

## SEMINAIRE D'ETHOLOGIE

J.J. ROEDER et J.R. ANDERSON :

### LES PRIMATES : RECHERCHES ACTUELLES\*

(15,8 x 23,8 x 1,5 cm; photos en noir et blanc; schémas et dessins au trait; ISBN 2-225-81969-9; broché-plastifié, 232 pages; Masson, 120 Bd Saint-Germain, F-75280, Paris Cedex 06, France; 1990.

**Événement** que la parution de cet ouvrage aux multiples mérites, dont le moindre n'est sans doute pas d'être écrit en français ! Le lecteur, amateur ou professionnel, s'y voit dresser un tableau complet des recherches actuelles, avec leurs interrogations et leurs perspectives d'étude. Les synthèses proposées sont principalement illustrées par des chercheurs européens, ce qui change, ou rassure : à lire la littérature diffusée par les revues internationales de primatologie, on croirait volontiers nos chercheurs moins actifs. Il n'en est rien, et qu'en soient réconfortés ceux pour qui la primatologie pourrait être davantage qu'un rêve, tout européens soient-ils!

L'ouvrage offre un parcours des différents domaines d'intérêt dans l'étude des primates. Dans chacun de ces domaines, nous trouvons une synthèse des données de base (quelle est l'évolution historique d'une question et des hypothèses qui la sous-tendent ? quels résultats ont été obtenus, soumis à quelle controverse ?). On nous propose aussi certaines grilles de lecture, accompagnées de reformulations originales mettant bien en valeur les voies de recherche qui restent à explorer. Chaque thème traité est introduit par un exposé général, suivi d'une ou deux illustrations qui détaillent les développements récents du sujet au travers des recherches actuelles de pointe, et les questions qui restent ouvertes. De plus, chaque chapitre renvoie en bout de course à quelques références particulières où trouver exemples et analyses plus détaillées.

Le premier chapitre concerne la **taxonomie**. L'imagerie populaire consacre une sorte de synonymie entre "primates" et certains représentants de cet ordre: macaques et babouins (les singes) ou gorilles et chimpanzés (les cousins de l'homme !). La recherche scientifique s'est bien sûr démarquée de cette simplification, et la taxonomie nous a apporté ces dernières décennies un impressionnant panorama de la diversité de l'ordre (un tableau intéressant figure dans l'ouvrage). Cependant, de nombreuses espèces restent encore méconnues, tant du point de vue de leur biologie que de leur comportement. Il arrive même encore que de nouvelles espèces (un lémurien récemment) soient découvertes. D'autres part, les classifications, basées à l'origine sur des critères anatomiques et morphologiques, sont souvent remises en question et remaniées sur base des informations concernant les liens évolutifs des espèces, fournies par les techniques (cytogénétiques, biochimiques) récentes .

Ces questions de phylogénie et de spéciation sont illustrées par deux discussions (Y. Rumpler et N. Herrenschildt). L'une porte sur la systématique des lémuriens, strictement localisés à Madagascar. L'étude de cette cinquantaine d'espèces, dans ce milieu particulier, a permis d'en affiner une proposition de classification, basée à la fois sur des données morphologiques, bio-géographiques et chromosomiques; et cette classification s'affinera encore à mesure que se poursuivent les études de caryotypes. La deuxième illustration de ce chapitre traite

---

\* L'analyse de cet ouvrage a été présentée par Marie-Claude HUYNEN aux séminaires de **Psychologie animale** et de **Socio-éthologie** (Prof. J.-Cl. Ruwet), Institut de Zoologie, Université de Liège, année académique 1990-91.

de l'énigme posée par la systématique et la spéciation des macaques de Célèbes (Sulawesi). Sept espèces sont actuellement reconnues. D'où viennent-elles? De Borneo ou de Java? De quand date l'isolement de la souche initiale des espèces actuelles? Quelle forme a pris la radiation des espèces? Que peuvent nous apprendre à ce sujet les données comportementales? Précisément, le développement des études comportementales semble promettre des données intéressantes concernant la question de la radiation.

Le deuxième chapitre porte sur l'**Ecologie** des primates. L'un des principaux objectifs de l'écologie est de comprendre les relations existant entre les stratégies d'utilisation des ressources et les différents critères biologiques. Les stratégies alimentaires par exemple varient d'une espèce à l'autre, mais également au sein d'une même espèce exploitant des milieux différents. Aux différences interspécifiques ou interindividuelles s'ajoutent encore les variations saisonnières. Les caractéristiques de l'animal en tant qu'être social vont également influencer les stratégies. Ceci amène à examiner les concepts de compétition et d'association interspécifiques, celui de compétition intraspécifique, de territorialité et de hiérarchie d'accès aux ressources.

