite-fille ( $U=18$ ,  $p=0,776$ ,  $N=10$ , 4), soeurs ( $U=12,5$ ,  $p=0,283$ ,  $N=10$ , 4). Les sujets sont responsables de la proximité avec leur mère, leur grand-mère et leurs tantes, mais ne sont pas responsables du maintien de la proximité avec leurs sœurs (Figure 4). De la même façon, les sujets sont autant responsables du maintien de la proximité envers leurs tantes qu'envers leurs non-

parentes. ( $U=164$ ,  $p=0,759$ ,  $N=10$ , 35). Par contre, nous observons une différence significative entre les dyades tante-nièce et les dyades de cousines ( $U=3$ ,  $p=0,041$ ,  $N=10$ , 3) indiquant que les sujets ne sont pas responsables du maintien de la proximité avec leurs cousines. Aussi, les sujets sont davantage responsables de la proximité avec leurs non-parentes qu'avec leurs cousines ( $U=6,5$ ,  $p=0,011$ ,  $N=3$ , 35). L'indice de Hinde des dyades tante-nièce n'est pas différent de celui des dyades de proches parentes et des dyades de non-parentes, ce qui signifie que les sujets sont autant responsables de la proximité avec leurs tantes qu'avec leurs proches parentes et leurs non-parentes.

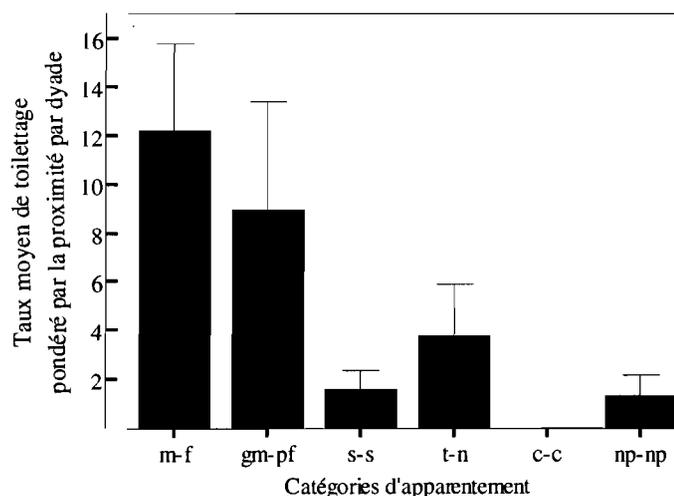
### Le toilettage



**Figure 5.** Taux moyen de toilettage par dyade selon les catégories d'apparentement.

Les taux de toilettage total sont corrélés positivement au degré d'apparentement (test de Spearman :  $R=0,704$ ,  $p=0,000$ ,  $N=68$ ) et ils varient significativement en fonction du degré d'apparentement (test de Kruskal-Wallis :  $\chi^2=40,703$ ,  $p=0,000$ ,  $N=43$ , 3, 10, 4, 4, 4). Autrement dit, et comme l'illustre la figure 5, plus le degré d'apparentement diminue moins les individus se toilettent. Les dyades tante-nièce se toilettent significativement moins souvent que les

dyades de proches parentes: mère-fille (test de Mann-Whitney U :  $U=0$ ,  $p=0,005$ ,  $N=10$ , 4), grand-mère-petite-fille ( $U=1$ ,  $p=0,007$ ,  $N=10$ , 4), et sœur-sœur ( $U=0$ ,  $p=0,005$ ,  $N=10$ , 4). Les taux de toilettage entre tantes et nièces sont significativement plus élevés qu'entre non-parentes ( $U=118,5$ ,  $p=0,003$ ,  $N=10$ , 43) et tendent à être plus élevés qu'entre cousines ( $U=6$ ,  $p=0,096$ ,  $N=3$ , 10). Par ailleurs, les cousines se toilettent à des taux comparables aux non-parentes ( $U=55,5$ ,  $p=0,494$ ,  $N=43$ , 3). Au niveau du toilettage, et comme dans le cas de la proximité, les tantes et nièces ne se comportent ni comme des proches parentes ni comme des non-parentes et ressemblent davantage aux cousines qu'à toute autre catégorie de parentes.



**Figure 6.** Taux moyen de toilettage pondéré par la proximité par dyade selon les catégories d'apparement.

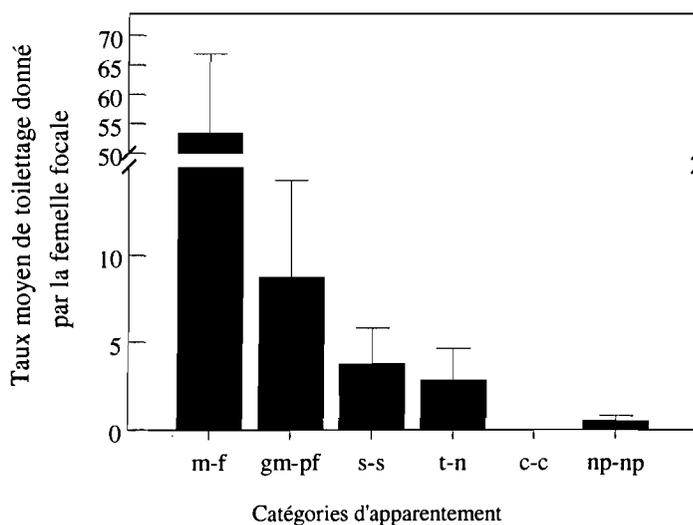
Étant donné que la proximité est népotiste, il se pourrait que tout effet du degré d'apparement sur le toilettage reflète simplement le fait que le toilettage est corrélé à la proximité. Pour déterminer si le toilettage est véritablement népotiste et non pas un simple corrélat de la proximité, nous avons contrôlé l'effet de la proximité sur le toilettage pour chaque dyade. Les taux de toilettage pondérés par la proximité ne sont pas corrélés au degré d'apparement (test de Spearman :

