

REFLEXIONS DE SYNTHESE

Contribution à l'éthologie des babouins (*Papio anubis*) du Parc de l'Akagera (Rwanda)

IV. La variabilité des comportements écologiques et sociaux

par
Anne LEJEUNE
Docteur en Psychologie

ABSTRACT : Contribution to the ethology of baboons (*Papio anubis*) in the Akagera National Park (Rwanda).
IV. Variability of ecological and social behaviours

The flexibility of ecological and social behaviours of baboons from the Ihema troop at the Akagera National Park, Rwanda, is related to the main factors which, through comparison of behaviours and social structures in various populations of different *Papio* species elsewhere, appear to govern this flexibility : specific constraints, environment and ontogenetical factors. The author emphasizes the role of ontogenetical factors : local ecological and social behavioural characteristics are considered as being acquired traditions transmitted from one generation to another mainly by mothers.

RESUME

La variabilité des comportements écologiques et sociaux observés dans la troupe "Ihema" au Parc National de l'Akagera au Rwanda est discutée en regard des données de la littérature relatives à différentes populations du genre *Papio*. Ces données permettent de distinguer trois catégories de facteurs pouvant intervenir pour expliquer cette variabilité. Ce sont :

- les contraintes spécifiques, notamment les caractéristiques physiologiques et morphologiques;
- les facteurs écologiques tels que : disponibilité, dispersion et fluctuation des ressources; nature et pression de la prédation; visibilité et facilité de communication sociale;
- les facteurs ontogénétiques comme l'acquisition des habitudes et techniques alimentaires par apprentissage individuel et social ainsi que grâce aux relations mère-enfant; acquisition des comportements sociaux et des liens interindividuels par les contacts avec la mère, les pairs, les adultes.

L'observation des babouins de l'Akagera incline à penser que nombre de comportements écologiques et sociaux variant d'une population à l'autre sont des traditions ou acquisitions protoculturelles se transmettant d'une génération à l'autre, principalement par les mères.

1. INTRODUCTION

Dans notre travail de doctorat, dont plusieurs parties ont été publiées dans les Cahiers (1981; 1984; 1986a, b, c), nous avons décrit les comportements des babouins de Ihema qui se différencient plus ou moins de ceux qui ont été observés par d'autres chercheurs. Les babouins dogueras occupant la région boisée au bord du lac Ihema ne se conforment pas à un mode de vie unique qui serait propre à tous les babouins du genre *Papio* ou de l'espèce *Papio anubis*.

Comment expliquer ces différences comportementales ?

La variabilité des comportements écologiques et sociaux observée chez les primates ne peut pas s'expliquer par un seul type de causalité. De nombreuses hypothèses ont été émises ces dernières années afin de rendre compte de cette variabilité intraspécifique mise en évidence par les études comparées de plusieurs groupes d'une même espèce.

Une première catégorie d'hypothèses tente de mettre fin à la controverse "inné versus acquis" en considérant ces deux facteurs comme intrinsèquement liés et responsables, à part égale, des comportements observés. Par exemple, SPULHER et JORDE (1975, p. 398), après une analyse statistique combinant des variables phylogénétiques, écologiques et comportementales, concluent que les facteurs innés et acquis ont une importance égale dans le déterminisme des comportements sociaux :

"Phylogenetic and/or genetic factors accounted for less than one half of the variance (...)

In general local ecological settings, and probably local social traditions transmitted by learning, are equally, if not more important determinants of primate social behavior (...)

Phylogenetic and environmental factors are approximately equally important determinants of primate social behavior."

Ensuite, les facteurs écologiques ou environnementaux sont considérés comme principaux déterminants de la variabilité comportementale observée chez les primates. Par exemple, BRAMBLETT (1978, p. 217) :

"Behavioral plasticity and group variability might be due largely to a combination of environmental stimuli and the particular history of that group."

Cette approche conduit souvent à considérer les comportements observés comme des adaptations optimales à l'environnement. On suppose dès lors que chaque comportement bien adapté augmente les chances de survie de l'individu ou du groupe et n'est donc que le résultat de la sélection naturelle. Or, tout comportement n'est pas nécessairement bien adapté (dans ce sens sociobiologistant), comme le montrent ROWELL (1979), DEAG (1980), GOULD (1982) ou COELHO et al. (1979, p. 197) :

"Variations (in activity, social organization, social structure and behavior) exist because there were a number of lifeways which were not maladaptative to conditions which prevailed at some time in the past. (...)

Adaptation is not just the result of evolution, it is the future of evolution."

Tous les comportements écologiques et sociaux sont plus ou moins bien adaptés, mais aucune étude sérieuse ne permet d'affirmer qu'ils sont le résultat de l'évolution génétique. Au contraire, ils sont aussi le moteur de l'évolution en ce sens qu'ils ont des conséquences parfois fondamentales sur la dynamique de la population et l'avenir du groupe.

