

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

Le népotisme entre frères et sœurs chez le babouin olive (*Papio anubis*)

par
Camille Guillier

Département d'anthropologie
Faculté des arts et des sciences

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

Août, 2008

© Camille Guillier, 2008



GN
4
USY
2009
V. 018

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :
Le népotisme entre frères et sœurs chez le babouin olive (*Papio anubis*)

présenté par :
Camille Guillier

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Daniel Pérusse
président-rapporteur

Bernard Chapais
directeur de recherche

Jean Prud'homme
membre du jury



RÉSUMÉ

Les relations préférentielles entre apparentés de même sexe sont bien documentées auprès de la plupart des espèces de primates de l'Ancien Monde. En revanche, le népotisme *intersexuel* est un sujet d'étude quasiment vierge. Le présent projet avait donc pour but de caractériser les relations entretenues par des frères et sœurs au sein d'un groupe de babouins olives (*Papio anubis*) maintenu en captivité à la *Station de primatologie du CNRS* à Rousset-sur-Arc (France). Pour ce faire, les rapports de dominance, ainsi que les comportements affiliatifs et agonistiques de 11 dyades frère-sœur ont été analysés et comparés à ceux de mâles et femelles non apparentés. Les effets du sexe, de l'âge et du rang de dominance ont été contrôlés afin d'isoler celui de l'apparement. Il s'avère que les mâles, qui dans cette étude étaient toujours les cadets, dominent généralement leur aînée. Les observations indiquent aussi que les femelles démontrent une préférence pour leur frère au niveau des contacts et du jeu, et que les mâles marquent une préférence pour leur sœur au niveau de la proximité et des contacts. En revanche, la sœur n'est pas une partenaire de jeu privilégiée, les mâles préférant jouer avec des animaux de même sexe et de même âge. Aucun biais en faveur des germains de sexe différent n'a été trouvé pour le toilettage et les comportements agonistiques ; toutefois, ces comportements avaient une faible occurrence chez les sujets. Quant aux variables qui affectent les relations entre frères et sœurs, la principale est celle de l'écart d'âge, celui-ci étant négativement corrélé à chacun des indices d'affiliation. La mère semble également contribuer à la proximité des germains ; néanmoins, les liens entre le frère et la sœur persistent en l'absence de ce pôle d'attraction commun et ont, en ce sens, une existence propre.

Mots clés: primates, babouins, *Papio anubis*, népotisme, germains, parenté, rapports sociaux

ABSTRACT

The existence of preferential relationships between same-sex kin (or same-sex nepotism) is well documented in Old World primates. In contrast, little is known about *intersexual* nepotism, including nepotism between brothers and sisters. The aim of this project is to describe relationships between brothers and sisters in a group of olive baboons (*Papio anubis*) housed at the *Station de primatologie du CNRS* in Rousset-sur-Arc (France). We analysed the agonistic and affiliative interactions of 11 brother-sister dyads and compared them with those of unrelated males and females of similar age and dominance rank. Our results indicate that although males were consistently younger than their sisters they were generally dominant to them. Sisters showed a preference for their brother as measured by rates of contact and play, whereas brothers showed a preference for their sister as measured by rates of proximity and contact. However, brothers did not prefer their sister as a play partner; they preferred to play with same-sex peers. No bias in favour of opposite-sex sibling was found for grooming and agonistic interactions. But it is noteworthy that these behaviours occurred only rarely. The most important variable affecting brother-sister relationships was their age difference, which was negatively correlated with all affiliative indices. Proximity to the mother appeared to favour interactions between brothers and sisters, but the latter interacted preferentially even when away from their mother.

Key words: primates, baboons, *Papio anubis*, kinship, nepotism, siblings, social behavior

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES TABLEAUX	vii
LISTE DES FIGURES	viii
REMERCIEMENTS	ix
INTRODUCTION	1
Les relations de dominance des jeunes babouins olives.....	4
Les relations entre sœurs.....	6
Les relations entre frères.....	7
Les relations frère-sœur.....	9
Perspective anthropologique.....	11
MATÉRIEL ET MÉTHODES	13
Sujets d'étude et environnement.....	13
Méthodes d'observation.....	14
Définitions	15
Dyades-témoins.....	15
Catégories comportementales et indices.....	18
Analyses statistiques.....	22
RÉSULTATS	23
Les rapports de dominance entre germains de sexes différents.....	23
Y a-t-il népotisme intersexuel chez les jeunes babouins olives?	25
Les femelles entretiennent-elles des relations préférentielles avec leur frère cadet?.....	25
Les mâles entretiennent-ils des relations préférentielles avec leur sœur aînée?...	30
Quels sont les facteurs qui affectent le népotisme intersexuel?	36
Effet de l'écart d'âge.....	37
Effet de la proximité à la mère.....	38
DISCUSSION	41
Les rapports de dominance entre frères et sœurs.....	41
Les relations affiliatives des germains de sexes différents.....	42
Comportements agonistiques et interventions dans les conflits.....	44

Évitement de l'inceste.....	46
Variables explicatives.....	47
Synthèse.....	48
RÉFÉRENCES	50

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Dyades frère-sœur et dyades-témoins.

Tableau 2. Matrices de dominance construites à partir des actes de soumissions récoltés entre femelles adolescentes et jeunes femelles (a) et entre jeunes mâles (b). Les individus sont présentés en ordre décroissant de dominance sur l'axe des x et des y.

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Composition du groupe suivant la filiation matrilineaire, le rang de dominance, l'âge et le sexe. □ : mâles ; ○ : femelles; en vert : sujets d'étude. Les adultes sont classés du plus dominant, à gauche, au plus subordonné, à droite.

Figure 2. Indices de Hinde pour chacune des dyades frère-sœur. Les données positives indiquent une responsabilité de la femelle dans le maintien de la proximité avec le frère tandis que les données négatives indiquent une responsabilité du mâle dans le maintien de la proximité avec la sœur.

Figure 3. Comparaison des comportements affiliatifs des femelles envers leur frère et envers un mâle non apparenté d'âge et de rang de dominance similaire à celui-ci.

Figure 4. Comparaison des fréquences (nombre d'évènements par minute d'observation) et taux (nombre d'évènements rapporté au temps passé en proximité) de comportements agonistiques dirigés par les femelles envers leur frère et envers un mâle non apparenté d'âge et de rang de dominance similaire à celui-ci.

Figure 5. Comparaison des fréquences (nombre d'évènements par minute d'observation) et taux (nombre d'évènements rapporté au temps passé en proximité) de comportements agonistiques reçus par les femelles de leur frère et d'un mâle non apparenté d'âge et de rang de dominance similaire à celui-ci.

Figure 6. Comparaison des comportements affiliatifs des mâles envers leur sœur et envers une femelle non apparentée d'âge et de rang de dominance similaire à celle-ci.

Figure 7. Comparaison des fréquences (nombre d'évènements par minute d'observation) et taux (nombre d'évènements rapporté au temps passé en proximité) de comportements agonistiques dirigés par les mâles envers leur sœur et envers une femelle non apparentée d'âge et de rang de dominance similaire à celle-ci.

Figure 8. Comparaison des fréquences (nombre d'évènements par minute d'observation) et taux (nombre d'évènements rapporté au temps passé en proximité) de comportements agonistiques reçus par les mâles de leur sœur et d'une femelle non apparentée d'âge et de rang de dominance similaire à celle-ci.

Figure 9. Pente de la droite de régression entre l'écart d'âge (en mois) et 3 des indices d'affiliation, soit le temps passé en proximité (a), la fréquence des contacts (b) et la fréquence du jeu (c).

Figure 10. Pente de la droite de régression entre le temps passé à proximité de la mère et le temps passé à proximité du frère pour les femelles (a) et le temps passé à proximité de la sœur pour les mâles (b).

REMERCIEMENTS

J'aimerais remercier de façon toute particulière :

Guy Dubreuil et tout le personnel de la Station de Primatologie du CNRS : pour m'avoir autorisée à observer en toute liberté une de vos colonies de babouins olives ; cette étude n'aurait jamais vu le jour sans votre collaboration ;

Bernard Chapais : pour m'avoir guidée et épaulée sans relâche depuis les balbutiements de mon intérêt pour les primates jusqu'aux dernières lignes de ce mémoire - en passant par les périodes de doute ou de découragement ; la valeur de la formation acquise sous votre supervision est pour moi inestimable ;

Daniel Pérusse et Jean Prud'homme : pour votre lecture attentive de la première version de ce mémoire, et pour m'avoir permis d'en améliorer la version finale grâce à vos commentaires et suggestions;

Aurélie, Agnès, Adrien, Richard, Marie, Maxime, Fidji, Magali et les habitants du B2F : pour avoir grandement contribué à faire de mon été de terrain une de mes plus belles expériences ;

Ève et Eric (et aussi Juliane, puisque tu y tiens tant !) : pour avoir subi toutes les étapes de ce mémoire – et surtout celle des petites barres ; pour votre fascinante capacité à évaluer mon niveau de détresse à la seule vue de mes pupilles, et surtout pour m'avoir aidée à en rire et à l'oublier ;

Laetitia : pour avoir accompagné les derniers jours de ce mémoire, même si tu vivais des moments très difficiles ; ta venue m'a apportée l'énergie nécessaire pour affronter la dernière ligne droite ;

Constance : pour m'avoir permis de compléter l'observation des babouins par celle des macaques, et pour tous les bons conseils que tu as pu me prodiguer tout au long de ma maîtrise.

Je dédie ce mémoire à Nicole, Jean et Gabrielle qui ont toujours été là pour moi, même si je me suis parfois montrée plus despotique que népotiste... Je vous dois beaucoup et vous suis très reconnaissante.

INTRODUCTION

Il est communément admis que les relations de parenté ont un impact important sur la structure sociale de plusieurs espèces de primates (revues par Gouzoules, 1984; Gouzoules & Gouzoules, 1987; Walters, 1987; Bernstein, 1991; Kapsalis, 2004). Nombre d'études traitant de leurs effets ont été réalisées chez des singes de l'Ancien Monde, et particulièrement auprès d'espèces appartenant à la sous-famille des cercopithécinés, lesquelles sont majoritairement organisées en sociétés à philopatrie femelle. Ainsi, chez ces espèces, les femelles demeurent toute leur vie dans leur groupe de naissance tandis que les mâles le quittent à la puberté pour rejoindre une autre troupe (Pusey & Packer, 1987; *Papio anubis* : Packer, 1975, 1979). Ce faisant, ils rompent tous leurs liens de parenté, tandis que les femelles, elles, sont en mesure de maintenir de solides relations avec leurs proches parentes tout au long de leur vie. C'est pourquoi les études visant à établir l'influence des liens de sang sur l'organisation sociale de ces espèces ont porté essentiellement sur les relations entretenues par les femelles.

Les relations préférentielles entre consanguins, dites relations népotistes, sont donc omniprésentes au sein de ces sociétés, surtout entre femelles et entre les mères et leurs enfants, et, en plus de se traduire en une hiérarchie de dominance matrilineaire, elles se manifestent au niveau de plusieurs types de comportements comme la proximité, les contacts, le toilettage, les interventions dans les conflits, les alliances ou encore la coalimentation (revues par Gouzoules, 1984; Gouzoules & Gouzoules, 1987; Walters, 1987; Bernstein, 1991; Kapsalis, 2004; voir aussi Kapsalis & Berman, 1996a, 1996b et Silk *et al.*, 2006a, 2006b). Ces observations s'expliquent grâce à la théorie d'Hamilton (1964) sur l'aptitude inclusive – ou 'sélection de parentèle' selon Maynard Smith (1964) – laquelle stipule que des individus apparentés ont avantage à s'associer et à coopérer, et ce en vertu du fait que, en contribuant à améliorer l'aptitude darwinienne d'un parent, un individu tend à favoriser une partie de son propre patrimoine génétique.

Il est possible, en analysant la distribution des comportements népotistes, de déterminer quelles sont les catégories de parents qui sont effectivement 'reconnus' par

les singes. Les données recueillies sur les interventions et sur la tolérance aux sites alimentaires révèlent ainsi que ces comportements sont caractéristiques des liens entre sœurs, frères, mère – enfants, grand-mère – petite-fille (-fils) et arrière-grand-mère – arrière-petite-fille (-fils). En revanche, les cousin(e)s n'entretiennent pas de liens privilégiés et la relation tante-nièce (-neveu) semble marquer le seuil du népotisme (Chapais *et al.*, 1997, 2001; voir aussi Kapsalis & Berman, 1996a et Silk *et al.*, 2006a). Le seuil de reconnaissance de l'apparentement s'établirait donc à une valeur de $r = 0,125$ pour les apparentés verticaux et de $r = 0,25$ pour les apparentés collatéraux (r étant le degré d'apparentement). Cette distinction entre types de parents s'expliquerait, du moins en partie, par la compétition pour le rang de dominance, plus rude entre apparentés collatéraux (Chapais *et al.*, 1994).

Outre le népotisme, un autre phénomène, l'évitement de l'inceste, trahit la capacité des primates à reconnaître leurs apparentés. Cette faculté d'identification des parents aurait pour mécanisme sous-jacent la familiarité (revue par Rendall, 2004). Le lien de longue durée entre les enfants et leur mère serait ainsi à la source des relations préférentielles entretenues par les proches parents (Chapais, 2001, 2008) et de l'inhibition sexuelle que ceux-ci développent une fois parvenus à maturité sexuelle (Westermarck, 1891; revue par Paul & Kuester, 2004). En maintenant des contacts prolongés avec leur mère au-delà de la période de sevrage, les jeunes primates seraient amenés à côtoyer davantage leurs apparentés matrilatéraux et orienteraient alors leurs comportements en leur faveur.

Il semble en revanche peu plausible que la reconnaissance des liens de sang s'étende aux apparentés paternels (Chapais, 2006, 2008; revue par Rendall, 2004). En effet, les babouins, comme la plupart des autres espèces de cercopithécinés, vivent en groupes multi-mâles – multi-femelles, lesquels sont caractérisés par une grande promiscuité sexuelle. La paternité n'étant pas connue (mais voir Buchan *et al.*, 2003), le père ne peut s'associer à ses enfants, et les individus apparentés par le père ne sont pas amenés à se fréquenter davantage que ne le font des non-parents (mais voir Smith *et al.*, 2003; et aussi, pour *M. mulatta* : Widdig *et al.*, 2001). Aussi, puisque l'apparentement

paternel ne semble pas affecter les relations sociales des babouins, nous utiliserons à l'avenir le terme 'germain' pour désigner à la fois les individus apparentés par la mère et ceux apparentés par la mère *et* le père.

Par ailleurs, si les deux sexes sont en mesure de reconnaître leurs parents maternels et ont intérêt à éviter l'inceste, les coûts de la consanguinité sont néanmoins plus élevés pour les femelles. Aussi, lorsque des exceptions à l'évitement de l'inceste surviennent, celles-ci sont généralement attribuables aux mâles (revue par Paul & Kuester, 2004). Chapais & Mignault (1991) ont d'ailleurs observé que les comportements homosexuels entre femelles, fréquents chez les macaques Japonais, ne se produisent jamais entre proches parents. Ainsi, lorsque le comportement des femelles n'est pas contraint par les mâles, l'évitement de l'inceste ne souffre aucune exception; ce qui porte effectivement à croire que ce sont les mâles qui sont responsables de ces comportements hors norme.

Les relations préférentielles entretenues par les femelles apparentées sont ainsi bien documentées chez les singes de l'Ancien Monde. Celles qui caractérisent les frères ont également fait l'objet de plusieurs recherches, comme nous le verrons plus loin. Le népotisme entre parents de même sexe est donc un fait bien établi. En revanche, et en dépit de l'ampleur des études portant sur la parenté, le népotisme *intersexuel* est un sujet d'étude quasiment vierge et les données portant sur les relations entre frères et sœurs sont anecdotiques, voire inexistantes.

Nous avons pourtant de bonnes raisons de croire que des liens préférentiels pourraient caractériser ces dyades. En effet, étant unis à la même mère, ces germains devraient développer un degré de familiarité supérieur à celui qui les lie aux membres non apparentés du groupe. Si le népotisme prévaut, comme nous le verrons plus loin, dans les relations entretenues par les sœurs comme dans celles entre frères, pourquoi n'interviendrait-il pas au sein de dyades frère-sœur? Un des facteurs susceptibles de restreindre le népotisme intersexuel est la migration des mâles. Une femelle aura ainsi moins de temps pour nouer des liens avec son frère, qui quittera le groupe à la puberté,

qu'avec sa sœur qui y demeurera toute sa vie. Cette contrainte temporelle est d'autant plus grande lorsque le mâle est l'aîné. Aussi, l'étude des relations frère-sœur, ne pouvant se faire que lorsque les mâles sont encore dans le groupe, doit porter sur de jeunes individus et non sur des adultes.