$R=0,640$ ,  $p=0,000$ ,  $N=68$ ), mais ils varient significativement en fonction de ce dernier (test de Kruskal-Wallis:  $\chi^2=32,904$ ,  $p=0,000$ ,  $N=43$ , 3, 10, 4, 4, 4). À la figure 6, il est possible d'observer que de façon générale le toilettage diminue avec le degré d'apparentement et les dyades mère-fille se toilettent significativement plus que les dyades tante-nièce (test de Mann-Whitney U:  $U=6$ ,  $p=0,045$ ,  $N=10$ , 4). Par contre, nous n'observons pas de différence significative entre les dyades tante-nièce et les dyades grand-mère-petite-fille ( $U=9$ ,  $p=0,116$ ,  $N=10$ , 4) et les dyades sœur-sœur ( $U=16$ ,  $p=0,567$ ,  $N=10$ , 4). De plus, les tantes et nièces se toilettent à des taux significativement plus élevés que les non-parentes ( $U=123$ ,  $p=0,004$ ,  $N=43$ , 10), mais à des taux semblable à ceux des cousines ( $U=6$ ,  $p=0,098$ ,  $N=10$ , 3). Les taux de toilettage pondérés par la proximité sont semblables entre les dyades cousines et les dyades de non-parentes ( $U=55,5$ ,  $p=0,494$ ,  $N=43$ , 3). Donc, une fois l'effet de la proximité contrôlé, les taux de toilettage entre tantes et nièces ressemblent à ceux entre grands-mères et petites-filles, entre sœurs et entre cousines, mais est plus élevé que ceux des non-parents.

**Tableau I.** Synthèse des résultats concernant les mesures du comportement affiliatif pour les dyades tante-nièce comparées aux dyades des autres catégories d'apparentement<sup>1</sup>.

<i>Dyades</i>	<i>N</i>	<i>Taux de toilettage</i>		<i>Taux de toilettage pondéré par la proximité</i>	
		<i>U</i>	<i>P</i>	<i>U</i>	<i>P</i>
Tante-nièce	10				
Mère-fille	4	0	0,005	6	0,045
Grand-mère-petite-fille	4	1	0,007	9	0,116
Soeur-soeur	4	0	0,005	16	0,567
Cousine-cousine	3	6	0,096	6	0,098
Non-parente-non-parente	43	118,5	0,003	123	0,004

<sup>1</sup>Le tableau fournit les résultats des tests de variance de Wilcoxon-Mann-Whitney de même que le nombre de dyades sur lequel les tests sont basés (N).



**Figure 7.** Taux moyen de toilettage donné par les sujets selon la catégorie d'apparement.

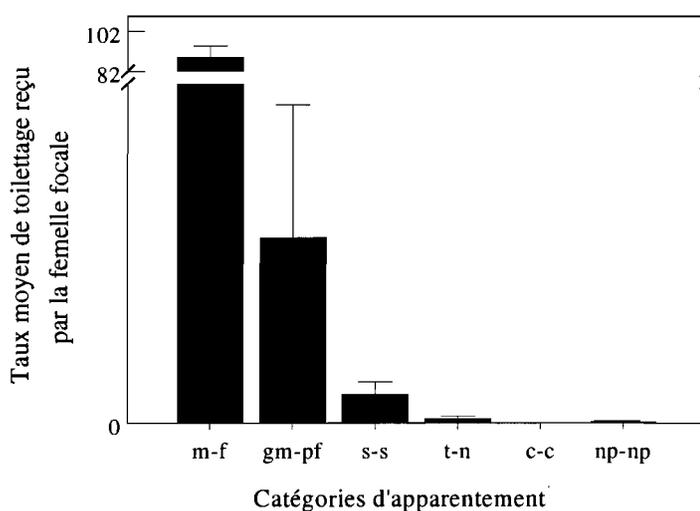
Nous avons effectué des analyses dans le but de déterminer l'intérêt relatif des sujets pour leurs tantes en opposition à leurs proches parentes et leurs non-parentes. Les taux de toilettage donné par les sujets sont corrélés positivement au degré d'apparement (test de Spearman :  $R=0,586$ ,  $p=0,000$ ,  $N=68$ ) et ils varient significativement en fonction de celui-ci (Kruskal-Wallis :  $\chi^2=30,887$ ,  $p=0,000$ ,  $N=43$ , 3, 10, 4, 4, 4); indiquant que plus le degré d'apparement est élevé, plus les sujets toilettent leurs parentes. La figure 7 illustre la diminution du taux de toilettage avec le degré d'apparement. Par contre, nous n'observons pas de différence significative entre le toilettage donné aux tantes et à certaines catégories de proches parentes. Les sujets toilettent significativement plus leur mère que leurs tantes (Mann-Whitney U :  $U=0$ ,  $p=0,003$ ,  $N=10$ , 4), mais elles toilettent leurs tantes, leur grand-mère et leurs sœurs à des taux semblables : tantes versus grands-mères ( $U=15$ ,  $p=0,434$ ,  $N=10$ , 4), tantes versus sœurs ( $U=17$ ,  $p=0,638$ ,  $n=10$ , 4), grands-mères versus sœurs ( $U=6$ ,  $p=0,538$ ,  $N=4$ , 4). De plus, les sujets toilettent significativement plus leurs tantes que les femelles non-parentes ( $U=203$ ,  $p=0,002$ ,  $N=43$ , 10) mais elles toilettent leurs cousines à des taux semblables ( $U=9$ ,  $p=0,215$ ,  $N=3$ , 10). Alors que ces dernières sont toilettées à des taux similaires ( $U=58,5$ ,

$p=0,586$ ,  $N=43$ , 3). Donc, du point de vue des sujets, et dans le cas du toilettage, les tantes sont plutôt traitées comme des proches parentes.