Enfin, les hypothèses "ontogénétiques" supposent que les apprentissages individuels et sociaux sont les principaux déterminants de la variabilité comportementale et sociale. Par exemple, BALDWIN et BALDWIN (1979, p. 93) :

"Of all the ontogenetic mechanisms that allow within-species variability in primate behavior and social organization, learning is probably the most important. Learning mechanisms help adjust each animal's behavior to current environmental conditions, overriding or displacing fixed, innate patterns established under strong genetic control."

Nous allons examiner les trois principaux facteurs qui déterminent certaines variations des comportements écologiques et sociaux chez les primates du genre *Papio* (dont *P. anubis* de Ihema) :

- les facteurs spécifiques,
- les facteurs écologiques,
- les facteurs ontogénétiques.

Après une description détaillée des processus d'apprentissage observés chez divers cercopithèques dans leur milieu naturel, nous terminerons en rappelant les comportements particuliers observés à Ihema qui nous semblent dépendre essentiellement de facteurs ontogénétiques (apprentissages sociaux).

1.1. Facteurs spécifiques (ou phylogénétiques).

Le patrimoine génétique d'une espèce détermine certaines manifestations phénotypiques à forte héritabilité. Nombre de caractéristiques morphologiques sont ainsi déterminées. Par exemple : la couleur brun-olive du pelage de *P. anubis* ou la forme de la queue, typique de tous les *Papio spp.*

De nombreuses caractéristiques physiologiques peuvent aussi être déterminées par les gènes de l'espèce. Par exemple : chez deux espèces de babouins bien séparées (*Theropithecus gelada* et *Papio anubis*), la physiologie alimentaire est très différente et détermine un régime spécifique. Par là, la physiologie influence le rythme d'activité. Ainsi, la dentition des gélades leur permet un régime essentiellement herbivore alors que les autres babouins peuvent avoir un régime extrêmement varié. Le régime strictement herbivore des gélades les oblige à consacrer beaucoup de temps à la cueillette d'herbes ou la recherche des racines et à la mastication de ces aliments. Deux espèces différentes occupant le même milieu ont donc presque toujours deux rythmes d'activité totalement différents et deux types d'organisation sociale divergents (cf. COELHO & al., 1979).

1.2. Facteurs écologiques.

Le milieu a évidemment une grande importance dans la vie des babouins. Les comportements alimentaires, les déplacements, la superficie du domaine vital, le rythme d'activité, la fréquence et le type d'interactions interindividuelles sont en partie conditionnées par l'environnement.

- 1.- Les choix alimentaires sont limités par la disponibilité des ressources, leur abondance, leur dispersion et leurs fluctuations... Cependant, nous avons constaté que la composition du régime alimentaire n'est pas le simple reflet des ressources disponibles dans le domaine vital des babouins.
- 2.- La superficie du domaine vital est fonction de l'abondance et de la dispersion des ressources offertes à la troupe. Le domaine vital doit comprendre au moins un point d'eau permanent, des dortoirs et de la nourriture suffisante en toute saison. Si ces ressources sont rares et très dispersées, le domaine vital est très étendu (par exemple : à l'Amboseli, un domaine vital peut couvrir une superficie de 39 km² en saison sèche. - ALTMANN, 1970). L'importance de la zone de recouvrement de deux domaines voisins dépend aussi des ressources du milieu. D'après ALTMANN (1974), si les ressources sont distribuées uniformément dans la région, le recouvrement est faible, tandis qu'il est important si certaines ressources sont rares et localisées à certains endroits. A Ihema où les ressources essentielles (eau, dortoirs, nourriture) sont abondantes dans toute la région lacustre et où les zones de recouvrement des domaines voisins sont très étendues, le principe d'ALTMANN ne semble pas confirmé.
- 3.- La longueur des déplacements journaliers dépend de la distance séparant les ressources principales dans le domaine vital. Nous avons remarqué que les dogueras de Ihema effectuent 2 à 7 km chaque jour pour se nourrir, se désaltérer et rejoindre leur dortoir. Dans une région aride où les ressources sont plus dispersées, les hamadryas (*Papio hamadryas*) parcourent plus de 10 km chaque jour.

Les itinéraires suivis dans ces déplacements journaliers dépendent en partie de la topographie de la région (SIGG et STOLBA, 1981). Certaines fractions d'itinéraires passent toujours au même endroit (par exemple : une piste touristique, une passée d'hippopotames, une vallée...).

Le choix des dortoirs est limité par leur disponibilité dans le domaine vital. Les hamadryas et les chacmas (*Papio ursinus*) de régions arides où les grands arbres sont rares, se rassemblent sur les falaises rocheuses pour passer la nuit. Dans les régions boisées, les dogueras et les babouins de Guinée choisissent un bouquet de grands arbres comme dortoir.