Un autre facteur qui pourrait limiter le népotisme frère-sœur est le fait que ces partenaires ne sont, justement, pas du même sexe. On s'attend, de fait, à ce que les comportements de coopération soient plus fréquents entre individus de même sexe, car ceux-ci font alors face à des motivations et des contraintes similaires (Chapais, 2008). Les singes peuvent ainsi préférer des partenaires 'compétents' à des partenaires qui leurs sont apparentés; le sexe pouvant être un critère de compétence pour certaines activités (Chapais, 2006). Toutefois, si les dyades frère-sœur ne constituent pas nécessairement de bons partenariats, ces germains pourraient tout de même manifester des comportements affiliatifs plutôt que coopératifs, lesquels ne requièrent aucune compétence particulière (c.-à-d. proximité, contacts, etc...).

Dans ce qui suit, nous présenterons les données disponibles à l'heure actuelle concernant les relations entretenues par les germains en nous penchant successivement sur : (i) leurs rapports de dominance; (ii) les relations entre sœurs; (iii) les relations entre frères; et (iv) les relations frère-sœur. Nous présenterons ensuite les objectifs de notre recherche et verrons comment l'étude des relations entre germains de sexes différents s'insère dans une perspective anthropologique.

Les relations de dominance des jeunes babouins olives

Chez les babouins de savane, les filles héritent du rang de dominance de leur mère, si bien que les femelles apparentées occupent des rangs adjacents (*Papio anubis* : Johnson, 1987; *P. cynocephalus* : Lee & Oliver, 1979; Walters, 1980; Hausfater *et al.*, 1982; Pereira, 1988; *P. ursinus* : Cheney, 1977), et la hiérarchie de dominance des femelles adultes est ainsi linéaire et très stable dans le temps (Hausfater *et al.*, 1982; Smuts, 1985; Samuels *et al.*, 1987; Barton & Whiten, 1993). Ce phénomène existe aussi

chez les espèces de macaques et de vervets où les mères, en plus de transmettre leur rang de dominance à leur fille, le transmettent également à leur jeune fils (*Cercopithecus aethiops* : Horrocks & Hunte, 1983a; *Macaca fuscata* : Kawai, 1965; Kawamura, 1965; voir aussi Pereira, 1988). Les babouins en revanche présentent un dimorphisme sexuel important en comparaison à celui qui prévaut au sein des deux précédents taxons, et cette caractéristique empêcherait les mères de permettre aux mâles – ceux-ci étant beaucoup plus forts qu’elles – de s’insérer dans la hiérarchie de dominance selon leur appartenance à un matrilignage donné (Pereira, 1988). Ainsi, ce ne sont pas les mêmes facteurs qui influencent le rang de dominance des jeunes mâles et des femelles chez les babouins : si le seul critère qui conditionne la position hiérarchique de celles-ci est le rang de leur mère - et non leur force intrinsèque; les mâles, au contraire, établissent leur statut de dominance sur la base d’attributs physiques (c.-à-d. taille, poids, etc...) qui sont pour la plupart corrélés à l’âge (Lee & Oliver, 1979; Johnson, 1987; Pereira, 1988). En vertu de ces principes, les jeunes mâles babouins en viennent à dominer toutes les jeunes femelles – à moins que celles-ci ne soient beaucoup plus grosses qu’eux (Lee & Oliver, 1979; Johnson, 1987; Pereira, 1988).

Par ailleurs, il semble que, chez les babouins, la sœur cadette parvienne parfois à renverser son aînée (*P. anubis* : Moore, 1978; *P. cynocephalus* : Hausfater *et al.*, 1982), comme c’est le cas chez les macaques japonais (*M. fuscata*) et rhésus (*M. mulatta*) où les sœurs s’insèrent dans la hiérarchie de dominance matrilineaire en ordre inverse de naissance (*M. fuscata* : Kawamura, 1965; *M. mulatta* : Missakian, 1972; Sade, 1972; et aussi les vervets, *C. aethiops* : Horrocks & Hunte, 1983b). Si ce phénomène constitue une norme chez ces deux dernières espèces, il est en revanche beaucoup plus irrégulier chez les babouins et son occurrence dépendrait en partie de l’écart d’âge entre les sœurs : si celui-ci est supérieur à 2 ans, la cadette a peu de chances de renverser son aînée (Hausfater *et al.*, 1982). En effet, plus l’écart d’âge est réduit, plus la différence de taille entre les sœurs est faible, et plus il est facile pour une jeune femelle de renverser son aînée (Datta, 1988). Chez les babouins, ce phénomène ne semble pas s’appliquer aux mâles, puisque les mâles les plus forts – et donc les plus âgés – sont les plus dominants, et aucun cas de sœur cadette renversant son frère aîné n’est rapporté dans la littérature.

En revanche, dans les dyades frère-sœur où le mâle est le cadet, celui-ci en vient presque invariablement à renverser sa sœur (*M. mulatta* : Missakian, 1972; Datta, 1988).

Aussi, en règle générale, les femelles se subordonnent à leur frère cadet comme à leur frère aîné, à condition toutefois que l'écart d'âge qui les sépare ne soit pas trop important.

Les relations entre sœurs

Comme nous l'avons vu plus haut, les femelles apparentées entretiennent des relations privilégiées tout au long de leur vie, et ces liens sont caractéristiques de la plupart des espèces de cercopithécins. Les sœurs ne font évidemment pas exception à cette règle; néanmoins, la compétition à laquelle elles se livrent pour l'acquisition du rang de dominance est beaucoup plus rude que celle qui prévaut entre apparentés verticaux et ce phénomène constitue une contrainte au développement de comportements népotistes entre sœurs (Datta, 1988; Chapais *et al.*, 1994). Ainsi, les associations entre sœurs ne sont pas aussi solides que celles qui existent entre les mères et leur filles, mais elles sont tout de même plus marquées que les relations entre tantes et nièces ou que celles entre femelles non apparentées (Silk *et al.*, 2006a, 2006b). Les sœurs passent en effet plus de temps à proximité l'une de l'autre et se toilettent davantage que ne le font des femelles non apparentées (Widdig *et al.*, 2001). De plus, en dépit de leur rivalité, les sœurs aînées, lorsqu'elles en ont la possibilité, n'hésitent pas à intervenir en faveur de leur cadette pour l'aider à renverser ses pairs (Chapais *et al.*, 1997). En contexte alimentaire, les femelles font également preuve de tolérance à l'égard de leur sœur, la dominante autorisant la subordonnée à se nourrir alors qu'il lui serait possible de monopoliser la ressource (Bélisle & Chapais, 2001). Les sœurs évitent même de se livrer à des comportements homosexuels, pratique pourtant très répandue chez le macaque Japonais entre femelles non apparentées (Chapais & Mignault, 1991; Chapais *et al.*, 1997).

Par ailleurs, alors que le lien tante – nièce dépend de la présence du médiateur (c.-à-d. la mère de la jeune femelle), les relations entre sœurs persistent en l'absence de ce référent et peuvent même se trouver renforcées par la disparition de la mère (Silk *et al.*, 2006a). Aussi, il est fréquent que de jeunes femelles orphelines soient 'adoptées' par leur aînée (van Lawick-Goodall, 1968; Sade, 1972; Johnson, 1984). Les sœurs semblent ainsi compenser la perte de leur mère en s'associant davantage.

Les relations entre frères

Les liens entre frères ont surtout été étudiés au sein d'espèces à philopatrie mâle, comme le chimpanzé (*Pan troglodytes*) ou le babouin hamadryas (*Papio hamadryas*), car les germains mâles restent alors en contact tout au long de leur vie. Aussi a-t-on cherché, chez ces espèces, le pendant aux relations népotistes entretenues par les femelles dans les sociétés de cercopithécinés. Goodall (1986) rapporte ainsi plusieurs cas de relations affiliatives suivies entre des frères maternels présumés, lesquelles se manifestent notamment par le jeu, le toilettage ou encore le fait de manger, de dormir ou de se déplacer ensemble. Elle évoque aussi fréquemment les coalitions réalisées par ces frères et leur importance quant à l'acquisition et au maintien d'un haut rang de dominance. D'autre part, si une première série d'études (Goldberg & Wrangham, 1997; Mitani *et al.*, 2000, 2002) n'a révélé aucune préférence des mâles chimpanzés pour leur germain maternel en ce qui a trait aux activités affiliatives (c.-à-d. associations, proximité, toilettage) ou de coopération (c.-à-d. coalitions, partage de la viande, patrouilles) et montrait que les mâles choisissaient plutôt leurs partenaires de coopération sur la base de critères de similarité d'âge et de rang (Mitani *et al.*, 2002); une recherche récente, basée sur de nouvelles mesures de l'apparement maternel, rapporte au contraire que les mâles entretiennent des relations préférentielles avec leurs frères maternels et que celles-ci se manifestent au niveau de chacune des six activités précédentes (Langergraber *et al.*, 2007). Des associations préférentielles entre frères maternels ont également été rapportées chez une colonie constituée de babouins hamadryas et d'hybrides (*P. hamadryas* × *P. cynocephalus*) (Colmenares, 1992), et chez le bonobo (*Pan paniscus*) (Hohmann *et al.*, 1999). Par ailleurs, Colmenares (1992) et

Langergraber *et al.* (2007) ont également démontré que les mâles n'entretenaient de relations préférentielles qu'avec les germains auxquels ils étaient apparentés par la mère, et non avec leurs germains paternels.

Le népotisme entre frères ne se limite pourtant pas aux sociétés à philopatrie mâle. Ainsi, chez les macaques rhésus, les frères maternels passent plus de temps à proximité les uns des autres que ne le font des mâles non apparentés, et, tandis que la responsabilité du maintien de cette proximité incombe surtout, chez les paires de non-parents, au mâle le plus dominant, elle est au contraire partagée au sein de ces dyades de germains (Colvin & Tissier, 1985). Les interactions agonistiques sont aussi plus rares chez les frères, et les interventions d'aide¹, soit celles qui comportent le plus de risques, se produisent presque exclusivement entre eux. Toutefois, si les relations entretenues par ces germains se traduisent par des interactions affiliatives diverses et réciproques, la préférence des mâles pour leur frère ne se manifeste pas au niveau du jeu (Colvin & Tissier, 1985). Cependant, cette étude comparait les dyades de frères – dont la plupart avaient un an de différence - à des dyades de pairs (c.-à-d. des individus appartenant à la même cohorte de naissance), plutôt qu'à des dyades d'individus d'âges différents; or la similarité d'âge est un critère très important dans le choix d'un partenaire de jeu (*Macaca mulatta* : Altmann, 1962; Southwick *et al.*, 1965; Janus, 1989, 1990; *Pan troglodytes* : van Lawick–Goodall, 1968; *Papio anubis* : Owens, 1975; *P. hamadryas* : Kummer, 1968; *P. ursinus* : Hall, 1962; Cheney, 1978). Ainsi, ces résultats montrent que des frères peuvent entretenir des relations plus solides que des individus de même âge, même si celles-ci ne se manifestent pas pour tous les types de comportements sociaux; autrement dit, l'effet de l'apparentement l'emporterait souvent sur celui de la similarité d'âge.

Chez les espèces à philopatrie femelle, le népotisme entre frères peut même se manifester lors du transfert des mâles vers un nouveau groupe, ou encore après ce transfert. Ainsi, Cheney & Seyfarth (1983) ont noté que les mâles vervets, lorsqu'ils

¹ Colvin & Tissier (1985) distinguent deux types d'interventions : les interventions d'aide, en faveur de la victime, et les interventions d'assistance, où l'intervenant se range du côté de l'agresseur.

quittent leur groupe natal, le font souvent en compagnie d'un frère. De même, chez les macaques rhésus, les mâles qui migrent ont tendance à intégrer un groupe dans lequel un frère aîné est déjà présent (Meikle & Vessey, 1981). Ils passent alors plus de temps en sa compagnie et forment plus fréquemment des alliances avec lui qu'avec des mâles non apparentés. Le fait de s'installer dans le même groupe qu'un germain aurait aussi pour effet d'augmenter le succès reproductif, car les mâles ont alors tendance à demeurer plus longtemps dans leur nouveau groupe, ce qui accroît leurs chances d'atteindre un haut rang de dominance et, par le fait même, d'avoir accès aux femelles. Enfin, la propension à intégrer le groupe du frère est affectée par l'écart d'âge entre les germains : plus celui-ci est faible, plus les mâles sont susceptibles de rejoindre le groupe de leur aîné (Meikle & Vessey, 1981). Aussi, un écart d'âge réduit favoriserait le népotisme entre germains.

Enfin, ces études révèlent que, même dans des sociétés à philopatrie femelle, le népotisme n'est pas l'apanage des femelles, et même le sexe qui migre est en mesure de maintenir des liens étroits avec certains proches parents.

Les relations frère-sœur

Nous avons vu plus haut que l'évitement de l'inceste, comme le népotisme, reflétait la capacité des primates à reconnaître leurs apparentés. Or, une étude réalisée auprès de macaques de barbarie (*M. sylvanus*) a révélé que, sur 123 dyades frère-sœur observées, seules 3 se sont livrées à des comportements incestueux (Kuester *et al.*, 1994; voir aussi Paul & Kuester, 2004). Pusey (1980, 1990) rapporte également que, chez les chimpanzés, alors que les femelles pré-pubères s'associent préférentiellement avec leur frère, le niveau d'association de ces germains chute drastiquement à l'issue du premier œstrus des sœurs. Ces résultats, jumelés à ceux que nous avons mentionnés précédemment quant au seuil de reconnaissance des apparentés (Chapais *et al.*, 1997, 2001), laissent croire que les germains de sexes différents, comme ceux de même sexe, se 'reconnaissent' comme parents. D'autre part, une étude expérimentale a révélé que de jeunes mâles macaques isolés avec des pairs parvenaient à renverser ceux-ci si leur sœur aînée était introduite dans le sous-groupe (Chapais *et al.*, 2001). Cette dernière, lorsqu'elle avait la possibilité d'intervenir dans un conflit entre son frère et un jeune

mâle non apparenté, prenait systématiquement la défense de son cadet. Les sœurs peuvent ainsi jouer un rôle important dans l'acquisition par les mâles d'un haut rang de dominance. Aussi, il arrive parfois que les fils de la femelle alpha restent dans leur groupe de naissance; leur mère et leurs sœurs se révèlent alors être des alliées importantes et leurs permettent généralement d'atteindre le sommet de la hiérarchie de dominance (Koford, 1963; Chapais, 1983).

Les germains de sexes différents passent aussi beaucoup de temps à proximité les uns des autres, et les aînés sont souvent les individus que les enfants côtoient le plus en dehors de leur mère ou de leurs pairs (Johnson, 1984). Frères et sœurs sont également des partenaires de jeu privilégiés; toutefois, cette préférence pour les germains de l'autre sexe ne se manifeste que chez les jeunes, et non chez les nourrissons (Cheney, 1978). Enfin, comme Pusey (1980, 1990), Goodall (1990) rapporte quelques cas d'associations prolongées entre frères et sœurs, et notamment celui de Fifi et de ses 3 frères, lesquels auraient continué d'entretenir des relations préférentielles après la disparition de leur mère. De plus, Fifi ayant eu un enfant dans son groupe de naissance, celui-ci a exceptionnellement été amené à côtoyer ses oncles maternels, avec lesquels il a par la suite maintenu des liens privilégiés. Un autre jeune mâle chimpanzé, devenu orphelin, a 'adopté' sa sœur cadette alors qu'il n'était âgé que de 6 ans (van Lawick-Goodall, 1968).