**Tableau II.** Synthèse des résultats concernant l'intérêt relatif des sujets pour leurs tantes en opposition aux autres catégories d'apparentement (l'indice de Hinde et les taux de toilettage donnés par dyade)<sup>1</sup>.

<i>Dyades</i>	<i>N</i>	<i>Taux de toilettage donné</i>		<i>Indice de Hinde</i>	
		<i>U</i>	<i>P</i>	<i>U</i>	<i>P</i>
Tante-nièce	10				
Mère-fille	4	0	0,003	0	0,118
Grand-mère-petite-fille	4	15	0,434	0	0,776
Soeur-soeur	4	17	0,638	4	0,283
Cousine-cousine	3	9	0,215	5	0,041
Non-parente-non-parente	43	203	0,002	137	0,759

<sup>1</sup>Le tableau fournit les résultats des tests de variance de Wilcoxon-Mann-Whitney de même que le nombre de dyades sur lequel les tests sont basés (N).



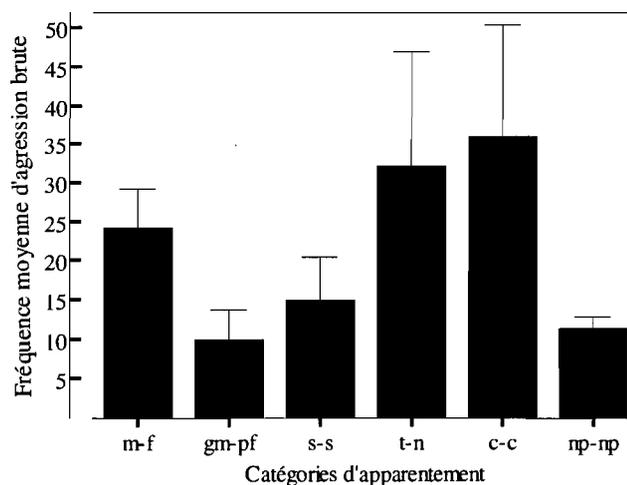
**Figure 8.** Taux de toilettage reçu par les sujets selon la catégorie d'apparentement.

Nous avons aussi analysé les taux de toilettage reçu par les sujets dans le but de déterminer quelles catégories de femelles remplissent les besoins en toilettage des sujets. Les taux de toilettage reçu par les sujets sont corrélés positivement au degré d'apparentement (test de Spearman :  $R=0,717$ ,  $p=0,000$ ,  $N=68$ ) et ils varient significativement en fonction de celui-ci (Kruskal-Wallis :  $\chi^2=43,791$ ,  $p=0,000$ ,  $N=43$ , 3, 10, 4, 4, 4); ce qui signifie que les taux de toilettage reçu par les sujets

diminuent avec le degré d'apparentement. Les sujets reçoivent significativement moins de toilette de leurs tantes que de leur mère ( $U=0$ ,  $p=0,003$ ,  $N=10$ , 4) et de leurs sœurs ( $U=4$ ,  $p=0,018$ ,  $N=10$ , 4). Par contre, elles reçoivent autant de toilette de leurs tantes que de leurs grands-mères (Mann-Whitney U :  $U=10$ ,  $p=0,131$ ,  $N=10$ , 4), ce qui indique que les tantes sont aussi importantes que les grands-mères pour satisfaire les besoins en toilette des sujets. Les sujets reçoivent significativement plus de toilette de leurs tantes que de leurs non-parentes ( $U=142$ ,  $p=0,003$ ,  $N=43$ , 10) et elles en reçoivent autant de leurs tantes que de leurs cousines ( $U=5$ ,  $p=0,215$ ,  $N=10$ , 3). Toutefois, les sujets reçoivent des taux semblables de toilette de leurs cousines et de leurs non-parentes ( $U=61,5$ ,  $p=0,706$ ,  $N=43$ , 3). Donc, les tantes participent autant que les grands-mères et les cousines à la satisfaction du besoin de toilette du point de vue des sujets.

## L'agression

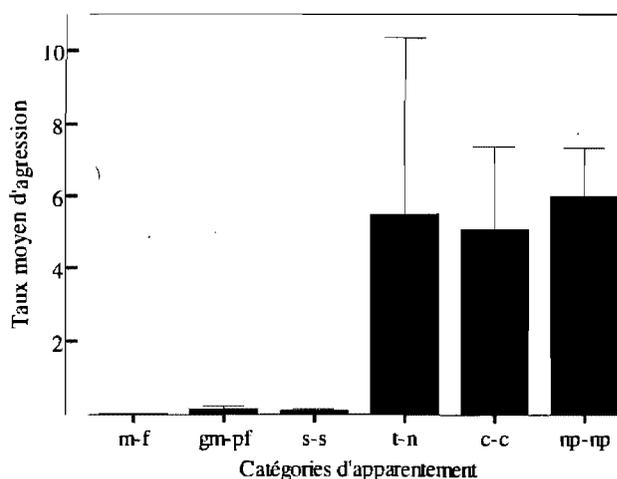
Nous avons comparé les fréquences d'agression brute en fonction du degré d'apparement. Nous n'obtenons pas de corrélation entre les fréquences d'agression et le degré d'apparement (test de Spearman :  $R=-0,243$ ,  $p=0,046$ ,  $N=68$ ) et nous n'observons pas de différence significative entre celles-ci et le degré d'apparement (Kruskal Wallis :  $\chi^2=8,696$ ,  $p=0,122$ ,  $N=4, 4, 4, 10, 3, 43$ ) : la fréquence d'agression brute n'est pas corrélée au degré d'apparement et elle ne varie pas en fonction de celui-ci. En effet, comme l'illustre la figure 9, le degré d'apparement ne semble pas affecter la fréquence d'agression brute dans un sens ou dans l'autre. Puisque le résultat au test de Kruskal-Wallis n'était pas significatif, nous ne pouvons pas statistiquement effectuer de test de Mann-Whitney pour situer les tantes et nièces par rapport aux autres parents.