- 4.- La prédation est un autre facteur écologique qui peut influencer certains aspects du comportement des babouins. La pression de la prédation, plus forte en savane, favoriserait la formation de groupes nombreux comprenant plusieurs mâles costauds et agressifs (DE VORE et WASHBURN, 1963; ALTMANN, 1974). Ainsi la structure multimâle et le dimorphisme sexuel accentué seraient des stratégies antiprédatrices chez les babouins de savane. L'organisation de la troupe en déplacement a aussi été interprétée de cette façon. Pourtant ces hypothèses évolutionnistes sont encore invérifiables et sont souvent vivement critiquées (cf. par exemple : les critiques de DEAG, 1980).

5.- Les interactions sociales et l'organisation sociale peuvent également subir l'influence de facteurs écologiques. Ainsi, les babouins vivant dans un milieu très boisé où la visibilité est réduite communiquent davantage vocalement que les babouins occupant un milieu ouvert (BYRNE, 1981). Ou bien, la fréquence des interactions d'épouillage et de jeu varie en fonction de l'abondance des ressources du milieu (OLIVIER et LEE, 1978).

1.3. Facteurs ontogénétiques.

Alors qu'il est généralement admis par tous les primatologues que les apprentissages jouent un rôle important dans la plupart des comportements des primates, peu d'auteurs font intervenir les facteurs ontogénétiques dans leurs explications de la variabilité des comportements et des organisations sociales.

Les expériences d'apprentissage en laboratoire sont peut-être trop éloignées des problèmes qui se posent aux animaux dans la nature (GALEF, 1970; MASON, 1978). Les comportements acquis par les sujets de laboratoire (utilisation d'outils complexes, discrimination, langage gestuel, etc.) pourraient, à la limite, être considérés comme un artefact des conditions expérimentales qui n'ont aucune chance de se produire dans un environnement naturel. C'est pourquoi quelques chercheurs ont préféré l'expérimentation "sur le terrain" malgré l'augmentation du nombre de variables souvent incontrôlables et les problèmes posés par la récolte des données (méthodes d'observation non automatisées, difficultés de renouveler l'expérience...).

Dans cette perspective, les primatologues japonais (ITANI, 1957; YAMADA, 1957; KAWAI, 1965;...) ont ouvert la voie à une expérimentation particulièrement intéressante, suivie notamment par HALL (1961), KUMMER (1968, 1970), FADY (1972), FLETEMEYER (1978), Mc GREW & al. (1978, 1979), CAMBEFORT (1981).

1.3.1. L'acquisition des habitudes et techniques alimentaires.

Tous ces expérimentateurs "de terrain" ont mis en évidence des comportements acquis par les singes dans leur milieu naturel, légèrement ou non modifié par l'homme.

- Les **macaques japonais** (*Macaca fuscata*) nourris artificiellement par l'homme ont ainsi appris à consommer de nouveaux aliments (bonbons, oranges, patates douces, grains de blé, ...), à les laver, à se baigner et nager pour atteindre des aliments distribués dans l'eau, et à tendre la main pour solliciter la nourriture ("Give me some" behavior).
- Les **babouins de Guinée** (*Papio papio*) ont appris à trouver des arachides cachées sous des pierres plus ou moins lourdes (FADY, 1972). Les mâles adultes, prioritaires, soulevaient les pierres les moins lourdes et consommaient rapidement les arachides trouvées. Les femelles n'ayant accès qu'aux pierres plus lourdes négligées par les mâles, apprennent à creuser sous celles-ci pour atteindre les arachides.
- Les **chacmas** (*P. ursinus*) ont rapidement appris à éviter les oranges contenant un produit anesthésiant (FLETEMEYER, 1978) ou à découvrir des aliments cachés et signalés par divers stimuli discriminatifs (CAMBEFORT, 1981).

Ces nouveaux comportements alimentaires acquis suite à une intervention humaine se sont répandus dans le groupe social en trois phases :

- a) La première phase est l' **apprentissage individuel** : un individu apprend, seul, à résoudre le problème d'accès à un aliment (renforcement positif). Les aliments utilisés dans ces expériences étant particulièrement renforçants, un petit nombre d'essais suffit à fixer l'apprentissage. Dans le cas d'un renforcement négatif (les oranges contenant l'anesthésique) le babouin n'a pas besoin de plus d'un essai pour apprendre à éviter cette nourriture. Il s'agit ici d'un simple conditionnement opérant. Plusieurs variables individuelles et sociales, non contrôlées par l'expérimentateur, modifient les performances individuelles :
 - l'âge et le sexe : les jeunes individus plus "curieux" et les femelles "attentives" découvrent plus rapidement que les mâles adultes une technique efficace;
 - la dominance : dès qu'ils ont découvert les nouveaux renforcements positifs, les mâles dominants en interdisent l'accès aux autres individus qui risquent de ne pas acquérir la nouvelle habitude alimentaire.
- b) La seconde phase, plus ou moins simultanée à la première, est la **diffusion de la nouvelle habitude dans le groupe social** actuel, par un apprentissage par observation ou imitation.