Par ailleurs, si les données sur le lien frère-sœur sont très rares, plusieurs études traitent cependant des relations entre germains, mais sans distinguer les dyades frère-sœur des dyades de sœurs ou de frères. Bien qu'elles ne soient pas spécifiques aux germains de sexes différents, ces recherches peuvent tout de même nous renseigner quant à la nature des liens que ceux-ci peuvent entretenir. On sait ainsi que les germains passent davantage de temps à proximité les uns des autres et se toilettent plus souvent que ne le font les jeunes qui ne sont pas apparentés (Nash, 1978; Suomi, 1982; Johnson, 1984; Lee, 1987; Janus, 1989; Brent *et al.*, 1997; Lehmann *et al.*, 2006). De plus, les interventions en faveur d'un germain sont beaucoup plus fréquentes que celles qui visent à aider un individu non apparenté (Kawai, 1965; Johnson, 1984; Lee, 1987; Pereira, 1989; Janus, 1990, 1992; voir aussi Colvin & Tissier, 1985). En revanche, les résultats

sont plus nuancés pour ce qui est du jeu ou des interactions agonistiques au sein des fratries. Ainsi, les résultats de certaines études portent à croire que les jeunes préfèrent, comme partenaire de jeu, leur germain à un individu non apparenté (Southwick *et al.*, 1965; Fedigan, 1972; Cheney, 1978; Suomi, 1982; Janus, 1987, 1990; Lehmann *et al.*, 2006), tandis que d'autres rapportent au contraire que le jeu n'est pas orienté en faveur des germains (Baker & Estep, 1985; Lee, 1987; Janus, 1989). Et si Pereira (1988) a trouvé que les interactions agonistiques étaient moins fréquentes entre germains qu'entre individus non apparentés de même âge et de même sexe que ceux-ci (voir aussi Colvin & Tissier, 1985), Lee (1987) n'a relevé aucune différence à cet égard, et Janus (1990) a même noté que les agressions survenaient plus souvent entre germains. Enfin, il semble que l'écart d'âge entre frère et sœur affecte leurs relations, ceux qui sont proches en âge ayant tendance à s'associer davantage que les autres (Suomi, 1982; Lee, 1987; voir aussi Meikle & Vessey, 1981).

Notre étude a donc pour but de caractériser les relations entretenues par les germains de sexes différents et de déterminer si celles-ci s'apparentent aux liens existants entre des germains de même sexe. Nous chercherons ainsi, après avoir établi la nature des rapports de dominance entre frère et sœur au sein de notre groupe, à savoir si ceux-ci s'affilient davantage que ne le font des mâles et femelles non apparentés. Nous analyserons également leurs interactions agonistiques afin de comparer leur fréquence à celle qui prévaut au sein de dyades de non-parents, et nous vérifierons si l'évitement de l'inceste est effectivement respecté entre frères et sœurs. Enfin, nous tenterons de mettre à jour les variables susceptibles d'affecter les liens entretenus par ces germains.

Perspective anthropologique

Dans une perspective anthropologique, l'étude des relations frère-sœur pourrait nous permettre d'améliorer notre compréhension de certains phénomènes humains et de leurs antécédents évolutionnistes. En effet, plusieurs anthropologues, dont Lévi-Strauss (1949) et Fox (1993), accordent une importance centrale au lien frère-sœur, qu'ils conçoivent comme l'une des caractéristiques les plus originales de l'espèce humaine

(Chapais, 2008). Ce lien constitue en effet l'assise de pratiques culturelles universellement répandues telles que l'avunculat ou le mariage entre cousins croisés. Ainsi, le terme 'avunculat' décrit une relation préférentielle entre l'oncle maternel et le neveu sororal. Quant aux cousins croisés, dont on prescrit le mariage dans plusieurs sociétés tandis que celui entre cousins parallèles est généralement proscrit, ils sont issus de germains de sexes différents. Si une relation préférentielle pouvait être démontrée entre frère et sœur chez les primates non-humains, nous aurions alors mis en évidence une des racines phylogénétiques, en fait une condition nécessaire, à ces pratiques par ailleurs typiquement humaines (Chapais, 2008).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

SUJETS D'ÉTUDE ET ENVIRONNEMENT

L'étude a été réalisée sur un groupe de babouins olives de la Station de primatologie du CNRS à Rousset-sur-Arc (France), au cours des mois de juin à août 2006. Le groupe, comprenant 47 individus, était constitué comme suit : 2 mâles et 13 femelles adultes (>7ans), 5 femelles adolescentes (4-6 ans), 10 jeunes femelles et 7 jeunes mâles (1-3 ans), 4 nourrissons femelles et 6 nourrissons mâles (<1 an) (Figure 1). Les liens de parenté entre les adultes du groupe n'étaient pas connus.

L'étude portait uniquement sur des individus non adultes. Notre échantillon était formé de 11 dyades frère-sœur, soit 9 femelles (4 adolescentes et 5 jeunes) et 8 mâles (5 jeunes et 3 nourrissons), certains individus ayant deux frères ou deux sœurs. Il est à noter que toutes ces dyades suivaient le modèle sœur aînée-frère cadet. En effet, nous avons exclu de l'échantillon les dyades où le frère est l'aîné car, celles-ci étant peu nombreuses (seulement deux), nous n'aurions pas pu effectuer de comparaison valable avec les 11 autres dyades frère-sœur et, de plus, cela nous permettait de maintenir constante l'une des variables susceptible d'affecter le népotisme intersexuel. Enfin, nous avons également exclu de l'étude une dyade où la sœur était l'aînée car, son frère étant né un mois avant le début de l'étude, nous avons considéré qu'il était trop jeune pour être incorporé à l'échantillon.

Durant le jour, les singes avaient accès à deux enclos extérieurs reliés par deux passerelles. Une pièce supplémentaire, intérieure celle-ci, était accessible la nuit. Des biscuits pour singes étaient distribués deux fois par jour, soit le matin et en début d'après-midi. Ceux-ci étaient accompagnés d'une ration de fruits frais le midi. L'eau était disponible à volonté.

MÉTHODES D'OBSERVATION

Un total de 13 heures d'observations comportementales par individu a été récolté à l'aide de la méthode d'observation centrée sur le sujet (Altmann, 1974)¹. Les séances d'observation étaient d'une durée de 10 minutes et chaque sujet était suivi une à deux fois par jour. Au cours de ces séances étaient relevées toutes les interactions sociales auxquelles se prêtait le sujet, ainsi que l'identité des partenaires engagés. De plus, à l'intérieur de ces périodes d'observation, des échantillons instantanés étaient réalisés chaque minute, soit un total de 780 par sujet. L'identité de tous les individus situés à moins d'un bras de distance du sujet était alors prise en note, de même que l'activité à laquelle ceux-ci prenaient part. Par ailleurs, tous les comportements sexuels et les interactions agonistiques observés au sein du groupe étaient relevés *ad libitum*. L'ordre d'observation des individus était déterminé au hasard.

DEFINITIONS

Dyades-témoins

Des dyades-témoins ont été utilisées pour fins de comparaison avec les dyades frère-sœur. Ainsi, pour chacune des sœurs de l'échantillon, nous avons trouvé un mâle non apparenté d'âge et de rang de dominance similaire au frère et, pour chaque frère, une femelle non apparentée d'âge et de rang de dominance similaire à la sœur (Tableau I).² De cette façon, il devenait possible de contrôler trois des variables pouvant influencer sur les relations sociales – c.-à-d. le sexe, l'âge et le rang de dominance – et ainsi isoler l'effet de l'apparentement.

¹ L'un des sujets, Tanger (261), a été observé pour une durée totale de 12 heures et 50 minutes, soit 10 minutes de moins que les autres. Cette différence au niveau du temps d'observation a été prise en compte lors des analyses statistiques.

² À l'avenir, nous utiliserons le terme 'témoin' pour désigner ces individus.

Tableau 1. Dyades frère-sœur et dyades-témoins.

Dyades frère-sœur	Dyades-témoins	
	Point de vue de la femelle	Point de vue du mâle
Arthur (AT) – Urbaine (410)	Urbaine - Alf (AF) - Bibou (BI) - Actu (AC) - Auguste (AG)	Arthur - Uta (405) - Ursuline (326)
Usmar (409) – Tanger (261)	Tanger – Umar (327)	Usmar – Sophie (71)
Umar (327) – Tassadite (267)	Tassadite – Usmar (409)	Umar – Taline (262)
Will (W) – Volga (411)	Volga - Vincent (473) - Vidocq (472)	Will - Victoire (406) - Vanessa (403)
Vinci (VI) – Sophie (71)	Sophie – Vanité (VA)	Vinci – Tanger (261)
Vinci (VI) – Victoire (406)	Victoire – Vanité (VA)	Vinci – Volga (411)
Bibou (BI) – Sophie (71)	Sophie - Arthur (AT) - Babar (BA) - Alf (AF) - Actu (AC) - Auguste (AG)	Bibou – Tanger (261)
Bibou (BI) – Victoire (406)	Victoire - Arthur (AT) - Babar (BA) - Alf (AF) - Actu (AC) - Auguste (AG)	Bibou – Volga (411)
Actu (AC) – Taline (262)	Taline - Arthur (AT) - Babar (BA) - Alf (AF) - Bibou (BI) - Auguste (AG)	Actu - Tassadite (267) - Talia (269)
Actu (AC) – Vanessa (403)	Vanessa - Arthur (AT) - Babar (BA) - Alf (AF) - Bibou (BI) - Auguste (AG)	Actu - Volga (411) - Victoire (406) - Vénus (413)
Vanité (VA) – Ursuline (326)	Ursuline - Will (W) - Vinci (VI)	Vanité – Urbaine (410)

Les noms soulignés en caractères gras désignent l'individu dominant au sein de la dyade frère-sœur.

Lors de la constitution des dyades-témoins, nous avons également veillé, dans la mesure du possible, à ce que les individus retenus ne soient pas des partenaires sexuels privilégiés de nos sujets d'étude. En effet, il s'agit là d'une autre variable susceptible d'affecter les relations interindividuelles. Nous n'avons cependant pas pu contrôler l'effet de ce facteur pour deux des femelles de l'échantillon, Tassadite (267) et Sophie (71), puisque leurs frères se prêtaient fréquemment à des comportements sexuels avec des femelles d'âge et de rang de dominance similaires aux leurs.

Pour ce qui est du critère de la similarité d'âge, ont été retenus tous les individus ayant une différence d'âge inférieure à 6 mois avec le sujet ciblé. Toutefois, l'un des sujets du groupe, Sophie (71), n'ayant aucun pair né à moins de 6 mois d'intervalle, nous avons dû considérer qu'elle appartenait à la même classe d'âge que les 4 autres femelles adolescentes.

Une fois le critère de la similarité d'âge satisfait, nous avons sélectionné, pour chacun des sujets, le ou les individus qui, en plus d'appartenir à la même classe d'âge, avaient un rang de dominance similaire à celui du sujet ciblé. Ont alors été retenus les animaux occupant des rangs adjacents ou situés à un rang de distance du frère ou de la sœur en question, ou encore l'animal de même âge le plus proche au sein de la hiérarchie de dominance. D'autre part, nous avons cherché à contrôler l'effet du rang de dominance *relatif* en plus de celui du rang *absolu*. Ainsi, dans les cas où la sœur était subordonnée à son frère, nous avons veillé à ce que le témoin mâle sélectionné occupe non seulement un rang hiérarchique proche de celui du frère, mais aussi à ce que celui-ci soit supérieur au rang de la sœur.³ Néanmoins, 3 des 8 mâles composant l'échantillon étant des petits non sevrés – c.-à-d. Arthur (AT), Bibou (BI) et Actu (AC) - il n'a pas été possible de

³ Il n'a pas été possible de contrôler l'effet du rang de dominance relatif pour l'un des mâles de l'échantillon, Umar (327), puisque sa sœur lui était subordonnée, mais dominait tous les autres jeunes mâles du groupe. Pour un autre mâle, Will (W), nous avons dû relâcher le critère de la similarité d'âge en acceptant comme témoins des individus ayant une différence d'âge supérieure à 6 mois, mais inférieure à un an, avec Will, et ce afin que ceux-ci soient appariés pour le rang de dominance relatif. Enfin, le rapport de dominance entre Ursuline (326) et son frère Vanité (VA) n'étant pas connu, nous n'avons pas pu tenir compte du rang relatif pour cette dyade.

leur attribuer de rang de dominance.⁴ Ainsi, lors de la sélection des individus témoins associés à ces mâles, les variables de l'âge et du sexe ont été contrôlées mais celle du rang de dominance n'a pas été prise en compte.

Lorsque plusieurs membres du groupe répondaient aux critères d'appariement pour un même sujet, nous avons préféré calculer la moyenne des valeurs associées à chacun d'eux plutôt que de choisir arbitrairement un témoin parmi les candidats disponibles.

Nous aurions souhaité, en plus de comparer les dyades frère-sœur à des dyades-témoins, réaliser une comparaison avec des dyades de germains de même sexe, ce qui aurait permis de tester l'effet de la similitude et de la différence de sexe sur le népotisme. Étant donné le nombre restreint de dyades de sœurs, mais surtout de dyades de frères, cela ne nous a malheureusement pas été possible.

Catégories comportementales et indices

Quatre indices d'affiliation ont été utilisés, à savoir la proximité, les contacts, le jeu et le toilettage social. Nous avons eu recours aux échantillons instantanés pour établir ces mesures comportementales. Ainsi, le temps passé en proximité est calculé sous forme de taux, le numérateur étant le nombre d'échantillons instantanés où y a été vu à proximité de x , et le dénominateur, le nombre total d'échantillons instantanés où x se trouvait à proximité d'un ou plusieurs membres du groupe, autrement dit où x n'était pas seul. x représente ici le sujet et y désigne tour à tour le germain de x ou le témoin.

Pour le toilettage, les contacts et le jeu, le principe est le même, mais plutôt que de diviser le numérateur par le nombre total d'échantillons instantanés où x se trouvait à proximité d'autres membres du groupe, nous l'avons divisé par le nombre total d'échantillons instantanés où x était engagé dans l'activité en question, et ce avec n'importe quel autre individu du groupe.

⁴ Nous avons cependant pu établir le rang de dominance relatif d'Arthur par rapport à sa sœur Urbaine.

En complément de ces analyses, nous avons cherché qui, du frère ou de la sœur, est le principal responsable du maintien de la proximité. Pour ce faire, nous avons eu recours à l'indice de Hinde, lequel offre une mesure de la responsabilité relative de chacun des membres d'une dyade (x et y) dans le maintien de la proximité (Hinde & Atkinson, 1970). Il s'agit en effet du pourcentage de toutes les approches dues à x auquel on retranche le pourcentage des éloignements qui lui sont attribuables. Une approche est observée lorsqu'un individu se dirige vers un autre membre du groupe et s'arrête à moins d'un bras de distance. L'éloignement, quant à lui, survient lorsqu'un individu quitte la proximité d'un autre. Si l'indice de Hinde est positif, la responsabilité de proximité est attribuée à x . Si, en revanche, il est négatif, cela signifie que c'est y qui est responsable de cette proximité. Aussi, nous avons comparé les indices de Hinde des sœurs à ceux des frères. Nous avons calculé ces indices en combinant les approches-éloignements récoltés pendant les périodes d'observation centrée sur les femelles et ceux relevés pendant les observations centrées sur les mâles.

Par ailleurs, nous avons passé en revue les comportements sexuels relevés lors des périodes d'observation centrée sur le sujet et *ad libitum*. Nous n'avons retenu pour l'analyse que les montes, lesquelles surviennent lorsqu'un mâle agrippe ses pieds aux mollets d'une femelle et sont caractérisées par une pénétration avec poussées pelviennes. Ces comportements ont été répertoriés afin de s'assurer que l'évitement de l'inceste habituellement observé entre apparentés maternels se vérifiait effectivement au sein de nos dyades frère-sœur. De plus, cela nous permettait d'identifier les partenaires sexuels privilégiés par nos sujets et ainsi de les exclure du groupe d'individus témoins propre à chacun d'eux.