**Figure 9.** Fréquence moyenne d'agression brute par dyade selon la catégorie d'apparement.

Cependant, lorsque l'effet de la proximité sur les fréquences d'agression brute est contrôlé, les résultats sont très différents. En effet, les taux d'agression sont corrélés négativement au degré d'apparement (test de Spearman:  $R=-0,546$ ,

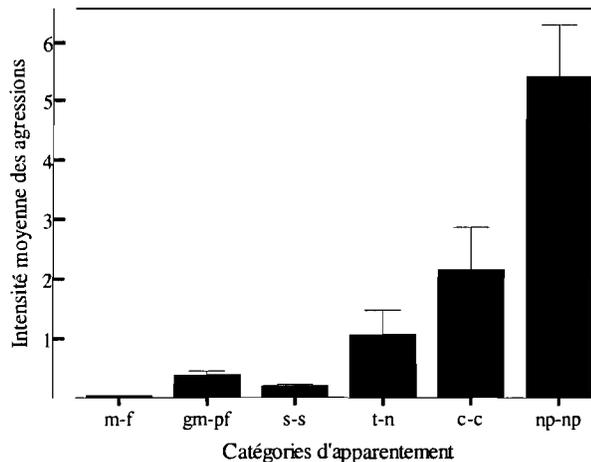
$p=0,000$ ,  $N=68$ ) et ils varient significativement en fonction de celui-ci (test de Kruskal Wallis :  $\chi^2=26,078$ ,  $p=0,000$ ,  $N=4, 4, 4, 10, 3, 43$ ). Comme l'illustre la figure 10, les proches parentes s'agressent très peu tandis que les tantes et nièces, les cousines et les non-parentes s'agressent beaucoup plus souvent. En effet, les taux d'agression entre tantes et nièces sont significativement plus élevés qu'entre proches parentes : mère-fille (test de Mann-Whitney ;  $U=0$ ,  $p=0,005$ ,  $N= 4, 10$ ), grand-mère-petite-fille ( $U=6$ ,  $p=0,048$ ,  $N=4, 10$ ), sœur-sœur ( $U=4$ ,  $p=0,024$ ,  $N=4, 10$ ); ils ont tendance à être inférieurs à ceux des non-parentes ( $U=137$ ,  $p=0,076$ ,  $N=10, 43$ ) et ils sont semblables à ceux entre cousines ( $U=5$ ,  $p=0,091$ ,  $N=10,3$ ). Ces dernières s'agressent à des taux similaires aux non-parentes ( $U=37$ ,  $p=0,211$ ,  $N=3, 43$ ). En somme, au plan des taux d'agression, les tantes et nièces ont beaucoup plus en commun avec les cousines et les non-parentes qu'avec les proches parentes.



**Figure 10.** Taux moyen d'agression contrôlé pour la proximité par dyade selon la catégorie d'apparement.

L'intensité moyenne des agressions est corrélée négativement au degré d'apparement (test de Spearman :  $R=-0,421$ ,  $p=0,000$ ,  $N=68$ ) et elle varie significativement en fonction de celui-ci (test de Kruskal Wallis :  $\chi^2=36,689$ ,  $p=0,000$ ,  $N=4, 4, 4, 10, 3, 43$ ). Comme l'illustre la figure 11, plus le degré d'apparement diminue, plus l'intensité des agressions augmente. Effectivement,

les agressions sont significativement plus intenses entre tantes et nièces qu'entre proches parentes : mère-fille (test de Mann-Whitney U ;  $U=0$ ,  $p=0,005$ ,  $N= 4, 10$ ), grand-mère–petite-fille ( $U=4$ ,  $p=0,023$ ,  $N=4, 10$ ), sœur-sœur ( $U=0$ ,  $p=0,005$ ,  $N=4, 10$ ). Nous observons aussi que l'intensité des agressions est significativement plus élevée entre non-parentes qu'entre tantes et nièces ( $U=67$ ,  $p=0,001$ ,  $N=10, 43$ ) et que les cousines ont tendance à s'agresser plus intensément que les tantes et nièces ( $U=4$ ,  $p=0,063$ ,  $N=10, 3$ ). L'intensité des agressions entre les dyades de cousines et les dyades de non-parentes est similaire ( $U=47$ ,  $p=0,436$ ,  $N=3, 43$ ). Donc, les dyades tante-nièce s'agressent plus intensément que les dyades de proches parentes et moins intensément que les dyades de non-parentes.



**Figure 11.** Intensité moyenne des agressions par dyade selon la catégorie d'apparement.

**Tableau III.** Synthèse des résultats concernant les taux d'agression pondérés par la proximité et l'intensité des agressions pour les dyades tante-nièce comparées aux dyades des autres catégories d'apparement<sup>1</sup>.

<i>Dyades</i>	<i>N</i>	<i>Taux d'agression</i>		<i>Intensité des agressions</i>	
		<i>U</i>	<i>P</i>	<i>U</i>	<i>P</i>
Tante-nièce	10				
Mère-fille	4	0	0,005	0	0,005
Grand-mère-petite-fille	4	0	0,048	4	0,023
Soeur-soeur	4	4	0,024	0	0,005
Cousine-cousine	3	5	0,091	4	0,063
Non-parente-non-parente	43	137	0,076	67	0,001

<sup>1</sup>Le tableau présente les résultats des tests de variance de Wilcoxon-Mann-Whitney de même que le nombre de dyades sur lequel les tests sont basés (N).