L'acquisition du comportement par les autres membres du groupe est facilitée par la vue de l'individu obtenant un renforcement positif (le nouvel aliment) ou réagissant au renforcement négatif (en vomissant les oranges à narcotique; aucun des babouins ayant observé leur congénère vomissant ou crachant ces oranges n'y a touché).

La diffusion du nouveau comportement suit les réseaux de relations sociales existant dans le groupe.

- Chez les **macaques japonais**, le lavage des patates douces a été découvert par une femelle puis imité par les femelles apparentées à la première, ensuite par les juvéniles et en dernier lieu, par les mâles adultes. Deux réseaux de diffusion ont été observés chez les macaques :

1° la transmission "par le haut" : imitation des dominants par les subordonnés, du mâle dominant par les femelles centrales, de leurs enfants par les femelles périphériques, des plus âgés par les plus jeunes (YAMADA, 1957);

2° la transmission "par le bas" : imitation des plus jeunes par les plus âgés, des femelles par les mâles. Les nouvelles habitudes introduites par les jeunes individus ou par les femelles se répandent moins rapidement que celles qui sont innovées par un individu dominant. Les mâles adultes sont moins aptes à acquérir une nouvelle habitude que les femelles et les enfants. ITANI (1957) a observé que 32 % des mâles, 51 % des femelles, 90 % des juvéniles de plus de 3 ans et 100 % des enfants d'un et deux ans avaient appris à consommer des bonbons, en six tests répartis sur 21 mois.

- Chez les **babouins**, les juvéniles dépassent nettement les femelles et les mâles adultes dans les apprentissages d'accès à une nouvelle source de renforcements. La transmission dans le petit groupe de dix chacmas observé par CAMBEFORT (1981) s'est faite très rapidement à tous les membres du groupe, à partir de la découverte par un juvénile.

- c) la troisième phase n'a pu être observée que dans les études de longue durée chez les macaques japonais. C'est la phase de **transmission protoculturelle** : la transmission d'une nouvelle habitude d'une génération à la suivante par la relation mère-enfant. Les femelles ayant acquis la technique de lavage des patates douces ou des grains de blé la transmettent à leurs enfants, en même temps que les autres habitudes alimentaires du groupe. Tous les enfants, nés après la propagation des nouvelles habitudes dans la troupe, les utilisaient à chaque occasion, à l'âge de 2 ans (KAWAI, 1965).

D'autres acquisitions protoculturelles ont été observées dans différents groupes en liberté, sans aucune manipulation expérimentale. Par exemple :

- 1) MAPLES (1969) et MAPLES & al. (1976) ont observé la propagation du pillage du maïs chez les babouins vivant à proximité des ranches kényans (cf. LEJEUNE, 1986 a).
- 2) STRUM (1975) et HARDING (1975) considèrent le comportement prédateur de babouins de Gilgil comme une acquisition protoculturelle qui s'est répandue dans la troupe au cours des 3 années d'observation. En 1970, en un millier d'heures d'observation, HARDING a recensé 47 captures d'animaux par les babouins mâles de la troupe "Pumphouse Gang" (97 % des captures sont effectuées par les mâles adultes). En 1973, en 1200 heures de terrain, STRUM a pu observer une centaine de captures par différentes catégories d'individus de la même troupe (61 % par les mâles, 14 % par les femelles, 16 % par les juvéniles).
- 3) MAC GREW & al. (1979) ont décrit des variations de l'utilisation d'outils pour atteindre des termites par les chimpanzés de 3 troupes. Les différentes techniques observées dépendent en partie de facteurs écologiques (types de brindilles disponibles dans le milieu et accès différents aux termites suivant leur espèce) et de facteurs culturels (imitation du comportement de la mère par ses enfants). L'utilisation d'outils pour atteindre un aliment inaccessible directement est un comportement complexe qui existe aussi chez les babouins en milieu naturel. Cependant, chez ceux-ci, le comportement ne semble pas se répandre parmi les membres des groupes où ce comportement a été occasionnellement observé (OYEN, 1979; VAN LAWICK-GOODALL et PACKER, 1973). Par ailleurs, les expériences de BECK (1973) et BENHAR & al. (1978) ont montré que l'utilisation d'outils par des babouins en captivité n'est pas imitée par leurs congénères - observateurs placés dans une cage voisine identique.

1.3.2. L'acquisition des comportements sociaux et la formation des liens interindividuels.

Contrairement à la plupart des comportements alimentaires constitués d'un acte ou d'une chaîne d'actions facilement contrôlables par les contingences de renforcements, les comportements sociaux et plus encore les relations interindividuelles présentent une telle complexité qu'on peut difficilement les soumettre à une expérimentation "sur le terrain".