La première illustration des stratégies alimentaires (C.M.Hladik) aborde l'importance des mécanismes perceptifs dans la définition des stratégies alimentaires. Comment s'installe en effet, se précise, se focalise une stratégie alimentaire, comment s'expliquent les différences de choix? Si la nature et la disponibilité des ressources naturelles influence les stratégies d'une espèce, elle subit en retour la pression sélective des consommateurs. L'auteur donne deux exemples particulièrement saillants de co-évolution: l'apparition de "faux sucre" dans certains fruits, et celle de produits plus ou moins toxiques ou répulsifs. Un autre aspect de la question est de savoir comment se développent et se transmettent certains comportements de choix (consommation ou évitement) au sein d'une espèce. Est-ce le produit d'une transmission culturelle ou d'un "simple" conditionnement opérant? La deuxième illustration (M.Fernandez et C.E.G. Tutin) rapporte une étude comparative de l'écologie des chimpanzés et des gorilles au Gabon, c'est à dire dans un milieu de forêt pluviale, pour lequel nous disposons de peu de données. Cette étude est un exemple intéressant de recherche sur la compétition interspécifique (chimpanzés et gorilles sur le même domaine vital et tous deux frugivores) mais amène aussi un élément dans la discussion qui lie l'évolution de la structure sociale à la stratégie alimentaire.

Le troisième chapitre porte sur les **Systèmes sociaux**. L'hétérogénéité de l'ordre des primates se manifeste entre autre par la variété des systèmes sociaux qu'on y rencontre. L'introduction de ce chapitre nous rappelle l'hypothèse fonctionnaliste rattachant les différents modes de groupement à différentes façons de répondre aux impératifs fondamentaux d'accès à la nourriture, de reproduction et de défense contre la prédation. Une précision utile encore: deux types de paramètres — démographiques et sociaux — ont été utilisés pour définir les systèmes sociaux des primates. Les paramètres démographiques définissent différentes **structures** sociales: espèces solitaires, couples monogames, structures uni-mâle (harems), structures multi-mâles... Les paramètres sociaux quant à eux renvoient à des différences d'**organisation** sociale, caractérisée par des différences d'interactions, conduisant à des différences quant aux relations entre individus.

La première illustration (P. Charles-Dominique) concerne la structure sociale des prosimiens. A l'exposé de plusieurs exemples s'ajoutent des réflexions sur le solitarisme ou le gréganisme, sur le lien entre nocturnalisme et solitarité et entre diurnalité et gréganisme, et sur les différents modes de communication, adaptés aux différentes stratégies d'exploitation des ressources. L'étude des prosimiens fournit de plus des indications concernant l'émergence des structures sociales chez les simiens. La deuxième illustration (B.Thierry) est un remarquable exposé des facteurs déterminant les structures sociales. Se détachant de l'opposition entre le fonctionnalisme et le structuralisme, l'auteur propose d'examiner l'impact de trois

éléments structurants : le *choix d'association*, les *asymétries de pouvoir*, et les *facultés de négociation*. Le *choix d'association* est évidemment contraint par la composition et la forme démographique des groupes, mais aussi par des *critères d'affinité* liés par exemple à la dominance, à la familiarité, à l'attachement, et aussi par des types d'organisations sociales qui lui servent de cadre. A la base de l'*asymétrie de pouvoir*, on trouve bien sûr l'inégalité entre les individus. Le degré d'asymétrie peut varier et donner lieu à des tentatives d'équilibrage, différentes selon les espèces, et se répercutant sur l'ensemble des interactions d'un groupe. Cette réflexion donne lieu au réexamen du concept de dominance, sous deux formes : celle de *dominance formelle*, exprimée par des comportements ritualisés, et celle de *dominance réelle*, résultat concret d'un ensemble d'agressions. Le troisième élément structurant est constitué par les différentes *facultés de négociation*. La réconciliation, d'autant plus fréquente que les espèces disposent de comportements élaborés de contrôle de l'agression, la dissimulation par rapport aux congénères, la concertation dans les prises de décision, sont autant de manœuvres sociales répandues et essentielles. Que dire aussi du passionnant phénomène qui en découle, la capacité de formation d'alliances ?