**Tableau IV.** Synthèse des résultats concernant l'ensemble des comportements étudiés (affiliatif et agonistique) pour les dyades de cousines comparées aux dyades de non-parentes<sup>1</sup>.

	<i>cousine-cousine (N=3)</i> <i>versus</i> <i>non-parente-non-parente (N=43)</i>	
	<i>U</i>	<i>P</i>
Taux de proximité	47	0,434
Indice de Hinde	6,5	0,011
Taux de toilettage	55,5	0,494
Taux de toilettage pondéré par la proximité	55,5	0,494
Taux de toilettage donné	58,5	0,586
Taux de toilettage reçu	61,5	0,706
Taux d'agression	43,3	0,211
Intensité des agressions	43,3	0,436

<sup>1</sup> le tableau présente les résultats des tests de variance de Wilcoxon-Mann-Whitney

## DISCUSSION

Le but de cette étude était de situer la relation tante-nièce par rapport aux autres catégories d'apparentées de manière à mieux comprendre les limites du favoritisme entre parentes. Sur la base des études préexistantes sur les limites du népotisme, tantes et nièces seraient discriminées de manière inconstante et, au-delà de cette limite, les individus seraient traités comme des non-parents (Chapais *et al.*, 1997, 2001). Plusieurs études ont rapporté une corrélation positive entre le degré d'apparentement et la proximité (Kurland, 1977; Kapsalis et Berman, 1996a); nous avons aussi observé cette corrélation dans notre groupe. Comme les proches parentes matrilineaires se déplacent, fourragent et dorment ensemble (Gouzoules et Gouzoules, 1987); elles ont plus d'opportunités d'interagir. En contrôlant l'effet de la disponibilité spatiale nous avons trouvé que tantes et nièces se toilettent à des taux semblables aux dyades grand-mère-petite-fille et aux dyades de sœurs, contrairement aux résultats obtenus lorsque le toilettage n'est pas pondéré par la proximité. Ces résultats indiquent que tantes et nièces ont une motivation pour le toilettage semblable à celle des proches parentes, mais qu'elles ont moins d'occasions de le faire. La disponibilité spatiale aurait donc limité l'expression du favoritisme entre tantes et nièces. Par contre, même en contrôlant l'effet de la proximité, le toilettage était aussi fréquent entre cousines qu'entre non-parentes. Ceci indique que les cousines sont traitées comme des non-parentes et que la disponibilité spatiale n'est pas un facteur limitant le favoritisme entre elles. Nos résultats nous ont permis d'identifier une forme de favoritisme entre tantes et nièces. Il y a donc présence de népotisme, ce qui nous permet d'inclure les dyades tante-nièce dans une catégorie à part: une zone grise de l'apparentement.

Dans l'introduction, nous avons énuméré les facteurs qui peuvent limiter la distribution des comportements entre apparentées. Théoriquement, les risques associés à un comportement du point de vue du donneur devraient limiter sa distribution aux proches parents. Puisque la proximité et le toilettage sont des comportements à faible risque, nous ne nous attendions pas à ce qu'ils soient limités

aux proches parentes. Le fait qu'ils le soient indique que des facteurs autres que les risques encourus par le donneur limitent la distribution. Le temps nécessaire pour exercer un comportement peut limiter sa distribution (Chapais et Bélisle, 2004). La proximité ne demande pas d'effort particulier, par contre le toilettage demande un certain investissement temporel. Cependant, nous n'avons pas observé de différence ni entre l'indice de Hinde des dyades tante-nièces et des dyades de proches parents ni entre les taux de toilettage donné aux tantes et aux autres proches parentes. Les sujets ont maintenu leur proximité avec leurs tantes, leur mère, leur grand-mère et leurs sœurs de manière comparable et elles ont autant toiletté leurs tantes que leur grand-mère et leurs sœurs. Donc, peu importe le temps nécessaire pour effectuer ces comportements, les sujets ont traité leurs tantes comme des proches parentes.

En théorie, la taille du matrilignage aurait aussi pu limiter le déploiement du favoritisme parental (Chapais et Bélisle, 2004). Berman et ses collègues (2008) ont déterminé que chez les macaques rhésus, les individus qui ont entre trois et cinq proches parentes investissaient moins de temps dans chacun d'eux, comparés aux individus qui avaient un ou deux proches parents. Dans le cas présent, sachant que les sujets avaient en moyenne trois proches parentes, il nous apparaît peu probable que la taille du matrilignage ait limité l'investissement des sujets dans leurs tantes.

D'après Chapais et Bélisle (2004), puisque la satisfaction des besoins d'un individu est cumulative, plus un individu a un grand nombre de proches parents, moins il aura besoin de ses parents éloignés pour satisfaire ses besoins. Or, nos résultats suggèrent que les tantes jouent un rôle proportionnellement aussi important que les proches parentes dans la satisfaction des besoins des sujets. Nous avons déterminé que les sujets recevaient autant de toilettage de leurs tantes que de leurs grands-mères. Au-delà de leur mère, grand-mère, sœurs et tantes, les sujets ont reçu autant de toilettage de leurs cousines que de leurs non-parentes. Donc, si la limite du favoritisme entre parentes représente la frontière au-delà de laquelle l'individu n'a

plus besoin de ses parentes éloignées pour satisfaire ses besoins, cette limite ne se situe pas au niveau des tante-nièce, mais plutôt au niveau des cousines.

