



Activité alimentaire d'un groupe de babouins (*Papio papio*) vivant en enclos

Influence des variables sociales (hiérarchiques et affiliatives), d'âge et de sexe

par
F. GILLEAU * et B. PALLAUD **

SUMMARY : Feeding behaviour of a group of Guinea baboons living in an enclosure : Influence of age, sex and social (hierarchical and affiliative) factors.

Some aspects of the feeding behaviour of a group of Guinea baboons (*Papio papio*) were studied from the point of view of the age of the individuals, the sex and the hierarchical rank of the adults. The baboons were provided with an abundant, locally concentrated food supply. Only the first two hours during which food was available were taken into account. Non-adult individuals were found to reach the food more quickly than adults. In the adults no sex-related differences were observed as far as the time elapsing before the onset of feeding behaviours studied was concerned. The hierarchy existing in the adult group as a whole as well as in the male subgroup was found to be significantly and inversely correlated with the latency of the behaviours under investigation. The duration and time structure of the feeding behaviour (number and duration of feeding bouts) did not vary consistently with age. The feeding bouts of females were longer than those of males belonging to the same age-group. Variations in the number of bouts did not depend significantly on the sex. The hierarchical rank within the adult group did not seem to be a decisive factor in the duration of feeding behaviour, nor in that of the bouts. Taking each sex-group separately, the rank was found, however, to be significantly but negatively correlated with the duration of bouts in females and positively correlated in males. When in the feeding area, all the animals spent most of the time feeding. Although the relative duration of feeding behaviour did not vary significantly with age, non-adults spent more of their feeding time than adults on other unrelated activities. The relative duration of other feeding behaviours did not seem to be related to either the age or the sex of the subjects, whereas the rank was found to be a decisive factor. We think that some strategies may be used by non-adults and low-ranking individuals to ensure that they obtain a fairly sufficient food supply while minimizing the risk of aggressive interactions with some of their conspecifics. The network of commensality also imposes specific laws, which do not differ greatly from those arising from affiliation relationships when the group is in a state of rest.

* Licenciée en Psychologie, Université de Liège, octobre 1986.

Service d'Ethologie et de Psychologie animale, Institut de Zoologie, 22 quai Van Beneden, 4020 Liège, Belgique.

** Directeur de Recherches (DR.2) CNRS - Laboratoire de Neurosciences Fonctionnelles, 31 chemin Joseph Aiguier, 13402 Marseille cedex 9, France.

1. INTRODUCTION

Traditionnellement la psychologie expérimentale animale a soigneusement éliminé toute interférence des variables sociales dans son approche des processus d'adaptation de l'animal à son environnement. Les recherches sur les singes n'ont pas échappé à cette contrainte alors même que les études sur le terrain ont révélé que ces espèces animales présentent une grande complexité dans le domaine social et que cela n'est pas sans interaction réciproque avec les conditions écologiques dans lesquelles elles vivent. Aborder l'étude de patrons alimentaires d'individus vivant en groupe revient à approcher la notion d'organisation alimentaire chez l'animal, à préciser l'influence de structures sociales dans ce domaine, à repérer les propriétés émergentes d'un système comme le groupe dans ce contexte.

Les études sur le terrain, qu'elles abordent le système social ou les capacités cognitives de l'espèce, intègrent toujours la dimension écologique qui comprend entre autres les patrons alimentaires. Il reste que les conditions d'études imposent le plus souvent de négliger la dimension individuelle (on procède tout au plus à un repérage des classes d'âge, il y a de grandes difficultés à identifier les individus des troupes observées). On parle donc de population animale, de troupe, de groupe, de classe d'âge et de sexe et de leur interaction avec le milieu. Le repérage de certains phénomènes (comme l'acculturation chez les primates (BONNER, 1980), le partage alimentaire) et surtout l'approche de leurs processus nécessite une identification individuelle qui n'est pas toujours possible. L'étude de primates en enclos constitue un terrain expérimental dans ce domaine et une étape intermédiaire profitant aussi bien des données de laboratoire que des études de terrain.

Par ailleurs, la question de l'organisation alimentaire d'un groupe de babouins vivant en enclos présente un intérêt évident sous l'angle de l'évolution dans l'ordre des primates. Comme le rappelle FRAGASZY (1985), il y a toutes les raisons de penser que l'évolution ne s'est pas faite de façon linéaire d'une espèce animale à l'autre. Bien des recherches ont déjà eu lieu sur ce sujet et ont concerné le domaine strict de la cognition (usage et fabrication d'outils, capacités d'acquisition spécifiques, réaction au miroir, capacités communicatives codées, transfert intermodal). Elles montrent qu'il y a bien une double discontinuité dans l'ordre des primates; la première entre primates humains et les autres, la deuxième entre les grands anthropoïdes et les autres primates. De plus, cela n'est pas indépendant du domaine étudié; le cas le plus flagrant est celui de la réaction au miroir qui révèle une différence entre le gorille et les autres grands singes. La situation alimentaire chez les primates a toujours été conçue comme cruciale dans une perspective d'évolution car elle peut révéler, elle aussi, l'existence d'une forme "animale" du partage alimentaire considéré comme à l'origine de l'apparition de caractéristiques spécifiquement humaines (développement d'un système de communication permettant ce partage, organisation sociale spécifique). Il apparaît donc d'un intérêt évident d'étudier l'organisation alimentaire d'un groupe de babouins ayant un système de communication radicalement différent de celui de l'espèce humaine en cela qu'il ne se prête pas à la circulation d'informations sur l'environnement (BRONCKART & VAUCLAIR, 1987).

Cet article envisage les relations entre l'âge, le sexe, le rang hiérarchique et certains aspects qualitatifs et quantitatifs de l'activité alimentaire d'un groupe de babouins (*Papio papio*) vivant en enclos.

A l'heure actuelle l'organisation sociale des *Papio papio* continue de soulever des problèmes et cela est essentiellement dû à la rareté des études effectuées sur cette espèce (localisée dans la région du Sénégal). En effet, le seul travail effectué sur le terrain pour une durée supérieure à un an est celui de SHARMAN (1981). Les deux autres descriptions (DUNBAR et NATHAN, 1972; BOESE, 1975) reposent sur des données recueillies en enclos ou lors de courts séjours au Sénégal.

BOESE (1975) rapproche l'organisation sociale des *Papio papio* de celle des hamadryas. Plusieurs unités de type harem (associations à long terme entre un mâle et plusieurs femelles) feraient partie d'un groupe plus large multi-mâle. Ce groupe multi-mâle correspondrait probablement à une bande d'hamadryas. Si les associations entre un mâle et plusieurs femelles peuvent être durables chez *Papio papio*, elles ne sont pas, selon DUNBAR et NATHAN (1972) aussi clairement définies que les unités uni-mâle des hamadryas. Pour SHARMAN (1981), l'organisation sociale des *Papio papio* est semblable à celle des babouins des savanes, c'est-à-dire une organisation en groupe multi-mâle, dans lequel n'apparaît aucun sous-groupement stable.

La seule étude concernant l'écologie alimentaire de cette espèce la décrit comme étant omnivore (SHARMAN, 1981).

Quel que soit leur type d'organisation sociale, les *Papio papio*, comme beaucoup d'autres espèces de primates, vivent en groupe. Une des conséquences de la vie en groupe (ALEXANDER, 1974) est d'accroître la compétition interindividuelle pour les ressources alimentaires, spatiales et sexuelles.

1.1. LA COMPÉTITION ALIMENTAIRE

La compétition entre les membres d'un groupe pour les ressources alimentaires se présente sous deux formes (POST et al., 1980).

1.1.1. La compétition alimentaire indirecte

Si plusieurs membres d'un groupe exploitent simultanément ou successivement une même source de nourriture, l'étendue relative de cette source est, bien sûr, réduite pour un individu. Ses épisodes alimentaires seront, par conséquent, de plus courte durée.

Un babouin mâle solitaire présente des épisodes alimentaires de plus longue durée que ses congénères vivant en groupe (SLATKIN et HAUSFATER, 1976). Cette différence peut notamment s'expliquer par une diminution de l'étendue relative des sites de nourriture, due à la compétition alimentaire indirecte chez les animaux vivant en groupe.

1.1.2. La compétition alimentaire directe

La compétition directe fait intervenir tous les comportements destinés à éloigner un congénère d'une source de nourriture (à le supplanter) ou à lui en interdire l'accès.

Ces comportements font partie du registre des interactions agonistiques, c'est-à-dire des interactions où :

- a. des comportements agressifs - menace, poursuite, attaque - et/ou des comportements de soumission - cri, grimace de peur - sont observés (interactions agressives).
- b. un individu s'éloigne à l'approche d'un autre sans que des comportements agressifs ou des comportements de soumission soient notés (approches subies non tolérées).

Les interactions agonistiques sont plus fréquentes aux environs des sites de nourriture (CHALMERS, 1968a chez *Cercocebus albigena*; HAUSFATER (1975) chez *Papio cynocephalus*). La compétition alimentaire directe est également à l'origine d'interactions agonistiques entre groupes voisins de même espèce (HARRISON, 1983) ou entre groupes d'espèces différentes (TILSON et TENAZA, 1982).

DITTUS (1977, 1979) tout particulièrement, a mis l'accent sur l'importance de la compétition directe entre les membres d'un même groupe. Il voit, en effet, dans la mortalité différentielle chez *Macaca sinica* une conséquence directe de la compétition alimentaire entre les différentes catégories d'âge et de sexe. Il mentionne donc, en plus d'une mortalité provoquée par la maladie et la prédation, une mortalité "socialement imposée" par une catégorie d'âge et de sexe sur l'autre. Il existerait, selon lui, une régulation sociale (dans laquelle interviendraient principalement les interactions agressives en situation alimentaire) de la densité de population et du nombre d'individus que comporte chaque sous-groupe d'âge et de sexe.

1.1.3. Relation entre les deux formes de compétition

Les deux formes de compétition ne sont certes pas indépendantes. Chez la plupart des espèces de primates, la compétition directe a pour effet d'accroître les distances interindividuelles et donc de réduire la compétition indirecte, pour autant, bien sûr, que les conditions de répartition de la nourriture se prêtent à un déploiement spatial des individus.

1.2. FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUSCEPTIBLES D'EXERCER UNE INFLUENCE SUR LA COMPÉTITION ALIMENTAIRE DIRECTE

On peut penser que deux facteurs sont susceptibles d'influencer la compétition alimentaire directe : les conditions de répartition spatiale de la nourriture et de la quantité de nourriture.

Une réduction de 50 % de la quantité de nourriture habituellement fournie à un groupe de rhésus captifs (SOUTHWICK, 1967) provoque dès le premier jour une diminution des interactions compétitives. Tous les animaux, touchés à un degré divers par la famine, se caractérisent par un comportement que SOUTHWICK qualifie d'investigation léthargique : ils déambulent lentement, à la recherche de la moindre parcelle de nourriture. Tous les autres comportements sociaux (sexuels, affiliatifs, ludiques) disparaissent. HALL (1964) avait déjà observé le même effet perturbateur de conditions alimentaires sévèrement réduites sur l'activité sociale d'un groupe de babouins en milieu naturel.

Une nourriture abondante mais dont la répartition est limitée dans l'espace impose aux membres d'un groupe des distances interindividuelles faibles et bien inférieures à celles qu'ils maintiennent habituellement entre eux, lorsqu'ils fourragent (MORI, 1977; FURUICHI, 1983). Cette proximité

interindividuelle imposée a pour conséquence une augmentation des interactions compétitives. Ceci explique évidemment pourquoi les comportements agonistiques sont généralement très fréquents, lorsque les animaux sont ravitaillés (WRANGHAM, 1974; SOUTHWICK et al., 1976; voir aussi KOFORD, 1963 et LOY, 1970) ou lorsqu'ils se nourrissent d'items tels que des fruits de taille importante (CHALMERS, 1968b) ou encore de proies (STRUM, 1975; HAUSFATER, 1976). Le même facteur rend partiellement compte de la fréquence souvent élevée des interactions agonistiques entre animaux captifs (ROWELL, 1967; GARTLAN, 1968; MASATAKA et FUJII, 1980) et, ce, d'autant plus que l'espace dont ils disposent est restreint [voir les études concernant la surpopulation : "overcrowding" (ALEXANDER et ROTH, 1971; ELTON et ANDERSON, 1977)].

En conclusion, plus que l'abondance versus la rareté des aliments, ce sont les conditions de répartition spatiale de la nourriture qui semblent être à l'origine d'interactions agressives (ou, de façon plus large, agonistiques) nombreuses.

1.3. DISTRIBUTION DES INTERACTIONS AGONISTIQUES EN PERIODE ALIMENTAIRE

Les comportements agressifs sont principalement le fait d'individus décrits comme dominants, qui menacent, poursuivent ou attaquent des individus dits dominés, afin de les supplanter ou de leur interdire l'accès à une source de nourriture (SOUTHWICK, 1967; CLARK et DILLON, 1973b; DEAG, 1977; DITTUS, 1977, 1979; POST et al., 1980).

Certains auteurs tiennent compte également des situations où un individu dominé s'éloigne à l'approche d'un congénère dominant sans que soient observés des comportements d'agression ou de soumission (HAUSFATER, 1975; MORI, 1977; FURUICHI, 1983; LEPOIVRE et PALLAUD, 1983).

La distribution des comportements agressifs pourrait être qualifiée de "linéaire" chez les rhésus captifs étudiés par SOUTHWICK (1967). L'individu de rang 1, le plus agressif, accède prioritairement à la nourriture, ensuite s'alimente l'individu de rang 2... jusqu'à l'individu de rang le plus bas dans la hiérarchie et le moins agressif.

Cette linéarité est contestée par BELZUNG et ANDERSON (1986) qui observent, toujours chez des rhésus en captivité, une distribution des comportements agressifs bien différente. Ces derniers sont particulièrement fréquents chez les individus de rang hiérarchique intermédiaire lorsqu'il s'agit d'une nourriture (bananes) dont ils sont friands et distribuée de manière non dispersée. Cette agressivité se déploie surtout à la périphérie de la zone alimentaire, alors que les individus de rang hiérarchique supérieur monopolisent la nourriture. Elle ne relève donc pas de la compétition alimentaire directe, c'est-à-dire qu'elle ne règle pas l'accès à la nourriture déjà monopolisée par les individus dominants. Elle est plutôt l'expression d'une forte tension provoquée sans doute par la frustration. Une partie de cette agressivité est redirigée : lorsqu'il reçoit une menace d'un individu de haut rang, un individu de rang hiérarchique intermédiaire menace immédiatement un de ses voisins. Les individus de rang hiérarchique inférieur montrent le plus d'agressivité lorsqu'il s'agit de bananes largement dispersées. C'est également dans ces conditions qu'ils mangent le plus. Les individus ingérant le plus dans toutes les conditions sont les individus de rang élevé. Ceci nous amène, tout naturellement, aux avantages que confère le haut rang sur le plan alimentaire.

1.4. INFLUENCE DU RANG HIERARCHIQUE SUR LE PLAN ALIMENTAIRE

Quels sont les avantages qui pourraient revenir aux individus de haut rang, en tant que vainqueurs des interactions agonistiques, et qui contribueraient à une meilleure efficacité alimentaire ?

Les avantages possibles sont les suivants (DEAG, 1977) :

- a. un accès prioritaire à la nourriture, en général, ou à la nourriture favorite et/ou de meilleure qualité, soit de façon immédiate et continue, soit en cas d'appauvrissement des ressources.
- b. des épisodes alimentaires de longue durée.
Si les individus dominants sont moins souvent supplantés à une source de nourriture, ils se nourrissent, sans interruption, pendant une période de temps plus importante.
- c. un temps de recherche de la nourriture moins long.
Si, d'une part, les dominants sont moins souvent chassés d'une source alimentaire et si, d'autre part, ils supplantent les autres individus, nous pouvons penser qu'ils consacrent globalement moins de temps que ces derniers à chercher une source de nourriture exploitable.

Ces possibilités théoriques sont, bien évidemment, entremêlées dans la réalité. Chez la plupart des espèces de primates, les dominants ont, en effet, un accès prioritaire à la nourriture (CHALMERS, 1968a chez *Cercocebus albigena*; IWAMOTO, 1974 chez *Macaca fuscata*; SUSSMAN, 1977 chez *Lemur catta*; POST et al., 1980 chez *Papio cynocephalus*; RICHARDS, 1974 chez *Macaca mulatta*).

DITTUS (1977) remarque que les animaux dominants d'un groupe de *Macaca sinica*, en milieu naturel, ont un accès prioritaire, voire exclusif, aux zones d'arbres fruitiers où les fruits sont les plus mûrs et les plus abondants. Les subordonnés évitent ces endroits et se nourrissent dans des zones plus pauvres. Dans le même ordre d'idées, mais de façon inverse, POST et al. (1980) observent chez *Papio cynocephalus* en milieu naturel que des individus de rang hiérarchique bas ont recours à certaines stratégies, de façon à minimiser les risques d'interférence avec des individus de haut rang, tout en s'assurant une ingestion de nourriture adéquate. De telles stratégies font intervenir des différences interindividuelles dans le choix des sites d'alimentation et dans le choix de la qualité de la nourriture.

Pour STRUHSAKER (1976) et DITTUS (1977, 1979), les avantages que procure le haut rang prennent toute leur importance en cas d'appauvrissement des ressources. DITTUS cite l'exemple d'un jeune mâle adulte, de rang hiérarchique bas, qui, en période de disette, vidait et consommait le contenu des bajoues d'une femelle juvénile. Si tous les individus d'un groupe souffrent, à un degré divers, de la famine, les subordonnés sont les premiers à mourir de faim.

POST et al. (1980) effectuent de nombreuses mesures indirectes de l'efficacité alimentaire des individus d'un groupe de *Papio cynocephalus* au Kenya. Ils examinent si divers aspects de l'activité alimentaire (durée des épisodes, fréquence de leur interruption, taux de préhension ou encore pourcentage de temps consacré chaque jour à se nourrir) varient avec le rang hiérarchique. Les résultats de cette étude montrent que les animaux consacrent, en moyenne, 45 % de leur activité diurne à chercher de la nourriture et à s'alimenter. Cette variable n'est pas en relation significative avec le rang hiérarchique. Il en est de même pour le taux de

préhension et la durée des épisodes alimentaires. Certes, le haut rang confère une certaine immunité contre l'interruption, par supplantation, des épisodes alimentaires. Autrement dit, plus un individu est de rang inférieur dans la hiérarchie, telle qu'elle apparaît pour tout le groupe, plus il sera fréquemment supplanté à une source de nourriture. Par contre, à l'intérieur de chaque catégorie d'âge et de sexe, les individus subordonnés ne sont pas impliqués significativement plus souvent que les autres dans des interactions agressives qui auraient, comme résultat, de les éloigner d'une source de nourriture.

L'efficacité alimentaire d'un individu ne semble donc pas dépendre de son rang hiérarchique. Il faut se rappeler néanmoins que les mesures employées ici sont indirectes. Elles ne donnent aucune information concernant le taux réel d'assimilation ou d'ingestion d'éléments nutritifs qui dépend de la qualité nutritive des aliments et des aptitudes digestives des animaux. Tout ce que l'on peut conclure est que le pourcentage de temps passé à se nourrir et le débit d'ingestion ne varient pas systématiquement avec le rang hiérarchique, mais il peut encore exister des différences interindividuelles importantes quant à la quantité de nourriture assimilée, pour les raisons citées plus haut.

POST et al. n'ont, d'autre part, recueilli aucune information concernant le choix individuel des sites d'alimentation. Et il existe probablement des différences (liées notamment à l'ordre hiérarchique) quant à l'endroit favori où se nourrit un individu. Cet endroit dépendrait à la fois de la position et de la proximité des congénères, ainsi que de la qualité et de la quantité de la nourriture disponible.

À l'heure actuelle, il est difficile de conclure. Il semble que le haut rang confère l'accès prioritaire à la nourriture, du moins chez certaines espèces, mais les autres avantages que propose DEAG (1977) attendent encore une vérification.

D'autre part, le rang hiérarchique n'est pas le seul facteur individuel susceptible d'influencer certains aspects de l'activité alimentaire. Des facteurs tels que l'âge et le sexe peuvent également intervenir.

1.5. INFLUENCE DU SEXE SUR LE PLAN ALIMENTAIRE

Il est parfois difficile d'examiner différents aspects de l'activité alimentaire, en fonction de l'ordre hiérarchique, du sexe, et de l'âge séparément. Le premier peut être considéré comme une conséquence des deux autres. Les trois facteurs (rang hiérarchique, sexe et âge), peuvent aussi se conjuguer pour donner lieu à des différences sur le plan alimentaire, sans qu'il soit possible d'examiner de façon indépendante l'apport de chacun d'eux. De plus, certaines des différences envisagées dans ce qui suit ne s'observent qu'en milieu naturel. Ceci concerne principalement des différences dans le régime alimentaire, qui sont peu susceptibles d'apparaître en captivité, lorsqu'en général les individus reçoivent tous le même type de nourriture.

1.5.1. Différences intersexuelles dans le régime alimentaire

A. Des différences liées au sexe quant au régime alimentaire ou à la distribution spatiale (occupation des strates végétales à un niveau vertical) peuvent être appréhendées comme des variations résultant du dimorphisme sexuel prononcé, chez la plupart des espèces polygames de primates.

C'est ainsi que, chez *Papio hamadryas*, par exemple (KUMMER, 1971), les mâles (dont le poids est le double de celui des femelles) ne s'alimentent jamais sur les branches terminales des arbres.

Les mâles de *Cercopithecus nictitans* n'occupent pas, non plus, les mêmes strates végétales que les femelles (GAUTHIER, 1982).

Les mâles adultes de *Papio anubis* sont plus carnivores que les femelles, puisque leur puissante musculature leur permet de capturer des proies telles que des jeunes gazelles de Thomson, des dik-dik ou des jeunes impalas (HARDING, 1973).

Les mâles de *Cercocebus albigena* (WASER, 1977) sont plus insectivores que les femelles. Leur dentition plus forte et leurs canines plus développées leur permettent, en effet, de récolter des insectes, en arrachant avec les dents des morceaux d'écorce d'arbre.

B. D'autres différences liées au sexe dans le régime alimentaire peuvent être mises en relation avec des différences dans les besoins énergétiques.