Un rang de dominance a été attribué à chaque membre du groupe – à l'exception des nourrissons, pour lesquels nous n'avons pas observé assez d'interactions agonistiques – sur la base de la direction des signaux dyadiques de soumission récoltés lors des périodes d'observation centrée sur le sujet et *ad libitum* (cf. de Waal, 1977). Lorsqu'aucun acte de soumission n'avait été observé au sein d'une dyade, nous avons,

quand le cas s'y prêtait, eu recours aux comportements agonistiques pour attribuer un rang de dominance relatif à chacun de ses membres, mais ce uniquement si ces comportements étaient nombreux et toujours unidirectionnels. Enfin, en l'absence d'actes de soumission et de comportements agonistiques pour une dyade donnée, nous avons pu attribuer un rang à chacun de ses membres en supposant une hiérarchie de dominance *linéaire* : si l'on sait que A domine B et que C est subordonné à B, on peut en déduire que C est également subordonné à A. La hiérarchie de dominance des adultes est présentée à la Figure 1, tandis que celle des jeunes mâles et celle des femelles adolescentes et des jeunes femelles sont présentées séparément dans le Tableau 2. Ce choix de présenter deux matrices au lieu d'une seule pour les jeunes individus est justifié par le fait que cette hiérarchie mixte n'est pas linéaire (voir aussi Kawai, 1965; Lee & Oliver, 1979). Enfin, les relations de dominance entre frères et sœurs sont illustrées au Tableau I.

Les comportements agonistiques relevés lors des périodes d'observation centrée sur le sujet ont été analysés du point de vue des femelles et du point de vue des mâles (voir *Résultats* pour plus de précisions à ce sujet) et ce afin de déterminer si la fréquence de ces comportements au sein des dyades frère-sœur diffère de celle qui prévaut au sein des dyades-témoins. Nous avons distingué deux catégories de comportements agonistiques : les *menaces*, avec ou sans déplacement de l'agresseur vers l'agressé, mais caractérisées par une absence de contact physique, et les *agressions* qui, elles, impliquent un contact (à l'exception de la poursuite que nous avons tout de même inclus dans cette catégorie en raison de son intensité). Un critère temporel arbitraire d'une minute a été utilisé afin d'assurer une certaine indépendance des événements agonistiques. Pour chacune des catégories nous avons calculé deux taux : le premier rapportait le nombre total de menaces ou d'agressions dirigées (ou reçues) par x envers (d') y au nombre total d'échantillons instantanés disponibles pour x ; tandis que le second rapportait ce numérateur au nombre d'échantillons instantanés où y se trouvait à proximité de x .

Étant donné que le rang de dominance d'un individu influence fortement la fréquence et la direction des comportements agonistiques qu'il émet ou reçoit des autres membres du groupe, nous avons exclu Tassadite (267) et son frère Umar (327) des analyses réalisées du point de vue des femelles puisque nous n'avions pas pu, pour cette dyade, trouver de témoin mâle qui soit apparié pour le rang de dominance relatif.

Tableau 2. Matrices de dominance construites à partir des actes de soumissions récoltés entre femelles adolescentes et jeunes femelles (a) et entre jeunes mâles (b). Les individus sont présentés en ordre décroissant de dominance sur l'axe des x et des y.

a) ← dominance

	411	406	269	403	262	267	413	326	261	VO	VG	410	405	VE	71	tot
411	x	21	3	10	4 †	*	4	10	4	3	6	1	1	5	4	76
406		x	8	16	11	2	4	4	4	2	3	4	1	2	1	62
269			x	2	15	8	*	2	1	*	*	4	*	*	2	34
403				x	14	4	3	3	*	2	*	5	1	*	4	36
262					x	16	*	10	3	1	1	6	6	1	5	49
267				3		x	1	6	3	2	2	4	1	2	7	31
413							x	9	8	*	2	1	2	▲	5	27
326								x	5	4	6	5	3	3	4	30
261									x		2 †	5	7		20	34
VO										x	2	2	▲	●	1	5
VG											x	2	2	2 †	1	7
410												x	3	▲	1	4
405													x	▲	1	1
VE									1					x		1
71															x	0
tot	0	21	11	31	44	30	12	44	29	14	24	39	27	15	56	397

b) ← dominance

	327	409	473	472	W	VA	VI	tot
327	x	28	5	10	8	9	4	64
409		x	3	2	1	3	*	9
473			x	▲	5	4	6	15
472				x	2	7	3	12
W					x	6	2	8
VA						x	10 †	10
VI							x	0
tot	0	28	8	12	16	29	25	118

▲ L'individu sur l'axe des x ne s'est jamais soumis à celui de l'axe des y, mais nous avons observé des comportements agonistiques unidirectionnels ($y \rightarrow x$) au sein de cette dyade.

* Aucun comportement agonistique n'a été observé au sein de cette dyade, mais en supposant une hiérarchie de dominance linéaire (si $A > B$ et $B > C$, alors $A > C$) on peut en déduire que l'individu sur l'axe des x est subordonné à celui de l'axe des y.

● Comportements agonistiques bidirectionnels.

† L'individu sur l'axe des x s'est soumis à celui de l'axe des y, mais il a également dirigé des comportements agonistiques envers ce dernier.

Nous avons également examiné les interventions dans les conflits - bien que celles-ci soient rares chez les jeunes singes - afin de savoir si les sujets prenaient la défense de leur germain de sexe différent lorsque celui-ci était impliqué dans des interactions agonistiques avec d'autres membres du groupe, ou si, au contraire, il leur arrivait de prendre parti contre leur germain en vertu du niveau élevé de compétition qui prévaut parfois entre apparentés collatéraux.

ANALYSES STATISTIQUES

Le test de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés a été utilisé pour comparer les mesures comportementales obtenues pour les dyades frère-sœur à celles des dyades-témoins puisque le même sujet - le frère ou la sœur - apparaissait dans chacune de ces dyades. Un test de signe a été utilisé pour déterminer si, au sein des dyades frère-sœur, l'un des sexes était significativement plus responsable que l'autre du maintien de la proximité. Enfin, nous avons eu recours au test de Pearson pour mesurer l'effet de l'écart d'âge et celui de la proximité à la mère sur le népotisme intersexuel, ainsi que pour analyser la relation entre les différents indices d'affiliation.

Il est à noter que, certains des sujets ayant plus d'un germain de sexe différent, nous avons considéré ces dyades frère-sœur comme étant indépendantes les unes des autres, même si le même individu apparaît dans deux d'entre elles (Tableau I).

Tous les tests statistiques utilisés sont bilatéraux et ont été calculés à l'aide du logiciel SPSS (version 11.0). Le seuil d'acceptation (α) a été fixé à 0,05.

RÉSULTATS

L'étude comporte trois volets : le premier porte sur les rapports de dominance entre frères et sœurs chez les jeunes babouins olives ; le second vise à établir l'existence (ou l'absence) de népotisme intersexuel chez cette espèce ; et le troisième s'attarde aux facteurs qui, le cas échéant, expliquent sa variation.

LES RAPPORTS DE DOMINANCE ENTRE GERMAINS DE SEXES DIFFÉRENTS

Tel qu'attendu, les mâles dominent leur sœur dans 4 des 6 dyades pour lesquelles les rapports de dominance entre les germains sont connus, et ce en dépit du fait qu'ils soient plus jeunes qu'elles (Tableau I). Les frères sont toutefois restés subordonnés à leur aînée au sein des 2 autres dyades. Ainsi, Urbaine (410) domine Arthur (AT), lequel n'était pas encore sevré à la fin de l'étude et, ayant 2 ans de moins que sa sœur, était aussi beaucoup plus petit qu'elle. De même, Vinci (VI) est subordonné à sa sœur Victoire (406). De prime abord, il peut paraître surprenant qu'il ne soit pas parvenu à la renverser car leur écart d'âge est faible (< 1 an) ; néanmoins, Vinci avait tout juste un an et demi au moment de l'étude et était relativement petit pour son âge. Il paraissait ainsi plus chétif que ses pairs, auxquels il était également subordonné. Quant aux dyades où le frère dominait son aînée, elles étaient caractérisées par des écarts d'âge respectifs de 18.5 mois, 11 mois, 11 mois et 44.5 mois. Ce dernier cas, qui concerne Vinci et sa sœur Sophie (71), est discuté dans le paragraphe qui suit ; dans les 3 autres cas, on remarque que la différence d'âge entre les germains est faible. D'autre part, 2 des 4 mâles qui dominaient leur sœur étaient âgés d'un an et demi au début de l'étude, et les 2 autres avaient plus de 2 ans et demi. Aussi, il est difficile de déterminer si c'est l'âge *absolu* - auquel sont corrélés plusieurs attributs physiques tels que la taille ou le poids - ou l'âge *relatif* du frère qui détermine sa capacité à renverser son aînée, ainsi que le moment auquel cet événement survient. Il apparaît raisonnable de penser que, lorsqu'ils atteignent l'âge d'un an et demi, les mâles sont en mesure de renverser leur sœur aînée, à condition toutefois que l'écart d'âge qui les sépare ne soit pas trop important.

Vinci, qui était subordonné à sa sœur Victoire, dominait en revanche sa sœur la plus âgée, Sophie. Le cas de cette femelle adolescente est atypique car elle se trouvait tout en bas de la hiérarchie de dominance des femelles adultes et de celle des jeunes femelles, alors que sa mère, Fina (402), était la deuxième femelle la plus dominante du groupe. Les causes exactes de cette situation nous sont inconnues, mais les registres indiquent que Fina a dû être retirée du groupe et placée à l'infirmierie à deux reprises, en 2005 et 2006, pour une durée d'environ un mois dans chaque cas. Il est possible que Sophie ait perdu son rang de dominance suite aux absences de sa mère ; cette hypothèse semble toutefois peu plausible étant donné que le rang de Victoire, sa sœur cadette, n'a pas été affecté par ces événements.

Au sein des 6 dyades pour lesquelles les rangs relatifs du frère et de la sœur étaient connus, la soumission et l'agression étaient toujours unidirectionnelles ; ce qui porte à croire que les rapports de dominance étaient stables. D'autre part, les comportements agonistiques étaient en général peu fréquents et de faible intensité. Seules deux dyades échappaient à ce schéma : Will se montrait particulièrement agressif à l'égard de sa sœur Volga, et les agressions que Victoire dirigeait à l'encontre de son frère Vinci, bien que peu fréquentes, étaient pour la plupart de forte intensité. Toutefois, ces deux dyades étaient également celles qui présentaient les indices de proximité les plus élevés.

Enfin, les rapports de dominance entretenus par les frères et sœurs ressemblent de près à ceux des dyades-témoins en ce que l'agression et la soumission sont également unidirectionnelles au sein de ces dernières. Néanmoins, certains mâles étaient subordonnés à des femelles appartenant à la même classe d'âge que leur sœur alors qu'ils dominaient cette dernière. Une comparaison des fréquences de comportements agonistiques au sein des dyades frère-sœur et des dyades-témoins est présentée dans la section qui suit.

Y A-T-IL NÉPOTISME INTERSEXUEL CHEZ LES JEUNES BABOUINS OLIVES?

Dans cette section, les données sont analysées du point de vue de chacun des sexes. Pour les analyses réalisées du point de vue des femelles, seules les données récoltées lors des périodes d'observation centrée sur les sœurs sont utilisées. Inversement, seules les données issues des observations centrées sur les frères ont servi aux analyses effectuées du point de vue des mâles. Nous cherchons ainsi à déterminer si les femelles (mâles) sont plus souvent en contact, jouent davantage, échangent plus fréquemment du toilettage et sont plus souvent à proximité de leur germain de l'autre sexe que d'un animal non apparenté de même sexe et d'âge et de rang de dominance similaire à celui-ci. Si tel est le cas, cette différence pourra alors être attribuée à l'effet de l'apparentement.

Les femelles entretiennent-elles des relations préférentielles avec leur frère cadet?

Proximité

Lorsque les femelles n'étaient pas seules, elles passaient en moyenne 7,5% de leur temps à proximité de leur frère et 4,7% à proximité du témoin ; toutefois, cette différence n'est pas significative (Figure 3 ; test de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés ; $n=11$, $z=-1,600$, $p=0,110$).

Au sein de notre groupe de dyades frère-sœur, la responsabilité du maintien de la proximité n'était attribuable à aucun sexe en particulier, elle incombait tantôt au frère et tantôt à la sœur selon les dyades, et ce dans des proportions variables (Figure 2 ; test de signe ; $n=11$, $p=1,000$).

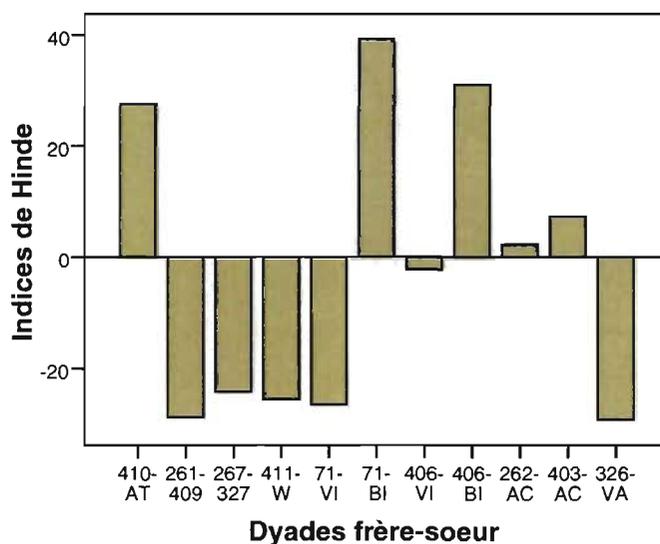


Figure 2. Indices de Hinde pour chacune des dyades frère-sœur. Les données positives indiquent une responsabilité de la femelle dans le maintien de la proximité avec le frère tandis que les données négatives indiquent une responsabilité du mâle dans le maintien de la proximité avec la sœur.

Par ailleurs, en comparant les indices de Hinde des femelles avec leur frère et avec le témoin associé à ce dernier, nous avons trouvé qu'il n'y avait pas de différence significative entre le degré d'implication dont elles faisaient preuve dans le maintien de la proximité avec leur cadet et celui qu'elles démontraient à l'égard du témoin (test de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés ; $n=11$, $z = -0,356$, $p=0,722$). Il s'avère aussi que les femelles n'approchent pas plus fréquemment leur frère qu'un mâle non apparenté d'âge et de rang de dominance similaire à celui-ci (test de Wilcoxon; $n=11$, $z = -0,267$, $p=0,790$).

Contacts

Lorsque les femelles étaient en contact avec un autre membre du groupe, il s'agissait de leur frère dans 8.2% des cas en moyenne, et du témoin associé à celui-ci dans seulement 2.4% des cas ; cette différence est significative (Figure 3 ; test de Wilcoxon ; $n=11$, $z = -2,310$, $p=0,021$).

Jeu

Les femelles passent significativement plus de temps à jouer avec leur frère cadet qu'avec un mâle non apparenté d'âge et de rang de dominance similaire à celui-ci

(Figure 3 ; test de Wilcoxon ; $n=11$, $z= -1,992$, $p=0,046$). En effet, elles consacrent en moyenne 12,5% de leur temps de jeu total à leur frère et seulement 6,9% au témoin.

Toilettage social

Les femelles n'échangent pas plus de toilettage avec leur frère qu'avec un mâle non apparenté d'âge et de rang de dominance similaire à celui-ci (Figure 3 ; test de Wilcoxon ; $n=11$, $z= -0,280$, $p=0,779$). Si l'on s'attarde, d'une part, au toilettage dirigé et, d'autre part, au toilettage reçu, on constate également que les femelles ne toilettent pas plus fréquemment leur frère que le témoin qui lui est associé ($n=11$, $z=0,000$, $p=1,000$) et qu'elles ne reçoivent pas plus de toilettage de leur frère que du témoin ($n=11$, $z= -1,342$, $p=0,180$). Toutefois, il est important de préciser que le toilettage social est peu fréquent chez les jeunes individus et que, en conséquence, ces analyses ne s'appuient que sur un très petit nombre de données.

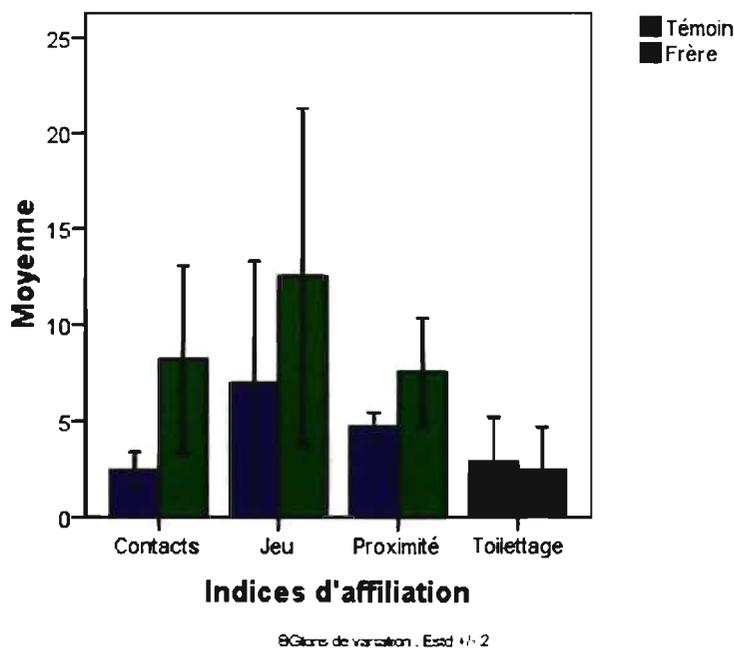


Figure 3. Comparaison des comportements affiliatifs des femelles envers leur frère et envers un mâle non apparenté d'âge et de rang de dominance similaire à celui-ci.