Le quatrième chapitre traite de la **reproduction**. Si la capacité de reproduction varie d'une espèce à l'autre, il existe aussi une variabilité intraspécifique. Quels en sont les éventuels facteurs ? Ils sont principalement liés à des influences saisonnières et sociales. Parmi ces dernières, l'effet de dominance sociale semble être le plus important : il peut conduire dans certains cas à une suppression de l'ovulation chez les femelles subordonnées, ou à une sorte de harcèlement par les dominants des individus subordonnés qui veulent s'accoupler. On constate aussi que la progéniture des femelles dominantes semble avoir plus de chances d'arriver "à bon port". A quoi cela correspond-il : une meilleure alimentation maternelle, une réduction du stress social, une meilleure protection du petit ?

Le thème est illustré par un aperçu général insistant en bout de course sur les aspects qui restent ignorés (A.H.Harcourt). Quelques lignes directrices : la *dichotomie mâles-femelles*. Chez les mammifères, la reproduction semble plus coûteuse pour les femelles que pour les mâles, aussi bien en termes d'investissement physiologique qu'au niveau comportemental. Ce qui amène à considérer que les femelles investissent dans la recherche d'une qualité de la descendance, tandis que les mâles opteraient pour la quantité. L'auteur taxe les femelles de "sexe exigeant", exerçant un contrôle de qualité sur les mâles... mais selon quels critères : le mâle le plus fort, celui qui est en meilleure santé physique, qui dispose du meilleur potentiel génétique,... ou celui qui aidera à l'élevage des jeunes ? Les mâles, taxés de "sexe combatif", manifestent des stratégies variables en fonction d'une structure sociale spécifique et de leur statut au sein de cette structure. La participation aux soins à la progéniture, liée à la monogynie, est courante. La polygynie (85% des espèces primates) caractérisée par une répartition inégale des femelles entre les mâles, s'accompagne d'une compétition pour l'accès aux partenaires sexuelles. Ces "souponnants combattifs" appartiennent souvent à des espèces présentant un dimorphisme sexuel très marqué. Le phénomène d'infanticide, rapporté chez des espèces polygynes (babouins) ou monoandres (gorilles), semble être le comportement adopté par un mâle immigrant pour rendre les femelles sexuellement disponibles. Chez certaines espèces polyandres, comme les babouins, les femelles semblent disposer de stratégies pour contrer ce phénomène qui les désavantage : elles développent par exemple des relations amicales avec plusieurs mâles qui protègent les petits.

La complexité de ce domaine est encore montrée au travers d'autres considérations physiologiques, morphologiques et comportementales pour l'un et l'autre sexe. Pour les femelles, quels rôles jouent les signaux visuels, olfactifs et comportementaux ? Comment les interpréter, comment fonctionnent-ils chez différentes espèces, dans différents environnements, en relation avec différentes structures de reproduction (monogamie, monogynie, monoandrie, polyandrie,

polygynie) ? Pour les mâles, quelle influence exercent les variations de concentration du sperme, de la taille testiculaire et de la fréquence des accouplements en rapport avec les différents modes de reproduction ?

Le cinquième chapitre aborde le **Développement comportemental** du jeune primate. Les expériences qui surviennent pendant l'importante période d'immaturation des primates ont une influence profondément structurante. De nombreuses approches expérimentales, depuis les expériences cruciales de Harlow, ont permis de pointer nombre d'éléments qui influent sur un aspect comportemental donné. Les études comportementales en milieu naturel permettent de montrer la complexité des réseaux de "familiarité" (plutôt que de parenté) qui intègrent progressivement le jeune primate dans son milieu social. Certains mécanismes sensoriels jouent également un rôle dans l'établissement de liens. Les processus d'apprentissage se déroulent toujours sur fond de vie sociale (observation). Le jeu lui aussi crée des relations, entraîne aux rôles sociaux, et permet de tester les "limites sociales". D'autres facteurs, socio-écologiques par exemple, peuvent aussi intervenir : régime alimentaire en relation avec la compétition au sein du groupe, place dans la fratrie, statut social de la mère

Une discussion très intéressante, appuyée par une analyse de groupes de mangabeyes en captivité, est proposée en illustration du thème (B.L. Deputte). L'auteur examine le recouvrement entre les concepts d'ontogenèse comportementale et de socialisation, conduisant à l'élaboration d'un phénotype social. Cet exposé présente l'intérêt d'une approche systémique du développement des capacités relationnelles, approche qui se distingue de celles qui traditionnellement n'envisagent l'influence des partenaires que dans une approche exclusivement dyadique. Cette approche systémique va de pair avec une prise en compte de la notion de structure sociale "modale", point de vue extrêmement fécond si l'on considère qu'une même espèce peut parfois adopter des formules sociales différentes, en fonction sans doute de contraintes environnementales. La discussion finale fait apparaître la socialisation comme caractère adaptatif essentiel des primates, liée à une potentialité et à une flexibilité comportementale importantes.