Ainsi, les besoins énergétiques liés à la gestation et à la lactation expliqueraient pourquoi les femelles chimpanzé (HLADIK, 1977) se nourriraient davantage que les mâles de feuilles et d'insectes (aliments dont la teneur en protéines est élevée).

1.5.2. Différences intersexuelles dans les activités quotidiennes

Chez les espèces de primates pour lesquelles le dimorphisme sexuel est accentué, on pourrait s'attendre à ce que les mâles passent, par jour, plus de temps à s'alimenter que les femelles, les besoins énergétiques pour l'entretien étant certainement plus élevés (COELHO, 1974). Que cela ne soit pas le cas constitue la règle plutôt que l'exception.

Les mâles et les femelles adultes consacrent le même pourcentage d'activité diurne à l'alimentation (RHINE et WESTLUND, 1978; POST et al., 1980; POST, 1981 chez *Papio cynocephalus* en milieu naturel; MARUHASHI, 1981 chez *Macaca fuscata* en milieu naturel). Par unité de poids corporel, les mâles se nourrissent donc moins longtemps que les femelles.

Chez certaines espèces, cependant, les mâles tendent à se nourrir plus vite que les femelles, donc à ingérer plus de nourriture par unité de temps (POLLOCK, 1977 chez le lémur (*Indri indri*); FOSSEY et HARCOURT, 1977 chez le gorille (*Gorilla g. beringei*). Aucune différence dans le taux de préhension n'est constatée chez *Papio cynocephalus* (RHINE et WESTLUND, 1978; POST et al., 1980; POST, 1981).

Si les adultes des deux sexes consacrent le même pourcentage de temps à s'alimenter et ont le même débit d'ingestion (comme c'est le cas vraisemblablement chez *Papio cynocephalus*), il est possible qu'ils aient des besoins énergétiques similaires. En plus du poids du corps (COELHO, 1974), les besoins énergétiques dépendent d'autres facteurs qui contribuent aussi à une dépense d'énergie.

Deux facteurs possibles sont :

- a. le stade du cycle reproducteur des femelles (oestrus, lactation, gestation);
- b. des différences sexuelles dans les dépenses énergétiques liées aux activités de routine.

Des activités telles que se déplacer, chercher, trouver, obtenir de la nourriture représentent une source majeure de dépenses énergétiques. Chez la plupart des espèces, les mâles dominent les femelles, ils ont donc prioritairement accès aux sites d'alimentation. Ils sont moins souvent supplantés que les femelles, ils peuvent donc s'alimenter plus longtemps à la même source de nourriture. Leurs dépenses énergétiques liées à la recherche de nourriture seraient donc moindres.

Enfin, les mâles n'encourent pas les dépenses énergétiques liées à la gestation ou à la lactation. ALTMANN (1980), rapporte que, chez *Papio cynocephalus*, les femelles gestantes et allaitantes passent plus de temps que les autres à s'alimenter. Le temps réservé à l'alimentation peut représenter jusqu'à 60 % de l'activité diurne d'une mère et ce jusqu'à ce que l'enfant ait atteint 5-6 mois, âge auquel il commence à subvenir seul à quelques-uns de ses besoins nutritionnels.

Pas plus que POST et al. (1980), ALTMANN ne fait état, chez les femelles adultes de *Papio cynocephalus*, de différences liées à l'ordre hiérarchique dans le pourcentage de temps consacré à se nourrir. S'il existe des différences dans l'efficacité alimentaire, en fonction du rang hiérarchique, il est probable qu'elles soient peu importantes comparées aux différences résultant de la lactation ou de la gestation.

1.5.3. Différences intersexuelles dans la structure temporelle de l'activité alimentaire

Si le temps consacré chaque jour à s'alimenter ne varie pas selon l'ordre hiérarchique ni selon le sexe (POST et al., 1980, POST, 1981), la façon dont les mâles et les femelles adultes de *Papio cynocephalus* répartissent en épisodes alimentaires le temps qu'ils passent à se nourrir semble varier. Cette dissimilitude renvoie à des différences dans l'utilisation des ressources, et illustre l'impact de la compétition alimentaire sur les adultes des deux sexes.

Les épisodes alimentaires sont en effet de plus longue durée chez les mâles que chez les femelles (POST, 1981). Bien que les femelles soient plus souvent supplantées à une source de nourriture, ce facteur, à lui seul, ne suffit pas à rendre compte des différences observées. Le déploiement spatial des mâles et des femelles à l'intérieur du groupe à la recherche de nourriture peut constituer le soubassement de différences intersexuelles dans la durée des épisodes alimentaires. Les mâles passent, en effet, beaucoup de temps à s'alimenter à une source de nourriture dispersée et imprévisible, généralement à la périphérie du domaine vital du groupe, donc assez loin de leurs congénères. S'ils ont la chance de trouver une source de nourriture abondante, leur relatif isolement les ayant soustraits à la compétition directe et indirecte, ils pourront se nourrir pendant longtemps sans interruption. Les femelles, par contre, s'alimentent d'une nourriture abondante uniformément distribuée et prévisible. Elles restent à proximité des autres membres du groupe. Il en résulte une compétition, tant directe qu'indirecte, importante, et donc, des épisodes alimentaires plus courts.

1.6. INFLUENCE DE L'AGE SUR LE PLAN ALIMENTAIRE

A notre connaissance, l'influence de l'âge sur le plan alimentaire n'a jamais été envisagée dans une telle perspective, chez les babouins. Nous nous contenterons donc de rappeler l'influence de ce facteur dans l'inventivité et la découverte de nouvelles habitudes alimentaires (RHINE et WESTLUND, 1978; CAMBEFORT, 1981).

Ces travaux confirment ce qu'avaient révélé dans ce domaine les études longitudinales entreprises dès les années 50 sur l'évolution d'habitudes alimentaires des populations de macaques japonais (cf. la revue de question de BONNER, 1980).

1.7. INFLUENCE DU FACTEUR AFFILIATIF SUR LE PLAN ALIMENTAIRE

A la description de la structure hiérarchique d'un groupe, il importe d'ajouter celle de la structure affiliative, pourtant souvent négligée, même dans certaines recherches relativement récentes (DITTUS, 1979; POST et al., 1980).

Un ensemble de comportements "affiliatifs" est mis en évidence dans un grand nombre d'études visant à cerner les principaux registres comportementaux d'où émerge l'organisation sociale (van HOOFF, 1970; CHAMOVE et al., 1972). L'étude des relations d'affinité entre les membres d'un groupe se fonde sur l'analyse des comportements de toilette (SEYFARTH, 1980) ou encore sur l'observation des proximités (LEPOIVRE et PALLAUD, 1983).

L'existence d'une relative dépendance entre relations hiérarchiques et affiliatives n'enlève rien à la pertinence de la description séparée des deux structures qui résultent, chacune, d'un réseau de relations complexe et différent (LEPOIVRE, 1985).

Une étude réalisée sur des hamadryas en captivité (KAUMANN et al., 1987) met en évidence une relation significative entre la position sociale d'un animal et son comportement alimentaire. Les individus qui maintiennent une distance spatiale faible par rapport au "leader" du harem prennent davantage de morceaux de fruits et de légumes, de nourriture liquide et ont un meilleur rang dans l'ordre d'accès au distributeur de nourriture. Ceux qui ont avec le "leader" du harem des interactions socio-positives plus nombreuses consomment une plus grande quantité de nourriture liquide. SIGG (1980) décrit différentes stratégies alimentaires variant avec la position sociale des femelles ("centrale" ou "périphérique") au sein d'unités uni-mâle d'hamadryas en milieu naturel. Chez de jeunes babouins (*Papio papio*) vivant en enclos, l'exclusion de certains individus en situation de repos se retrouve en période alimentaire, puisque ces animaux mangent après le reste du groupe (PALLAUD, 1987). L'organisation temporelle lors de l'alimentation est donc une des manifestations sur le plan alimentaire des relations d'affinité entre les membres d'un groupe.

1.8. DEFINITION DE LA PROBLEMATIQUE

Notre étude est centrée sur la description de l'activité alimentaire d'un groupe de babouins (vivant en enclos) pendant les deux premières heures de disponibilité d'une nourriture abondante et localisée.

Un accès à deux "types" de nourriture est possible :

- celle qui se trouve dans une mangeoire et dont l'accès est expérimentalement restreint;
- celle qui se trouve sur le sol.

Les relations affiliatives et hiérarchiques entre les individus adultes de ce groupe ont fait l'objet d'une description au moment où notre expérience a été conduite et sont exposées ici (voir 3).

Nous examinons si certaines relations peuvent être dégagées entre différents aspects qualitatifs et quantitatifs de l'activité alimentaire (latences des comportements de prise et de consommation de nourriture, mode initial d'accès aux aliments, durée et structure temporelle, mode d'alimentation privilégié) et d'une part le rang hiérarchique et le sexe chez les individus adultes et d'autre part l'âge des individus (adultes, non adultes). Nous comparons enfin le réseau des relations affiliatives en situation alimentaire et non alimentaire.

Une telle analyse peut contribuer à une meilleure compréhension de la nature et de l'ampleur de la compétition alimentaire entre les membres d'un même groupe et permettre d'évaluer comment les animaux "répondent" à cette compétition en adoptant, selon leur âge, leur sexe ou leur rang hiérarchique, différents types de stratégies.

2. METHODES

2.1. SUJETS ET CONDITIONS D'ELEVAGE

Cette étude a été réalisée sur un groupe de babouins (*Papio papio*), composé de 10 adultes (5 mâles et 5 femelles) et de leur descendance, née en captivité. Les individus adultes ont été capturés au Sénégal à l'âge de 1 an et demi à 2 ans et relâchés quelques mois plus tard dans un enclos de 647 m² (fig. 1), en deux temps : 5 mâles (BIA, POM, MAC, YEL et GRE) et 2 femelles (VIV et NAT) ont été introduits en janvier 1980. A ce groupe initial, ont été ajoutées 3 femelles (RAM, DIA et SER) en juin 1980.

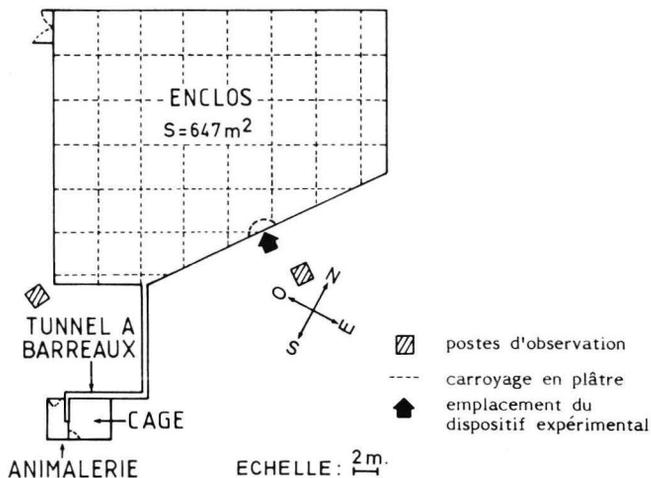


Fig. 1. Plan du corral.

La composition du groupe est détaillée dans le **tableau 1**. Il comporte 22 individus : 5 mâles et 5 femelles adultes (âge approximatif : 8 ans) et 12 non adultes : 4 grands juvéniles (juv. 2 : 3 mâles et 1 femelle âgés d'environ 3 ans), 4 jeunes juvéniles (juv. 1 : 2 mâles et 2 femelles dont l'âge varie entre 1 an 1 mois et 1 an 10 mois) et 4 enfants (3 femelles et 1 mâle âgés de moins d'un an). Les liens de parenté, ainsi que les stades du cycle reproducteur des femelles, sont exposés aux **tableaux 2 et 3**.

Tabl. 1. Composition du groupe en octobre 1985.

Les parenthèses indiquent que la date de naissance a été estimée pour les animaux nés en liberté.

NOM	ABREVIATION	SEXE	DATE DE NAISSANCE	AGE	CLASSE D'AGE	POIDS
Bianchi	BIA	mâle	(1978)	7 ans 10 mois	adulte	32 kg
Pom	POM	mâle	(1978)	7 ans 10 mois	adulte	26,1 kg
Macky	MAC	mâle	(1978)	7 ans 10 mois	adulte	30 kg
Yellow	YEL	mâle	(1978)	7 ans 10 mois	adulte	29,2 kg
Greco	GRE	mâle	(1978)	7 ans 10 mois	adulte	27,3 kg
Raméia	RAM	femelle	(1978)	7 ans 10 mois	adulte	15 kg
Viviane	VIV	femelle	(1978)	7 ans 10 mois	adulte	16,9 kg
Serine	SER	femelle	(1978)	7 ans 10 mois	adulte	15,3 kg
Natacha	NAT	femelle	(1978)	7 ans 10 mois	adulte	13,8 kg
Diane	DIA	femelle	(1976)	9 ans 10 mois	adulte	14,9 kg
Ratzou	RAT	mâle	06/10/82	3 ans	non adulte (juv. 2)	9,5 kg
Vulcain	VUL	mâle	30/01/83	2 ans 9 mois	non adulte (juv. 2)	9 kg
Suzy	SUZ	femelle	14/02/83	2 ans 8 mois	non adulte (juv. 2)	7,5 kg
Nuage	NUA	mâle	08/03/83	2 ans 7 mois	non adulte (juv. 2)	7,5 kg
Rum	RUM	mâle	25/12/83	1 an 10 mois	non adulte (juv. 1)	7,2 kg
Diva	DIV	femelle	10/05/84	1 an 5 mois	non adulte (juv. 1)	5 kg
Viva	VIV	femelle	07/06/84	1 an 4 mois	non adulte (juv. 1)	5,5 kg
Souvlacky	SOU	mâle	26/09/84	1 an 1 mois	non adulte (juv. 1)	3,5 kg
Rwanda	RWA	femelle	12/02/85	8 mois	non adulte (enfant)	2,3 kg
Newa	NEW	femelle	25/03/85	7 mois	non adulte (enfant)	2 kg
Viewa	VIE	femelle	31/05/85	5 mois	non adulte (enfant)	1,5 kg
Down	DOW	mâle	19/08/85	2 mois	non adulte (enfant)	1 kg

Tabl. 2. Liens de parenté entre les individus du groupe.

<u>MERE</u>
<u>RAM</u> --RAT-----RUM-----RWA
<u>VIV</u> ----VUL-----VIVA-----VIE
<u>SER</u> ----SUZ-----SOU
<u>NAT</u> ----NUA-----NEW
<u>DIA</u> -----DIV-----DOW

Tabl. 3. Stades du cycle reproducteur des femelles.

RAM : gestante (premier mois de gestation)
VIV : oestrus
SER : gestante (cinquième mois de gestation)
NAT : oestrus
DIA : allaitante (jeune de 2 mois)

L'enclos où vivent les animaux est relié par un tunnel à une cage intérieure dont la température est maintenue à 17°C en hiver. Mises à part les périodes d'entretien et d'observation, les animaux circulent librement entre l'enclos et l'animalerie. La nourriture est fournie quotidiennement sous deux formes :

1. 6 kg de fruits ou légumes frais (pommes, bananes, carottes) sont distribués quotidiennement dans l'enclos;
2. 11 kg de granulés composés pour singes sont donnés dans une mangeoire située dans l'animalerie. Cette mangeoire est placée de façon à permettre à plusieurs individus d'avoir accès simultanément à la nourriture.

De l'eau est également disponible à volonté dans l'animalerie.

L'enclos, entouré d'un grillage électrique, contient deux structures en bois sur lesquelles les babouins peuvent grimper et un amas de branchages, périodiquement renouvelés. Il est aménagé de telle façon qu'aucun animal ne puisse être perdu de vue. Les postes d'observation sont situés à 6 mètres du sol dans deux grands chènes hors de l'enclos (fig. 1). L'identification des animaux est facilitée par des plaquettes colorées fixées aux oreilles.

2.2. MATERIEL

Cette étude concerne les comportements alimentaires dans des conditions de nourriture abondante dont l'accès a été expérimentalement restreint.

Nous avons dans ce but introduit une modification dans les conditions habituelles d'élevage, dans la mesure où la distribution quotidienne des granulés s'effectue désormais d'une manière différente. Une paroi de plexiglas, dans laquelle est aménagée une ouverture de 11 cm sur 6, jointe à deux montants en bois, est fixée à une extrémité de la mangeoire (fig. 2), ce dispositif est placé contre le grillage de l'enclos (fig. 1), de telle façon que l'ouverture aménagée dans le plexiglas corresponde à un orifice de la même grandeur pratiqué dans le grillage. L'autre extrémité de la mangeoire est surélevée par une pierre : les granulés glissent ainsi vers le bas à mesure que les animaux s'approvisionnent. L'ouverture est située à 32 cm du sol, ce qui permet à tous les animaux (y compris les enfants, pourvu qu'ils adoptent la position debout ou qu'ils prennent appui sur les adultes présents) de puiser dans la mangeoire. L'accès à la nourriture est cependant restreint par la taille même de l'ouverture : il est en effet impossible à deux individus d'accéder simultanément aux aliments.

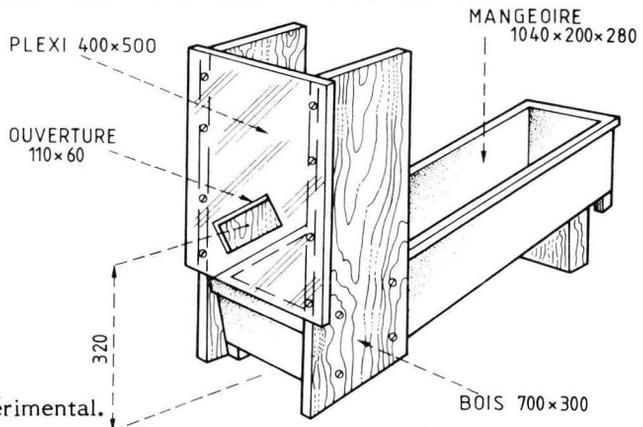


Fig. 2. Dispositif expérimental.

Il faut cependant remarquer que les animaux gèrent un espace alimentaire plus vaste que la source localisée prévue, par la façon qu'ils ont de s'alimenter, c'est-à-dire de ne porter généralement en bouche qu'une partie de la nourriture prise dans le dispositif et de lâcher le reste sur le sol. Il y a, corrélativement, un accès possible à deux "types" de nourriture :

- celle qui se trouve dans la mangeoire,
- celle qui se trouve sur le sol.

Nous avons alors délimité par un carroyage en plâtre, face au dispositif expérimental, une zone dite alimentaire en demi-cercle de 1,5 m de diamètre (fig. 1).

2.3. PROCEDURE

Les babouins sont enfermés dans l'animalerie pendant que l'on remplit la mangeoire de granulés. Les observations commencent au moment où ils sont libérés dans l'enclos et peuvent donc avoir accès aux granulés. Durant les observations, ils circulent librement entre l'enclos et l'animalerie où ils ont la possibilité de s'abreuver. Chaque séance d'observation dure 120 minutes et ne couvre donc que les deux premières heures d'accès possible à la nourriture, les contraintes matérielles n'étant pas compatibles avec une étude en continu. Quatorze séances ont été réalisées du 9 octobre au 3 novembre 1985, en fin de matinée, approximativement trois heures après que les animaux aient reçu les fruits ou les légumes. Les dix séances initiales correspondent aux dix premiers jours, pendant lesquels les animaux ont été placés dans cette situation nouvelle d'accès aux aliments. Les quatre séances suivantes ont été réalisées les 15e, 19e, 23e et 26e jours (voir tabl. 4). la mangeoire a été replacée dans l'animalerie les jours 14 et 21, pour conditions climatiques défavorables.

Tabl. 4. CALENDRIER DES OBSERVATIONS.

La mangeoire a été replacée dans l'animalerie les jours 14 et 21.

<u>JOUR</u>	<u>DATE</u>	<u>SEANCE D'OBSERVATION</u>
1	9/10/85	1
2	10/10/85	2
3	11/10/85	3
4	12/10/85	4
5	13/10/85	5
6	14/10/85	6
7	15/10/85	7
8	16/10/85	8
9	17/10/85	9
10	18/10/85	10
11	19/10/85	
12	20/10/85	
13	21/10/85	
(14)	22/10/85	
15	23/10/85	11
16	24/10/85	
17	25/10/85	
18	26/10/85	
19	27/10/85	12
20	28/10/85	
(21)	29/10/85	
22	30/10/85	
23	31/10/85	13
24	1/11/85	
25	2/11/85	
26	3/11/85	14

Les observations sont enregistrées à l'aide d'un magnétophone à cassettes. Une base de temps est fournie par un générateur de son qui retentit toutes les 30 secondes. Les comportements de tous les individus (à l'exclusion de VIE et de DOW que leur petite taille rend difficiles à suivre) sont décrits toutes les 30 secondes par des observations discontinues, centrées sur les animaux présents sur la zone alimentaire, selon la méthode d'échantillonnage par présence ou absence ("one-zero sampling" : ALTMANN, 1974).

L'échantillonnage par présence ou absence consiste simplement à noter si une ou plusieurs catégories comportementales sont présentes ou absentes pendant une courte période (30 secondes ici). Pour chaque période, l'observateur note si l'animal observé effectue au moins une fois un comportement ou s'il se trouve au moins une fois dans un état identifiable. C'est donc l'occurrence (la présence) ou la non-occurrence (l'absence) d'un comportement qui est notée à chaque période et non la fréquence des occurrences. Les comportements de un ou plusieurs individus sont ainsi notés présents ou absents, pour chaque période d'échantillonnage. Cette méthode permet d'enregistrer des comportements durables et des comportements instantanés. Bien qu'ALTMANN (1974) émette des réserves quant à son emploi, cette méthode permet d'obtenir, d'une façon assez précise, à la fois la fréquence et la durée des comportements "pour autant que la période d'échantillonnage soit relativement courte, comparée à la durée du comportement et à l'intervalle qui sépare les occurrences successives de ce comportement" (LEHNER, 1979). BEAUGRAND (1982) souligne que l'échantillonnage par présence ou absence peut se révéler utile pour déterminer l'importance relative des comportements entre eux. Il importe toutefois de remarquer que l'on atteint les limites de cette méthode, lorsqu'on observe un grand nombre d'individus durant la même période d'échantillonnage.

En nous basant notamment sur des observations précédentes de ce groupe en situation alimentaire (PALLAUD, 1987 et données non publiées), nous avons retenu treize catégories comportementales dont cinq relatives à la prise et/ou à la consommation de nourriture. Elles sont détaillées ci-dessous.