### **Agression et apparentement**

En suivant la logique de la théorie de Hamilton, on s'attend à ce que les proches parents s'agressent moins souvent et moins intensément que les non-parents. Contrairement à cette prédiction, dans notre groupe, les fréquences d'agression étaient similaires pour toutes les catégories d'apparentement. Cependant, certaines études ont trouvé que les fréquences d'agression étaient plus élevées entre les jeunes femelles apparentées qu'entre non-parentes (de Wall et Luttrell, 1986), mais que, lorsque les fréquences d'agression étaient pondérées par la disponibilité spatiale, les résultats s'inversaient (Glick *et al.*, 1986; Bernstein *et al.*, 1993). C'est-à-dire que lorsque les analyses tiennent compte du fait que les parentes sont plus souvent en proximité et qu'elles ont donc plus de chance de s'agresser que les non-parentes, il apparaît que les femelles apparentées s'agressent moins souvent que les non-parentes. De même, dans notre groupe, une fois la proximité contrôlée, nous observons que les proches parentes s'agressent beaucoup moins que les non-parentes. Fait intéressant, tantes et nièces, et cousines s'agressent autant que les non-parentes. De plus, les formes d'agression les plus intenses, celles pouvant infliger les blessures les plus graves, sont observées plus fréquemment entre tantes et nièces que chez les proches parentes. Les non-parentes et les cousines sont celles qui s'agressent le plus intensément.

Ces résultats pourraient s'expliquer par le fait que le système de dominance des macaques japonais, espèces dites despotiques, a pour conséquence de créer une structure hiérarchique où les sœurs cadettes sont dominantes aux sœurs aînées et sont en compétition intense (Kawamura, 1965; Datta, 1988). Cette structure est de nature à engendrer des tensions importantes entre une femelle et les filles de sa sœur, c'est-à-dire entre tantes et nièces. D'ailleurs, la compétition intense entre

sœurs limite le niveau de népotisme entre elles et, par conséquent, elle limite le niveau de népotisme entre les parentes collatérales plus éloignées : les tante-nièce (Chapais *et al.*, 1994, 1997). Cela pourrait expliquer pourquoi tantes et nièces s'agressent aussi souvent que les non-parentes, mais tout de même moins intensément que ces dernières.

### **La limite du favoritisme parental**

C'est vraisemblablement la familiarité développementale, par le biais de la mère, qui permet à un individu de reconnaître ses différentes catégories de parents (Rendall, 2004). Si la mère n'entretient pas de relation préférentielle avec un certain parent, le sujet ne pourra pas le reconnaître comme tel. Puisque nous identifions la discrimination de l'apparement par la présence de népotisme entre deux parents, et que les dyades tante-nièce font preuve d'une forme de népotisme en étant en proximité et en se toilettant plus souvent que les non-parentes, nous pouvons affirmer qu'elles se reconnaissent. Elles se traitaient aussi différemment des autres classes de proches parentes (Tableau I), ce qui suggère que le domaine de la parenté discriminée s'étend au moins jusqu'à un degré d'apparement  $r=0,125$ . Par contre, comme les cousines ne se traitent pas différemment des non-parentes (Tableau IV), et ce même en contrôlant l'effet de la disponibilité spatiale, cette catégorie d'apparement ne semble ni discriminée ni reconnue.

Ceci dit, les dyades tante-nièce présentent une particularité originale. Alors que les proches parentes s'agressent peu et se toilettent beaucoup et que les non-parentes s'agressent beaucoup et se toilettent peu, les dyades tante-nièce ne suivent pas cette logique : elles s'agressent autant que des non-parentes mais elles s'affilient comme des parentes. Les nièces investissent une quantité comparable de temps dans leurs tantes, leurs grands-mères et leurs sœurs. Les tantes participent autant que les grands-mères à la satisfaction des besoins de leurs jeunes parentes. C'est en cela qu'elles se situent dans une zone grise au plan du népotisme. Alors que les proches

parentes ont des comportements congruents (forte affiliation et faible agression) et les non-parentes aussi (faible affiliation et forte agression), tantes et nièces présentent une combinaison spéciale. Cela pourrait s'expliquer pas les niveaux de compétition entre sœurs, comme nous l'avons décrit précédemment. Pour leur part, les cousines s'affilient peu et sont intensément compétitives. Elles se comportent donc comme des non-parentes.

Pour conclure, les tantes et nièces représenteraient, par leur relation ambiguë (forte affiliation et forte agression), la dernière catégorie de parents collatéraux discriminés. Ces résultats corroborent les conclusions de Chapais et ses collègues (1988b, 1997, 2001) indiquant que tantes et nièces se situent dans une zone grise et représentent les limites de la discrimination de l'apparentement.

## BIBLIOGRAPHIE

Altmann, J. (1979). Altruistic behaviour : the fallacy of kin deployment. *Animal Behaviour*. 27: 958-962.

Bélisle, P. et Chapais, B. (2001). Tolerated co-feeding in relation to degree of kinship in Japanese macaques. *Behaviour*. 138:487-509.

Bélisle, P. (2002). Apparement et co-alimentation chez le macaque Japonais (*Macaca fuscata*). Thèse de doctorat. Université de Montréal.

Berman, C. M. (1980). Early agonistic experience and rank acquisition among free-ranging infant rhesus monkeys. *International Journal of Primatology*. 1: 153-170.

Berman, C. M. (1982). The ontogeny of social relationships with group companions among free-ranging infant rhesus monkeys. I. Social networks and differentiation. *Anim. Behav.* 30: 149-162.

Berman, C. M. et Kapsalis, E. (1999). Development of kin bias among rhesus monkeys: maternal transmission or individual learning? *Animal Behavior*. 58: 883-894.

Berman, C. M., Ogawa, H., Ionica, C., Yin, H., et Li, J. (2008). Variation in kin bias over time in a group of Tibetan macaques at Huangshan, China: contest competition, time constraints or risk response? *Behaviour*. 145: 863-896.

Bernstein, I. S. (1991). The correlation between kinship and behaviour in non-human primates. Dans: *Kin Recognition*. P. G. Hepper (Éd.). Cambridge: Cambridge University Press. Pp. 7-29.