Le sixième chapitre aborde les **Systèmes de communication**. Comme le mot "système" l'implique, cette communication se fait en utilisant différentes modalités qui traduisent un processus évolutif imprégné de contraintes de l'environnement physique et social. L'examen des différents degrés de sophistication de ces contraintes montre par exemple que l'augmentation de la complexité sociale est liée au passage de la communication olfactive vers une communication sonore et visuelle. Un point marquant encore la limite du contenu informatif communicable par les primates non humains serait l'absence de communication d'informations sur l'environnement. Le corps d'information principal reste celui qui renseigne sur l'état motivationnel. Néanmoins, comme le font remarquer les auteurs, les recherches dans ce domaine sont encore peu développées et nous réservent donc probablement des surprises.

A. Schilling nous parle en illustration de la communication par signaux chimiques chez les prosimiens : quels sont les modes de diffusion des informations chimiques (dispersion, diffusion aérienne, marquage, allomarquage, auto-imprégnation active) ? Comment cette communication chimique est-elle modulée par les facteurs environnementaux et par les facteurs strictement internes ? Le cadre fonctionnel le plus évident de ce type de communication est celui de la reproduction. L'auteur nous relate différents exemples de l'influence des odeurs de congénères dans la physiologie de la reproduction, en insistant également sur le rôle important de cette "chémocommunication" dans toutes les formes de relations sociales. Sur le plan individuel, l'émission d'un signal olfactif donne aux congénères des informations sur le sexe, l'âge, l'identité, le statut social et aussi l'état physiologique. Ce signal olfactif permet donc à l'individu d'adapter son comportement à un environnement physique ou social. L'auteur nous livre aussi un tableau de synthèse de l'évolution du type de chémocommunication : le rôle et les formes des signaux utilisés par les prosimiens semblent être étroitement liés à leurs structures sociales.

A. Zeller nous apporte quant à lui une synthèse extrêmement claire des apports des différents types d'approche dans les communications visuelles et vocales : l'*approche éthologique*, soulignant l'importance d'une description précise des patrons de communication; l'*approche écologique* permettant de dégager des constantes de patrons chez des espèces phylogénétiquement divergentes; l'*approche sociobiologique* qui souligne l'importance de la variabilité des mêmes patrons chez les individus en fonction d'un intérêt reproducteur; l'*approche cognitive* enfin qui analyse les différents niveaux de communication organisant, maintenant et préservant le groupe social .

Le septième chapitre traite de l'étude des **capacités mentales**. Les primates sont bien sûr au premier plan des recherches concernant les processus mentaux, en raison de leur proximité phylogénétique de l'homme. L'étude de ces processus a parfois conduit à établir des homologues fondamentales et des différences réelles.

Les auteurs nous présentent trois lignes de recherches qui ont produit des données fondamentales. La première est celle de la psychologie comparative, utilisant une série de paradigmes expérimentaux (tels le *learning set* de Harlow, les tests de réponses retardées etc.) qui ont permis de révéler les mécanismes mentaux en action lorsqu'un animal tente de résoudre un problème, ou de comparer les performances de différentes espèces. Cette approche a donc permis d'obtenir une masse de données comparatives concernant les capacités d'apprentissage, la flexibilité comportementale et les processus généraux d'apprentissage.

La deuxième voie s'est intéressée aux processus mentaux plus complexes que l'apprentissage par essais et erreurs ou par associations et qui impliquent qu'un sujet réponde à un problème à partir de représentations mentales des éléments de ce problème. Une des illustrations les plus fécondes de cette approche des phénomènes cognitifs est sans doute celle qui consiste à apprendre des langages artificiels aux anthropoïdes.

La troisième voie, très féconde, de recherches fonde sur les études de terrain. Les observations en milieu naturel ont notamment suggéré l'existence chez certaines espèces de processus d'acculturation. Cette suggestion a porté un important courant de recherche sur la transmission sociale des comportements acquis et sur l'utilisation d'objets en tant qu'outils. De plus, le développement convergent des thèmes étudiés en laboratoire et/ou sur le terrain naturel amène un rapprochement extrêmement enrichissant entre ces deux types d'approche.