A. Catégories comportementales relatives à la prise et/ou à la consommation de nourriture.

1. Comportement d'alimentation à la mangeoire

L'animal puise d'une main dans la mangeoire, porte à la bouche la totalité ou, plus souvent, une partie de la nourriture qu'il s'est appropriée. Le reste est lâché sur le sol. La nourriture est soit stockée dans les bajoues, ou mâchée et avalée immédiatement.

Ce comportement peut bien sûr se présenter sous différentes formes.

La posture de l'animal peut varier :

- le plus souvent, il est en position assise, face au plexiglas. Il puise d'une main dans la mangeoire, l'autre main est posée sur les genoux ou sur le sol, ou encore appuyée contre le grillage;
- beaucoup plus rarement, l'animal est en position debout sur trois pattes (tripedal feeding - ROSE, 1977) et s'approvisionne de sa main libre;
- une posture caractéristique des enfants est la suivante : debout sur les pattes postérieures (bipedal feeding), l'individu s'agrippe d'une main à l'orifice du plexiglas et puise de l'autre dans la mangeoire.

Dès que l'animal a en sa possession une poignée de nourriture, il peut saisir, de sa main libre, un par un, des granulés qu'il porte en bouche, par de petits mouvements rapides. Plus généralement, il met directement en bouche son "butin", absorbant ainsi une plus grande quantité de nourriture en une fois.

Les quelques variantes que nous venons de passer en revue ne seront pas distinguées.

Nous considérerons qu'un individu s'est alimenté à la mangeoire si :

- il a puisé dans la mangeoire;
- il a consommé la nourriture sur la zone;
- il a occupé sur la zone la même position lors de la prise et lors de la consommation de nourriture.

2. Comportement d'alimentation par collecte de la nourriture au sol

L'animal ramasse de la nourriture sur le sol, en porte à la bouche une partie ou la totalité. La nourriture est soit stockée dans les bajoues, ou mâchée et avalée immédiatement.

Différentes postures sont possibles :

- debout sur trois pattes, l'individu ramasse de la main libre des granulés qu'il porte ensuite en bouche;
- le plus souvent, il est en position assise et ramasse d'une main ou des deux mains de la nourriture qu'il absorbe alors;
- enfin, beaucoup plus rarement, il récolte les granulés directement avec la bouche.

Trois critères définiront une alimentation par ramassage au sol :

- l'animal ramasse des granulés sur le sol;
- il consomme cette nourriture sur la zone;
- il occupe sur la zone la même position lors de la prise et lors de la consommation de nourriture.

3. Comportement d'alimentation différé

L'animal s'approprié de la nourriture se trouvant dans la mangeoire ou sur le sol mais, avant de la porter en bouche, il modifie sa position sur la zone alimentaire (en général, il s'écarte à l'approche d'un congénère).

Les trois critères comportementaux sont les suivants :

- puiser dans la mangeoire ou sur le sol;
- consommer la nourriture sur la zone;
- occuper sur la zone une position différente lors de la prise et lors de la consommation de nourriture.

4. Comportement d'alimentation hors zone

L'animal puise la nourriture dans la mangeoire ou sur le sol et quitte la zone alimentaire en l'emportant, ce qui lui confère une démarche particulière (légèrement boitillante) et aisément reconnaissable. Les non adultes ont parfois recours au déplacement rapide sur les pattes postérieures, lorsqu'ils s'éloignent de la zone ainsi lestés.

Seule la prise de nourriture, qu'elle s'effectue à la mangeoire ou au sol, est observée. La consommation est supposée avoir lieu, mais à l'extérieur de la zone. Il importe de souligner que l'individu qui quitte ainsi la zone n'est pas poursuivi par un congénère.

5. Comportement de consommation

L'individu porte en bouche, sur la zone, de la nourriture qu'il s'est appropriée à la période d'échantillonnage précédente.

Il n'y a pas ici de prise de nourriture au sens de puiser dans la mangeoire ou récolter sur le sol. Seule la consommation (les mouvements de porter en bouche une nourriture tenue en main) est observée.

B. Catégories comportementales non liées à la prise et à la consommation de nourriture.

1. Passage : l'animal traverse la zone alimentaire sans marquer de temps d'arrêt.
2. Regarder autour de soi : l'animal, assis le plus souvent, est inactif et regarde autour de lui.
3. Regarder le plexiglas et la mangeoire : exploration visuelle intense de la mangeoire et du plexiglas. Peut-être l'animal y voit-il son reflet ?
4. Manipuler le plexiglas et la mangeoire : à l'exploration visuelle se surimpose quelquefois une exploration tactile. L'individu touche le plexiglas, les parois en bois, ou manipule les boulons qui fixent le dispositif à la mangeoire.
5. Toilettage : l'animal fouille la fourrure d'un congénère avec les mains, les ongles ou la bouche.
6. Jeu : -jeu-solitaire : en général, roulades ou contorsions sur le sol;
-jeu-contact : deux individus s'attrapent et luttent.
7. Menace : l'individu hausse les sourcils, les paupières sont ainsi découvertes et bien visibles. Le regard est appuyé et les oreilles sont tirées vers l'arrière.
8. Poursuite : course d'un individu derrière un autre sans qu'il y ait contact.

3. DESCRIPTION DES STRUCTURES AFFILIATIVE ET HIERARCHIQUE AU SEIN DU GROUPE DES ADULTES

LEPOIVRE et PALLAUD (1983) exposent une méthode qui permet de mettre en évidence et de décrire deux structures essentielles au sein d'un groupe : les structures affiliative et hiérarchique.

Rappelons brièvement en quoi consiste cette méthode : les informations comportementales concernant les interactions sociales, recueillies par des observations centrées sur un animal sont soumises à une analyse factorielle, ce qui évite de définir a priori quels sont les comportements représentatifs de tel ou tel type de relation sociale. Il est ainsi possible de dégager deux facteurs principaux : "cohésion sociale" et "ordre hiérarchique". Au niveau de chacun d'eux, il sera tenté d'établir l'existence de structures par la mise en évidence de relations particulières entre individus. Enfin, la méthode prévoit la construction de graphes (sociogrammes) permettant de visualiser les différentes configurations sociales.

Pour établir que des individus entretiennent des relations préférentielles (qu'elles soient positives ou négatives), il importe non seulement de prendre en compte le nombre d'interactions observées pour chaque couple d'individus, mais également d'examiner les différences potentielles en considérant la "capacité sociale" de chaque animal (c'est-à-dire la plus ou moins grande quantité d'interactions qu'il établit avec ses congénères). On peut, alors, déterminer si chaque couple d'individus se conduit de façon "intendue" ou non, en fonction de la capacité sociale de chaque partenaire.

3.1. LA STRUCTURE AFFILIATIVE

3.1.1. Méthodes

La variable la plus représentative du facteur "cohésion sociale" est le temps qu'un individu actif passe en situation sociale. La description des relations affiliatives se base donc sur l'étude des proximités ou, plus exactement, sur le nombre de périodes de 15 secondes pendant lesquelles l'individu observé est actif (manger, fourrager, transporter ou manipuler un objet, jeu contact, toilette) et en contact ou à proximité (distance du bras) du partenaire. Ces données comportementales sont analysées [pour une description détaillée de la méthode d'analyse, voir LEPOIVRE et PALLAUD (1983) et GILLEAU (1986)].

Le graphe (fig. 3) fait apparaître la structure affiliative en rendant compte de la capacité sociale des individus et de leurs relations privilégiées. La capacité sociale est représentée par un carré (chez les mâles) ou par un cercle (chez les femelles) dont la longueur du côté ou du diamètre est proportionnelle à la quantité d'interactions qu'un individu établit avec ses congénères. Cette quantité d'interactions est mesurée pour chaque individu par le nombre total (inscrit à l'intérieur de chaque cercle ou carré) de périodes de 15 secondes passées avec un congénère quel qu'il soit. Les relations affiliatives sont représentées par des traits reliant les individus. Plus il y a de traits pleins reliant deux individus, plus ils entretiennent des relations préférentielles positives.

3.1.2. Description

On relève (fig. 3) l'existence d'un sous-groupe très cohérent dans le sens où les individus qui le composent sont tous fortement liés entre eux : il s'agit du trio POM, MAC, YEL. A ce groupe vient s'associer une femelle DIA, seulement très liée à POM. DIA et YEL sont les seuls individus de cet ensemble à être liés à d'autres membres du groupe. DIA est fortement liée à une autre femelle, VIV, et YEL à un autre mâle, GRE. Ce dernier fait partie d'un ensemble peu cohérent dont les autres membres (RAM et SER) sont également liés à des individus "extérieurs". Enfin, il faut distinguer un dernier ensemble formé d'un mâle BIA et de trois femelles NAT, SER et VIV. Ici, les relations avec un seul individu (BIA en l'occurrence) sont privilégiées, les trois femelles n'étant pas liées entre elles. Chacune, cependant, entretient des liens étroits avec BIA. Il importe d'ailleurs de souligner que BIA est le seul mâle du groupe à n'être lié à aucun autre mâle, alors que l'on pourrait presque parler d'un "clan" de mâles, formé par POM, MAC, YEL et GRE dans une certaine mesure.

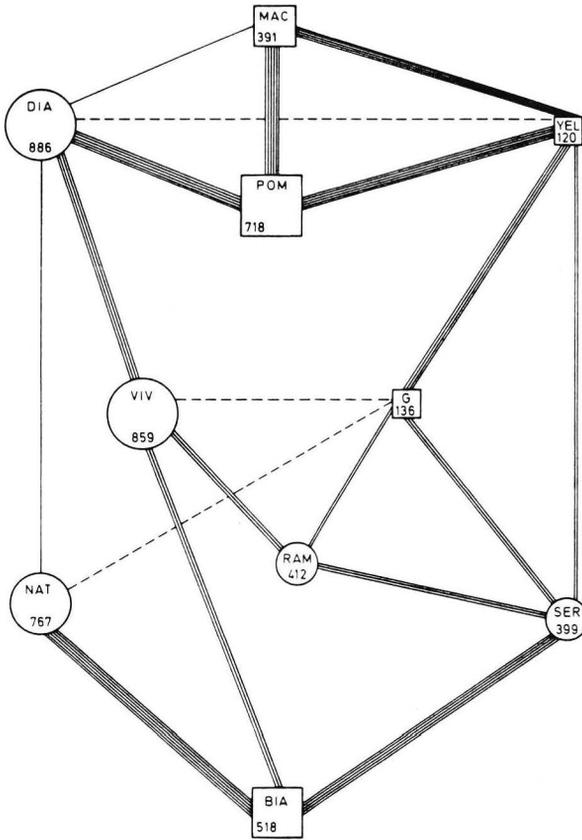


Fig. 3. Les mâles sont symbolisés par un carré et les femelles par un cercle dont la longueur du côté ou du diamètre est liée linéairement à la capacité sociale. Les relations interindividuelles sont représentées par des traits reliant les individus. Plus il y a de traits reliant deux individus, plus ces deux individus entretiennent des relations préférentielles positives.

3.2. LA STRUCTURE HIERARCHIQUE

3.2.1. Méthodes

La description de cette structure se fonde sur les patrons comportementaux d'approche-évitement, c'est-à-dire sur les approches actives et subies non tolérées. Lorsque l'individu observé approche un congénère et que ce dernier s'éloigne, il s'agit d'une approche active non tolérée (l'animal observé est évité). Par contre, lorsque le sujet s'éloigne à l'approche d'un autre animal, on parle d'approche subie non tolérée (le sujet évite). L'étude de ces approches montre qu'il existe également à ce niveau des relations particulières entre les animaux. Un individu ne voit pas ses déplacements vers des congénères tolérés de façon équivalente et il ne tolère pas indifféremment l'approche d'autres individus.

On relève les approches dirigées vers un congénère, suivies du départ de ce dernier (voir GILLEAU, 1986, pour les données brutes). L'individu A est considéré comme dominant par rapport à l'individu E lorsque A est évité par E plus souvent que l'inverse, ou en d'autres termes lorsque l'indice de dominance-subordination AE est positif. Cet indice est calculé pour toutes les dyades possibles.

Pour déterminer l'ordre hiérarchique, on prend en considération le nombre d'individus qu'un animal domine, ainsi que le nombre d'individus qui le dominent. La différence entre ces deux nombres fournit un indice de la position hiérarchique. En fonction de la valeur de cet indice, on attribue à chaque individu un rang hiérarchique. Le rang 1 revient à l'individu dont l'indice est le plus élevé, les ex aequo se voient attribuer la moyenne des rangs qu'ils auraient eus si l'on avait pu les départager.

Tabl. 5. Ordre hiérarchique chez les individus adultes.

	BIA	VIV	POM	MAC	NAT	RAM	YEL	SER	DIA	GRE
Indice de la position hiérarchique	9	4	3	2	-1	-2	-2	-2	-4	-7
Rang hiérarchique	1	2	3	4	5	7	7	7	9	10

L'illustration des relations de dominance entre individus consiste à les placer sur un axe vertical (**fig. 4**) en fonction de leur rang hiérarchique, dans un ordre décroissant (de l'individu BIA dont le rang est le plus élevé à l'individu GRE dont le rang est le plus bas). Les égalités quant à la dominance, indiquées par les valeurs nulles de l'indice de dominance-subordination, sont représentées par un trait entre deux individus. Une valeur positive de l'indice de dominance-subordination, lorsque le rang hiérarchique de l'individu E est plus élevé que celui de l'individu A, signale une inversion de l'ordre hiérarchique entre ces deux animaux. Une flèche de E vers A représente cette inversion.

La capacité sociale est illustrée selon un procédé analogue à celui employé pour la construction de la figure 3. Cependant, contrairement au cas de la cohésion sociale, l'interaction retenue (approche non tolérée) est orientée, ce qui nécessite de tenir compte de deux valeurs :

- nombre total, pour chaque individu, d'approches actives (inscrit dans les surfaces délimitées en traits pleins) et
- nombre total d'approches subies (inscrit dans les surfaces délimitées en traits pointillés).

3.2.2. Description

Compte tenu des inversions de l'ordre hiérarchique et des cas d'égalité, il apparaît clairement que BIA n'est dominé par aucun membre du groupe (**fig. 4**). Il fait partie de la catégorie des individus de rang hiérarchique élevé. Sont également inclus dans cette catégorie VIV (dominée par deux individus et à égalité avec un individu), POM et MAC, égaux quant à la dominance et tous deux dominés par trois individus. Les individus suivants sont de rang hiérarchique intermédiaire, dans la mesure où le nombre d'animaux qu'ils dominent est proche du nombre d'animaux

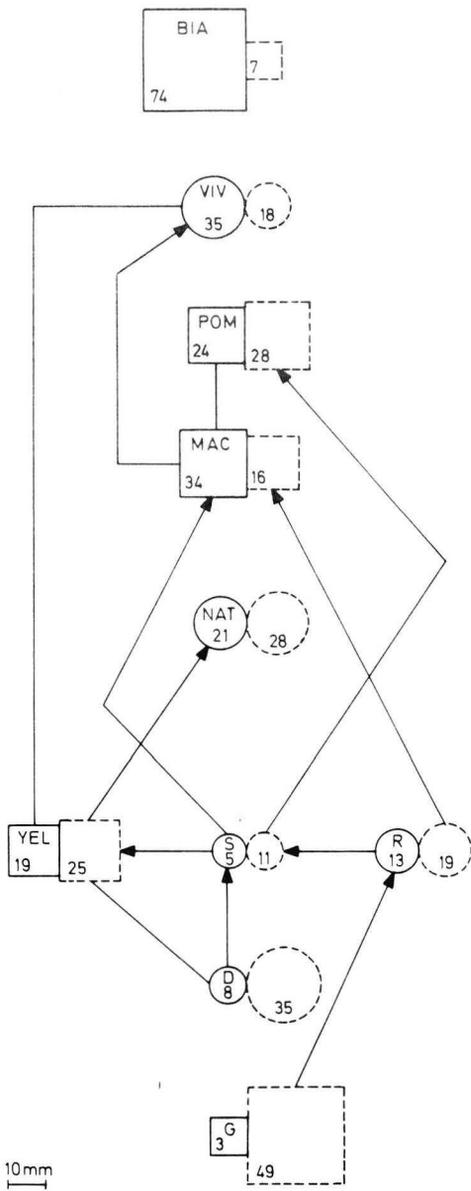


Fig. 4. ————— : inversion de l'ordre hiérarchique
 ————— : égalité entre deux individus.

La capacité sociale des individus est représentée selon un procédé analogue à celui employé pour la construction de la figure 3. On distingue, cependant, les approches actives non tolérées - surfaces délimitées en traits pleins - et les approches subies non tolérées - surfaces délimitées en traits pointillés -. L'axe hiérarchique est orienté de haut en bas (par ordre décroissant). Les animaux égaux sont situés au même niveau.

qui les dominent. NAT, RAM et SER sont dominées par cinq individus, et donc dominantes par rapport à quatre congénères. YEL est dominé par quatre individus et se trouve à égalité avec trois membres du groupe. Enfin, deux animaux peuvent être considérés comme des individus de rang hiérarchique bas : DIA, dominée par sept individus, et GRE, dominé par huit congénères.

Un détail mérite d'être souligné : SER est dominée par toutes les femelles du groupe. Elle est néanmoins dominante par rapport à tous les mâles, sauf par rapport à BIA. Il peut donc s'avérer instructif d'examiner l'ordre hiérarchique à l'intérieur de chacune des catégories sexuelles.

L'ordre hiérarchique est le suivant chez les mâles :

Tabl. 6. Ordre hiérarchique chez les mâles.

Rang hiérarchique	BIA	POM	MAC	YEL	GRE
	1	2,5	2,5	4	5

Nous pouvons ainsi distinguer un individu de rang élevé, BIA, deux individus de rang intermédiaire, POM et MAC, et deux individus de rang hiérarchique bas, YEL et GRE.

Il se présente comme suit chez les femelles :

Tabl. 7. Ordre hiérarchique chez les femelles.

Rang hiérarchique	VIV	NAT	RAM	DIA	SER
	1	2	3	4	5

VIV et NAT seront considérées comme des individus de haut rang, RAM comme individu de rang intermédiaire, enfin DIA et SER comme des individus de rang hiérarchique bas.

4. RESULTATS

4.1. LATENCES

La latence d'un comportement (en minutes), correspond au temps écoulé entre le moment où les animaux ont accès à l'enclos et le moment où ils manifestent le comportement considéré.

Nous examinons les latences des comportements suivants :

- a. Comportement d'alimentation à la mangeoire.
- b. Comportement d'alimentation par collecte au sol.
- c. Premier comportement alimentaire, quel qu'il soit, c'est-à-dire le comportement de prise et/ou de consommation de nourriture que l'individu effectue en premier lieu sur la zone. Un animal peut débiter son

activité alimentaire d'une manière différente à chaque séance d'observation : il peut, un jour, s'alimenter à la mangeoire; le lendemain, consommer des granulés récoltés sur le sol, ou encore s'emparer de nourriture et s'écarter à l'approche d'un congénère (comportement d'alimentation différé), ou quitter la zone (comportement d'alimentation hors zone). La latence du premier comportement alimentaire correspond alors à la latence du comportement le plus précoce, manifesté par l'individu parmi les comportements précités.

d. Entrée sur la zone alimentaire.

Les latences des comportements retenus sont relevées à chaque séance d'observation, chez tous les individus. Une latence de 120 min est attribuée aux animaux qui ne présentent pas le comportement considéré endéans les deux premières heures de disponibilité de la nourriture.

4.1.1. Relation à la classe d'âge et au sexe

Les figures 5a,b,c et d illustrent les latences moyennes des comportements envisagés chez chacune des classes d'âge et chez les mâles et les femelles adultes.

Aucune relation significative n'a pu être mise en évidence entre l'appartenance à l'une des quatre classes d'âge : adultes, juv. 2, juv. 1, enfants et la latence moyenne de l'entrée sur la zone (Analyse de variance simple* : $F(3,16) = 1.631$: NS, la latence moyenne du comportement d'alimentation par collecte au sol [$F(3,16) = 1.673$: NS], celle du comportement d'alimentation à la mangeoire [$F(3,16) = 0.380$: NS] et celle du premier comportement alimentaire [$F(3,16) = 1.484$: NS]).

En subdivisant ce groupe en adultes et non adultes (juv. 2 + juv. 1 + enfants), nous avons pu dégager un effet du facteur âge sur la latence moyenne d'entrée sur la zone [$F(1,18) = 5,21$; $p < 0,05$], la latence moyenne du comportement d'alimentation par collecte au sol [$F(1,18) = 5,27$; $p < 0,05$] et la latence moyenne du premier comportement alimentaire [$F(1,18) = 4,77$; $p < 0,05$]. Les non adultes pénètrent plus rapidement que les adultes sur la zone alimentaire, consomment plus tôt des granulés ramassés sur le sol et s'engagent plus rapidement dans une activité alimentaire, quelle qu'elle soit. De surcroît, à l'intérieur de leur catégorie d'âge, les non adultes qui ont accès le plus rapidement aux granulés sont également ceux qui débute souvent leur activité alimentaire par un comportement d'alimentation hors zone [comportement alimentaire initial presque inexistant chez les adultes (voir 4.1.2.4)]. La corrélation entre la latence moyenne du premier comportement alimentaire d'un non adulte et le nombre de fois où il a débuté son activité alimentaire par un comportement d'alimentation hors zone est significative ($r = -0,780$; $n = 10$; $p < 0,05$). Par contre, il n'existe aucune relation significative entre la latence moyenne du comportement d'alimentation à la mangeoire et l'appartenance à la classe adulte, non adulte [$F(1,18) = 0,001$: NS].

* Vu la non-indépendance des facteurs (âge et sexe), nous nous sommes limitées à des analyses de variance simple.

Fig. 5.