Comportements agonistiques et interventions dans les conflits

Il n'y a pas de différence significative entre les fréquences de comportements agonistiques que les femelles dirigent envers leur frère et ceux qu'elles dirigent envers le témoin qui lui est associé (Figure 4 ; test de Wilcoxon ; **menaces** : $n=10$, $z = -0,535$, $p=0,593$; **agressions** : $n=10$, $z = -0,447$, $p=0,655$; **comportements agonistiques (menaces & agressions)** : $n=10$, $z = -0,535$, $p=0,593$). Ces résultats restent inchangés si l'on calcule des taux en rapportant le nombre de comportements agonistiques dirigés par les femelles au temps qu'elles passent à proximité, respectivement, de leur frère et du témoin (Figure 4 ; **menaces** : $n=10$, $z = -1,069$, $p=0,285$; **agressions** : $n=10$, $z = -0,447$, $p=0,655$; **comportements agonistiques** : $n=10$, $z = -0,535$, $p=0,593$). Par ailleurs, les femelles ne reçoivent pas plus de comportements agonistiques du témoin que de leur frère (Figure 5 ; **menaces** : $n=10$, $z = -0,447$, $p=0,655$; **agressions** : $n=10$, $z=0,000$, $p=1,000$; **comportements agonistiques** : $n=10$, $z=0,000$, $p=1,000$). Les résultats restent très semblables si le nombre de comportements agonistiques reçus est rapporté au temps passé à proximité du frère et du témoin (Figure 5 ; **menaces** : $n=10$, $z = -1,069$, $p=0,285$; **agressions** : $n=10$, $z=0,000$, $p=1,000$; **comportements agonistiques** : $n=10$, $z = -1,095$, $p=0,273$).

Comme dans le cas du toilettage, ces analyses s'appuient sur un nombre restreint de données : les interactions agonistiques étaient relativement peu fréquentes chez les jeunes. Les interventions étaient encore plus rares. Deux femelles, Tassadite (267) et Volga (411), sont intervenues en faveur de leur frère lors de conflits. Tassadite a ainsi défendu Umar (327) alors qu'il était victime d'une agression de la part d'une femelle adulte, femelle que Tassadite dominait. Volga a, pour sa part, appuyé son frère Will (W) lorsqu'il a menacé un des nourrissons du groupe.

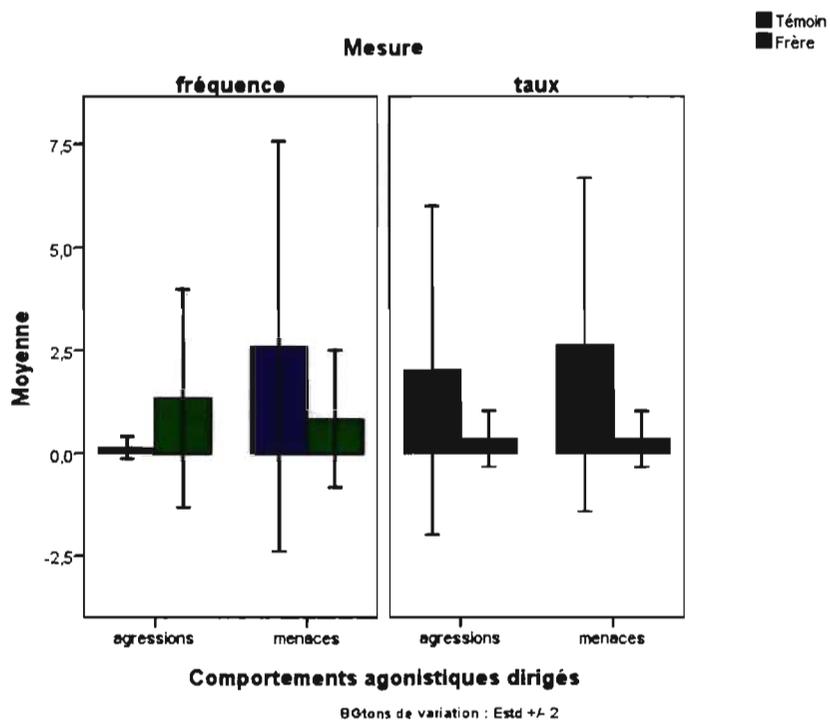


Figure 4. Comparaison des fréquences (nombre d'évènements par minute d'observation) et taux (nombre d'évènements rapporté au temps passé en proximité) de comportements agonistiques dirigés par les femelles envers leur frère et envers un mâle non apparenté d'âge et de rang de dominance similaire à celui-ci.

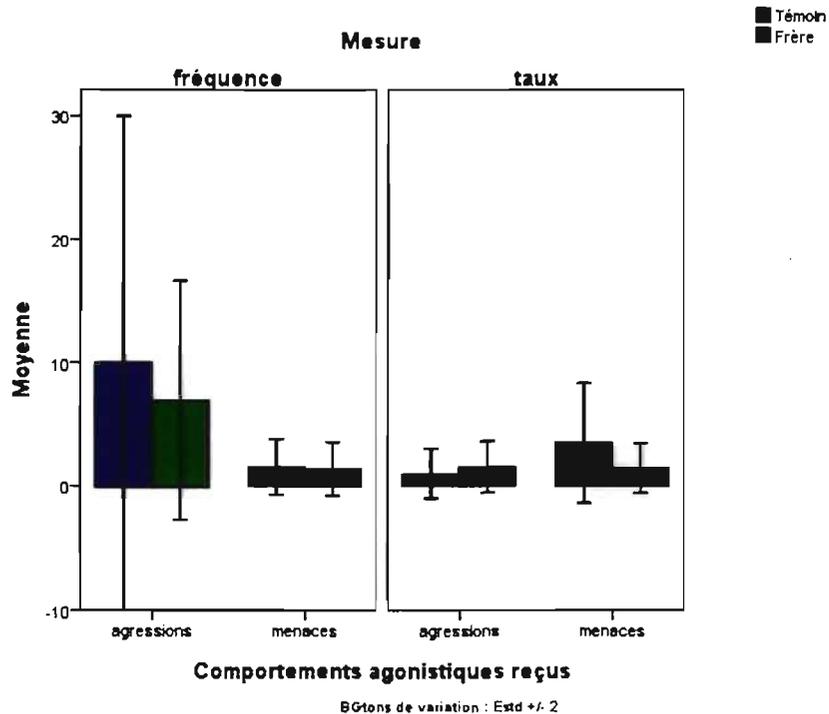


Figure 5. Comparaison des fréquences (nombre d'évènements par minute d'observation) et taux (nombre d'évènements rapporté au temps passé en proximité) de comportements agonistiques reçus par les femelles de leur frère et d'un mâle non apparenté d'âge et de rang de dominance similaire à celui-ci.

Les mâles entretiennent-ils des relations préférentielles avec leur sœur aînée ?

Proximité

Lorsque les mâles n'étaient pas seuls, ils passaient en moyenne 5,7% de leur temps à proximité de leur sœur et 2,1% à proximité de la femelle témoin associée à celle-ci ; cette différence est significative (Figure 6 ; test de Wilcoxon ; $n=11$, $z=-2,803$, $p=0,005$).

Par ailleurs, en comparant les indices de Hinde des mâles avec leur sœur et avec la femelle témoin associée à celle-ci, nous avons pu établir que les mâles ne sont pas plus responsables du maintien de la proximité avec leur sœur qu'ils ne le sont avec une femelle d'âge et de rang de dominance similaire à celle-ci (test de Wilcoxon ; $n=11$, $z=-0,178$, $p=0,859$). De même, ils n'approchent pas plus fréquemment leur sœur que la femelle témoin qui lui est associée (test de Wilcoxon ; $n=11$, $z=-0,866$, $p=0,386$).

Contacts

Comme pour les indices d'affiliation précédents, nous avons mesuré celui-ci en rapportant le nombre de contacts observés entre le mâle et sa sœur - ou entre le mâle et la femelle témoin - à la somme des contacts observés entre ce mâle et tout membre du groupe, quel qu'il soit. Cependant, l'échantillon comportait 3 petits non sevrés, lesquels passaient beaucoup de temps au contact de leur mère comparativement aux autres sujets. Aussi, nous avons choisi de retrancher de la somme des contacts le nombre de contacts avec la mère pour les 3 mâles en question.

Nous avons ainsi trouvé que les mâles sont plus fréquemment en contact avec leur sœur qu'avec une femelle non apparentée d'âge et de rang de dominance similaire à celle-ci (Figure 6 ; test de Wilcoxon ; $n=11$, $z= -2,402$; $p=0,016$). En effet, les sœurs représentent en moyenne 9,6% du total des contacts des mâles, tandis que pour les femelles témoins cette proportion ne s'élève qu'à 2,5%.

Jeu

Les mâles ne préfèrent pas leur sœur à la femelle témoin comme partenaire de jeu (Figure 6 ; test de Wilcoxon ; $n=11$, $z= -1,153$, $p=0,249$). Néanmoins, ils consacraient en moyenne 1,7% de leur temps de jeu total à leur sœur et seulement 0,3% à une femelle d'âge et de rang de dominance similaire à cette dernière.

Au regard de ces résultats, nous avons cherché à savoir qui étaient les partenaires de jeu les plus prisés des jeunes mâles. Nous avons ainsi déterminé à quel membre du groupe chacun de nos sujets consacrait la plus grande proportion de son temps de jeu total. Il s'avère que, pour 7 des 8 mâles de l'échantillon, le partenaire de jeu favori est un mâle d'âge et de rang de dominance similaire, et auquel le sujet accorde de 15% à 30% de son temps de jeu total. En effet, les mâles de l'échantillon passent significativement plus de temps à jouer avec des mâles de même âge qu'eux (c.-à-d. écart d'âge ≤ 6 mois) qu'avec des femelles de même âge (test de Wilcoxon ; $n=8$, $z= -2,521$, $p=0,012$), et

jouent aussi plus fréquemment avec des mâles de même âge qu'avec des mâles plus âgés ou plus jeunes qu'eux ($n=8$, $z = -2,521$, $p=0,012$).

Toilettage social

Les mâles n'échangent pas plus de toilettage avec leur sœur qu'avec une femelle non apparentée d'âge et de rang de dominance similaire à celle-ci (Figure 6 ; test de Wilcoxon ; $n=11$, $z = -1,183$, $p=0,237$). De plus, les mâles ne dirigent pas plus de toilettage envers leur sœur qu'envers la femelle témoin ($n=11$, $z = -1,342$, $p=0,180$) et ne reçoivent pas plus de toilettage de leur sœur que de la femelle témoin ($n=11$, $z = -1,153$, $p=0,249$). Cependant, comme nous l'avons mentionné plus haut, ces tests s'appuient sur un nombre limité de données. En effet, 4 des mâles de l'échantillon n'ont jamais été vus en train de toiletter et, puisque 3 d'entre eux avaient chacun 2 sœurs, cela signifie qu'au sein de 7 des 11 dyades frère-sœur de l'échantillon, le mâle n'a jamais dirigé de toilettage.

Ainsi, en raison de la faible occurrence du toilettage social chez nos sujets, et étant donné l'absence de népotisme qui caractérise cet indice d'affiliation, nous avons choisi de l'exclure des séries d'analyses présentées dans la troisième section.

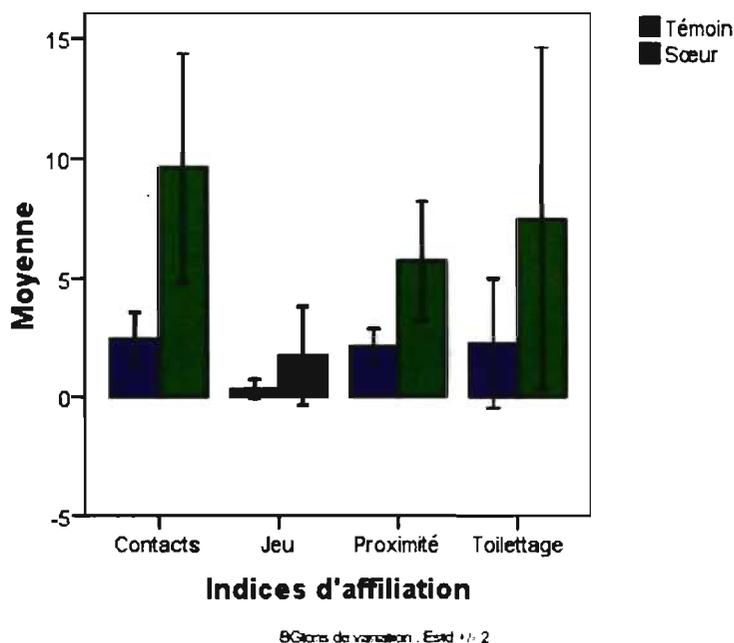


Figure 6. Comparaison des comportements affiliatifs des mâles envers leur sœur et envers une femelle non apparentée d'âge et de rang de dominance similaire à celle-ci.

Comportements agonistiques et interventions dans les conflits

Il n'y a pas de différence significative entre les fréquences de comportements agonistiques que les mâles dirigent envers leur sœur et ceux qu'ils dirigent envers la femelle témoin qui lui est associée (Figure 7 ; test de Wilcoxon ; **menaces** : $n=11$, $z = -0,730$, $p=0,465$; **agressions** : $n=11$, $z = -1,069$, $p=0,285$; **comportements agonistiques (menaces & agressions)** : $n=11$, $z = -0,135$, $p=0,893$). Les résultats demeurent très similaires si l'on rapporte le nombre de comportements agonistiques dirigés par les mâles au temps qu'ils passent à proximité, respectivement, de leur sœur et de la femelle témoin (Figure 7 ; **menaces** : $n=11$, $z = -1,095$, $p=0,273$; **agressions** : $n=11$, $z = -1,069$, $p=0,285$; **comportements agonistiques** : $n=11$, $z = -0,405$, $p=0,686$). Par ailleurs, les mâles ne reçoivent pas plus de comportements agonistiques de la femelle témoin que de leur sœur (Figure 8 ; **menaces** : $n=11$, $z = -1,342$, $p=0,180$; **agressions** : $n=11$, $z=0,000$, $p=1,000$; **comportements agonistiques** : $n=11$, $z = -0,674$, $p=0,500$). Les résultats restent encore une fois très semblables si le nombre de comportements agonistiques reçus est rapporté au temps passé à proximité de la sœur et de la femelle témoin (Figure 8 ; **menaces** : $n=11$, $z = -1,342$, $p=0,180$; **agressions** : $n=11$, $z = -0,535$, $p=0,593$; **comportements agonistiques** : $n=11$, $z = -1,483$, $p=0,138$).

Pour ce qui est des interventions, nous avons remarqué que Umar (327) - qui dominait tous les jeunes individus ainsi que les 5 femelles adolescentes que comptait le groupe - prenait systématiquement la défense de sa sœur Tassadite (267) lorsque celle-ci était victime d'agressions de la part de Taline (262).¹ Ces interventions, en plus d'aller à l'encontre de la hiérarchie de dominance matrilineaire, sont intéressantes en ce que Taline était une des partenaires sexuelles privilégiées d'Umar. Un autre mâle, Will (W) est également intervenu une fois en faveur de sa sœur Volga (411), l'appuyant alors qu'elle était en train de menacer un de ses pairs.

Nous soulignons ici qu'aucun de nos sujets n'a jamais pris parti contre sa sœur - ou son frère - lors d'interventions.