Cependant, les expériences en laboratoire (cf. HARLOW, 1958; COELHO & al., 1981 a, 1981 b, 1982, 1983) et les observations comparées de plusieurs groupes sociaux d'une même espèce ont permis d'étudier la transmission de ces comportements d'une génération à l'autre, par le processus de socialisation.

La socialisation est l'ensemble des apprentissages réalisés par un individu, au milieu de son groupe social, depuis la naissance jusqu'à sa maturité (intégration dans la hiérarchie des adultes, reproduction, ...).

Nous avons pu suivre une partie de ce processus au cours de la réadaptation de l'orphelin Z à la vie sociale des babouins de Ihema (cf. LEJEUNE, 1984, 1985). Nous avons constaté l'importance des relations ludiques avec les pairs et des autres contacts avec les adultes pour l'intégration de Z dans le groupe.

La socialisation dépend de trois types de relations sociales essentielles :

- a) Le premier lien essentiel est celui qui unit la mère à l'enfant et par lequel l'enfant acquiert les traits fondamentaux de sa "personnalité" et découvre les habitudes alimentaires de son groupe (cf. ci-dessus). J. ALTMANN (1980) a montré que les différentes attitudes maternelles envers l'enfant (soit attitudes "laisser-faire", soit attitudes restrictives) pouvaient déterminer soit un caractère curieux et joueur, soit un caractère plutôt timoré chez l'enfant. C'est aussi par sa relation avec sa mère que le jeune babouin acquiert un statut dominant ou subordonné dans le groupe (cf. LEJEUNE, 1986 c).
- b) Cependant, les observations de jeunes babouins orphelins naturellement (cf. ROWELL, 1965; HAMILTON & al., 1982...) ou les expériences de privation maternelle (cf. COELHO & BRAMBLETT, 1981, 1982) ont montré que l'absence de la mère peut être compensée par les relations établies par l'orphelin avec ses pairs ou compagnons de jeux. Le jeu social permet à l'enfant d'acquérir les normes sociales et de développer les comportements socio-sexuels et de dominance-soumission. L'importance du jeu dans la socialisation d'un jeune orphelin a été soulignée ailleurs (LEJEUNE, 1984, 1985) et nous pouvons conclure avec POIRIER (1972, p. 18) :

"There is a strong supporting clinical evidence that interactions with the peer group are both necessary and sufficient for the development of normal adult social behavior".

- c) Enfin, les relations avec ses aînés (juvéniles et adultes) permettraient à l'enfant d'apprendre les comportements qu'il exprimera à l'âge adulte. Par exemple :
 - Le cri d'alarme chez les macaques japonais est émis par le mâle adulte, leader du groupe. Les enfants mâles qui ont vu le leader donner l'alarme sont capables, à l'âge adulte, d'émettre le cri d'alarme à bon escient (IMANISHI, 1957).
 - De même, les jeunes femelles acquièrent les comportements maternels en établissant des liens privilégiés (par épouillage) avec les femelles plus âgées élevant un enfant.
 - Il est possible également que les enfants mâles liés préférentiellement à un mâle adulte s'identifient à lui et acquièrent plus facilement les comportements de mâle adulte.

2. LES COMPORTEMENTS ECOLOGIQUES ET SOCIAUX ACQUIS PAR LES BABOUINS DE IHEMA.

Même si nous n'avons pas démontré expérimentalement les mécanismes d'apprentissage qui sous-tendent les comportements écologiques et sociaux des babouins de Ihema, nous quittons nos sujets d'observation avec la conviction, fondée sur un grand nombre d'observations, que les babouins ont appris énormément pendant leur enfance.

2.1. Les comportements écologiques.

Les jeunes de la troupe Ihema ainsi que l'orphelin Z acquièrent les habitudes et les techniques alimentaires du groupe en observant leurs aînés et particulièrement leur mère. L'enfant en période de sevrage suit toujours sa mère et observe ce qu'elle mange et comment elle décortique l'aliment, avant de l'imiter. Il ne procède pas par essais et erreurs, goûtant tout ce qui se trouve à sa portée. C'est probablement grâce à ces apprentissages que les babouins de Ihema se montrent sélectifs dans leurs choix alimentaires : par exemple,

- Ils évitent de consommer les fleurs ou les fruits d'*Acacia brevispica* et d'*A. senegal* (très abondants à Ihema), contrairement à leurs congénères de la vallée de l'Awash;
- ils chassent rarement, malgré l'abondance de jeunes antilopes ou autres petites proies dans leur domaine vital (LEJEUNE, 1982, 1985).