Pour chaque classe d'âge et, chez les adultes, pour chaque catégorie sexuelle (ad. mâles : n = 5, ad. femelles : n = 5, juv. 2 : n = 4, juv. 1 : n = 4, enf. : n = 2) :

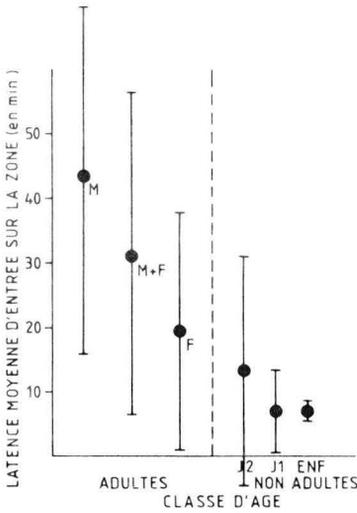


Fig. 5a. Latence d'entrée sur la zone alimentaire (moyenne, $\pm \delta$, en min).

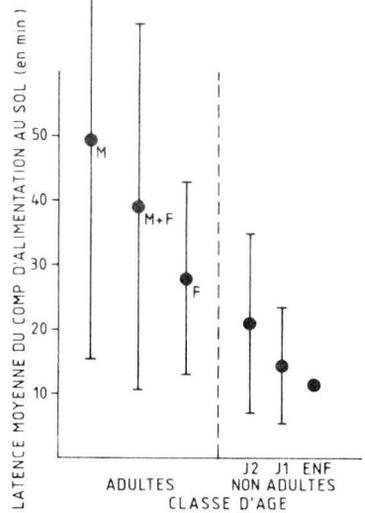


Fig. 5b. Latence du comportement d'alimentation par collecte au sol (moyenne, $\pm \delta$, en min).

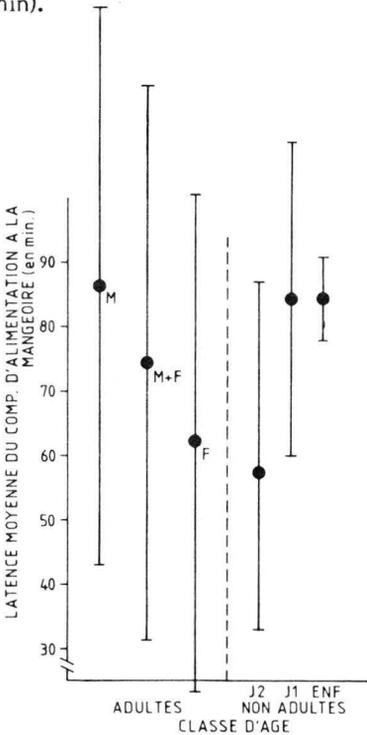


Fig. 5c. Latence du comportement d'alimentation à la mangeoire (moyenne, $\pm \delta$, en min).

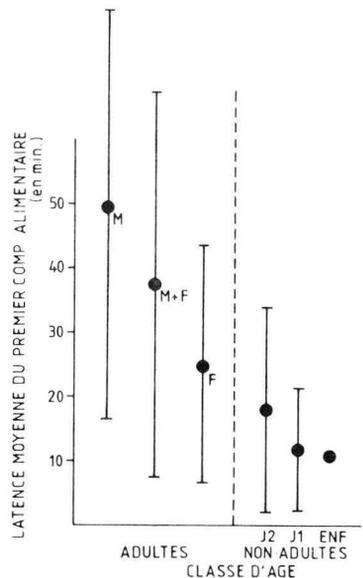


Fig. 5d. Latence du premier comportement alimentaire (moyenne, $\pm \delta$, en min).

Répartir les adultes selon le sexe ne fait apparaître aucune relation significative entre l'appartenance à l'une ou l'autre catégorie sexuelle et la latence moyenne des comportements envisagés :

- entrée sur la zone [F (1,8) = 2,17 : NS].
- comportement d'alimentation par collecte au sol [F (1,8) = 1,45 : NS].
- comportement d'alimentation à la mangeoire [F (1,8) = 1,70 : NS].

4.1.2. Niveau individuel

La figure 6 représente les latences moyennes des comportements envisagés pour chaque individu.

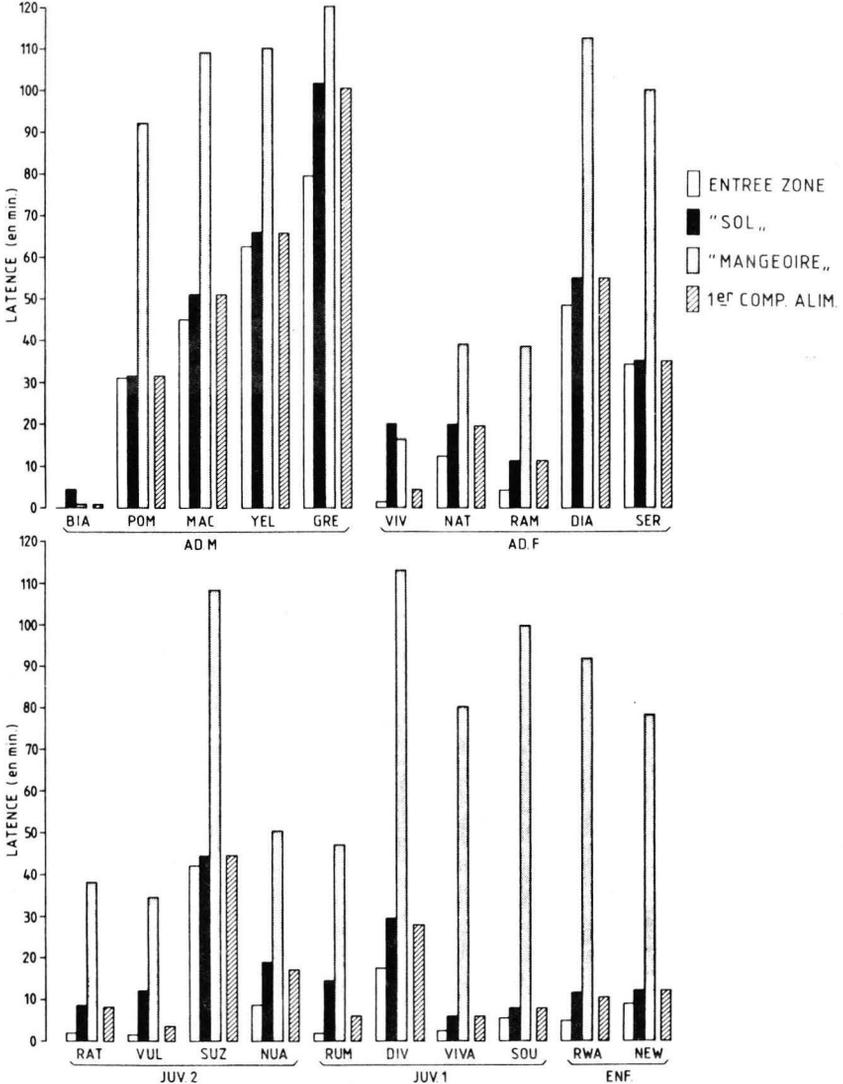


Fig. 6. Latence moyenne (en min) d'entrée sur la zone, du comportement d'alimentation par collecte au sol, du comportement d'alimentation à la mangeoire et du premier comportement alimentaire pour chaque sujet (n = 14 par sujet).

4.1.2.1. Latence d'entrée sur la zone alimentaire

Tous les individus [sauf GRE (ad. mâle)] sont entrés sur la zone alimentaire au moins une fois, lors de chaque séance d'observation. L'absence de GRE a été observée lors de quatre séances.

Nous pouvons voir que tous les non adultes (SUZ exceptée) ont pénétré, au moins une fois, sur la zone dans les 20 premières minutes. Il faut cependant attendre 80 minutes avant que tous les animaux soient venus au moins une fois sur la zone. La latence moyenne relativement élevée notée à l'intérieur de la classe des adultes reflète probablement l'arrivée tardive sur la zone d'une femelle DIA et de trois mâles : MAC, YEL et GRE, qui constitue toutefois un cas particulier.

Relever l'arrivée d'un individu sur la zone ne donne, bien évidemment, aucune information sur les comportements qu'il a effectués par la suite : ou l'animal est parti immédiatement, emportant ou non de la nourriture, ou il s'est peut-être alimenté sur place pendant une durée plus ou moins longue. Chez certains individus, cependant, l'arrivée sur la zone ne précède que de très peu le premier comportement alimentaire, quel qu'il soit. BIA, POM et SER en sont les illustrations les plus évidentes. Ces animaux s'engagent donc dans une activité alimentaire dès leur arrivée sur la zone.

4.1.2.2. Latence du comportement d'alimentation par collecte au sol

A chaque séance où ils sont venus sur la zone, tous les animaux (hormis GRE) se sont alimentés, au moins une fois, en ramassant des granulés sur le sol.

L'alimentation par collecte au sol présente une latence moyenne plus faible que l'alimentation à la mangeoire, chez tous les individus, excepté BIA et VIV, pour lesquels on relève le phénomène inverse : la première alimentation à la mangeoire précède, chez ces deux individus, la première consommation sur place de nourriture ramassée sur le sol.

4.1.2.3. Latence du comportement d'alimentation à la mangeoire

Ce mode d'accès et de consommation est beaucoup moins utilisé que le précédent. Seuls cinq individus [BIA (ad. mâle), NAT, RAM (ad. femelle), RAT et VUL (juv. 2)] ont effectivement présenté ce comportement, lors de chaque séance d'observation.

BIA et VIV mis à part, le comportement d'alimentation à la mangeoire n'apparaît, pour la première fois, que 52 min, en moyenne, après la première alimentation à la nourriture qui se trouve au sol.

4.1.2.4. Latence du premier comportement alimentaire

Chez la plupart des individus, la latence du premier comportement alimentaire est équivalente (POM, MAC, YEL (ad. mâles), RAM, DIA, SER (ad. femelles), SUZ (juv. 2), NEW (enf.) ou très proche [GRE (ad. mâle), NAT (ad. femelle), VIVA, SOU (juv. 1)] de celle du comportement d'alimentation par collecte au sol. Ce comportement alimentaire représente donc le mode initial privilégié d'accès et de consommation de nourriture.

Chez les adultes, deux individus font exception : BIA (ad. mâle) et VIV (ad. femelle). Le premier comportement alimentaire de BIA consiste généralement à puiser dans la mangeoire des granulés qu'il consomme sur

place. Les latences des deux comportements précités coïncident. La latence moyenne du premier comportement alimentaire de VIV est inférieure à la latence moyenne du comportement par collecte au sol et à celle du comportement d'alimentation à la mangeoire. Cet individu ne présente pas, en effet, la "régularité" des autres adultes, et modifie son comportement alimentaire initial, qui consiste, une séance, à s'alimenter à la mangeoire, et la séance suivante, à consommer des granulés ramassés par terre.

Qu'ils débutent par une prise de nourriture à la mangeoire ou sur le sol, les comportements alimentaires initiaux des adultes se caractérisent par une consommation sur place. Seul GRE a amorcé son activité alimentaire, lors d'une séance, en ramassant sur le sol de la nourriture qu'il a emportée et consommée à l'extérieur de la zone.

Le comportement d'alimentation hors zone intervient, comme comportement initial, plus fréquemment chez les non adultes que chez les adultes [F (1,18) = 9,969; p < 0,01]. C'est la raison pour laquelle la latence moyenne du premier comportement alimentaire est inférieure à celle de l'alimentation par ramassage au sol chez les non adultes suivants : RAT, VUL, NUA (juv. 2), RUM, DIV (juv. 1) et RWA (enf.).

4.1.3. Relation à l'ordre hiérarchique

Tabl. 8. Corrélations de Spearman (r_s) entre la latence moyenne des comportements envisagés et l'ordre hiérarchique.

+ significatif p < 0,05

++ significatif p < 0,01

	entrée sur la zone	"sol"	"mangeoire"	premier comportement alimentaire
mâles + femelles (n = 10)	- 0,779 ⁺⁺	- 0,718 ⁺	- 0,779 ⁺⁺	- 0,779 ⁺⁺
mâles (n = 5)	- 0,974 ⁺	- 0,974 ⁺	- 0,974 ⁺	- 0,974 ⁺
femelles (n = 5)	- 0,800 (NS)	- 0,600 (NS)	- 0,800 (NS)	- 0,800 (NS)

Les latences moyennes des comportements étudiés sont corrélées négativement et de façon significative à l'ordre hiérarchique établi pour le groupe entier des adultes et pour le sous-groupe des mâles (**tabl. 8**). Plus un individu est de rang hiérarchique élevé, plus il pénètre rapidement sur la zone alimentaire et plus il consomme rapidement de la nourriture qu'il puise dans la mangeoire ou ramasse sur le sol.

Bien que les corrélations ne soient pas significatives pour la catégorie des femelles (**tabl. 8**), elles vont néanmoins dans le même sens et indiquent que les individus de haut rang accèdent prioritairement à la zone alimentaire et à la nourriture.

4.1.4. Conclusion

Les non adultes accèdent plus rapidement que les adultes à la zone alimentaire et à la nourriture. De plus, à l'intérieur de leur catégorie d'âge, les non adultes qui ont accès le plus rapidement aux granulés sont également ceux qui débute leur activité alimentaire en emportant de la nourriture hors de la zone. Ce comportement d'alimentation hors zone est pratiquement inexistant chez les adultes.

Nous n'avons pu mettre en évidence, chez les adultes, aucune différence intersexuelle dans les latences moyennes des comportements considérés.

Les individus de haut rang accèdent prioritairement à la zone alimentaire et à la nourriture. On peut donc dire que l'ordre hiérarchique, évalué par l'étude des approches non tolérées, est assez bien reflété par les latences moyennes des comportements étudiés. Ceci vaut tout particulièrement pour l'ordre hiérarchique mis en évidence dans le groupe entier des adultes et dans le sous-groupe des mâles.

En outre, une analyse à un niveau individuel permet de décrire quelques résultats que la simple mise en corrélation ne fait pas apparaître. Ainsi, les comportements des individus situés aux deux extrêmes de la hiérarchie présentent quelques caractéristiques saillantes. D'un côté, les deux individus de rang hiérarchique le plus élevé, BIA et VIV, sont les seuls adultes dont le premier comportement alimentaire consiste exclusivement (chez BIA) ou occasionnellement (chez VIV) à puiser de la nourriture dans la mangeoire, nourriture à laquelle ils accèdent, d'ailleurs, très rapidement. De l'autre côté, l'individu de rang hiérarchique le plus bas (GRE) ne vient pas sur la zone et ne s'alimente pas lors de chaque séance d'observation. Il ne présente jamais, durant les deux premières heures de disponibilité de la nourriture, le comportement d'alimentation à la mangeoire. Il est également le seul adulte à débute, lors d'une séance, son activité alimentaire par un comportement "typique" des non adultes (comportement d'alimentation hors zone).

4.2. DUREE DE LA PRESENCE SUR LA ZONE ALIMENTAIRE ET DUREE DE L'ACTIVITE ALIMENTAIRE

La durée moyenne de la présence sur la zone alimentaire, par sujet, correspond au temps que passe, en moyenne, lors de chaque séance d'observation, un individu sur la zone alimentaire (qu'il soit ou non impliqué dans des comportements de prise et de consommation de nourriture).

La durée moyenne de l'activité alimentaire, par sujet, correspond au temps que consacre, en moyenne, un individu lors de chaque séance d'observation à des comportements alimentaires quels qu'ils soient (comportement d'alimentation à la mangeoire, comportement d'alimentation par collecte au sol, comportement d'alimentation différé et comportement de consommation).

Seules sont prises en compte les périodes d'échantillonnage complètes, pendant lesquelles les animaux sont présents sur la zone. Il y a donc sous-estimation par rapport aux durées réelles. Lorsque l'observateur notait la présence de deux (respectivement trois) catégories comportementales, pendant une période de 30 secondes, une durée de 15 (respectivement 10) secondes était arbitrairement attribuée à chacune de ces catégories comportementales.

Une double mise en garde s'impose :

- a. Nous ne disposons pas d'informations quant à la quantité de nourriture réellement ingérée par chaque individu, puisque le débit d'ingestion n'a pas été relevé.
- b. Les résultats développés ici ne concernent que les deux premières heures de disponibilité de la nourriture. L'activité alimentaire s'étend, cependant, sur une période souvent plus importante : il faut parfois attendre trois heures avant que la mangeoire ne soit vide. La zone alimentaire, d'autre part, reste longtemps parsemée de granulés. Nous avons observé, de façon informelle, que des animaux ramassaient encore de la nourriture sur le sol à 17 h 30, soit plus de trois heures après la fin des observations.

Il est bien clair que les informations ainsi obtenues ne permettent pas de conclure quant au temps réel qu'un individu consacre quotidiennement à son alimentation.

4.2.1. Relation à la classe d'âge et au sexe

4.2.1.1. Durée de la présence sur la zone alimentaire

La **figure 7** visualise la durée moyenne de la présence sur la zone pour chaque classe d'âge et, au sein des adultes, pour chaque catégorie sexuelle.

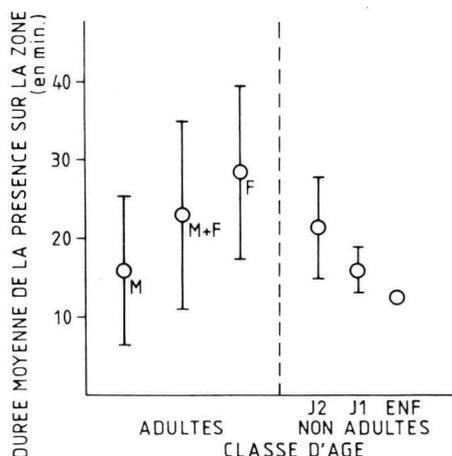


Fig. 7. Durée de la présence sur la zone alimentaire (moyenne, $\pm \sigma$, en min) pour chaque classe d'âge et, chez les adultes, pour chaque catégorie sexuelle (ad. mâles : $n = 5$, ad. femelles : $n = 5$, juv. 2 : $n = 4$, juv. 1 : $n = 4$, enf. : $n = 2$).

Une analyse de variance simple n'a pu mettre en évidence une relation significative entre l'appartenance à l'une des quatre classes d'âge suivantes : adultes, juv. 2, juv. 1, enfants, et la durée moyenne de la présence sur la zone [$F(3,16) = 0,738$: NS]. Il ne semble pas exister davantage de relation significative entre l'appartenance à la classe adulte ou non adulte et la durée moyenne de la présence sur la zone [$F(1,18) = 1,166$: NS].

Les enfants constituent toutefois un cas particulier, dans la mesure où leur présence sur la zone peut parfois être qualifiée de "passive" : ils pénètrent, en effet, sur la zone alimentaire, accrochés ventralement à leur mère et conservent cette position, pendant que leur mère s'alimente. Ce comportement qui illustre de façon nette la dépendance à la mère intervient, d'ailleurs, pour une bonne part dans le temps qu'ils passent en moyenne, sur la zone, à chaque séance (voir 4.4.1.1). Les exclure de l'analyse statistique ne fait pas, pour autant, apparaître de relation significative entre l'appartenance à l'une des trois classes restantes (adultes, juv. 2, juv. 1) et la durée moyenne de la présence sur la zone [$F(2,15) = 0,498$: NS].

Enfin, à l'intérieur de la classe des adultes, un effet éventuel du facteur sexe n'a pu être mis en évidence. [$F(1,8) = 2,855$: NS]. Remarquons, toutefois, que les femelles adultes passent, en moyenne, deux fois plus de temps sur la zone alimentaire lors de chaque séance d'observation que leurs congénères mâles.

4.2.1.2. Durée de l'activité alimentaire

Aucune relation significative n'a pu être mise en évidence entre la durée moyenne de l'activité alimentaire et :

- l'appartenance à l'une des quatre classes d'âge; adultes, juv. 2, juv. 1, enfants [$F(3,16) = 0,752$: NS]
- l'appartenance à la classe des adultes ou non adultes [$F(1,18) = 0,826$: NS]
- l'appartenance à l'une des trois classes suivantes : adultes, juv. 2, juv. 1 [$F(2,15) = 0,302$: NS].

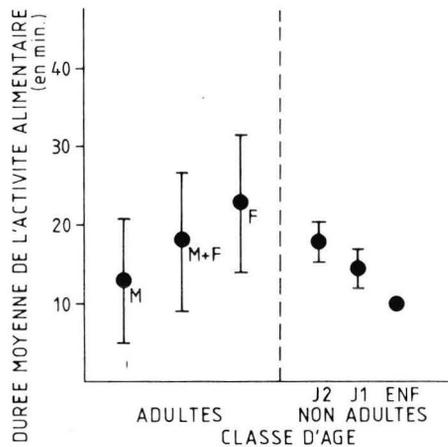


Fig. 8. Durée de l'activité alimentaire (moyenne, $\pm \sigma$, en min) pour chaque classe d'âge et, chez les adultes, pour chaque catégorie sexuelle (ad. mâles : $n = 5$, ad. femelles : $n = 5$, juv. 2 : $n = 4$, juv. 1 : $n = 4$, enf. : $n = 2$).

Chez les adultes, une analyse de variance simple ne fait pas apparaître un effet éventuel du facteur sexe sur la durée moyenne de l'activité alimentaire [$F(1,8) = 3,116$: NS]. Les femelles consacrent, cependant, plus de temps (**fig. 8**) (23 min en moyenne) que les mâles (13,2 min en moyenne) à des comportements alimentaires, lors des deux premières heures de disponibilité de la nourriture.

4.2.2. Niveau individuel

La grande variabilité, qui caractérise principalement la classe des adultes, tant au niveau de la durée moyenne de la présence sur la zone, qu'au niveau de la durée moyenne de l'activité alimentaire, renvoie, bien sûr, à des différences interindividuelles importantes (fig. 9). RAM, par exemple, est présente en moyenne 48,1 min sur la zone à chaque séance d'observation et s'alimente, en moyenne, pendant 38,1 min, durée plus de dix fois supérieure à la durée moyenne de l'activité alimentaire de GRE (3,2 min).