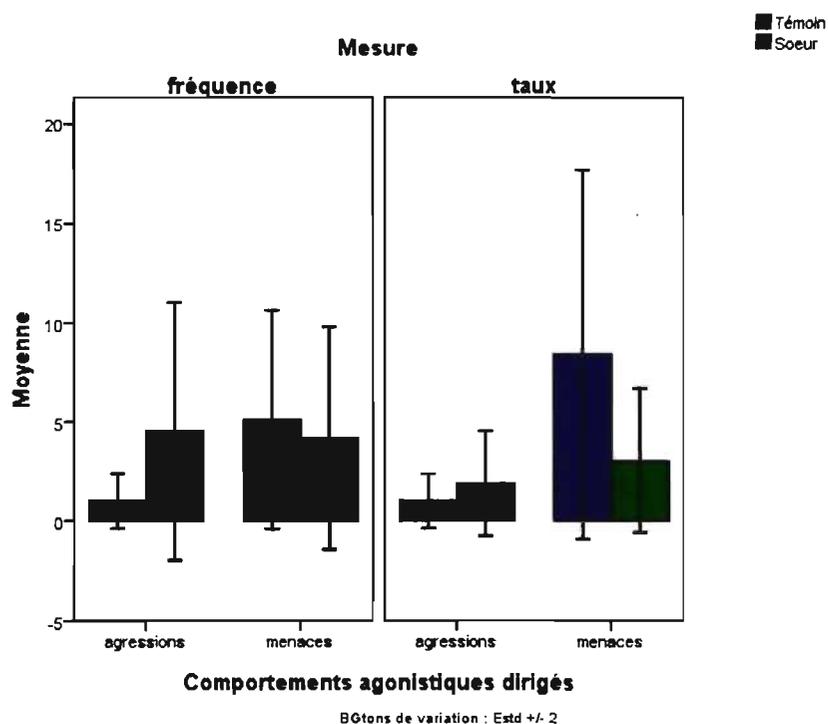


Figure 7. Comparaison des fréquences (nombre d'évènements par minute d'observation) et taux (nombre d'évènements rapporté au temps passé en proximité) de comportements agonistiques dirigés par les mâles envers leur sœur et envers une femelle non apparentée d'âge et de rang de dominance similaire à celle-ci.

¹ En revanche, Umar n'intervenait que rarement lorsque Tassadite n'était victime que de menaces de la part de Taline. Autrement dit, Umar ne prenait la défense de sa sœur que lorsque celle-ci était exposée à un risque de blessure.

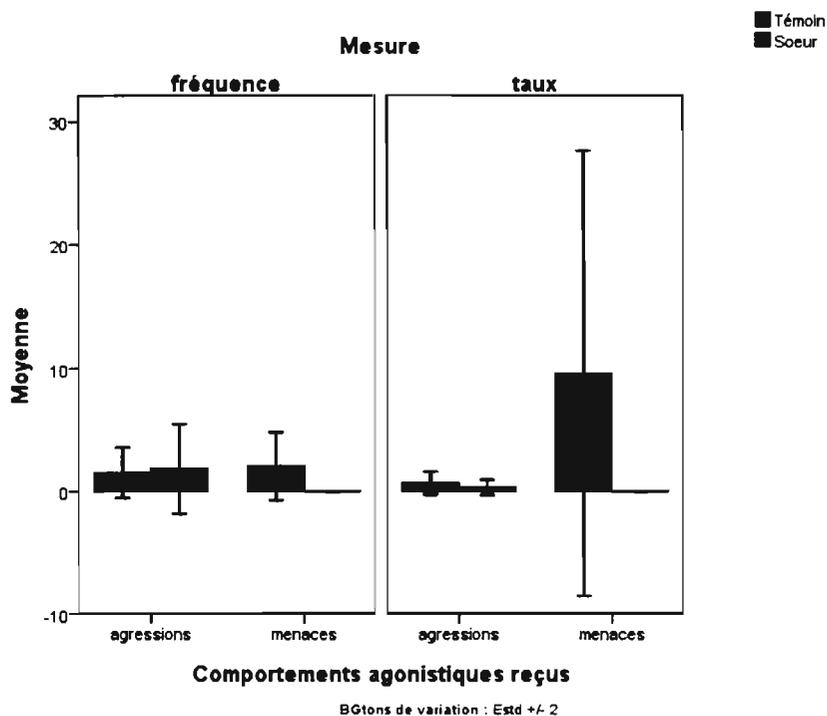


Figure 8. Comparaison des fréquences (nombre d'évènements par minute d'observation) et taux (nombre d'évènements rapporté au temps passé en proximité) de comportements agonistiques reçus par les mâles de leur sœur et d'une femelle non apparentée d'âge et de rang de dominance similaire à celle-ci.

Corrélation entre les différents indices d'affiliation

Nous avons cherché à savoir si les différents indices d'affiliation étaient corrélés entre eux et en particulier si le temps passé en proximité influençait la fréquence des contacts et du jeu. Pour ce faire, nous avons, pour l'indice de proximité, retranché du nombre total d'échantillons où y était à proximité de x , respectivement, les échantillons où y était en contact avec x et ceux où y jouait avec x . Nous avons analysé le point de vue des femelles, celui des mâles et celui de la dyade.

Il existe une corrélation positive entre le temps que les frères et sœurs passent à proximité les uns des autres et la fréquence de leurs contacts, néanmoins celle-ci n'est

significative qu'au niveau de la dyade et du point de vue des femelles, elle ne l'est pas pour les mâles (corrélation de Pearson ; **dyade** : $n=11$, $\rho=0,801$, $P=0,003$; **femelles** : $n=11$, $\rho=0,701$, $P=0,016$; **mâles** : $n=11$, $\rho=0,467$, $P=0,147$). De même, la fréquence du jeu est positivement corrélée au temps passé en proximité, mais cette fois la corrélation n'est significative qu'au niveau de la dyade et du point de vue des mâles, elle ne tient pas pour les femelles (corrélation de Pearson ; **dyade** : $n=11$, $\rho=0,821$, $P=0,002$; **femelles** : $n=11$, $\rho=0,445$, $P=0,171$; **mâles** : $n=11$, $\rho=0,609$, $P=0,047$).

Évitement de l'inceste

En règle générale, l'évitement de l'inceste était respecté au sein de nos dyades frère-sœur. Néanmoins, quelques exceptions ont été observées : Usmar (409), Umar (327) et Vinci (VI) ont tous copulé une fois avec leur sœur. Toutefois, aucun de ces mâles n'était fertile au moment de l'étude.

Deux de ces évènements ont été observés lors de prises de données *ad libitum*, si bien que nous ne savons pas qui, du frère ou de la sœur, a initié la monte. Dans le troisième cas, c'est le frère qui est responsable du comportement sexuel, et sa sœur a pris la fuite immédiatement après la monte. Par ailleurs, ces comportements incestueux représentent de 0,94% (femelle sexuellement mature) à 100% (femelle pré pubère) du total des montes de chacune des femelles (moyenne = 41,98%), mais seulement 1,75% à 7,69% du total des montes de chacun des mâles (moyenne = 3,89%).

QUELS SONT LES FACTEURS QUI AFFECTENT LE NÉPOTISME INTERSEXUEL ?

La principale variable testée est celle de l'écart d'âge entre le frère et la sœur. Aussi, nous cherchons une corrélation entre chacun des indices de relations préférentielles et la différence d'âge propre à chaque dyade. Ces analyses sont donc réalisées du point de vue de la dyade et le nombre de comportements affiliatifs observés

entre frère et sœur est rapporté au nombre total d'échantillons instantanés récoltés pour ceux-ci.

Effet de l'écart d'âge

Il existe une corrélation négative entre l'écart d'âge et chacun des indices de relations préférentielles (Figure 9; corrélation de Pearson ; **proximité** : $n=11$, $\rho = -0,684$, $P=0,020$; **contacts** : $n=11$, $\rho = -0,731$, $P=0,011$; **jeu** : $n=11$, $\rho = -0,609$, $P=0,047$). Autrement dit, plus le frère et la sœur sont proches en âge et plus ils passent de temps à proximité l'un de l'autre, plus leurs contacts sont fréquents et plus ils jouent ensemble.

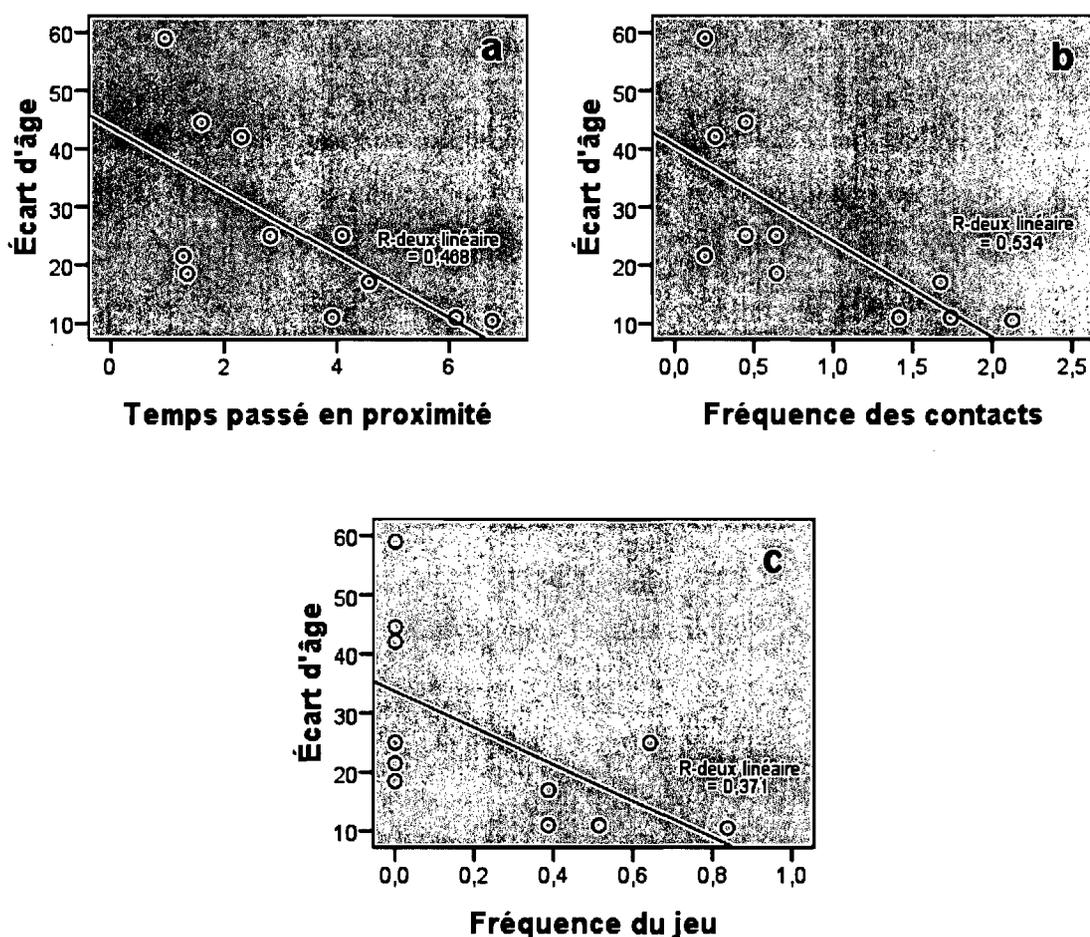


Figure 9. Pente de la droite de régression entre l'écart d'âge (en mois) et 3 des indices d'affiliation, soit le temps passé en proximité (a), la fréquence des contacts (b) et la fréquence du jeu (c).

L'autre facteur que nous souhaitons analyser est celui du temps passé à proximité de la mère. Nous nous attardons cette fois au point de vue des femelles ainsi qu'à celui des mâles, et nous cherchons ainsi une corrélation entre le temps passé à proximité de la mère et le temps passé à proximité du frère (de la sœur). Certains des individus à l'étude ayant deux germains de sexe différent, nous avons calculé pour ces sujets la moyenne des fréquences des comportements affiliatifs qu'ils avaient avec chacun d'eux. Nous avons ainsi une seule dyade frère-sœur par sujet. Enfin, nous testons également l'hypothèse d'une corrélation entre le temps que la femelle passe à proximité de sa mère et le temps que son frère passe, lui aussi, à proximité de cette dernière.

Effet de la proximité à la mère

Il existe une corrélation positive entre le temps que les femelles passent à proximité de leur mère et le temps qu'elles passent à proximité de leur frère ; toutefois, celle-ci n'est pas significative, il ne s'agit que d'une tendance (Figure 10 ; corrélation de Pearson ; $n=9$, $\rho=0,637$, $P=0,065$). En revanche, cette tendance semble inversée du point de vue des mâles : le temps qu'ils passent à proximité de leur sœur n'est pas positivement corrélé au temps qu'ils passent à proximité de leur mère et la relation entre ces deux variables tend même à être négative (Figure 10 ; corrélation de Pearson ; $n=8$, $\rho= -0,587$, $P=0,126$). Ces résultats peuvent paraître surprenants, voire contradictoires, aussi il est important de préciser que les mâles passent en moyenne 14,9% de leur temps à proximité de leur mère, tandis que pour les femelles cette proportion n'est que de 3,7% ; cette différence s'expliquant essentiellement par le fait que les mâles de l'échantillon sont tous plus jeunes - et donc plus dépendants de leur mère - que leurs sœurs. De plus, il n'y a pas de corrélation entre le temps que les femelles passent à proximité de leur mère et le temps que leur frère passe lui aussi à proximité de cette dernière (corrélation de Pearson ; $n=11$, $\rho= -0,171$, $P=0,616$).

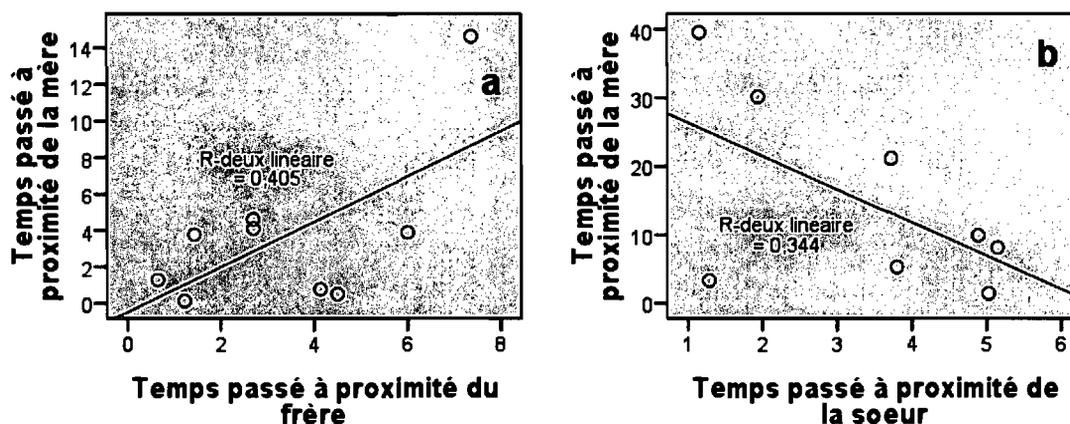


Figure 10. Pente de la droite de régression entre le temps passé à proximité de la mère et le temps passé à proximité du frère pour les femelles (a) et le temps passé à proximité de la sœur pour les mâles (b).

Au regard de ces résultats, on peut se demander si la relation frère-sœur repose sur la présence de la mère ou si, au contraire, elle persiste en l'absence de celle-ci. Aussi avons-nous examiné les échantillons instantanés réalisés sur les femelles puis ceux effectués sur les mâles, et nous avons ainsi établi que lorsque les femelles sont à proximité de leur frère, la mère est elle aussi présente en moyenne 17,8% du temps, et que cette proportion est très similaire pour les mâles puisque la mère se trouve à proximité en moyenne 18,7% du temps qu'ils passent avec leur sœur.

Dans la section précédente, nous avons établi qu'il n'y a pas de différence significative entre le temps que les femelles passent à proximité de leur frère et le temps qu'elles passent à proximité d'un mâle non apparenté d'âge et de rang de dominance similaire à celui-ci. Cependant, nous avons également trouvé que les mâles passent significativement plus de temps à proximité de leur sœur que de la femelle témoin associée à celle-ci. Si nous répétons le test statistique du point de vue des mâles en retranchant du nombre d'échantillons instantanés où le mâle était à proximité de sa sœur, ceux où la mère était également présente, nous observons que le résultat n'est plus significatif, mais que la tendance demeure (test de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés ; $n=11$, $z = -1,646$, $p=0,100$). Autrement dit, les mâles tendent à passer plus de temps, hors de la proximité de leur mère, avec leur sœur qu'avec la femelle témoin ; ce

qui révèle que, bien que la relation frère-sœur dépende en partie de la présence de la mère, elle se maintient néanmoins en l'absence de celle-ci et a en ce sens une existence propre.