Bernstein, I. S. et Ehardt, C. L. (1985). Agonistic aiding: kinship, rank, age, and sex influences. *American Journal of Primatology*. 8: 37-52.

Bernstein, I. S., Judge, P. G., et Ruehlmann, T. E. (1993). Kinship, association and social relationships in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Animal Behavior*. 34: 739-747.

Call, J., Judge, P. G., et de Waal, F. B. M. (1996). Influence of Kinship and spacial density on reconciliation and grooming in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*. 39:35-45.

Chapais, B. (1988a). Rank maintenance in femal Japanese macaques: experimental evidence for social dependancy. *Behaviour*. 104: 41-59.

Chapais, B. (1988b). Experimental matrilineal inheritance of rank in female Japanese macaques. *Animal Behaviour*. 36: 1025–1037.

Chapais, B. (1992). The role of alliances in social inheritance of rank among female pimates. Dans: *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. A. H. Harcourt et F. B. M. de Waal (Éds.). New York : Oxford University Press. Pp. 29-59.

Chapais, B. (2001). Primate nepotism : what is the explanatory value of kin selection?. *International Journal of Primatology*. 22(2): 203-229.

Chapais, B. (2006). Kinship, competence and cooperation in primates. In: *Cooperation in primates and humans: mechanisms and evolutions*. P. M. Kappeler et C. P. Van Schaik (Ed.). New York: Springer. Pp. 47-64.

Chapais, B. et Larose F. (1988). Experimental Rank Reversals Among Peers in *Macaca fuscata* : Rank in Maintained After the Removal of Kin Support. *American Journal of Primatology*. 16: 31-42.

Chapais, B. et Mignault, C. (1991). Homosexual incest avoidance among females in captive Japanese macaques. *American Journal of Primatology*. 23: 171–183.

Chapais, B. et Gauthier, C. (1993). Early agonistic experience and the onset of matrilineal rank acquisition in Japanese macaques. Dans: *Juvenile Primates: Life History, Development, and Behavior*. M. E. Pereira et L. A. Fairbanks (Éds). New York: Oxford University Press. Pp. 245-258.

Chapais, B., Prud'homme, J. et Teijeiro, S. (1994). Dominance competition among siblings in Japanese macaques: constraints on nepotism. *Animal Behaviour*. 48: 1335–1347.

Chapais, B., Gauthier, C., Prud'homme J., Vasey P. (1997). Relatedness threshold for nepotism in Japanese macaques. *Animal Behaviour*. 53: 1089-1101.

Chapais, B., Savard, L., Gauthier, C. (2001). Kin selection and the distribution of altruism in relation to degree of kinship in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 49:493-502.

Chapais, B. et Bélisle, P. (2004). Constraints on kin selection in primate groups. Dans: *Kinship and behaviour in primates*. B. Chapais et C. M. Berman (Éds). New York: Oxford University Press. Pp. 365-386.

Charpentier, M. J. E., Deubel, D. et Peignot, P. (2008). Relatedness and Social Behaviors in *Cercopithecus solatus*. *International Journal of Primatology*. 29: 487–495.

Datta, S. B. (1988). The acquisition of dominance among free-ranging rhesus monkeys siblings. *Animal Behaviour*. 36: 754-772.

Drickamer, Lee C. et Vessey, Stephen H. (1973). Group changing in free-ranging male rhesus monkeys. *Primates*, 14(4): 359-368.

deWaal, F. B. M. (1991). Rank distance as a central feature of rhesus monkey social organisation: A sociometric analysis. *Animal Behaviour*. 41: 383-395.

de Waal, F. B. M. (1996). Macaque social culture: development and perpetuation of affiliative networks. *Journal of Comparative Psychology*. 110 : 147-154.

de Waal, F. B. M., et Luttrell, L. M. (1986). The similarity principle underlying social bonding among female rhesus monkeys. *Folia Primatologica*. 46: 215-234.

Fedigan, L. M. (1991). History of the Arashiyama West Japanese macaques in Texas. Dans: *The Monkeys of Arashiyama. Thirty-five Years of Research in Japan and the West*. L. M. Fedigan & P. J. Asquith (Éds). Albany, New York: State University of New York Press. Pp. 54-73.

Galef, B. G., Jr. (1988). Imitation in animals: history, definition, and interpretation of data from the psychological laboratory. Dans: *Social Learning: Psychological and Biological Perspectives*. T. R. Zentall et B. G. Galef, Jr. (Éds). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum. Pp. 3-28.

Glick, B. B., Eaton, G. G., Johnson, D. F., et Worlein, J. (1986). Social behavior of infant and mother Japanese macaques (*Macaca fuscata*): Effects of kinship, partner sex, and infant sex. *International Journal of Primatology*. 7: 139-155.

Gouzoules, S. (1984). Primate mating systems, kin associations, and cooperative behavior: evidence for kin recognition? *Yearbook of physical Anthropology*. 27: 99–134.

Gouzoules, S., et Gouzoules, H. (1987). Kinship. Dans: *Primate societies*. B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, T. T. Struhsaker (Éds.). , Chicago: University of Chicago Press. Pp. 299–305.

Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I and II. *Journal of Theoretical Biology*. 7:1-52.

Hausfater, G. (1975). Dominance and Reproduction in baboons (*Papio cynocephalus*). *Contributions to Primatology*. 7: 1-150.

Hausfater, G., Altmann, J. et Altmann, S. A. (1982). Long-term consistency of dominance relations among female baboons (*Papio cynocephalus*). *Science*. 217: 752–755.

Hrdy, S. B. (1976). Care and exploitation of nonhuman primates infants by conspecifics other than the mother. Dans: *Advances in the study of animal behaviour, Vol. 6*. J. S. Rosenblatt, R. A. Hinde, E. Shaw et C. Beer (Éds.). London: Academic Press. Pp. 101-158.