De même, les comportements d'alarme et de défense contre les voisins ou, au contraire, l'attitude de tolérance sont appris grâce à la présence des membres du groupe. Si le cri d'alarme émis par un jeune ayant aperçu une troupe voisine ou un étranger est suivi par l'attaque des mâles adultes envers ces intrus, le jeune répétera ses alarmes à la prochaine rencontre. Par contre, si l'alarme est suivie d'indifférence (comme, par exemple, à l'approche de la troupe Sud bien tolérée par la troupe Ihema), elle aura tendance à disparaître. C'est ainsi que le domaine vital de la troupe Ihema n'est pas exclusif et que l'on peut observer une troupe voisine au centre même de ce domaine (cf. LEJEUNE, 1981, 1985).

Le rythme d'activité et les déplacements journaliers sont imposés aux jeunes par les adultes. A Ihema, les babouins s'éveillent vers 6 heures et quittent le dortoir pour aller se nourrir. L'activité alimentaire est la plus importante entre 7 et 15 heures et présente deux pics atténués à 7 heures et à 14 heures. Ils rejoignent leur dortoir en fin d'après-midi, à partir de 15 heures et y demeurent jusqu'à 8 heures. Même s'ils n'ont pas les mêmes besoins physiologiques que les adultes, les enfants du fait de leur dépendance sont obligés de "suivre le mouvement". Ils apprennent ainsi à connaître leur environnement, les itinéraires habituels qui les conduisent aux principales ressources (nourriture, eau, dortoirs) et les limites de leur domaine vital. Les dortoirs sont ainsi choisis par tradition car il existe à Ihema beaucoup d'autres dortoirs potentiels que les sept ou huit groupes d'arbres-dortoirs effectivement utilisés (cf. LEJEUNE, 1981, 1985).

2.2. Les comportements sociaux.

Les comportements sociaux des adultes se mettent en place progressivement au cours du développement de l'enfant. Les jeux avec les autres enfants sont essentiels, comme nous l'avons observé lors de la réintroduction de Z parmi ses congénères. Par ces contacts intenses et sans danger avec les pairs, le jeune découvre et exerce les patrons moteurs spécifiques qui lui permettront, à l'âge adulte, de conquérir une place dans la hiérarchie, de se reproduire et de se défendre contre divers dangers.

Lors des rencontres avec les adultes, l'enfant apprend également à respecter les règles sociales en vigueur dans le groupe, par exemple, le monopole que se réserve un mâle adulte courtisant une femelle en oestrus. Z a vite appris à éviter des relations amicales avec une femelle escortée par un mâle adulte après la première correction que celle-ci lui avait infligée (cf. LEJEUNE, 1985).

Au cours de sa socialisation, chaque jeune fait des expériences différentes qui détermineront son profil comportemental ou sa personnalité et qui influenceront son intégration sociale et ses chances de procréer.

Arrivée au terme de cette synthèse, nous pensons pouvoir conclure que bien des comportements écologiques et sociaux, variant d'une population à une autre, sont des traditions ou des acquisitions protoculturelles qui se transmettent d'une génération à l'autre, principalement par l'intermédiaire des mères.

Toutes les acquisitions réalisées par les primates, pendant l'enfance, sont extrêmement importantes pour l'avenir de l'individu et du groupe. Par exemple, la propagation de techniques alimentaires particulièrement efficaces peut augmenter l'espérance de vie dans un groupe et modifier l'équilibre démographique au sein d'une population.

L'évolution de ces acquisitions protoculturelles serait très intéressante à suivre sur une longue période, dans un groupe de singes bien connus. Seule, une étude de longue durée, impliquant une équipe de plusieurs chercheurs motivés, pourrait retracer l'histoire de ces traditions et mesurer leur importance pour le futur du groupe, de la population, de l'espèce et de l'écosystème auquel les sujets étudiés appartiennent.