DISCUSSION

Les relations népotistes entre apparentés de même sexe sont un fait bien établi, et ce auprès de la plupart des espèces de primates de l'Ancien Monde. En revanche, et en dépit de l'ampleur des études portant sur la parenté, le népotisme intersexuel est un sujet d'étude quasiment vierge. Aussi, ce projet visait à caractériser les relations entretenues par des frères et sœurs au sein d'un groupe de babouins olives. Pour ce faire, leurs rapports de dominance, ainsi que leurs comportements affiliatifs, agonistiques et sexuels ont été analysés. Nous avons également cherché à mettre à jour les variables qui affectent les liens entre ces germains. Chacun de ces aspects est discuté dans ce qui suit.

Les rapports de dominance entre frères et sœurs

Dans la majorité des dyades frère-sœur pour lesquelles les rapports de dominance sont connus, c'est le mâle qui domine son aînée. Seuls deux frères sont subordonnés à leur sœur et, dans les deux cas, celle-ci est beaucoup plus imposante que son cadet. Ces résultats concordent avec ceux de précédentes études, lesquelles révélaient que, à partir d'un certain âge, les jeunes mâles babouins dominant toutes les jeunes femelles (Lee & Oliver, 1979; Johnson, 1987; Pereira, 1988). Des recherches menées auprès de groupes de macaques rhésus avaient également montré que, au sein des dyades frère-sœur où le mâle est le cadet, le frère en vient presque invariablement à renverser son aînée (Missakian, 1972; Datta, 1988). Nos résultats laissent croire que la survenue de cet événement est déterminée à la fois par l'âge absolu du frère et par son âge relatif. Ainsi, les mâles, lorsqu'ils atteignent un certain âge, sont en mesure de prendre l'ascendant sur leur sœur aînée, à condition toutefois que l'écart d'âge qui les sépare ne soit pas trop important. Néanmoins, nos résultats ne nous permettent pas d'évaluer le poids relatif de chacun de ces facteurs, ni d'établir avec précision quels sont l'âge absolu et la différence d'âge propices à ce renversement.

Par ailleurs, les rapports de dominance sont stables au sein des dyades frère-sœur comme des dyades-témoins. En effet, les comportements agonistiques sont toujours unidirectionnels. Certains mâles étaient toutefois subordonnés à des femelles

appartenant à la même classe d'âge que leur sœur alors qu'ils dominaient cette dernière. Il est peut-être plus facile pour un jeune mâle de renverser son aînée plutôt qu'une femelle non apparentée de même âge que celle-ci; ce qui pourrait être le cas si la mère apporte son soutien au cadet lorsqu'il est impliqué dans des interactions agonistiques avec sa sœur.

Les relations affiliatives des germains de sexes différents

Les femelles manifestent une préférence pour leur frère au niveau des contacts et du jeu. Elles passent aussi davantage de temps à proximité de leur frère que d'un mâle non apparenté d'âge et de rang de dominance similaire à celui-ci; cependant, cette différence ($p = 0,11$) n'atteint pas le seuil d'acceptation. De plus, les femelles ne toilettent pas plus souvent leur frère que le témoin qui lui est associé.

Les mâles, quant à eux, passent davantage de temps à proximité de leur sœur et sont plus souvent en contact avec elle qu'avec une femelle d'âge et de rang de dominance similaire à celle-ci. En revanche, la sœur n'est pas une partenaire de jeu privilégiée, et les mâles n'échangent pas plus de toilettage avec celle-ci qu'avec la femelle témoin qui lui est associée.

Ainsi, les relations préférentielles entre frères et sœurs, comme celles entre germains de même sexe (sœurs : Widdig et al, 2001; frères : Meikle & Vessey, 1981; Colvin & Tissier, 1985; Langergraber *et al.*, 2007; germains : Suomi, 1982; Johnson, 1984; Lee, 1987; Janus, 1989; Brent *et al.*, 1997), se manifestent au niveau du temps passé en proximité et de la fréquence des contacts. En revanche, et contrairement à ce que laissaient présager plusieurs études (Nash, 1978; Suomi, 1982; Johnson, 1984; Lee, 1987; Janus, 1989; Brent *et al.*, 1997; Lehmann *et al.*, 2006; Langergraber *et al.*, 2007), les jeunes babouins n'échangent pas plus de toilettage avec leur germain de l'autre sexe qu'avec le témoin associé à celui-ci. Cependant, les épisodes de toilettage étaient peu fréquents chez nos sujets, si bien que nos analyses s'appuient sur un petit nombre de données; aussi, il serait prématuré de conclure à une absence de biais en faveur des

germains de sexe différent pour cet indice d'affiliation. Néanmoins, le toilettage est sans doute plus fréquent entre sœurs – peut-être même entre frères - qu'entre frères et sœurs.

Le statut du jeu est particulier en comparaison aux autres indices d'affiliation. Ainsi, seules les femelles orientent leur comportement de jeu en faveur de leur frère. Cette préférence pour leur cadet pourrait s'expliquer en partie par le fait qu'elles affectionnent particulièrement les nourrissons comme partenaires de jeu (Owens, 1975; Cheney, 1978); or, 3 des mâles de l'échantillon n'étaient pas encore sevrés au moment de l'étude. Les frères, quant à eux, jouent peu avec leur aînée. Le manque d'intérêt dont ils font preuve à l'égard de celle-ci n'est pas surprenant étant donné les critères qui orientent leur choix d'un partenaire de jeu. En effet, plusieurs chercheurs ont montré que les mâles préfèrent jouer avec des animaux de même sexe et de même âge qu'eux, et nos sujets ne font pas exception à cette règle (*Macaca mulatta* : Altmann, 1962; Southwick *et al.*, 1965; Janus, 1989, 1990; *Pan troglodytes* : van Lawick-Goodall, 1968; *Papio anubis* : Owens, 1975; *P. hamadryas* : Kummer, 1968; *P. ursinus* : Hall, 1962; Cheney, 1978). Owens (1975) rapporte également que, chez les jeunes babouins, le jeu entre mâles et femelles se produit surtout entre individus de même âge. D'autre part, Colvin & Tissier (1985) ont observé que les mâles ne jouent pas plus avec leur frère qu'avec un mâle non apparenté. Ainsi, si des germains de même sexe ne sont pas des partenaires de jeu privilégiés, on ne peut s'étonner qu'il en soit de même pour des germains de sexes différents.

D'autres études témoignent également du caractère particulier du jeu. Ainsi, Baker & Estep (1985) rapportent que, chez les macaques à crête (*M. nigra*), les individus apparentés sont plus souvent en proximité, en contact et se toilettent davantage que ne le font des non-parents, mais qu'aucun biais en faveur des apparentés n'existe au niveau du jeu. Janus (1989) a obtenu des résultats très similaires auprès de dyades de germains d'un groupe de macaques rhésus (voir aussi, pour *C. aethiops* : Lee, 1987), et en est venue à la conclusion que proximité et toilettage sont des comportements biaisés en faveur des apparentés, mais que le jeu est, pour sa part, biaisé en faveur des pairs. Néanmoins, quelques études indiquent que les germains jouent plus ensemble que ne le

font des individus non apparentés (Southwick *et al.*, 1965; Fedigan, 1972; Cheney, 1978; Suomi, 1982; Janus, 1987, 1990; Lehmann, 2006). Des recherches plus approfondies sont donc nécessaires pour mettre à jour les facteurs qui influencent la propension au jeu au sein des fratries.

À l'évidence, les catégories de comportements affiliatifs que nous avons étudiées présentent des caractéristiques différentes et répondent à des besoins sociaux tout aussi différents. Ainsi, alors que la proximité et les contacts ne nécessitent aucune compétence particulière, il apparaît au contraire que le jeu requiert certains attributs, la similarité d'âge et de sexe étant les principaux. Le fait que des pairs jouent plus ensemble que ne le font des individus non apparentés d'âge différents, mais qu'ils ne passent pas plus de temps à proximité les uns des autres et ne se toilettent pas plus fréquemment que ne le font ces derniers (Janus, 1989), vient effectivement appuyer l'idée que le jeu fait appel à des compétences qui ne sont pas nécessaires à d'autres types de comportements affiliatifs. Il est donc compréhensible que, pour cette activité, les singes préfèrent des partenaires compétents (p.ex. des individus de même âge et/ou de même sexe) à des partenaires qui leurs sont apparentés (Chapais, 2006). Le jeu entre frères et sœurs est ainsi limité par deux facteurs : leur différence de sexe et leur écart d'âge; mais, ces caractéristiques ne les empêchent pas de se livrer à d'autres types d'interactions affiliatives.

Enfin, nous avons trouvé que les fréquences des contacts et du jeu entre frères et sœurs sont positivement corrélées au temps qu'ils passent en proximité. Le temps passé en proximité affecterait donc la propension des singes à se prêter à d'autres types de comportements affiliatifs. Aussi, les relations préférentielles entretenues par les germains de sexes différents ne se limitent pas à certaines catégories de comportements sociaux, mais semblent au contraire multidimensionnelles.

Comportements agonistiques et interventions dans les conflits

Il n'y a pas de différence significative entre les fréquences de comportements agonistiques que les singes dirigent et reçoivent de leur germain de l'autre sexe et ceux

qu'ils dirigent ou reçoivent du témoin qui lui est associé. Les résultats demeuraient inchangés lorsque l'on calculait des taux en rapportant le nombre de ces interactions au temps passé en proximité. Il est à noter toutefois que les comportements agonistiques, comme les épisodes de toilettage, étaient peu fréquents chez nos sujets; aussi, ces analyses ont été réalisées sur un nombre restreint de données.

De précédentes études dressaient un portrait mitigé des relations antagonistes entre germains, puisque certaines d'entre elles rapportaient que les comportements agonistiques étaient moins fréquents au sein de ces dyades qu'au sein de dyades d'individus non apparentés (frères seulement : Colvin & Tissier, 1985; germains : Pereira, 1988), tandis que d'autres ne relevaient aucune différence à cet égard (Lee, 1987) ou trouvaient au contraire que les agressions survenaient plus souvent entre germains (Janus, 1990). Aussi, comme dans le cas du jeu, il serait intéressant d'approfondir ce sujet et de déterminer quelles sont les variables qui affectent la fréquence et l'intensité des comportements agonistiques entre frères et sœurs. Étant donné que, chez les babouins, les mâles dominent invariablement les femelles, on peut penser que la compétition que se livrent frères et sœurs est réduite par rapport à celle qui prévaut dans les sociétés de macaques – où les jeunes mâles, comme les femelles, s'insèrent dans la hiérarchie de dominance selon le rang de leur mère. La principale contrainte affectant le népotisme entre apparentés collatéraux s'en trouverait ainsi relâchée chez les babouins. Une comparaison interspécifique des relations frère-sœur pourrait nous éclairer sur ce point.

Les interventions étaient encore plus rares que les menaces ou les agressions, si bien que nous n'avons pas été en mesure d'effectuer de test statistique pour ce type d'évènements. Seul Umar, le mâle le plus âgé de l'échantillon, prenait régulièrement la défense de sa sœur lorsque celle-ci était attaquée par Taline. Cette dernière était d'ailleurs une des deux partenaires sexuelles privilégiées d'Umar; ainsi, celui-ci préférait intervenir en faveur de sa sœur plutôt que d'une femelle avec laquelle il entretenait une relation suivie. Qui plus est, ces interventions contrevenaient à l'ordre de dominance matrilineaire.

Les interventions effectuées par les autres sujets étaient anecdotiques. Les mâles étaient sans doute trop jeunes pour prendre la défense de leur sœur; quant aux femelles, si elles n'ont pas d'influence sur la position hiérarchique des mâles, comme le suggère Pereira (1988), il n'est pas étonnant qu'elles interviennent rarement en faveur de leur frère. Aussi, il est probable que, chez certaines espèces de macaques ou de vervets, les mâles bénéficient davantage d'interventions de la part de leur sœur, car les femelles ont alors une influence sur le rang de dominance des jeunes mâles.

Évitement de l'inceste

Les frères et sœurs se prêtaient rarement à des comportements sexuels; aussi, l'évitement de l'inceste était, en règle générale, respecté. Il est néanmoins prématuré de parler d'un réel évitement de l'inceste puisque tous les mâles de notre échantillon étaient prépubères. La plupart des montes observées s'apparentaient sans doute davantage à du jeu, ou à des pratiques expérimentales, qu'à de véritables comportements sexuels. De plus, les comportements incestueux ne représentaient qu'un faible pourcentage des montes réalisées par les mâles (3,89% en moyenne), ce qui indique que, en général, les sœurs n'étaient pas sexuellement attrayantes aux yeux de leurs frères. Ceci vient d'ailleurs appuyer l'idée que ces pratiques hors norme relèvent essentiellement du jeu. La variance était en revanche beaucoup plus grande dans le cas des femelles puisque les montes avec le frère représentaient de 1% à 100% de l'ensemble de leurs comportements sexuels. Toutefois, cet écart s'explique par le fait que l'une de ces femelles était sexuellement mature, si bien que l'acte sexuel auquel elle a pris part avec son frère ne représentait qu'une faible proportion du total de ses montes; tandis que l'autre, au contraire, n'avait pas encore atteint l'âge de la puberté.

Il serait intéressant de voir comment ces pratiques évoluent lorsque les mâles parviennent à maturité sexuelle. Étant donné que les montes impliquant des frères et sœurs étaient très rares, il est probable que l'évitement de l'inceste se vérifie effectivement au sein de dyades de germains sexuellement matures, comme c'est le cas chez les primates en général (revue par Paul & Kuester, 2004).

Variables explicatives

Pour ce qui est des variables qui affectent les relations entre frères et sœurs, quelques études ont révélé que les germains qui ont un faible écart d'âge ont des relations affiliatives plus développées que ceux dont la différence d'âge est grande (frères seulement : Meikle & Vessey, 1981; germains : Suomi, 1982; Lee, 1987). Nous avons, à notre tour, testé cette variable, et il ressort de nos analyses que le temps passé en proximité, la fréquence des contacts et celle du jeu sont négativement corrélés à l'écart d'âge. Ainsi, plus le frère et la sœur sont proches en âge, plus leurs associations sont solides.

Cette corrélation s'explique, d'une part, par le fait que la similarité d'âge accroît la similarité des besoins et des capacités, et donc la compatibilité des activités : p.ex. nous avons vu plus haut que les singes préfèrent jouer avec des pairs plutôt qu'avec des individus d'âge différent. D'autre part, on peut penser que, au sein des dyades où l'écart d'âge entre le frère et la sœur est faible, l'aîné, au moment de la naissance de son germain, passe davantage de temps auprès de sa mère que ne le fait l'aîné d'une dyade frère-sœur où la différence d'âge est grande. En étant plus souvent à proximité de sa mère, celui-ci serait amené à côtoyer davantage son cadet. Comme les fréquences des contacts et du jeu sont positivement corrélées au temps passé en proximité, ces germains développeraient alors des relations affiliatives plus solides que ne le font les frères et sœurs dont la différence d'âge est importante. Or, nous avons effectivement trouvé que le temps que les femelles - les aînées dans notre étude - passent à proximité de leur frère est positivement corrélé au temps qu'elles passent à proximité de leur mère. En revanche, il n'y a pas de corrélation positive entre le temps que les mâles passent à proximité de leur mère et le temps qu'ils passent à proximité de leur sœur, et la relation entre ces deux variables tend même à être négative. Toutefois, les mâles, parce qu'ils étaient les cadets, passaient en moyenne 4 fois plus de temps à proximité de leur mère que ne le faisait leur sœur; et le temps qu'ils passaient à proximité de leur mère n'était pas corrélé au temps que leur sœur passait, elle aussi, à proximité de cette dernière.

Ces résultats portent à croire, du moins en partie, que la mère constitue un pôle d'attraction commun pour les germains. Est-ce à dire que les relations entre frères et sœurs ne sont qu'un produit dérivé des liens entre chacun des enfants et la mère? Cela ne semble pas être le cas, puisque, lorsque les germains de sexes différents sont à proximité les uns des autres, la mère est absente plus de 80% du temps. Ainsi, le lien frère-sœur aurait une existence propre. Johnson (1984) et Lee (1987), qui ont étudié, respectivement, des babouins olives et des vervets, en étaient d'ailleurs venus à des conclusions similaires.