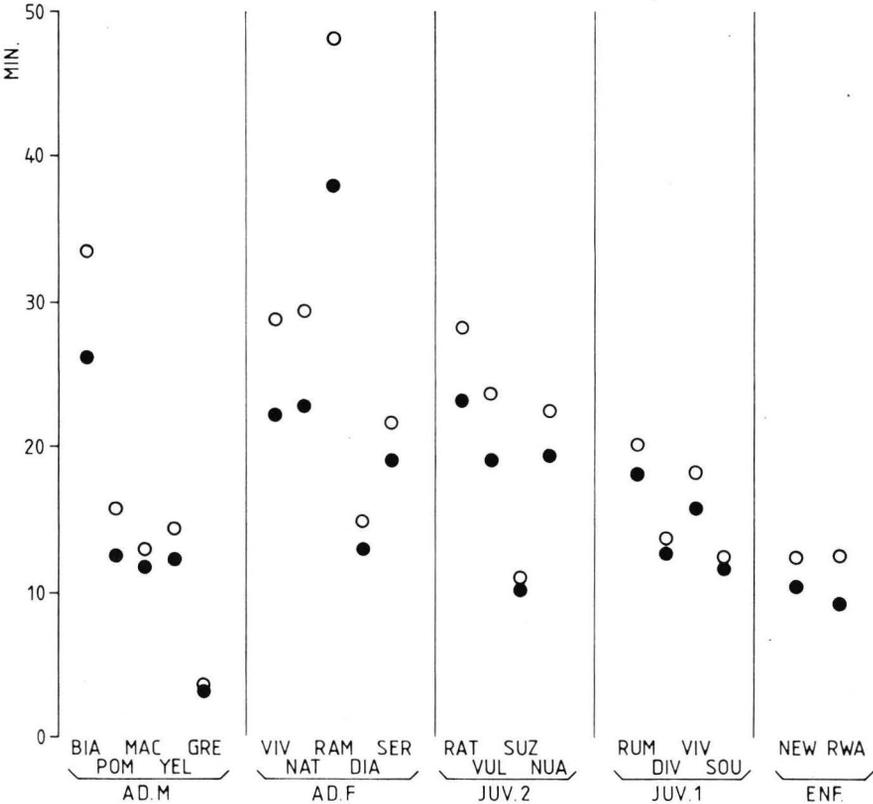


Fig. 9. Durée moyenne (en min) de la présence sur la zone (○) et de l'activité alimentaire (●), pour chaque sujet (n = 14, par sujet).

De façon générale, chez les adultes, la durée moyenne de l'activité alimentaire des femelles est supérieure à celle de tous les mâles, BIA excepté. Il n'est dès lors pas étonnant que la corrélation entre la durée moyenne de l'activité alimentaire et le poids des individus adultes soit négative ($r = -0,43$; $n = 10$: NS) chez cette espèce où le dimorphisme sexuel est très prononcé.

Chez les non adultes, par contre, la durée moyenne des comportements de prise et de consommation de nourriture est liée de façon positive et significative au poids des individus ($r = 0,816$; $n = 10$; $p < 0,01$).

4.2.3. Relation à l'ordre hiérarchique

L'ordre hiérarchique tel qu'il apparaît pour le groupe entier des adultes et pour chaque catégorie sexuelle n'est pas corrélé de façon significative à la durée moyenne de la présence sur la zone, ni à celle de l'activité alimentaire (tabl. 9).

Tabl. 9. Corrélations (r_s) entre la durée moyenne de la présence sur la zone alimentaire, la durée moyenne de l'activité alimentaire et l'ordre hiérarchique.

	Durée moyenne de la présence sur la zone	Durée moyenne de l'activité alimentaire
mâles + femelles (n = 10)	0,460 (NS)	0,490 (NS)
mâles (n = 5)	0,82 (NS)	0,666 (NS)
femelles (n = 5)	0,499 (NS)	0,499 (NS)

Néanmoins, ces corrélations positives suggèrent que, plus un individu est de rang hiérarchique élevé, plus il passe de temps sur la zone alimentaire, et plus il s'implique longtemps dans des comportements de prise et de consommation de nourriture.

4.2.4. Conclusion

Le temps passé sur la zone et celui consacré à l'alimentation pendant les deux premières heures de disponibilité de la nourriture ne varient pas de façon significative avec l'âge des individus, du moins quand on oppose les adultes et les non adultes. Par contre, chez les non adultes, la corrélation entre ces deux variables et le poids suggère que, pour le singe juvénile ou enfant, il y aurait un lien entre la durée moyenne de la présence sur la zone, celle de l'activité alimentaire et son âge.

Chez les adultes, le rang hiérarchique ne semble pas jouer un rôle prépondérant sur la durée moyenne de la présence sur la zone ni sur celle de l'activité alimentaire. On relève, cependant, une différence intersexuelle intéressante, bien que non significative : les femelles adultes sont présentes sur la zone et s'y alimentent plus longuement que les mâles de la même classe d'âge lors des deux premières heures d'accès aux aliments.

4.3. STRUCTURE TEMPORELLE DE LA PRESENCE SUR LA ZONE ALIMENTAIRE ET STRUCTURE TEMPORELLE DE L'ACTIVITE ALIMENTAIRE

Estimer à vingt minutes la durée moyenne de l'activité alimentaire d'un individu ne signifie pas qu'il se soit engagé dans des comportements de prise et de consommation de nourriture de façon continue pendant cette période de temps.

La durée de l'activité alimentaire, telle qu'elle vient d'être décrite, est la résultante d'un certain nombre d'épisodes alimentaires plus ou moins espacés sur le plan temporel. Nous définirons un épisode alimentaire comme une période de temps pendant laquelle un individu s'implique, sans interruption, dans des comportements se rapportant à l'alimentation. Ainsi, une durée moyenne de vingt minutes peut correspondre à dix épisodes alimentaires de deux minutes chacun, ou à cinq épisodes de quatre minutes, etc.

De la même façon, un épisode de présence sur la zone alimentaire sera défini comme la période de temps pendant laquelle un animal est présent, sans interruption, sur la zone, qu'il s'engage ou non dans des comportements alimentaires. Un tel épisode peut coïncider avec un épisode alimentaire. Il peut aussi n'en comporter aucun, mais, le plus souvent, un épisode de présence sur la zone correspond à plusieurs épisodes alimentaires, entrecoupés de périodes de temps, pendant lesquelles l'animal effectue des comportements autres qu'alimentaires. Par exemple, l'individu s'alimente pendant deux minutes, épouille un congénère pendant une minute, se remet à manger, puis effectue, de nouveau, des comportements non alimentaires, avant de quitter la zone. Les épisodes alimentaires seront donc généralement de moins longue durée que les épisodes de présence sur la zone, mais plus nombreux parce qu'entrecoupés d'intervalles non alimentaires.

Nous pouvons, maintenant, examiner la structure temporelle de la présence sur la zone, et celle de l'activité alimentaire, c'est-à-dire le rapport entre les deux variables (nombre et durée des épisodes) aussi bien au niveau de la durée moyenne de la présence qu'au niveau de la durée moyenne de l'activité alimentaire.

4.3.1. Relation à la classe d'âge et au sexe

4.3.1.1. Structure temporelle de la présence sur la zone alimentaire

La **figure 10** illustre la structure temporelle de la présence sur la zone pour chaque classe d'âge et chez les adultes pour chaque catégorie sexuelle.

Nous n'avons pas pu mettre en évidence une relation significative entre la durée moyenne des épisodes et l'appartenance à une classe d'âge :

- adultes, juv. 2, juv. 1, enfants [F (3,16) = 1,655 : NS]
- adultes, non adultes [F (1,18) = 4,175 : NS]
- adultes, juv. 2, juv. 1 [F (2,15) = 1,26 : NS].

Le nombre moyen des épisodes ne semble pas davantage être significativement lié à la classe d'âge :

- adultes, juv. 2, juv. 1, enfants [F (3,16) = 0,163 : NS]
- adultes, non adultes [F (1,18) = 0,191 : NS]
- adultes, juv. 2, juv. 1 [F (2,15) = 0,228 : NS].

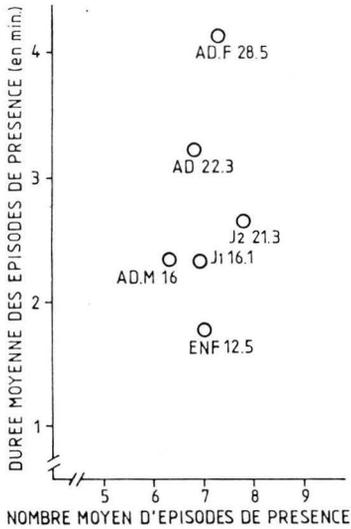


Fig. 10. Durée moyenne (en min) et nombre moyen des épisodes de présence sur la zone pour chaque classe d'âge et, chez les adultes, pour chaque catégorie sexuelle. (ad. mâles : $n = 5$, ad. femelles : $n = 5$, juv. 2 : $n = 4$, juv. 1 : $n = 4$, enf. : $n = 2$). Les nombres mentionnés renvoient à la durée moyenne (en min) de la présence sur la zone.

Diviser les adultes selon leur appartenance à l'un ou l'autre sexe ne fait pas apparaître, non plus, de relation significative entre l'appartenance à l'un des deux sous-groupes et le nombre moyen des épisodes [$F(1,8) = 0,234$: NS]. Par contre, l'analyse révèle une différence intersexuelle quant à la durée moyenne des épisodes : cette durée est significativement plus élevée chez les femelles (4,12 min en moyenne) que chez les mâles (2,3 min en moyenne) [$F(1,8) = 9,862$; $p < 0,05$].

La durée moyenne élevée de la présence sur la zone chez les femelles adultes (voir 4.2.1.1.) est, donc, en grande partie imputable à la durée moyenne également importante des épisodes de présence sur la zone.

4.3.1.2. Structure temporelle de l'activité alimentaire

Cette structure est visualisée à la **figure 11** pour chaque classe d'âge et, chez les adultes, pour chaque catégorie sexuelle.

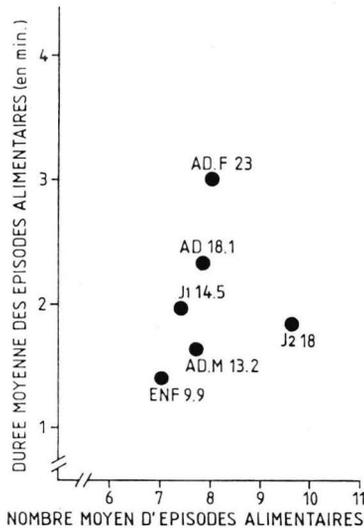


Fig. 11. Durée moyenne (en min) et nombre moyen des épisodes alimentaires pour chaque classe d'âge et, chez les adultes, pour chaque catégorie sexuelle (ad. mâles : $n = 5$, ad. femelles : $n = 5$, juv. 2 : $n = 4$, juv. 1 : $n = 4$, enf. : $n = 2$). Les nombres mentionnés renvoient à la durée moyenne (en min) de l'activité alimentaire.

Une analyse de variance simple ne fait apparaître aucune relation significative entre la durée moyenne des épisodes alimentaires et l'appartenance à l'une des classes d'âge suivantes :

adultes, juv. 2, juv. 1, enfants [F (3,16) = 1,265 : NS]

adultes, non adultes [F (1,18) = 3,013 : NS]

adultes, juv. 2, juv. 1 [F (2,15) = 0,797 : NS].

Comparer le nombre moyen des épisodes alimentaires entre les catégories d'âge ne révèle, non plus, aucune différence significative :

adultes, juv. 2, juv. 1, enfants [F (3,16) = 0,521 : NS]

adultes, non adultes [F (1,18) = 0,069 : NS]

adultes, juv. 2, juv. 1 [F (2,15) = 0,601 : NS].

A l'intérieur de la classe des adultes, nous retrouvons, transposée sur le plan alimentaire, la différence intersexuelle déjà mentionnée plus haut : la durée moyenne des épisodes alimentaires des femelles est significativement supérieure à la durée moyenne des épisodes alimentaires des mâles [F (1,8) = 16,234; $p < 0,01$].

La durée moyenne de l'activité alimentaire plus importante chez les femelles que chez les mâles adultes (voir 4.2.1.2.) est donc la résultante d'une durée moyenne des épisodes alimentaires nettement plus élevée chez les premières, le nombre moyen des épisodes ne variant pas de façon significative avec le sexe : [F (1,8) = 0,012 : NS].

4.3.2. Niveau individuel

4.3.2.1. Structure temporelle de la présence sur la zone alimentaire

La durée moyenne de la présence sur la zone est corrélée positivement à la durée moyenne des épisodes de présence ($r = 0,706$; $n = 20$; $p < 0,01$) et au nombre moyen de ces épisodes ($r = 0,727$; $n = 20$; $p < 0,01$). En d'autres termes, une durée moyenne élevée est la résultante d'un nombre moyen important et d'une durée moyenne élevée des épisodes.

Par exemple (fig. 12), GRE vient 2,6 fois en moyenne sur la zone alimentaire, lors de chaque séance. Il reste, chaque fois, 1,4 min en moyenne, ce qui donne lieu à une durée moyenne de la présence de 3,6 min. BIA, à l'opposé, présente une durée moyenne élevée (33,5 min), qui est la résultante d'un nombre moyen élevé (10,2), conjugué à une durée moyenne relativement importante des épisodes (3,3 min).

Les corrélations exposées ici n'indiquent, évidemment, qu'une tendance générale : l'individu dont la durée moyenne de la présence est la plus élevée - RAM - n'est pas celui qui présente les épisodes les plus longs et les plus nombreux. C'est la durée des épisodes qui contribue principalement chez cet individu à la durée moyenne élevée de la présence sur la zone alimentaire.

On peut d'ailleurs remarquer que trois autres femelles adultes DIA, SER et NAT, se caractérisent, également, par une durée moyenne élevée des épisodes, mais en nombre peu important, si on les compare à des individus dont la durée moyenne de la présence sur la zone est semblable à la leur : YEL pour DIA, NUA pour SER, VIV pour NAT.

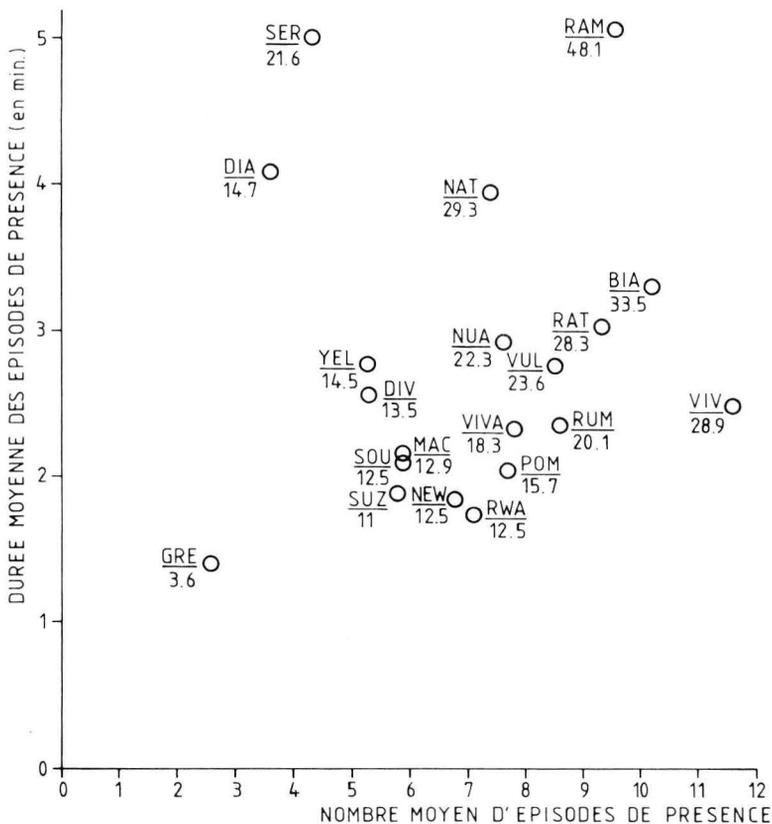


Fig. 12. Durée moyenne (en min) et nombre moyen des épisodes de présence sur la zone, pour chaque sujet (n = 14 par sujet). Les nombres mentionnés renvoient à la durée moyenne (en min) de la présence sur la zone.

4.3.2.2. Structure temporelle de l'activité alimentaire

Sur le plan alimentaire, le même phénomène se répète : plus un individu s'alimente longtemps à chaque séance, plus la durée moyenne des épisodes alimentaires est importante ($r = 0,568$; $n = 20$; $p < 0,05$) et plus leur nombre grandit ($r = 0,768$; $n = 20$; $p < 0,01$). Les deux variables (durée et nombre moyens importants) se conjuguent pour donner lieu à une durée moyenne élevée de l'activité alimentaire.

Ceci n'exprime, une fois encore, qu'une tendance générale (fig. 13). Seul le nombre des épisodes peut suffire à rendre compte de la différence entre la durée de l'activité alimentaire d'individus tels que SOU, VIVA, RUM, VUL, RAT et BIA. Ils sont situés sur une même droite horizontale : la durée moyenne de leurs épisodes est donc semblable (1,9 min). La durée des comportements alimentaires croît donc avec le nombre moyen des épisodes. Entre SER et YEL, par contre, seule la durée des épisodes rend compte de la différence existant entre la durée moyenne de leur activité alimentaire, puisque le nombre moyen des épisodes est équivalent chez ces deux individus (5,6).

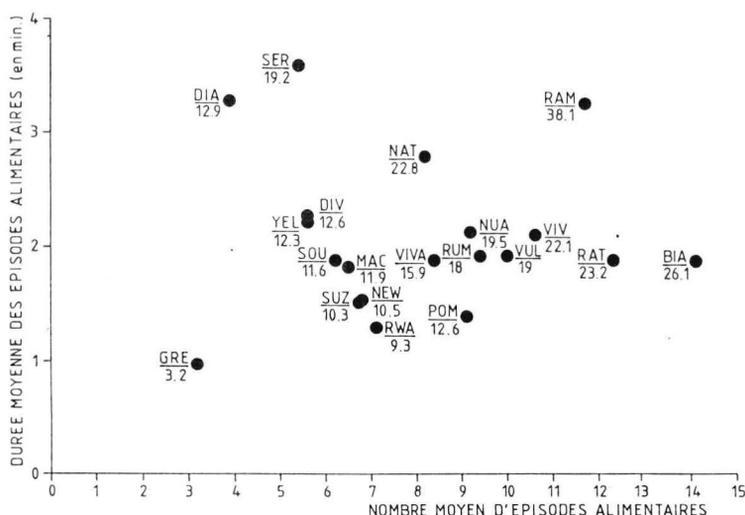


Fig. 13. Durée moyenne (en min) et nombre moyen des épisodes alimentaires, pour chaque sujet (n = 14 par sujet). Les nombres renvoient à la durée moyenne (en min) de l'activité alimentaire.

4.3.2.3. Relation entre les deux structures

Bien sûr, chez tous les individus, la durée moyenne des épisodes de présence sur la zone est supérieure à la durée moyenne des épisodes alimentaires; ce qui n'est guère étonnant, puisque les comportements autres qu'alimentaires interviennent pour une part non négligeable dans le temps qu'un individu passe, sur la zone, lors de chaque séance d'observation (voir 4.4.1.1).

Le nombre moyen des épisodes de présence sur la zone est inférieur à celui des épisodes alimentaires, chez tous les individus, sauf chez VIV. Cette femelle adulte constitue une exception, puisqu'elle présente de nombreux épisodes de présence sur la zone, qui ne comprennent aucune activité alimentaire.

4.3.3. Relation à l'ordre hiérarchique

Le nombre moyen des épisodes de présence sur la zone et des épisodes alimentaires est corrélé de façon positive à l'ordre hiérarchique, établi au niveau du groupe entier des adultes ($r_s = 0,852$; $n = 10$; $p < 0,01$ et $r_s = 0,804$; $n = 10$; $p < 0,01$). Les épisodes de présence et les épisodes alimentaires d'un individu seront d'autant plus nombreux que cet individu occupe une position élevée dans la hiérarchie.

Cette tendance apparaît, également, si l'on considère l'ordre hiérarchique, tel qu'il est mis en évidence à l'intérieur du sous-groupe des mâles et à l'intérieur de celui des femelles.

Chez les mâles, la corrélation entre le nombre moyen des épisodes de présence sur la zone et le rang hiérarchique est de $0,974$ ($n = 5$, $p < 0,05$). Plus un individu est de rang élevé à l'intérieur de son sous-groupe, plus le nombre moyen de ses épisodes alimentaires sera important ($r_s = 0,974$; $n = 5$; $p < 0,05$).

Pour la catégorie des femelles adultes, la corrélation entre l'ordre hiérarchique et le nombre moyen des épisodes de présence est positive, bien que non significative ($r_s = 0,799$; $n = 5$: NS). C'est aussi le cas de la corrélation faisant intervenir le nombre moyen des épisodes alimentaires ($r_s = 0,600$; $n = 5$: NS).

La durée moyenne des épisodes de présence et des épisodes alimentaires n'est pas liée, de façon significative, à l'ordre hiérarchique dans le groupe entier ($r_s = - 0,177$; $n = 10$: NS et $r_s = - 0,288$; $n = 10$: NS). Ces corrélations négatives tendraient à indiquer que, plus un individu est de rang hiérarchique élevé, plus la durée moyenne de ses épisodes de présence sur la zone et de ses épisodes alimentaires est faible.

L'ordre hiérarchique établi à l'intérieur de la catégorie des mâles adultes est en liaison positive, bien que non significative, avec la durée moyenne des épisodes de présence ($r_s = 0,667$; $n = 5$: NS) et avec la durée moyenne des épisodes alimentaires ($r_s = 0,359$; $n = 5$: NS). Ceci suggère que, plus un individu mâle occupe une position hiérarchique élevée à l'intérieur de son sous-groupe, plus il tend à rester et à s'alimenter longtemps, sans interruption, sur la zone alimentaire, lors de chaque séance d'observation.

Chez les femelles adultes, la relation entre l'ordre hiérarchique (tel qu'il apparaît au niveau de leur sous-groupe) et la durée moyenne des épisodes indique la tendance opposée : plus une femelle est de rang hiérarchique élevé, plus ses épisodes de présence sur la zone ($r_s = - 0,820$; $n = 5$: NS) et ses épisodes alimentaires ($r_s = - 1$; $n = 5$; $p < 0,01$) sont de courte durée.

La relation entre l'ordre hiérarchique, établi à l'intérieur de chacune des catégories sexuelles et, d'une part, la durée des épisodes de présence et, d'autre part, la durée des épisodes alimentaires, s'établit de façon opposée chez les mâles et les femelles.