Hutchins, M. et Barash, D. P. (1976). Grooming in primates : implications for its utilitarian function. *Primates*. 17: 145-150.

Kaplan, J. R. (1978). Fight interference and altruism in rhesus monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*. 47: 241–249.

Kapsalis, E. (2004). Matrilineal Kinship and Primate Behavior. Dans: *Kinship and Behavior in Primates*. B. Chapais et C. M. Berman (Éds.). Oxford: Oxford University Press. Pp 153-176.

Kapsalis, E. et Berman, C. M. (1996a). Models of affiliative relationships among free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulata*): 1. Criteria for kinship. *Behaviour*. 133:1209-1234.

Kapsalis, E., Berman, C. M. (1996b). Models of affiliative relationships among free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulata*): 2. Testing predictions for three hypothesized organizing principles. *Behaviour*. 133:1235-1263.

Kawamura, S. (1958). Matriarchal social order in the Minoo-B group: A study of the rank system of Japanese macaques. *Primates*. 1: 149-156.

Kawamura, S. (1965). Matriarchal social ranks in the Minoo-B toop: a study of the rank system of Japanese monkeys. Dans: *Japanese Monkeys*. K. Imanishi et S. A. Altmann (Éds.). Atlanta, GA: Emory University Press. Pp. 105-112.

Kurland, J. A. (1977). Kin Selection in the Japanese Monkey. *Contributions to Primatology*. 12: 1-145.

Massey, A. (1977). Agonistic aids and kinship in a group of pigtail macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2: 31-40.

Missikian, E. A. (1972). Genealogical and cross-genealogical dominance relationships in a group free ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Primates*. 13: 169-180.

Nakamichi, M. (1996). Proximity relationships within a birth cohort of immature Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) in a free-ranging group during the first four years of life. *American Journal of Primatology*. 40: 315-325.

Pereira, M. E. (1992). The development of dominance relations before puberty in cercipithecine societies. In: *Aggression and peacefulness in Humans and other primates*. P. Gray et J. Silverberg (Éds.). Oxford: Oxford University Press. Pp. 117-149.

Rendall, D. (2004). "Recognizing" Kin: Mechanisms, Media, Minds, Modules, and Muddles. In: *Kinship and Behavior in Primates*. B. Chapais et C. M. Berman (Éds.). Oxford: Oxford University Press. Pp 295-316.

Rendall, D., Rodman, P. S. et Emond, R. E. (1996). Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour*. 51: 1007–1015.

Sackett, G. P. et Frederickson, W. T. (1987). Social preferences by pigtailed macaques: familiarity versus degree and type of kinship. *Animal Behaviour*. 35: 603-606.

Sade, D. S. (1972). A longitudinal study of social behavior of rhesus monkeys. Dans: *The Functional and Evolutionary Biology of Primates*. R. H. Tuttle (Éd.). Chicago: Aldine. Pp. 378-379.

Silk, J. B. (1987). Social behavior in evolutionary perspective. Dans: *Primate Societies*. B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham et T. T. Struhsaker (Éds.). Chicago: The University of Chicago Press. Pp. 318–329.

Silk, J. B. (1988). Maternal investment in captive bonnet macaques (*Macaca radiata*). *American Naturalis* 132: 1–19.

Silk, J.B., Samuels, A. et Rodman, P. S. (1981). The influence of kinship, rank, and sex on affiliation and aggression between adult female and immature bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Behaviour*. 78: 111-137.

Silk, J. B., Seyfarth, R. M. Et Cheney, D. L. (1999). The structure of social relationships among female savanna baboons in Moremi Reserve, Botswana. *Behaviour*. 136: 679-703.

Silk, J. B., Altmann, J. et Alberts, S. C. (2006). Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*). I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 61: 183-195.

Singh, M., D'Souza, L. et Singh, M. R. (1992). Hierarchy, kinship and social interaction among Japanese monkeys, *Macaca fuscata*. *Journal of Biosciences*. 17: 15-27.

Thierry, B., Gauthier, C. et Peignot, P. (1990). Social grooming in Tonkean macaques. *International Journal of Primatology*. 11: 357-375.

Walters, J. R. (1987). Kin recognition in nonhuman primates. In: *Kin Recognition in Animals*. D. F. Fletcher et C. D. Michener (Éds.). New York: John Wiley. Pp. 359-393.

Yamada, M. (1963). A study of blood - relationship in the natural society of the Japanese macaque. *Primates*. 4: 45-65

## ANNEXE

### Annexe I: Description des différentes catégories de dyades à l'étude.

<i>Non parents (sujets) / Non parents (femelles adultes)</i>	
(r = 0)	
	A32 / (12 adultes des lignages B et C)
	B51 / (9 adultes des lignages A et C)
	C32 / (11 adultes des lignages A et B)
	C33 / (11 adultes des lignages A et B)
<i>Cousines (sujets) / Cousines (femelles adultes)</i>	
(r = 0,06250)	
	B51/B11
	C32/C11
	C33/C11
<i>Nièces (sujets) / Tantes (femelles adultes)</i>	
(r = 0,125)	
	A32/A2
	A32/A7
	B51/B1
	B51/B2
	B51/B3
	B51/B7
	C32/C1
	C32/C7
	C33/C1
	C33/C7
<i>Sœurs (sujets) / Sœurs (aînées)</i>	
(r = 0,25)	
	A32/A31
	C32/C31
	C33/C31
	C33/C32
<i>Petites-filles (sujets) / Grands-mères</i>	
(r = 0,25)	
	A32/A
	B51/B
	C32/C
	C33/C
<i>Filles (sujets) / Mères</i>	
(r = 0,5)	
	A32/A3
	B51/B5
	C32/C3
	C33/C3