Enfin, nous aurions également voulu tester l'effet de la composition de la fratrie sur les relations frère-sœur. On pourrait en effet s'attendre à ce que des frères et sœurs successifs passent davantage de temps ensemble et entretiennent des relations plus solides que ne le font des frères et sœurs non successifs – c.-à-d. des germains séparés par un intermédiaire, un autre frère ou une autre sœur. Malheureusement, il ne nous a pas été possible de mesurer l'effet de ce facteur puisque l'écart d'âge moyen observé entre le frère et la sœur était de 43 mois au sein du groupe de germains non successifs (4 dyades sur 11), mais de 16 mois seulement au sein du groupe de germains successifs. Ainsi, l'effet de la différence d'âge était susceptible de masquer celui de la composition de la fratrie.

Synthèse

Les germains de sexes différents entretiennent des relations préférentielles, bien que celles-ci ne se manifestent pas pour tous les types de comportements affiliatifs. En particulier, les activités qui nécessitent une certaine compétence, comme le jeu, sont moins sujettes au népotisme intersexuel. Ainsi, la différence de sexe de ces germains, en plus de leur différence d'âge, constituerait un frein au développement de liens préférentiels. La principale variable qui affecte leurs relations est d'ailleurs celle de l'écart d'âge : les frères et sœurs qui sont proches en âge sont sans doute plus familiers et, de fait, leurs associations sont plus solides. Enfin, même si la mère joue un rôle important dans la genèse des liens entre ces germains, la relation frère-sœur se maintient en son absence.

Il serait intéressant d'étudier les relations entre frères et sœurs sur une plus longue période de temps, afin de suivre leur évolution. Il semble en effet que, chez les chimpanzés, leurs liens se relâchent à l'adolescence (Pusey, 1980, 1990). De plus, la comparaison de dyades sœur aînée – frère cadet et sœur cadette – frère aîné permettrait sans doute de mettre à jour de nouvelles variables explicatives. En effet, il est probable que le népotisme soit moins prononcé au sein des dyades où le frère est l'aîné, car celui-ci a alors moins de temps pour nouer des liens avec sa sœur avant de quitter le groupe. Une comparaison des relations entre germains de même sexe et germains de sexes différents permettrait, quant à elle, de mieux caractériser les relations entretenues par ces derniers et de déterminer si le népotisme est plus prononcé entre parents du même sexe. Les dyades de sœurs, comme les dyades de frères, ont cet avantage que leurs partenaires, parce qu'ils sont du même sexe, ont une histoire de vie similaire et partagent les mêmes motivations et les mêmes contraintes; on doit ainsi s'attendre à ce qu'ils soient plus sujets à coopérer ou à s'associer pour des activités qui nécessitent une certaine compétence (Chapais, 2006).

RÉFÉRENCES

- Altmann, S. A.** 1962. Social behaviour of anthropoid primates: analysis of recent concepts. In: *Roots of Behaviour* (Ed. by E. L. Bliss), pp. 277-285. New York: Hoeber.
- Altmann, J.** 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, **49**, 223-265.
- Baker, S. C. & Estep, D. Q.** 1985. Kinship and affiliative behaviour patterns in a captive group of Celebes black apes (*Macaca nigra*). *Journal of Comparative Psychology*, **99**, 356-360.
- Barton, R. A. & Whiten A.** 1993. Feeding competition among female olive baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, **46**, 777-789.
- Bélisle, P. & Chapais, B.** 2001. Tolerated co-feeding in relation to degree of kinship in Japanese macaques. *Behaviour*, **138**, 487-509.
- Bernstein, I. S.** 1991. The correlation between kinship and behaviour in non-human primates. In: *Kin Recognition* (Ed. by P. G. Hepper), pp. 6-29. Cambridge: Cambridge University Press.
- Brent, L.; Bramblett, C. A.; Bard, K. A.; Bloomsmith, M. A. & Blangero, J.** 1997. The influence of siblings on infant chimpanzee social interaction. *Behaviour*, **134**, 1189-1210.
- Buchan, J. C.; Alberts, S. C.; Silk, J. B. & Altmann, J.** 2003. True paternal care in a multi-male primate society. *Nature*, **425**, 179-181.
- Chapais, B.** 1983. Matriline membership and male rhesus reaching high ranks in their natal troops. In: *Primate Social Relationships: an Integrated Approach* (Ed. by R. A. Hinde), pp. 171-175. Sunderland: Massachusetts: Sinauer Associate Inc.
- Chapais, B.** 2001. Primate nepotism: What is the explanatory value of kin selection? *International Journal of Primatology*, **22**, 203-229.
- Chapais, B.** 2006. Kinship, competence and cooperation in primates. In: *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution* (Ed. by P. Keppeler & C. Van Schaik), pp. 47-63. Springer.
- Chapais, B.** 2008. *Primeval Kinship: How Pair-bonding Gave Birth to Human Society*. Cambridge: Harvard University Press.
- Chapais, B.; Prud'homme, J. & 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. & Mignault, C.** 1991. Homosexual incest avoidance among females in captive Japanese macaques. *American Journal of Primatology*, **23**, 171-183.
- Cheney, D.L.** 1977. The acquisition of rank and development of reciprocal alliances among free-ranging immature baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **2**, 303-318.
- Cheney, D. L.** 1978. The play partners of immature baboons. *Animal Behaviour*, **26**, 1038-1050.
- Cheney, D. L. & Seyfarth, R. M.** 1983. Nonrandom dispersal in free-ranging vervet monkeys: social and genetic consequences. *The American Naturalist*, **122**, 392-412.
- Colmenares, F.** 1992. Clans and harems in a colony of hamadryas and hybrid baboons: male kinship, familiarity and the formation of brother-teams. *Behaviour*, **121**, 61-93.
- Colvin, J. & Tissier, G.** 1985. Affiliation and reciprocity in sibling and peer relationships among free-ranging immature male rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, **33**, 959-977.
- Datta, S.** 1988. The acquisition of dominance among free-ranging rhesus monkey siblings. *Animal Behaviour*, **36**, 754-772.
- Fedigan, L. M.** 1972. Social and solitary play in a colony of vervet monkeys (*C. aethiops*). *Primates*, **13**, 347-364.
- Fox, R.** 1993. Sisters' sons and monkeys' uncles: six theories in search of an avunculate. In: *Reproduction and Succession: Studies in Anthropology, Law, and Society* (Ed. by R. Fox), pp 191-233, Transaction Publishers.
- Goldberg, T. & Wrangham, R.** 1997. Genetic correlates of social behaviour in wild chimpanzees : evidence from mitochondrial DNA. *Animal Behaviour*, **54**, 559-570.
- Goodall, J.** 1986. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Goodall, J.** 1990. *Through a Window: My Thirty Years With the Chimpanzees of Gombe*. Boston: Houghton Mifflin Company.

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

Gouzoules, S. & Gouzoules, H. 1987. Kinship. In: *Primate Societies* (Ed. by B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struhsaker), pp. 299-305. Chicago: University of Chicago Press.

Hall, K. R. L. 1962. The sexual, agonistic and derived social behaviour patterns of the wild chacma baboon, *Papio ursinus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **139**, 283-327.

Hamilton, W. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1-52.

Hausfater, G.; Altmann, J. & Altmann, S. 1982. Long-term consistency of dominance relations among female baboons (*Papio cynocephalus*). *Science*, **217**, 752-754.

Hinde, R. A. & Atkinson, S. 1970. Assessing the roles of social partners in maintaining mutual proximity, as exemplified by mother-infant relations in rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, **18**, 169-176.

Hohmann, G.; Gerloff, U.; Tautz, D. & Fruth, B. 1999. Social bonds and genetic ties: kinship, association and affiliation in a community of bonobos (*Pan paniscus*). *Behaviour*, **136**, 1219-1235.

Horrocks, J. A. & Hunte, W. 1983a. Maternal rank and offspring rank in vervet monkeys: an appraisal of the mechanisms of rank acquisition. *Animal Behaviour*, **31**, 772-782.

Horrocks, J. A. & Hunte, W. 1983b. Rank relations in vervet sisters: a critique of the role of reproductive value. *The American Naturalist*, **122**, 417-421.

Janus, M. 1987. Grooming and play in young rhesus monkeys – reciprocity and complementarity in siblings and non-siblings. [Abstract]. *International Journal of Primatology*, **8**, p. 535.

Janus, M. 1989. Reciprocity in play, grooming, and proximity in sibling and nonsibling young rhesus monkeys. *International Journal of Primatology*, **10**, 243-261.

Janus, M. 1990. Social development and behavioural reciprocity in young rhesus monkeys with their siblings and non-siblings. *Primate Eye*, **41**, 26-28.

Janus, M. 1992. Interplay between various aspects in social relationships of young rhesus monkeys: dominance, agonistic help, and affiliation. *American Journal of Primatology*, **26**, 291-308.

Johnson, J. A. 1984. Social relationships of juvenile olive baboons. Ph. D. thesis, University of Edinburgh.

Johnson, J. A. 1987. Dominance rank in juvenile olive baboons, *Papio anubis*: the influence of gender, size, maternal rank and orphaning. *Animal Behaviour*, **35**, 1694-1708.

Kapsalis, E. 2004. Matrilineal kinship and primate behavior. In: *Kinship and Behavior in Primates* (Ed. by B. Chapais & C. Berman), pp. 153-176. Oxford: Oxford University Press.

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

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

Kawai, M. 1965. On the system of social ranks in a natural troop of Japanese monkeys, I and II. In: *Japanese Monkeys: A Collection of Translations* (Ed. by K. Imanishi & S. A. Altmann), pp. 66-86. Chicago: Published by the editors.

Kawamura, S. 1965. Matriarchial social ranks in the Minoo B troop: a study of the rank system of Japanese monkeys. In: *Japanese Monkeys: A Collection of Translations* (ed. by K. Imanishi & S. A. Altmann), pp. 105-112. Atlanta: Published by the editors.

Koford, C. B. 1963. Rank of mothers and sons in bands of rhesus monkeys. *Science*, **141**, 356-357.

Kuester, J.; Paul, A. & Arnemann, J. 1994. Kinship, familiarity and mating avoidance in Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Animal Behaviour*, **48**, 1183-1194.

Kummer, H. 1968. Social organisation of hamadryas baboons. *Biblio Primatol.*, **6**. Basel : Karger.

Langergraber, K. E., Mitani, J. C. & Vigilant, L. 2007. The limited impact of kinship on cooperation in wild chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 7786-7790.

van Lawick-Goodall, J. 1968. The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour Monographs*, **1**, 3.

Lee, P. C. 1987. Sibships: Cooperation and competition among immature vervet monkeys. *Primates*, **28**, 47-59.

Lee, P. C. & Oliver, J. I. 1979. Competition, dominance and the acquisition of rank in juvenile yellow baboons (*Papio cynocephalus*). *Animal Behaviour*, **27**, 576-585.

Lehmann, J.; Fickenscher, G. & Boesch, C. 2006. Kin biased investment in wild chimpanzees. *Behaviour*, **143**, 931-955.

Lévi-Strauss, C. 1949. *Les structures élémentaires de la parenté*. Paris : Presses Universitaires de France.

Maynard Smith, J. 1964. Group selection and Kin selection. *Nature*, **201**, 1145-1147.

Meikle, D. & Vessey, S. 1981. Nepotism among rhesus monkey brothers. *Nature*, **294**, 160-161.

Missakian, E. A. 1972. Genealogical and cross-genealogical dominance relations in a group of free-ranging rhesus monkeys on Cayo Santiago. *Primates*, **13**, 169-180.

Mitani, J., Merriwether, D. A. & Zhang, C. 2000. Male affiliation, cooperation, and kinship in wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, **59**, 885-893.

Mitani, J. C.; Watts, D. P.; Pepper, J. W. & Merriwether D. A. 2002. Demographic and social constraints on male chimpanzee behaviour. *Animal Behaviour*, **64**, 727-737.

Moore, J. 1978. Dominance relations among free-ranging female baboons in Gombe National Park, Tanzania. In: *Recent Advances in Primatology. Vol. 1.* (Ed. by D. J. Chivers & J. Herbert), pp. 67-70. London: Academic Press.

Nash, L. T. 1978. Kin preference in the behavior of young baboons. In: *Recent Advances in Primatology. Vol. 1.* (Ed. by D. J. Chivers & J. Herbert), pp. 71-73. London: Academic Press.

Owens, N. W. 1975. Social play behaviour in free-living baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, **23**, 387-408.

Packer, C. 1975. Male transfer in olive baboons. *Nature*, **255**, 219-220.

Packer, C. 1979. Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, **27**, 1-36.

Paul, A. & Kuester, J. 2004. The impact of kinship on mating and reproduction. In: *Kinship and Behavior in Primates* (Ed. by B. Chapais & C. Berman), pp 271-291. Oxford: Oxford University Press.

Pereira, M. E. 1988. Agonistic interactions of juvenile savanna baboons, I. Fundamental Features. *Ethology*, **79**, 195-217.

- Pereira, M. E.** 1989. Agonistic interactions of juvenile savanna baboons, II. Agonistic support and rank acquisition. *Ethology*, **80**, 152-171.
- Pusey, A. E.** 1980. Inbreeding avoidance in chimpanzees. *Animal Behaviour*, **28**, 543-552.
- Pusey, A. E.** 1990. Behavioral changes at adolescence in chimpanzees. *Behaviour*, **115**, 203-246.
- Pusey, A. E. & Packer, C.** 1987. Dispersal and philopatry. In: *Primate Societies* (Ed. by B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struhsaker), pp. 250-266. Chicago: University of Chicago Press.
- Rendall, D.** 2004. "Recognizing" kin: Mechanisms, media, minds, modules, and muddles. In: *Kinship and Behavior in Primates* (Ed. by B. Chapais & C. Berman), pp. 295-316. Oxford: Oxford University Press.
- Sade, D. S.** 1972. A longitudinal study of social behavior of rhesus monkeys. In: *The Functional and Evolutionary Biology of Primates* (Ed. by R. H. Tuttle), pp. 378-379. Chicago: Aldine.
- Samuels, A.; Silk, J. B. & Altmann, J.** 1987. Continuity and change in dominance relations among female baboons. *Animal Behaviour*, **35**, 785-793.
- Silk, J. B.; Altmann, J. & Alberts, S. C.** 2006a. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*). I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 183-195.
- Silk, J. B.; Altmann, J. & Alberts, S. C.** 2006b. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*). II. Variation in the quality and stability of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 197-204.
- Smith, K.; Alberts, S. C. & Altmann, J.** 2003. Wild female baboons bias their social behaviour towards paternal half-sisters. *Proceedings of the Royal Society of London*, **270**, 503-510.
- Smuts, B. B.** 1985. *Sex and Friendship in Baboons*. New York: Aldine.
- Southwick, C. H.; Beg, M. A. & Siddiqi, M. R.** 1965. Rhesus monkeys in North India. In: *Primate Behaviour: Field Studies of Monkeys and Apes* (Ed. by I. DeVore), pp. 111-174. New York: Holt, Rinehart & Winston.
- Suomi, S. J.** 1982. Sibling relationships in non-human primates. In: *Sibling Relationships; Their Nature and Significance Across the Lifespan* (Ed. by M. E. Lamb & B. Sutton-Smith), pp. 329-356. London: Lawrence Erlbaum Associates.

de Waal, F. B. M. 1977. The organization of agonistic relations within two captive groups of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Zeitung Tierpsychologie*, **44**, 225-282.

Walters, J. R. 1980. Interventions and the development of dominance relationships in female baboons. *Folia Primatologica*, **34**, 61-89.

Walters, J. R. 1987. Kin recognition in nonhuman primates. In: *Kin Recognition in Animals* (Ed. by D. J. C. Fletcher & C. D. Michener), pp. 359-393. New York: Wiley.

Westermarck, E. 1891. *The History of Human Marriage*. London: Macmillan.

Widdig, A.; Nürnberg, P.; Krawczak, M.; Streich, W. & Bercovitch, F. 2001. Paternal relatedness and age proximity regulate social relationships among adult female rhesus macaques. *Proceedings of the Natural Academy of Science*, **24**, 13769-13773.