L'illustration de B. Pallaud consiste en une analyse des nombreux facteurs agissant au niveau de l'expression des capacités mentales des primates. Elle examine principalement "l'interface" entre le social et le cognitif et parlant des courants méthodologiques, elle nous montre comment la psychologie de laboratoire a intégré la dimension sociale à sa vision fondamentalement individuelle, et comment la psychologie de terrain tente de compléter son approche globale par des précisions au sujet des individus. L'auteur développe ensuite une synthèse des études menées sur l'apprentissage par observation : utilisation d'outils, comportements sociaux, apprentissage discriminatif, imitation vocale. Elle aborde enfin la difficile question de l'apprentissage en groupe : il semble par exemple que les performances individuelles dans un groupe de babouins soient nettement influencées par les structures hiérarchiques et affiliatives au sein de ce groupe. Comment un groupe intègre-t-il une nouveauté dans le milieu ? Dans quelles conditions sociales les capacités cognitives ont-elles le mieux l'occasion de se manifester (qualité et nombre des contacts sociaux, taille des groupes, statut social)? Une analyse des comportements sociaux d'un point de vue cognitif apportera sans doute des réponses nécessaires. J. Vauclair quant à lui expose l'étude qu'il a réalisée avec une troupe de babouins, portant sur la détection d'objets nouveaux et la mémorisation spatiale. Pour cet auteur, dans la mesure où chez les primates, la perception la plus structurante serait la vision, il serait probablement utile de tenter d'isoler les paramètres visuels de l'information retenue. L'étude du contexte spatial devrait être accentuée et mise en relation avec

d'autres études portant sur la représentation visuelle des objets et du corps propre. Les représentations spatiales sont sans doute une des manifestations les plus élaborées de la cognition, en lien avec les capacités de symbolisation.

Le huitième chapitre porte sur les **Stratégies sociales**. Cet article de J.A.R.A.M. Van Hooff est une remarquable synthèse sur les stratégies adaptatives écologiques et sociales. Partant d'une critique des modes d'approches de la sociobiologie et des explications fournies a posteriori par la socioécologie des années 60-70, l'auteur expose la démarche permettant de tester des hypothèses a priori sur le succès reproducteur des animaux. Deux hypothèses principales sont apparues dans le début des années 80. La première, appelée "Compétition alimentaire intergroupe" postule que les membres de groupes importants devraient mieux se porter car ils peuvent s'assurer une alimentation de haute qualité en fourrageant en groupe et en éloignant les marginaux. La deuxième hypothèse, appelée "Prédation/Compétition intragroupe" postule qu'une compétition limitée dans un petit groupe, liée à une défense optimale contre la prédation, assure une perspective de meilleur succès reproducteur. Ces deux hypothèses ont été testées sur des groupes de tailles différentes, pour différentes espèces, en mesurant le budget-temps consacré à chaque activité et la composition démographique de ces groupes. Plusieurs éléments semblent prôcher plutôt en faveur de la seconde hypothèse. L'auteur examine principalement le cas des macaques d'Indonésie, des capucins et de l'orang-outan, nous démontrant la portée heuristique de ce test d'hypothèse dans des populations particulières.

Si la compétition alimentaire joue un rôle déterminant, il convient de préciser ce que l'on entend par "compétition". L'auteur différencie une *compétition active*, impliquant des comportements de contestation à l'accès, ou une *concurrence*; cette distinction qui conduit à éclairer de nouveaux déterminants du succès reproducteur.

L'organisation sociale est discutée comme étant le résultat d'un vaste compromis entre les différents membres du groupe : chaque individu chercherait à satisfaire ses propres priorités tout en s'adaptant à un compromis socio-écologique avec des congénères ayant des priorités différentes. L'auteur conclut en exposant le concept de *marchandage social*: un système d'interactions "donnant-donnant" sert de cadre aux stratégies sociales qui permettent de former une société et d'y défendre des intérêts individuels.

Le dernier mot de cette synthèse est donné à juste titre à la problématique épineuse de la **Conservation des espèces** primates. L'auteur (J.J.Petter) fait le point de la situation aux différents points du globe, de ce qui s'y fait et de ce qui y reste à faire en matière de gestion et de conservation des espèces. La question centrale est bien sûr d'arriver à préserver la merveilleuse diversité, hélas compromise, des primates à travers le monde. Pour ce faire, il faut évidemment privilégier la conservation des habitats. Des observations scientifiques plus abondantes pourraient orienter davantage les programmes de conservation. Les zoos à vocation de "centres d'élevage" pour espèces en voie de disparition pourraient bénéficier d'une collaboration accrue entre éthologistes, écologistes et physiologistes .

L'ouvrage, dont la lecture s'impose à tout primatologue, zoologue et comportementaliste, se termine par une bibliographie de 529 titres, et par un index des matières, des espèces et des auteurs cités.

19-03-1991

Marie-Claude HUYNEN

Licenciée en Psychologie, Groupe de Psychologie sociale, 1985