BIBLIOGRAPHIE

- ALTMANN, J., 1980.
Baboon mother and infants.
Harvard Univ. Press, London, 240 p.
- ALTMANN, S.A., 1974.
Baboons, space, time and energy.
Amer. Zool., 14 : 221-248.
- ALTMANN, S.A. & J. ALTMANN, 1970.
Baboon ecology. African field research.
Biblio. Primatol., 12, Karger, Basel.
- BALDWIN, J.D. & J.I. BALDWIN, 1979.
The phylogenetic and ontogenic contingencies which select social behavior and organization. In : Primate Ecology and Human Origins : Ecological influences on social organization.
BERNSTEIN & SMITH (Eds), New York, Garland, STPM Press : 89-116.
- BECK, B.B., 1973.
Cooperative tool use by captive *hamadryas* baboons.
Science, 182 (4112) : 594-597.
- BENHAR, E.E. & D. SAMUEL, 1978.
A case of tool use in captive olive baboons (*Papio anubis*).
Primates, 19 (2) : 385-389.
- BRAMBLETT, C.A., 1978.
Is the concept of "control group" valid ? A quantitative comparison of behavior of caged baboon groups.
Am. J. Phys. Anthrop., 49 : 217-226.
- BYRNE, R.W., 1981.
Distance vocalizations of guinea baboons (*Papio papio*) in Senegal : an analysis of functions.
Behaviour, 78 (3-4) : 283-313.
- CAMBEFORT, J.P., 1981.
A comparative study of culturally transmitted patterns of feeding habits in the chacma baboon (*Papio ursinus*) and vervet monkey (*Cercopithecus aethiops*).
Folia Primatol., 36 : 243-263.
- COELHO, A.M.; C.A. BRAMBLETT & L.B. QUICK, 1979.
Activity patterns in Howler and Spider Monkeys : an application of socio-bioenergetic methods. In : Primate Ecology and Human Origins : Ecological influences on social organization. BERNSTEIN & SMITH (Eds)
New York, Garland, STPM Press : 175-199.
- COELHO, A.M. & C.A. BRAMBLETT, 1981 a.
Intraobserver agreement on a molecular ethogram of the genus *Papio*.
Anim. Behav., 29 : 443-448.
- COELHO, A.M. & C.A. BRAMBLETT, 1981 b.
Effects of rearing on aggression and subordination in *Papio* monkeys.
Amer. J. Primatol. : 401-412.

- COELHO, A.M. & C.A. BRAMBLETT, 1982.
Social play in differentially reared infant and juvenile baboons (*Papio sp.*).
Amer. J. Primatol., 3 : 153-160.
- COELHO, A.M.; J.S.A. TURNER & C.A. BRAMBLETT, 1983.
Allogrooming and social status : an assessment of the contributions of female behavior to the social organization of hamadryas baboons (*Papio hamadryas*).
Primates, 24 (2) : 184-197.
- DEAG, J.M., 1980.
The adaptative significance of baboon and macaque social behaviour. In : Biosocial mechanisms of population regulation. COHEN, MALPASS & KLEIN (Eds), Yale Univ. Press : 83-113.
- DE VORE I. & S.L. WASHBURN, 1963.
Baboon ecology and human evolution. African Ecology and Human Evolution. HOWELL, F.C. & F. BOURLIERE (Eds), Wenner-Gren Foundation for Anthropol. Research, New York : 335-367.
- FADY, J.C., 1972.
Absence de coopération de type instrumental en milieu naturel chez *Papio papio*.
Behaviour, 41 : 157-165.
- FLETEMEYER, J.R., 1978.
Communication about potentially harmful foods in free-ranging chacma baboons, *Papio ursinus*.
Primates, 19 (1) : 223-226.
- GALEF, B.G., 1976.
Social transmission of acquired behavior : A discussion of tradition and social learning in vertebrates. In : Advances in the study of behavior. ROSENBLATT, HINDE, SHRAW & BEER (Eds), New York, Acad. Press, Vol. 6.
- GOULD, S.J. & R.C. LEWONTIN, 1982.
L'adaptation biologique.
La Recherche, 139 (13) : 1494-1502.
- HALL, K.R.L., 1965.
Experiment and quantification in the study of baboon behavior in its natural habitat. In : The baboon medical research. VAGTBORG, H. (Ed.), San Antonio, Univ. of Texas Press : 29-42.
- HAMILTON, W.J. III; C. BUSSE & K.S. SMITH, 1982.
Adoption of infant orphan *chacma* baboons.
Anim. Behav., 30 : 29-34.
- HARDING, R.S.O., 1975.
Meat-eating and hunting in baboons. In : Socioecology and psychology of primates. TUTTLE (Ed.), The Hague, Mouton : 245-257.
- HARLOW, H.F., 1958.
The nature of love.
Amer. Psychol., 13 (12) : 673-685.

ITANI, J., 1957.

On the acquisition and propagation of a new food habit in the natural group of the Japanese monkeys at Takasaki-Yama.
Behaviour, 1 (2) : 84-98.

KAWAI, M., 1965.

Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima islet.
Primates, 6 (1) : 1-30.

KUMMER, H., 1968.

Two variations in the social organization of baboons. In : *Primates : studies in adaptation and variability*. JAY, P. (Ed.) New York, Holt, Rinehart & Winston : 293-312.

KUMMER, H., 1970.

Immediate causes of primate social structures. Proc. 3rd. Int. Congress Primatol., Zurich, Karger, Basel, Vol. 3 : 1-11.

KUMMER, H., 1971.

Primate societies : group techniques of ecological adaptation. Aldine, Atherton; Chicago, New York, 160 p.

LEJEUNE, A., 1981.

Ecologie et structure sociale des babouins (*Papio anubis*) au Parc National de l'Akagera - Rwanda. Recherches effectuées au lac Ihema, mai-septembre 1981.
Cah. Ethol. Appl., 1 (2) : 205-244.

LEJEUNE, A., 1984.