Il n'existe aucune relation significative entre le nombre de poursuites actives et subies en situation alimentaire et d'une part la durée moyenne des épisodes de présence et, d'autre part, la durée moyenne des épisodes alimentaires (GILLEAU, 1986). Les femelles de rang hiérarchique élevé à l'intérieur de leur sous-groupe et les mâles de rang hiérarchique intermédiaire ou bas à l'intérieur de leur catégorie sexuelle ne semblent donc être ni les initiateurs ni les destinataires privilégiés des poursuites (ce qui les aurait amenés, dans un cas comme dans l'autre, à quitter la zone et donc à écourter leurs épisodes de présence et/ou d'alimentation). De toute façon, il est peu probable que les interactions agressives exercent un impact important sur la durée des épisodes de présence ou d'alimentation, étant donné leur taux très faible lors des deux premières heures d'accès à la nourriture (0,2 poursuite par individu).

4.3.4. Conclusion

La structure temporelle de la présence sur la zone et de l'activité alimentaire ne varie pas systématiquement avec l'âge des individus.

Par contre, la durée moyenne des épisodes de présence et d'alimentation est significativement plus élevée chez les femelles adultes que chez les mâles de la même catégorie d'âge.

De plus, la relation entre l'ordre hiérarchique, mis en évidence à l'intérieur de chaque catégorie sexuelle et la durée des épisodes fait apparaître deux tendances opposées selon les sexes : les femelles de haut rang présentent des épisodes de plus courte durée que les femelles de rang hiérarchique bas. L'inverse s'observe chez les mâles, mais de façon moins nette.

4.4. DUREE RELATIVE DE L'ACTIVITE ALIMENTAIRE ET DES COMPORTEMENTS QUI LA CONSTITUENT

Nous allons examiner la part du temps passé sur la zone accordée à l'activité alimentaire et, par rapport à celle-ci, les temps relatifs réservés à chacun des comportements qui constituent cette activité (alimentation au sol, alimentation à la mangeoire, autres comportements alimentaires).

4.4.1. Relation à la classe d'âge et au sexe

4.4.1.1. Durée relative de l'activité alimentaire

Les individus consacrent la majeure partie du temps passé sur la zone à se nourrir. Chez les enfants, l'activité non alimentaire correspond à 21 % du temps qu'ils passent sur la zone. Il faut toutefois remarquer qu'un comportement absent chez les autres individus (être accroché ventralement à la mère) représente 10 % des comportements non alimentaires des enfants.

Nous n'avons pas pu mettre en évidence une relation significative entre la durée relative de l'activité alimentaire et l'appartenance à une classe d'âge :

adultes, juv. 2, juv. 1, enfants [F (3,16) = 2,622 : NS]

adultes, non adultes [F (1, 18) = 0,982 : NS]

adultes, juv. 2, juv. 1 [F (2,15) = 2,631 : NS].

Explorer le plexiglas ou la mangeoire, toiletter un congénère, ou tout simplement être inactif et regarder autour de soi, constituent les principaux comportements non alimentaires, auxquels il convient d'ajouter les comportements ludiques chez les non adultes.

4.4.1.2. Durée relative des différents comportements alimentaires

Consommer sur place de la nourriture récoltée sur le sol constitue le comportement alimentaire privilégié des adultes, aussi bien que des non adultes (fig. 14). Ce comportement représente, en effet, 80 % de l'activité alimentaire des adultes et 90 % de celle des non adultes. Le comportement d'alimentation à la mangeoire tient cependant une part non négligeable dans l'activité alimentaire, tout particulièrement chez les femelles adultes (fig. 14).

On peut qualifier les autres comportements alimentaires de marginaux, dans la mesure où ils n'interviennent que de façon mineure dans l'activité alimentaire globale (0,66 % chez les adultes; 2,1 % chez les juv. 2; 0,53 % chez les juv. 1 et 1,9 % chez les enfants). Les comportements d'alimentation différés en constituent l'essentiel.

Aucune relation significative n'a pu être dégagée entre la durée relative du comportement d'alimentation par collecte au sol et l'appartenance à une classe d'âge :

adultes, juv. 2, juv. 1, enfants [F (3,16) = 0,755 : NS]

adultes, non adultes [F (1,18) = 1,852 : NS]

adultes, juv. 2, juv. 1 [F (2,15) = 0,832 : NS].

La durée relative du comportement d'alimentation à la mangeoire n'est pas, non plus, en relation significative à la classe d'âge :

adultes, juv. 2, juv. 1, enfants [F (3,16) = 0,826 : NS]

adultes, non adultes [F (1,18) = 2,222 : NS]

adultes, juv. 2, juv. 1 [F (2,15) = 0,875 : NS].

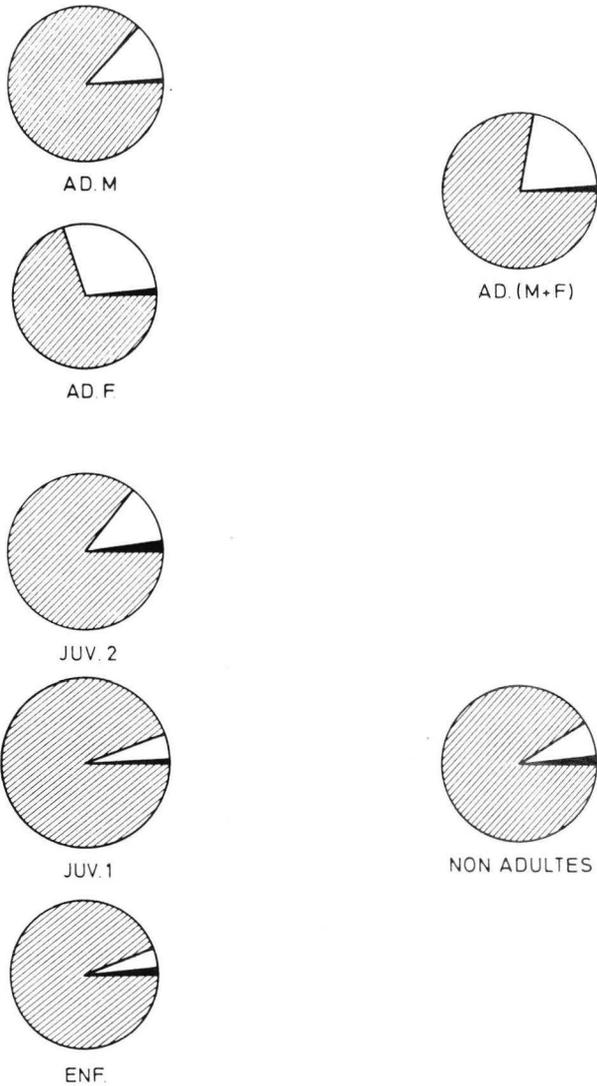


Fig. 14. Durée relative de l'activité alimentaire et des comportements qui la constituent pour chaque classe d'âge et, chez les adultes, pour chaque catégorie sexuelle. Le diamètre des cercles est proportionnel au pourcentage de temps passé sur la zone consacré à l'alimentation. La surface hachurée est proportionnelle à la durée relative du comportement d'alimentation par collecte au sol, la surface blanche est proportionnelle à la durée relative du comportement d'alimentation à la mangeoire, la surface noire est proportionnelle à la durée relative des autres comportements alimentaires (ad. mâles : $n = 5$, ad. femelles : $n = 5$, juv. 2 : $n = 4$, juv. 1 : $n = 4$, enf. : $n = 2$).

Par contre, la durée relative des comportements alimentaires marginaux semble être liée à l'appartenance à la classe d'âge adultes ou non adultes [$F(1,18) = 4,43$; $p < 0,05$]. Ces comportements interviennent significativement davantage dans l'activité alimentaire des non adultes que dans celle des adultes. A l'intérieur de la catégorie des non adultes, les juv. 2 et les enfants consacrent à ce comportement une partie plus importante de leur "temps alimentaire" que les juv. 1 :

juv. 2, juv. 1, enfants [$F(2,7) = 4,768$; $p < 0,05$]

juv. 2, juv. 1 [$F(1,6) = 6,18$; $p < 0,05$]

juv. 2, enfants [$F(1,4) = 5,38$: NS]

juv. 1, enfants [$F(1,4) = 6,01$; $p < 0,05$].

Nous n'avons pu mettre en évidence aucune différence intersexuelle chez les adultes, quant à la durée relative du comportement d'alimentation par collecte au sol [$F(1,8) = 1,132$: NS], la durée relative du comportement d'alimentation à la mangeoire [$F(1,8) = 1,104$: NS] et celle des comportements marginaux [$F(1,8) = 1,936$: NS].

4.4.2. Niveau individuel

La part relative, chez un individu, des comportements alimentaires considérés nous permet de dégager des "profils" (fig. 15).

a. La plupart des animaux privilégient, de façon manifeste, l'alimentation par collecte au sol.

POM, MAC, YEL, DIA et SER en sont les exemples les plus évidents chez les adultes. Citons VUL, SUZ, NUA chez les juv. 2, RUM, VIVA et SOU chez les juv. 1, et les deux enfants RWA et NEW.

NUA et RWA sont, avec RAT, les seuls individus chez lesquels les comportements alimentaires marginaux interviennent pour plus de 2 %, dans le temps consacré à l'alimentation, lors de chaque séance.

b. Consommer sur place de la nourriture ramassée sur le sol est plus qu'un comportement alimentaire privilégié chez GRE. Cet animal adopte, en effet, exclusivement ce mode d'alimentation lors des deux premières heures de disponibilité de la nourriture.

DIV (juv. 1) se rapproche de ce "profil", dans la mesure où l'alimentation à la mangeoire ne représente que 0,2 % de la durée moyenne de son activité alimentaire.

c. Si le comportement d'alimentation par collecte au sol constitue le mode alimentaire privilégié des individus suivants (BIA, NAT, RAM (adultes) et RAT (Juv. 2), l'alimentation à la mangeoire n'est pas négligée : elle représente entre 20 et 46 % de la durée moyenne de l'activité alimentaire de ces individus.

d. Enfin, un seul animal - VIV (ad. femelle) - privilégie, de façon nette, l'alimentation à la mangeoire qui intervient pour plus de 70 % dans le temps voué, chaque séance, à la prise et à la consommation de nourriture.

4.4.3. Relation à l'ordre hiérarchique

Le pourcentage du temps passé sur la zone, consacré à l'alimentation, tend à être corrélé négativement à l'ordre hiérarchique établi pour le groupe entier des individus adultes ($r_s = - 0,49$; $n = 10$: NS). Bien que cette corrélation se soit pas significative, elle tend à indiquer que, plus un

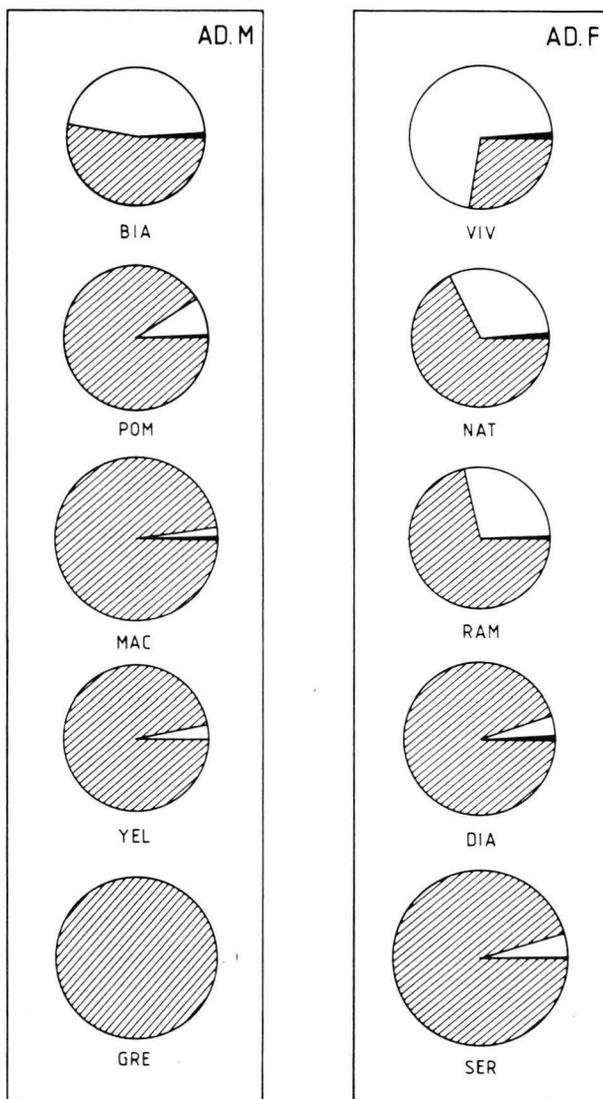


Fig. 15. Durée relative de l'activité alimentaire et des comportements qui la constituent pour chaque sujet (n = 14 par sujet) (voir fig. 14 pour explication).

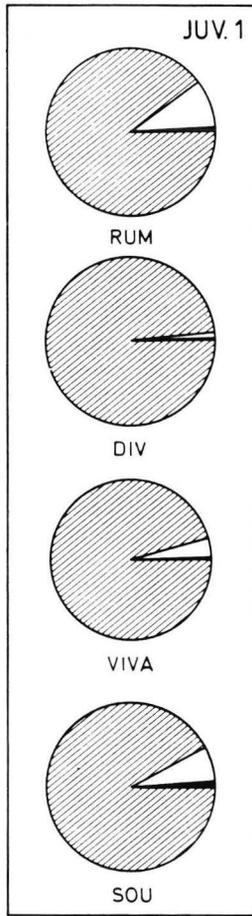
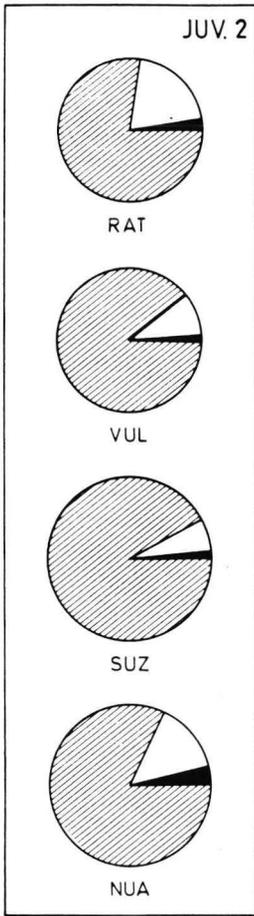
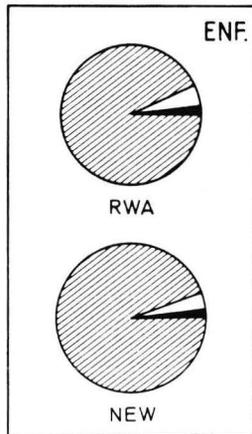


Fig. 15 (suite)



individu est de rang hiérarchique élevé, plus il consacre une part importante du temps qu'il passe sur la zone à des comportements autres qu'alimentaires. Cette tendance se retrouve à l'intérieur du sous-groupe des mâles ($r_s = -0,46$; $n = 5$: NS), et tout particulièrement à l'intérieur de celui des femelles ($r_s = -1$; $n = 5$; $p < 0,01$).

D'autre part, plus un animal occupe une position élevée dans la hiérarchie du groupe des adultes, plus il privilégie l'alimentation à la mangeoire parmi les comportements alimentaires possibles ($r_s = 0,683$; $n = 10$; $p < 0,05$). Il en va de même si l'on considère séparément l'ordre hiérarchique chez les mâles ($r_s = 0,820$; $n = 5$: NS) et chez les femelles adultes ($r_s = 0,974$; $n = 5$; $p < 0,05$).

4.4.5. Conclusion

Tous les animaux consacrent la majeure partie du temps passé sur la zone à s'alimenter. La durée relative de l'activité alimentaire ne varie pas systématiquement avec l'âge des individus, ni avec le rang hiérarchique chez les adultes, bien que les animaux de haut rang tendent à consacrer, plus que les autres, une part importante du temps qu'ils passent sur la zone à des comportements autres qu'alimentaires (toiletter un congénère, être inactif et regarder autour de soi, manipuler le dispositif expérimental). Ceci est, tout particulièrement, évident à l'intérieur de la catégorie des femelles adultes.

Un mode d'alimentation marginal (comportements alimentaires différés) caractérise les non adultes, principalement les juv. 2 et les enfants. L'alimentation par collecte au sol est cependant le mode de prise et de consommation privilégié de tous les individus.

L'alimentation à la mangeoire intervient, pour une part moindre, dans l'activité alimentaire globale, et tend à être utilisée davantage par les individus de rang hiérarchique élevé chez les adultes. L'analyse à un niveau individuel révèle, une fois encore, deux "extrêmes". D'une part, VIV (individu de haut rang) est le seul animal à privilégier le mode d'alimentation à la mangeoire, et d'autre part GRE (situé dans le bas de la hiérarchie) s'alimente exclusivement des granulés ramassés sur le sol.

4.5. DESCRIPTION DES RELATIONS DE TOLERANCE MUTUELLE EN PERIODE ALIMENTAIRE

Vu la méthode d'observation utilisée (observation centrée sur les animaux présents sur la zone alimentaire), tous les individus n'ont pas été observés pendant le même laps de temps. Il ne nous était donc pas possible d'appliquer la méthode de traitement des données employée par LEPOIVRE et PALLAUD (1983) pour représenter les relations affiliatives en période alimentaire.

Elles sont évaluées par le coefficient de similarité de DICE (1945), employé par MORGAN et al. (1976), dans le cadre de l'analyse typologique.

Ce coefficient est appliqué ici à la coprésence de deux individus sur la zone alimentaire.

$$\text{Il est donné par la formule : } \frac{XY}{X + Y} \times 100$$

où XY représente le nombre de périodes de 30 secondes pendant lesquelles X et Y ont été simultanément présents sur la zone alimentaire,
où X est le nombre de périodes de 30 secondes au cours desquelles la présence de X a été relevée sur la zone alimentaire,
et Y le nombre de périodes de 30 secondes au cours desquelles la présence de Y a été notée sur la zone alimentaire.

On obtient ainsi (**tabl. 10**) un indice pour chaque couple d'individus. Cet indice varie de 0 à 500. Il est alors possible de déterminer quels sont les partenaires privilégiés de tel ou tel animal en période alimentaire.

Cependant, par la quantité même d'informations qu'il apporte, un tel tableau est difficile à interpréter globalement. Il convient d'en simplifier la lecture par la construction d'un arbre d'étendue maximale ("maximum spanning tree" - MORGAN et al., 1976), qui offre une représentation visuelle de la liaison la plus forte de chaque individu. Cet arbre est obtenu en ne tenant compte pour chaque individu que de la valeur maximale de l'indice obtenu. Le congénère ainsi concerné sera le partenaire préférentiel lors de la période alimentaire.

4.5.1. Relations de tolérance mutuelle au niveau du groupe

Tous les individus sont réunis en un seul groupe au niveau de tolérance 91 (**fig. 16**).

Le niveau 175 entraîne l'exclusion de deux individus, GRE et SER, dont nous reparlerons par la suite, et structure le reste du groupe en deux ensembles :

a. YEL, MAC, SUZ, SOU, POM, DIA et DIV

b. VIVA, VUL, NAT, NEW, RAT, RUM, NUA, RAM, RWA, BIA et VIV.

Le premier ensemble est constitué de trois mâles adultes, YEL, MAC et POM, d'une femelle adulte, DIA, très fortement liée à POM, et de sa fille DIV. Deux juvéniles (frère et soeur) SOU et SUZ s'associent aux individus précités, par l'intermédiaire de MAC.

Le second ensemble, plus important, ne comporte qu'un mâle adulte, BIA, lié à deux femelles adultes, VIV et RAM. La troisième femelle adulte de cet ensemble, NAT, est au centre d'une large "commensalité". S'il n'est pas étonnant que sa descendance (NUA et NEW) soit souvent présente sur la zone en sa compagnie, le fait que cette femelle soit en oestrus explique probablement pourquoi elle constitue le partenaire alimentaire préférentiel des deux grands juvéniles, RAT et NUA.

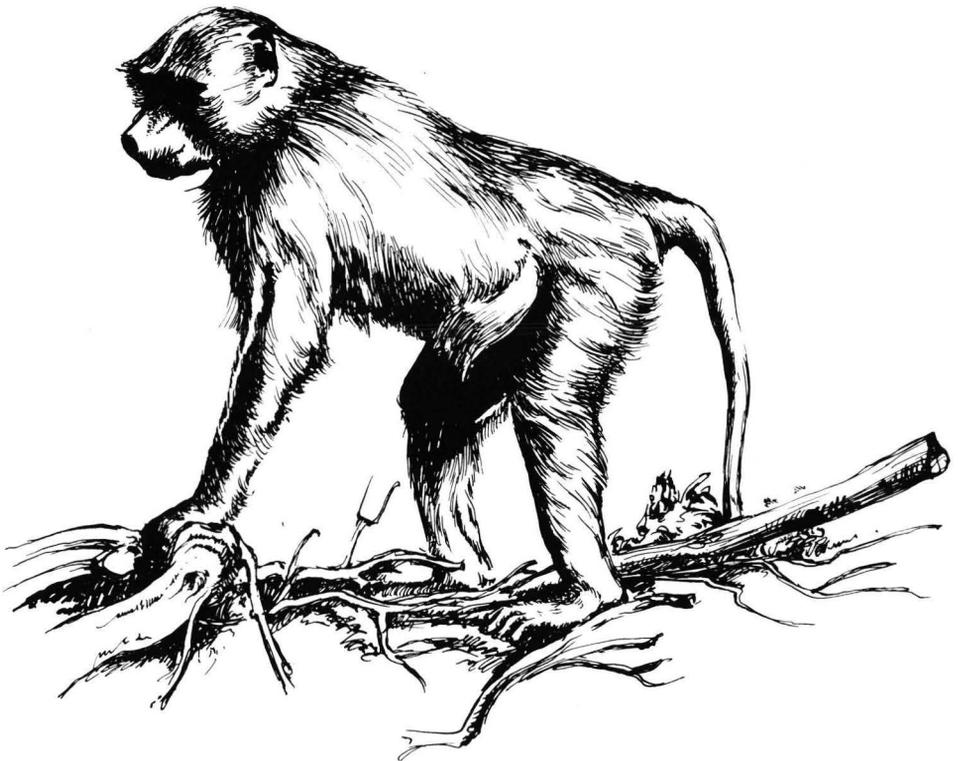
Nous pouvons remarquer (**tabl. 10** et **fig. 16**) que le commensal privilégié des enfants (RWA et NEW) est sans conteste la mère.

Pour trois des quatre jeunes juvéniles, le compagnon préférentiel est la mère [cas de DIV (premier ensemble) ou un membre de la fratrie, en l'occurrence le frère aîné, pour RUM et VIVA (deuxième ensemble)]. SOU constitue l'exception, en privilégiant un mâle adulte MAC.

Chez les grands juvéniles, seul NUA est présent sur la zone alimentaire avec sa mère (NAT) plus souvent qu'avec n'importe quel autre individu. RAT et VUL sont aussi fortement liés à NAT. Quant à SUZ, sa présence sur la zone coïncide le plus souvent avec celle de MAC.

Tabl. 10. Indices de coprésence sur la zone alimentaire.

	BIA	POM	MAC	YEL	GRE	VIV	NAT	RAM	DIA	SER	RAT	VUL	SUZ	NUA	RUM	DIV	VIV	SOU	RWA	NEW
BIA	/	46	14	27	0	191	53	179	80	71	179	124	3	132	92	81	86	56	56	78
POM		/	205	149	37	43	79	88	343	144	67	82	155	139	100	137	72	99	77	51
MAC			/	253	22	22	34	63	140	112	52	70	201	95	76	95	69	180	53	17
YEL				/	91	48	51	22	142	109	50	56	123	109	68	97	57	146	50	37
GRE					/	22	0	0	31	23	4	13	25	8	9	42	26	40	0	44
VIV						/	81	134	54	72	141	158	18	112	115	40	129	99	50	40
NAT							/	217	81	151	192	239	62	187	152	100	144	85	101	227
RAM								/	57	116	186	185	97	160	167	100	99	101	176	90
DIA									/	154	48	86	114	102	62	183	85	84	58	21
SER										/	137	153	127	159	115	120	134	138	61	31
RAT											/	94	42	182	189	94	101	119	95	86
VUL												/	74	176	157	106	177	97	87	105
SUZ													/	107	115	134	56	143	76	30
NUA														/	167	116	79	113	86	111
RUM															/	79	101	97	53	57
DIV																/	70	47	104	77
VIVA																	/	172	56	95
SOU																		/	83	100
RWA																			/	77
NEW																				/



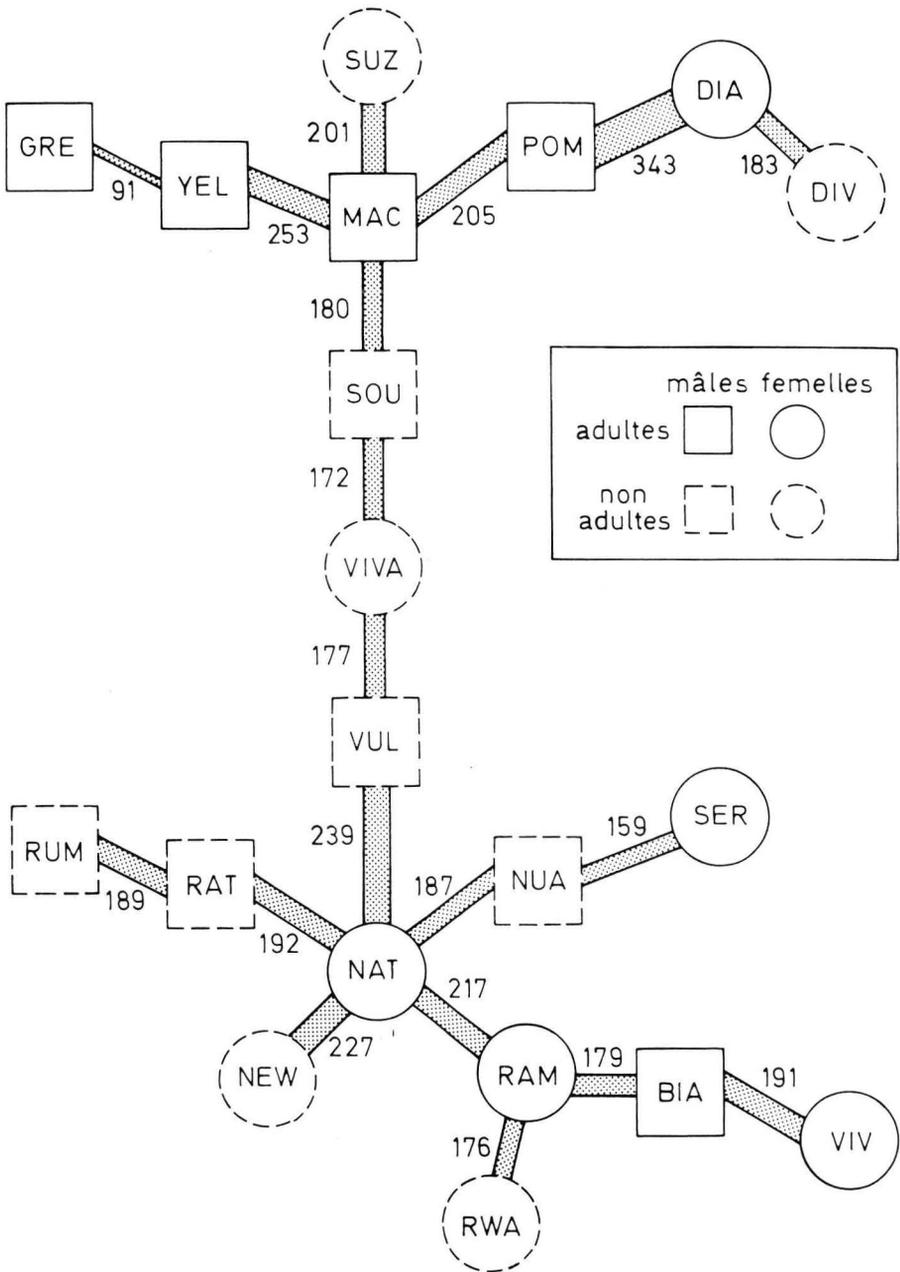


Fig. 16. Arbre d'étendue maximale permettant de visualiser le partenaire alimentaire préférentiel de chaque individu. Plus le trait reliant deux individus est épais, plus ces deux animaux sont souvent présents ensemble sur la zone alimentaire. Les nombres indiquent les valeurs correspondantes de l'indice de coprésence.

Néanmoins, tous les non adultes sont intégrés dans un ensemble où figure également leur mère. Seuls SUZ et SOU font exception. Cet état de chose est probablement le corollaire du cas particulier que constitue leur mère SER.

On hésite, en effet, à qualifier la relation qui unit SER à NUA de préférentielle (valeur relativement faible de l'indice). SER se distingue, de surcroît, par une dispersion de ses relations de tolérance (trois autres animaux, DIA, VUL et NAT (tabl. 10) sont liés à elle à un degré de tolérance très proche de celui qui caractérise sa relation à NUA. De plus, parmi tous les adultes, SER présente le nombre le plus grand d'indices supérieurs à 100). En somme, SER tolère (et est tolérée par) un grand nombre d'individus, mais elle n'a pas vraiment de partenaires alimentaires privilégiés. En miroir, elle n'est la partenaire privilégiée d'aucun individu, cas unique chez les adultes si l'on excepte GRE. Ce dernier est, tout simplement, un individu exclu du reste du groupe, lors du nourrissage.

4.5.2. Relation de tolérance mutuelle au niveau du groupe des adultes

Une fois encore, tous les individus sont réunis en un seul groupe au degré 91 (fig. 17).

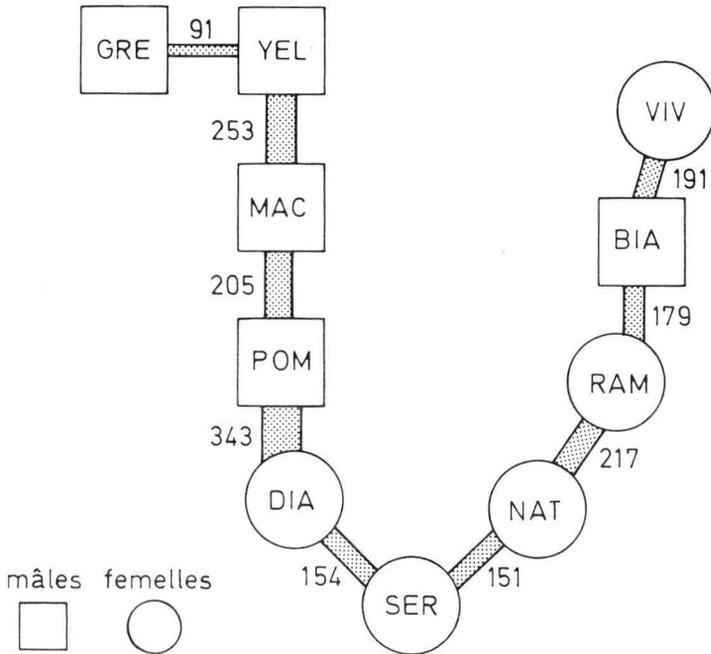


Fig. 17. Arbre d'étendue maximale permettant de visualiser le partenaire alimentaire préférentiel de chaque individu adulte. Plus le trait reliant deux individus est épais, plus ces deux animaux sont souvent présents ensemble sur la zone alimentaire. Les nombres indiquent les valeurs correspondantes de l'indice de coprésence.

Le niveau de tolérance 175 scinde le groupe en deux ensembles, dont sont exclus GRE et SER.

- a. Trois mâles (YEL, MAC et POM) et une femelle (DIA) forment le premier de ces ensembles. Tous ces individus sont, de plus, liés entre eux à un niveau supérieur à 140 dans tous les cas. Nous pouvons donc considérer qu'ils constituent un sous-groupe relativement cohérent en période alimentaire.
- b. Le second ensemble est composé d'un mâle BIA, et de trois femelles, VIV, RAM et NAT. Si BIA entretient des relations privilégiées avec VIV et RAM, elles-même liées, mais à un degré moindre (134), NAT n'est liée ni à BIA ni à VIV lors de l'alimentation (voir **tabl. 10**).

La non-sélectivité de SER dans le choix des partenaires alimentaires s'illustre ici de façon nette. Cet individu oscille, pourrait-on dire, entre les deux ensembles, mais n'est intégré à aucun d'eux, au niveau de tolérance considéré.

GRE, de nouveau, est exclu du corps principal du groupe lors de l'alimentation.

4.5.3. Comparaison à la structure affiliative

Malgré la différence des méthodes et des analyses utilisées, il est intéressant d'examiner si la structure affiliative, décrite en situation de repos, se reflète dans les relations de tolérance mutuelle telles qu'elles apparaissent lors de l'alimentation. Les critères employés (temps actif passé avec un congénère et présence simultanée sur la zone alimentaire) supposent, tous deux, une proximité interindividuelle importante.

Les individus POM, MAC, YEL et DIA, liés entre eux en situation de repos, forment également un ensemble cohérent lors de l'alimentation. On remarque aussi que la présence de GRE sur la zone coïncide le plus souvent avec celle de YEL, un des individus auxquels il est le plus fortement lié en période non alimentaire. La seule modification majeure concernant les membres de cet ensemble a trait à DIA : elle entretient des relations préférentielles positives avec VIV en situation de repos mais elle apparaît, sur la zone, peu souvent en sa compagnie (indice = 54). Les partenaires alimentaires privilégiés par VIV sont les individus auxquels elles est liée dans un contexte différent, c'est-à-dire BIA et RAM.

Il y a, par contre, un bouleversement quant aux relations des individus suivants : BIA, NAT, RAM et SER. En situation de repos, les relations privilégiées de BIA se distribuent entre trois femelles, NAT, VIV et SER, qui ne sont aucunement liées entre elles. Ce réseau se modifie considérablement en période alimentaire : NAT et SER ne représentent pas des partenaires préférentielles, BIA leur préfère non seulement VIV, mais également RAM et DIA, deux femelles avec lesquelles il n'est pas lié en situation de repos mais avec lesquelles, par contre, VIV est liée. NAT et RAM sont souvent ensemble lors de l'alimentation. Ceci contraste avec ce qui est observé en situation de repos (aucun lien entre elles). Quant à SER, ses relations "privilégiées" en période alimentaire s'adressent à deux femelles, DIA et NAT, avec lesquelles elle n'a aucun lien positif, en situation de repos.

Les relations de tolérance mutuelle, entre adultes, en période alimentaire, ne sont donc pas le reflet identique des relations affiliatives, en situation de repos. Bien sûr, une certaine similitude apparaît. Ainsi des

individus (POM, DIA, YEL, MAC et même GRE), dont les relations affiliatives en situation de repos sont très importantes s'alimentent très souvent ensemble. Les dissimilitudes sont également nombreuses. Pour en rendre compte, nous pouvons faire intervenir un second niveau de relations : les relations hiérarchiques. Le rang peut jouer dans le sens de l'exclusion ou de la tolérance. Ici, il semble intervenir dans le sens d'une plus grande tolérance, en situation alimentaire, pour NAT et RAM, peu liées entre elles en situation de repos mais de rang hiérarchique proche. Enfin, nous pouvons ajouter un troisième niveau de relations : les relations triadiques. Certains individus pourraient jouer le rôle de "repoussoir". Par exemple, VIV jouerait ce rôle, en situation alimentaire, viv-à-vis de NAT et SER, ce qui expliquerait la faible "commensalité" de ces deux femelles avec BIA, individu auquel elles sont pourtant très liées en situation de repos.

4.5.4. Conclusion

La description des relations de tolérance mutuelle en période alimentaire met en évidence un réseau de "commensalité" qui a sa propre construction et sa propre cohérence, bien qu'il ne soit pas totalement dissemblable de la structure affiliative, telle qu'elle apparaît en situation de repos.

5. DISCUSSION

Nous allons passer en revue les différents aspects de l'activité alimentaire envisagés, en relation avec le rang hiérarchique*, le sexe et les relations affiliatives des individus adultes, ainsi qu'en regard de l'âge des individus. Au fur et à mesure de l'exposé, nous confronterons nos résultats aux données de la littérature.

5.1. INFLUENCE DE L'AGE

Les non adultes accèdent à la nourriture avant les adultes. Ils débent, en effet, très fréquemment leur activité alimentaire par un comportement qui consiste à s'emparer des granulés et à quitter la zone alimentaire (comportement d'alimentation hors zone). Cette stratégie leur permet d'avoir très rapidement accès à la nourriture, tout en minimisant les risques d'interférence avec des individus adultes.

La durée moyenne et la structure temporelle de l'activité alimentaire ne varient pas systématiquement avec l'âge. Toutefois on note chez les non adultes une corrélation positive entre la durée moyenne de l'activité alimentaire et le poids. Il est vrai que pour ces animaux (et jusqu'à l'âge de 3 ans et demi environ) âge et poids sont étroitement liés et indépendants de la variable sexe.

* Lorsque, dans la suite du texte, nous parlons d'individus de haut rang, nous nous référons à l'ordre hiérarchique établi pour le groupe entier des adultes. Lorsque nous jugeons utile de considérer séparément l'ordre hiérarchique établi pour chacune des catégories sexuelles, nous précisons alors "rang hiérarchique à l'intérieur du sous-groupe des mâles" versus "à l'intérieur du sous-groupe des femelles".

Bien que le mode d'alimentation privilégié des non adultes soit, comme chez les adultes, l'alimentation par collecte au sol, l'alimentation différée (comportements qui consistent à s'emparer de nourriture et à s'écarter, légèrement, à l'approche d'un congénère, avant de la consommer) intervient davantage dans l'activité alimentaire des non adultes que dans celle des adultes. Les juv. 2 et les enfants tout particulièrement, ont souvent recours à ce mode d'alimentation, qui peut également être interprété comme une stratégie qui minimise les risques d'interactions agressives avec des congénères, et qui permet à ces individus de rester sur la zone et de continuer à manger.

5.2. INFLUENCE DE L'ORDRE HIERARCHIQUE

Selon DEAG (1977), les individus de haut rang consomment davantage de nourriture en un temps donné parce que, en tant que vainqueurs des interactions agonistiques, ils ont :

- a. un accès prioritaire à la nourriture,
- b. des épisodes alimentaires de longue durée,
- c. un temps de recherche de la nourriture peu important.

Seules les deux premières variables peuvent intervenir ici. Nous allons examiner ces deux aspects de l'activité alimentaire (accès prioritaire à la nourriture et durée des épisodes) en relation avec le rang hiérarchique.

L'ordre hiérarchique est assez bien reflété, chez *Papio papio* en captivité, par l'ordre d'accès à la nourriture. Le haut rang confère donc l'accès prioritaire aux aliments. Les individus dominants sont en effet les premiers à s'alimenter, comme le rapportent, d'ailleurs, la plupart des recherches de terrain et de laboratoire (CLARK et DILLON, 1973a; SOUTHWICK et al., 1976; DITTUS, 1977, 1979; POST et al., 1980).

Une analyse plus approfondie fait également apparaître, dans la situation alimentaire décrite ici, des différences liées au rang, quant au mode initial d'accès à la nourriture. Ainsi, l'individu dominant (BIA) débute exclusivement son activité alimentaire en puisant dans la mangeoire. L'individu de rang 2 (VIV) modifie, au fil des séances, son premier comportement alimentaire, qui consiste, un jour, à s'alimenter à la mangeoire, et le lendemain, à se nourrir par collecte au sol. Il varie ainsi sa stratégie, ajustant son comportement à la situation de disponibilité de la nourriture, qui dépend des congénères présents sur la zone alimentaire et de celui qui, éventuellement, monopolise l'accès à la mangeoire. A l'opposé, tout le reste du groupe des adultes (hormis l'individu de rang hiérarchique le plus bas : GRE) débute exclusivement son activité alimentaire par la collecte au sol. GRE enfin, présente une stratégie encore différente. Pour s'assurer relativement rapidement une ingestion de nourriture tout en minimisant les risques d'interactions agressives avec des congénères, il amorce, occasionnellement, son activité alimentaire par un comportement d'ailleurs caractéristique des non adultes, qui consiste à s'emparer de nourriture et à quitter la zone alimentaire (comportement d'alimentation hors zone).

Une étude qui tient compte de la diversité des modes d'accès aux aliments apporte, bien sûr, plus d'informations que les tests classiques de priorité d'accès à la nourriture qui se bornent à enregistrer qui se nourrit d'abord et qui agresse qui (VARLEY et SYMMES, 1966; BOELKINS, 1967; SOUTHWICK, 1967; CLARK et DILLON, 1973b; RICHARDS, 1974).

La plupart de ces recherches font, d'ailleurs, état d'interactions agressives nombreuses, en situation alimentaire. Les individus dominants menacent, poursuivent ou attaquent les individus dominés afin de leur interdire l'accès à la source de nourriture ou de les supplanter. SOUTHWICK (1967) remarque que ces interactions agressives sont encore plus nombreuses, en conditions de non dispersion des ressources.

A l'opposé, nous n'observons que peu d'interactions agressives, en conditions de nourriture localisée, chez des babouins captifs. Confrontés aux mêmes types de résultats lors d'études sur les comportements alimentaires de macaques, IMANISHI (1957), SINGH (1969), et RICHARDS (1974) concluent qu'un ordre hiérarchique strict instaure un ordre stable d'accès à la nourriture, qu'aucun individu ne transgresse. ROWELL (1966) ajoute que les individus dominants ont tout simplement la préséance et que leur position hiérarchique et alimentaire est, en quelque sorte, renforcée par la "déférence" des individus dominés à leur égard. Nous pouvons, de plus, invoquer un facteur qui rendrait également compte du taux faible d'interactions agressives observé ici, à savoir la nature de la nourriture. Une nourriture (granulés) dont les animaux sont peu friands est, en effet, une condition peu propice à l'expression de manifestations agressives (BELZUNG et ANDERSON, 1986). Il serait donc intéressant d'étudier les manifestations de la compétition alimentaire, en conditions de nourriture favorite (bananes, pommes) et en conditions de nourriture peu appréciée (carottes, granulés).

Le second avantage que pourrait, selon DEAG (1977), procurer le haut rang, consiste en des épisodes alimentaires de longue durée. Les individus dominants seraient, en effet, moins souvent interrompus que les autres et auraient ainsi la possibilité de s'alimenter, de façon continue, pendant de plus longues périodes.

Chez *Papio papio*, en captivité, les individus de rang hiérarchique élevé ne se nourrissent pas, sans interruption, plus longtemps que les individus dominés lors des deux premières heures de disponibilité de la nourriture.

Il existe, par contre, une différence intersexuelle nette, quant à la durée des épisodes alimentaires et, de façon plus large, quant à la structure temporelle de l'activité alimentaire, c'est-à-dire la façon dont les animaux fractionnent le temps consacré à l'alimentation en épisodes.

5.3. INFLUENCE DU SEXE

5.3.1. Différence intersexuelle dans la structure temporelle de l'activité alimentaire

Si les mâles et les femelles adultes présentent un nombre moyen équivalent d'épisodes alimentaires lors de chaque séance d'observation, la durée moyenne de ces épisodes est supérieure chez les femelles, ce qui donne une durée moyenne de l'activité alimentaire également plus élevée.

De plus, la relation entre l'ordre hiérarchique établi à l'intérieur de chaque catégorie sexuelle et la durée moyenne des épisodes alimentaires indique deux tendances opposées selon les sexes. Plus un mâle est de rang hiérarchique élevé à l'intérieur de son sous-groupe, plus la durée de ses épisodes d'alimentation tend à être élevée. Le phénomène inverse s'observe chez les femelles : plus une femelle est de haut rang à l'intérieur de son sous-groupe, plus ses épisodes alimentaires sont de courte durée.

A notre connaissance, aucune étude fouillée en milieu captif n'a abordé la question. Nous confronterons donc nos résultats, avec toute la prudence qui s'impose, aux recherches réalisées en milieu naturel. POST (1981), dans une étude chez *Papio cynocephalus* établit que les épisodes alimentaires sont de plus longue durée chez les mâles que chez les femelles. Cette dissimilitude est en fait le résultat de réponses différentes selon les sexes à la compétition alimentaire directe et indirecte. Ces réponses font intervenir des différences dans le choix des sites de nourriture et dans le régime alimentaire. Comme ces variables n'entrent pas en jeu dans une étude réalisée en captivité, nous ne pouvons pas entamer de comparaison.

Par contre, lorsque les différences intersexuelles dans le régime alimentaire sont négligeables, ce qui permet la comparaison avec une étude en milieu captif, les femelles adultes de *Papio cynocephalus* (POST et al., 1980) s'alimentent sans interruption pendant de plus longues périodes que leurs congénères mâles. La relation entre l'ordre hiérarchique à l'intérieur de chaque sous-groupe et la durée des épisodes alimentaires s'établit, également, de façon inverse pour les deux sexes. Nos résultats confirment ceux de POST et al. Nous adopterons donc leur prudente conclusion : un facteur autre que le rang hiérarchique exercerait une influence importante sur la durée des épisodes alimentaires et ce, d'une façon différente selon le sexe.

Les femelles ont, cependant, des contraintes que n'ont pas les mâles : les soins à apporter à la progéniture. Elles doivent, en effet, divertir une partie de leur temps aux soins maternels. L'attention constante que requiert un jeune enfant pourrait donc moduler la durée des épisodes alimentaires des mères. Dès lors, si leur comportement était en premier lieu déterminé par de telles contraintes, on pourrait s'attendre à constater des épisodes alimentaires de durée semblable chez les animaux ayant des enfants de même âge.

Quatre des femelles ont des enfants dont l'âge est inférieur à un an. Deux d'entre elles, RAM et NAT, ont des filles âgées d'environ 7 mois, RWA et NEW, qui sont à la période critique de l'enfance que constitue le début du sevrage auquel la mère participe activement, en ne répondant pas aux sollicitations de l'enfant. Par exemple, elle le repousse lorsqu'il veut monter sur son dos ou l'ignore lorsqu'il émet des cris de détresse. Il est donc peu probable que le comportement de RAM et NAT soit en premier chef subordonné à celui de leur enfant. Les deux femelles suivantes : VIV et DIA, ont des enfants plus jeunes (VIE : 5 mois et DOW : 2 mois) auxquels elles accordent une attention constante (accourent à leurs cris ou encore s'écartent en emportant l'enfant, lorsqu'un trop grand nombre d'individus se pressent autour de lui). VIV et DIA présentent, pourtant, des épisodes alimentaires de durées différentes. DIA s'alimente longtemps sans interruption. VIV, à l'opposé, présente des épisodes de courte durée. On peut aussi imaginer que DIA soit une mère "laissez-faire" et VIV une mère "restrictive", qui écourterait souvent son activité alimentaire, afin de s'occuper de VIE. Nous n'irons pas plus loin dans cette problématique de la régulation du comportement de la mère par l'enfant, qui, comme le souligne ALTMANN (1980), exige une étude longitudinale et une connaissance de la "personnalité" de la mère.

Nous pouvons, par contre, examiner de façon plus approfondie la différence intersexuelle dans la structure temporelle de l'activité alimentaire. Comparons, par exemple, comment deux individus (une femelle DIA et un mâle POM), fractionnent le temps (environ 12,5 min) qu'ils consacrent, lors de chaque séance, à l'alimentation. Le premier présente des épisodes alimentaires peu nombreux (4 en moyenne) mais de longue

durée (supérieure à 3 min), le second des épisodes de courte durée (inférieure à 1,5 min), mais plus nombreux (9 en moyenne). Il n'est malheureusement pas possible de comparer ainsi deux à deux tous les individus adultes, puisque la durée moyenne de l'activité alimentaire varie d'un animal à l'autre. De façon grossière, on pourrait, pourtant, distinguer deux sortes de stratégies dans la façon de répartir le temps réservé à un certain type d'activité (alimentaire ici). Le premier type de stratégie (dont POM et aussi BIA sont les meilleurs exemples) consiste en une alimentation intermittente, fréquemment interrompue (soit l'animal s'engage dans des comportements autres qu'alimentaires, soit il quitte la zone). Le second type de stratégie qu'illustrent DIA et SER serait la suivante : "attendre le moment favorable pour pénétrer sur la zone alimentaire, y rester le plus de temps possible et consacrer ce temps à des comportements exclusivement alimentaires". Ces deux femelles (DIA tout particulièrement) pénètrent, en effet, relativement tard sur la zone et, par conséquent, s'engagent tard dans une activité alimentaire. Cependant, une fois sur la zone, elles y restent longtemps et réservent alors principalement leur temps à l'alimentation (les comportements autres qu'alimentaires ne représentent que 10 %, environ, du temps qu'elles passent sur la zone, lors de chaque séance d'observation).

5.3.2. Différence intersexuelle dans la durée moyenne de l'activité alimentaire

La différence intersexuelle dans la structure temporelle de l'activité alimentaire donne évidemment lieu à une différence intersexuelle dans la durée moyenne de cette même activité. Les femelles adultes de *Papio papio* s'alimentent, en moyenne, deux fois plus longtemps que les mâles de la même catégorie d'âge, lors de chaque séance d'observation. Si l'on suppose que les différences intersexuelles dans le taux de préhension sont négligeables, comme le suggèrent les observations de RHINE et WESTLUND (1978), POST et al. (1980), POST (1981), les femelles ingèrent donc davantage que les mâles, lors des deux premières heures de disponibilité de la nourriture, ce qui, chez une espèce où le dimorphisme sexuel est très prononcé, revient à dire que les femelles ingèrent beaucoup plus par unité de poids corporel. Ces résultats sont en accord avec ceux rapportés par RHINE et WESTLUND (1978), ALTMANN (1980), POST et al. (1980), POST (1981) sur *Papio cynocephalus* en milieu naturel.

ALTMANN (1980) émet l'hypothèse que, chez les femelles adultes, les différences liées au rang hiérarchique dans la quantité de nourriture ingérée doivent être minimales si on les compare aux différences causées par le stade du cycle reproducteur des femelles. Les femelles gestantes ou allaitantes consacrent, en effet, beaucoup plus de temps à s'alimenter que les autres (ALTMANN, 1980; POST et al., 1980; POST, 1981; chez *Papio cynocephalus*). Chez *Papio papio* en captivité, il n'existe pas de relation significative entre le rang hiérarchique à l'intérieur du sous-groupe des femelles et la durée moyenne de l'activité alimentaire. Toutefois, la mise en relation de cette durée avec le stade du cycle reproducteur n'apporte pas de résultat cohérent avec l'hypothèse émise par ALTMANN. La femelle allaitante (DIA) s'alimente moins longtemps que les deux femelles en oestrus (VIV et NAT). Cependant, nos données sont partielles, puisque nous ne disposons que des deux premières heures d'accès possible à la nourriture. Il est probable que le rang hiérarchique et le stade du cycle reproducteur influencent conjointement la durée de l'alimentation, lors de chaque séance d'observation et que DIA (individu de rang hiérarchique bas) complète par la suite son alimentation. Il serait indispensable, pour élucider cette question, de déterminer le temps que consacre quotidiennement un individu à son alimentation.

5.4. INFLUENCE DU FACTEUR AFFILIATIF

Les relations de tolérance mutuelle en situation alimentaire ne sont pas le reflet identique des relations affiliatives en situation de repos. Elles révèlent un réseau de commensalité, possédant sa propre construction et sa propre cohérence.

L'étude du cadre social des comportements alimentaires chez les femelles pose un problème particulier qui nécessite un agencement expérimental absent dans ces observations. En effet, l'expérience de PALLAUD et LEPOIVRE (1987) sur ce même groupe de singes a révélé l'existence d'une fluctuation des performances cognitives et sociales (c'est-à-dire de l'organisation sociale des réponses à un problème) en fonction des variations du cycle oestrien et de la variable hiérarchique chez les femelles. L'intervention simultanée de ces trois facteurs (hormonal, relations affiliatives et hiérarchiques) rend cette approche beaucoup plus complexe qu'il n'y paraissait à l'origine. On ne peut donc exclure a priori l'intervention du même phénomène dans la situation alimentaire décrite ici, d'autant plus qu'elle est nouvelle.



BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDER, R. D., 1974.
The evolution of social behavior.
Annu. Rev. Ecol. Syst., 5 : 325-383.
- ALEXANDER, B. K. et E. M. ROTH, 1971.
The effects of acute crowding on aggressive behaviour of Japanese monkeys.
Behaviour, 39 : 73-90.
- ALTMANN, J., 1974.
Observational study of behavior : sampling methods.
Behaviour, 49 : 227-267.
- ALTMANN, J., 1980.
Baboon mothers and infants.
Cambridge, Mass. : Harvard University Press.
- BEAUGRAND, J-P., 1982.
Observation directe du comportement. In : Fondements et étapes de la recherche scientifique en psychologie, M. Robert (Ed.) : 167-218.
Montréal : Editions universitaires internationales.
- BELZUNG, C. et J. R. ANDERSON, 1986.
Social rank and responses to feeding competition in rhesus monkeys.
Behav. Proc., 12 : 307-316.
- BOELKINS, R. C., 1967.
Determination of dominance hierarchies in monkeys.
Psychon. Sci., 7 : 317-318.
- BOESE, G. K., 1975.
Social behavior and ecological considerations of West African Baboons (*Papio papio*). In : Sociology and psychology of primates, R. H. Tuttle (Ed.). The Hague, Paris : Mouton Publishers.
- BONNER, J. T., 1980.
The evolution of culture in animals.
Princeton University Press.
- BRONCKART, J.-P. et VAUCLAIR, J., 1987.
Les fonctions de communication et de représentation chez l'animal.
La Psychologie. Encyclopédie de la Pléiade. Paris : Gallimard.
- CAMBEFORT, J.-P., 1981.
A comparative study of culturally transmitted patterns of feeding habits in the chacma baboon *Papio ursinus* and the vervet monkey *Cercopithecus aethiops*.
Folia Primat., 36 : 243-263.
- CHALMERS, N. R., 1968a.
Group composition, ecology and daily activities of free living mangabeys in Uganda.
Folia Primat., 8 : 247-262.
- CHALMERS, N. R., 1968b.
The social behaviour of free living mangabeys in Uganda.
Folia Primat., 8 : 263-281.

- CHAMOVE, A. S., H. J. EYSENCK et H. F. HARLOW, 1972.
 Personality in monkeys : Factor analysis of rhesus social behavior.
Q. J. Exp. Psychol., 24 : 496-504.
- CLARK, D. L. et J. E. DILLON, 1973a.
 Evaluation of the water incentive method of social dominance measurement
 in primates.
Folia Primat., 19 : 293-311.
- CLARK, D. L. et J. E. DILLON, 1973b.
 Social dominance relationships between previously unacquainted male and
 female squirrel monkeys.
Behaviour, 46 : 217-231.
- COELHO, A. M., 1974.
 Socio-bioenergetics and sexual dimorphism in primates.
Primates, 15 : 263-269.
- DEAG, J. M., 1977.
 Aggression and submission in monkey societies.
Anim. Behav., 25 : 465-474.
- DITTUS, W. P., 1977.
 The social regulation of population density and age-sex distribution in the
 toque monkey.
Behaviour, 63 : 281-322.
- DITTUS, W. P., 1979.
 The evolution of behaviors regulating density and age-specific sex ratios in
 a primate population.
Behaviour, 64 : 265-301.
- DUNBAR, R. I. M. et M. F. NATHAN, 1972.
 Social organization of the Guinea baboon, *Papio papio*.
Folia Primat., 17 : 321-334.
- ELTON, R. H. et B. V. ANDERSON, 1977.
 The social behavior of a group of baboons (*Papio anubis*) under artificial
 crowding.
Primates, 18 : 225-234.
- FOSSEY, D. et A. H. HARCOURT, 1977.
 Feeding ecology of free-ranging mountain gorilla (*Gorilla gorilla*
beringei). In : Primate ecology : Studies of feeding and ranging behaviour
 in lemurs, monkeys and apes, T. H. Clutton-Brock (Ed.). London : Academic
 Press.
- FRAGASZY, D. M., 1985.
 Cognition in squirrel monkeys. A contemporary perspective. In : Handbook
 of squirrel monkey research, L. A. Rosenblum et C. Coe (Eds.). New York :
 Plenum Press.
- FURUICHI, T., 1983.
 Interindividual distance and influence of dominance on feeding in a natural
 Japanese macaque troop.
Primates, 24 : 445-455.

- GARTLAN, J. S., 1968.
Structure and fonction in primate society.
Folia Primat., 8 : 89-120.
- GAUTHIER, J.-Y., 1982.
Socioécologie : l'animal social et son univers. Toulouse : Privat.
- GILLEAU, F., 1986.
Contribution à l'étude des stratégies et de l'efficience alimentaires chez un groupe de babouins (*Papio papio*) vivant en enclos. Mémoire de licence en psychologie, Université de Liège.
- HALL, K. R. L., 1964.
Aggression in monkey and ape societies. In : The natural history of aggression, J. D. Carthy et F. J. Ebling (Eds.). London : Academic Press.
- HARDING, R. S. O., 1973.
Predation by a troop of olive baboons (*Papio anubis*).
Am. J. Phys. Anthrop., 38 : 587-591.
- HARRISON, M. J. S., 1983.
Territorial behaviour in the green monkey, *Cercopithecus sabacus* : Seasonal defense of local food supplies.
Behav. Ecol. Sociobiol., 12 : 85-94.
- HAUSFATER, G., 1975.
Dominance and reproduction in baboons (*Papio cynocephalus*). A quantitative analysis. Contr. Primatol., vol. 7. Basel : Karger.
- HAUSFATER, G., 1976.
Predatory behavior of yellow baboons.
Behaviour, 56 : 44-68.
- HLADIK, C. M., 1977.
Chimpanzees of Gabon and chimpanzees of Gombe : some comparative data on their diet. In : Primate ecology : Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes, T. H. Clutton-Brock (Ed.). London : Academic Press.
- Van HOOFF, J. A. R. A. M., 1970.
A component analysis of the structure of the social behaviour of a semi-captive chimpanzee group.
Experientia, 26 : 549-550.
- IMANISHI, K., 1957.
Social behavior in Japanese monkeys, *Macaca fuscata*. In : Primate social behavior, C. H. Southwick (Ed.). New York : D. Van Nostrand Co.
- IWAMOTO, T., 1974.
A bioeconomic study on a provisioned troop of Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*) at Koshima Islet, Miyazaki.
Primates, 15 : 241-262.
- KAUMANN, W., T. OLFENBUTTEL, V. PUDEL, G. SCHWIBBE, M. SCHWIBBE et A. WOLF, 1987.
Determinants of feeding behaviour of hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) in captivity.
Primate Report, 17 : 33-43.

KOFORD, C., 1963.

Group relations in an island colony of rhesus monkeys. In : Primate social behaviour, C. H. Southwick (Ed.). New York : D. Van Nostrand Co.

KUMMER, H., 1971.

Primate societies : Group techniques of ecological adaptation. Chicago : Aldine.

LEHNER, D., 1979.

Handbook of ethological methods. New York : Gartland, S.T.P.M. Press.

LEPOIVRE, H., 1985.

Contraintes sociales sur l'apprentissage chez un groupe de jeunes babouins (*Papio papio*) élevés en corral. Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille II.

LEPOIVRE, H. et B. PALLAUD, 1983.

Méthode de description de l'organisation sociale d'un groupe de jeunes babouins (*Papio papio*) élevés en corral.

Behaviour, 87 : 54-84.

LOY, J., 1970.

Behavioral response of free-ranging rhesus monkeys to food shortage. Am. J. Phys. Anthropol., 33 : 263-271.

MARUHASHI, T., 1981.

Activity patterns of a troop of Japanese monkeys (*Macaca fuscata yakui*) on Yakushima Island, Japan.

Primates, 22 : 1-14.

MASATAKA, N. et H. FUJII, 1980.

An experimental study on facial expressions and interindividual distance in Japanese macaques.

Primates, 21 : 340-349.

MORGAN, B. J. T., M. J. A. SIMPSON, J. P. HANBY et J. HALL-GRAGGS, 1976.

Visualizing interaction and sequential data in animal behaviour : theory and application of cluster-analysis methods.

Behaviour, 56 : 1-43.

MORI, A., 1977.

Intra-troop spacing mechanism of the wild Japanese monkeys of Koshima troop.

Primates, 18 : 331-357.

PALLAUD, B., 1987.

Organisation sociale et partage alimentaire chez un groupe de babouins (*P. papio*) élevés en enclos. In : Organisation sociale chez les Vertébrés, Toulouse, 12,13,14 décembre 1985, INRA Paris (Les colloques de l'INRA),

38 : 133-151.

PALLAUD, B. et H. LEPOIVRE, 1987.

Le facteur social : une variable de médiation.

Bull. SFECA, 2 (2) : 303-318.

- POLLOCK, J. I., 1977.
The ecology and sociology of feeding in *Indri indri*. In : Primate ecology : Studies of feeding and ranging in lemurs, monkeys and apes. T. H. Clutton-Brick (Ed.). London : Academic Press.
- POST, D. G., 1981.
Activity patterns of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) in the Amboseli National Park, Kenya.
Anim. Behav., 29 : 357-374.
- POST, D. G., G. HAUSFATER et S. A. McCUSKEY, 1980.
Feeding behavior of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) : Relationship to age, gender and dominance rank.
Folia Primat., 34 : 170-195.
- RHINE, R. J. et B. J. WESTLUND, 1978.
The nature of a primary feeding habit in different age-sex classes of yellow baboons (*Papio cynocephalus*).
Folia Primat., 30 : 64-79.
- RICHARDS, S. M., 1974.
The concept of dominance and methods of assessment.
Anim. Behav., 22 : 914-930.
- ROSE, M. D., 1977.
Positional behaviour of olive baboons (*Papio anubis*) and its relationship to maintenance and social activities.
Primates, 18 : 59-116.
- ROWELL, T. E., 1966.
Hierarchy in the organization of a captive baboon group.
Anim. Behav., 14 : 430-443.
- ROWELL, T. E., 1967.
A quantitative comparison of the behaviour of a wild and a caged baboon group.
Anim. Behav., 15 : 499-509.
- SEYFARTH, R. M., 1980.
The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys.
Anim. Behav., 28 : 798-813.
- SHARMAN, M. J., 1981.
Feeding, ranging and social organisation of the Guinea baboon. Ph. D. thesis, University of St-Andrews.
- SIGG, H., 1980.
Differentiation of female positions in hamadryas one-male-units.
Z. Tierpsychol., 53 : 265-302.
- SINGH, S. D., 1969.
Urban monkeys.
Scient. Am., 221 : 108-115.
- SLATKIN, M. et G. HAUSFATER, 1976.
A note on the activities of a solitary male baboon.
Primates, 17 : 311-322.

- SOUTHWICK, C. H., 1967.
An experimental study of intra-group agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*).
Behaviour, 28 : 182-209.
- SOUTHWICK, C. H., M. F. SIDDIQI, M. Y. FAROOQUI et B. C. PAL, 1976.
Effects of artificial feeding on aggressive behaviour of rhesus monkeys in India.
Anim. Behav., 24 : 11-15.
- STRUHSAKER, T. T., 1976.
A further decline in numbers of Amboseli vervet monkeys.
Biotropica, 8 : 211-214.
- STRUM, S. C., 1975.
Primate predation : Interim report on the development of a tradition in a troop of olive baboons.
Science, 187 : 755-757.
- SUSSMAN, R. W., 1977.
Feeding behaviour of *Lemur catta* and *Lemur fulvus*. In : Primate ecology : Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes, T. H. Clutton-Brock (Ed.). London : Academic Press.
- TILSON, R. L. et R. R. TENAZA, 1982.
Interspecific spacing between gibbons (*Hylobates blossi*) and langurs (*Presbytis potenziani*) on Siberut Island, Indonesia.
Am. J. Primatol., 2 : 355-361.
- VARLEY, M. et D. SYMMES, 1966.
The hierarchy of dominance in a group of macaques.
Behaviour, 27 : 54-75.
- WASER, P., 1977.
Feeding, ranging and group size in the mangabey *Cercocebus albigena*. In : Primate ecology : Studies of feeding and ranging in lemurs, monkeys and apes, T. H. Clutton-Brock (Ed.). London : Academic Press.
- WRANGHAM, R. W., 1974.
Artificial feeding of chimpanzees and baboons in their natural habitat.
Anim. Behav., 22 : 83-93.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Docteur J. BURTON qui a lu et critiqué le manuscrit, A. EL AHMADI pour son aide statistique et M.-P. NÉSA qui a recueilli les données nécessaires à l'établissement des sociogrammes.

RESUME

Certains aspects de l'activité alimentaire d'un groupe de babouins (*Papio papio*) en conditions de nourriture abondante et localisée sont envisagés en relation à l'âge des individus, ainsi qu'en relation au sexe et au rang hiérarchique des adultes. Seules les deux premières heures de disponibilité de la nourriture sont prises en compte. Les non adultes accèdent plus rapidement que les adultes à la nourriture. Chez les adultes, aucune différence intersexuelle significative n'a pu être établie dans les latences des comportements alimentaires envisagés. L'ordre hiérarchique, mis en évidence pour l'ensemble des adultes et pour le sous-groupe des mâles est corrélé négativement, de façon significative aux latences de comportements considérés. La durée et la structure temporelle (nombre et durée des épisodes) de l'activité alimentaire ne varie pas systématiquement avec l'âge. Les femelles adultes présentent des épisodes alimentaires de plus longue durée que les mâles de la même catégorie d'âge. Le nombre des épisodes ne varie pas de façon significative avec le sexe. L'ordre hiérarchique, établi pour l'ensemble des adultes, ne semble pas jouer un rôle prépondérant dans la durée de l'activité alimentaire, ni dans celle des épisodes. Envisagé chez chaque catégorie sexuelle séparément, il est corrélé négativement, de façon significative à la durée des épisodes chez les femelles et positivement chez les mâles. Tous les animaux consacrent la majeure partie du temps passé sur la zone alimentaire à s'alimenter. Si la durée relative de l'activité alimentaire ne varie pas de façon significative avec l'âge, les non adultes consacrent une partie plus importante de leur "temps alimentaire" à des comportements qualifiés de marginaux (différés). La durée relative des autres comportements alimentaires ne semble pas être fonction de l'âge ou du sexe. Elle est, par contre, en relation avec le rang hiérarchique. Nous envisageons certaines stratégies qui permettraient aux non adultes et aux individus de rang hiérarchique bas de s'assurer une alimentation plus ou moins adéquate tout en minimisant les risques d'interactions agonistiques avec certains de leurs congénères. Enfin, le réseau des relations de commensalité possède sa propre construction, bien qu'il ne soit pas totalement dissemblable du réseau des relations affiliatives en situation de repos.