La socialisation d'un jeune babouin orphelin *Papio anubis* réintroduit dans une troupe sauvage au Parc de l'Akagera (Rwanda).
Cah. Ethol. Appl., 4 (4) : 247-260.

LEJEUNE, A., 1985.

Contribution à l'étude des variations écologiques et sociales des babouins. Eco-éthologie d'une troupe de *Papio anubis* (Fischer, 1829), au Parc National de l'Akagera (Rwanda), 292 pp. Thèse présentée en vue de l'obtention d'un Doctorat d'Etat en Psychologie, Université de Liège, 1985.

LEJEUNE, A., 1986 a.

Contribution à l'Ethologie des Babouins (*Papio anubis*) du Parc de l'Akagera (Rwanda).
I. La structure du groupe.
Cah. Ethol. Appl., 6 (1) : 27-46.

LEJEUNE, A., 1986 b.

Contribution à l'Ethologie des Babouins (*Papio anubis*) du Parc de l'Akagera (Rwanda).
II. L'organisation de la troupe en déplacement.
Cah. Ethol. Appl., 6 (1) : 47-58.

LEJEUNE, A., 1986 c.

Contribution à l'Ethologie des Babouins (*Papio anubis*) du Parc de l'Akagera (Rwanda).
III. Les interactions sociales.
Cah. Ethol. Appl., 6 (1) : 59-80.

- Mac GREW, W.C. & C.E. TUTIN, 1978.
Evidence for a social custom in wild chimpanzees.
Man, 13 : 234-251.
- Mac GREW, W.C.; C.E. TUTIN & P.J. BALDWIN, 1979.
Chimpanzees, tools and termites : cross-cultural comparisons of Senegal, Tanzania and Rio Muni.
Man, 14 : 185-214.
- MAPLES, W.R., 1969.
Adaptative behavior of baboons.
Amer. J. Phys. Anthropol., 31 : 107-109.
- MAPLES, W.R.; M.K. MAPLES, W.F. GREENHOOD & M.L. WALEK, 1976.
Adaptations of crop-raiding baboons in Kenya.
Amer. J. Phys. Anthropol., 45 : 309-316.
- MASON, W.A., 1978.
Ontogeny of social systems. In : Recent Advances in Primatology.
CHIVERS & HERBERT (Eds), Vol 1 : 1-2.
- NAGEL, U., 1971.
Social organization in a baboon hybrid zone. Proc. 3rd Int. Congress Primatol., Zurich, Karger, Basel, Vol. 3 : 48-57.
- NAGEL, U., 1973.
A comparison of anubis baboons, hamadryas baboons and their hybrids at a species border in Ethiopia.
Folia Primatol., 19 : 104-165.
- OLIVER, J.I. & P.C. LEE, 1978.
Comparative aspects of the behaviour of juveniles in two species of baboon in Tanzania. In : Recent Advances in Primatology.
CHIVERS & HERBERT (Eds), Vol. 1 : 151-153.
- OYEN, O.J., 1979.
Tool-use in free-ranging baboons of Nairobi National Park.
Primates, 20 (4) : 595-597.
- POIRIER, F.E., 1972.
Introduction to primate socialization. In : Primate socialization.
POIRIER (Ed.) Random House, New York : 3-27.
- ROWEL, T.E., 1965.
Some observations on a hand-reared baboon. In : Determinants on infant behaviour. B. FOSS (Ed.), Wiley, New York, Vol. 3 : 77-260.
- ROWELL, T.E., 1979.
How would we know if social organizations were or not adaptative ? Primate Ecology and Human Origins : Ecological influences on social organization. BERNSTEIN & SMITH (Eds), New York, Garland, STPM Press : 1-22.
- SIGG, H. & A. STOLBA, 1981.
Home range and daily march in hamadryas baboon troop.
Folia Primatol., 36 : 40-75.

SPULHER, J.N. & L.B. JORBE, 1975.

Primate phylogeny, ecology and social behavior.
J. Anthropol. Research, 31 (4) : 376-405.

STRUM, S.C., 1975.

Primate predation : interim report of the development of a tradition in a troop of olive baboons.
Science, 187 : 755-757.

SUGAWARA, K., 1979.

Sociological study of a wild group of hybrid baboons between *Papio anubis* and *P. hamadryas* in the Awash Valley, Ethiopia.
Primates, 20 (1) : 21-56.

VAN LAWICK-GOODALL, J.; H. VAN LAWICK & C. PACKER, 1973.

Tool-use in free-ranging baboon in the Gombe National Park, Tanzania.
Nature, 241 : 212-213.

YAMADA, M., 1957.

A case of acculturation in a subhuman society of japanese monkeys.
Primates, 1 : 30-46.



Photo 1. Le bébé "Z", âgé de deux mois (janvier 1981). Ce jeune babouin, soigné et réadapté par A. LEJEUNE, a beaucoup appris à celle-ci quant à l'importance des apprentissages, et au processus de socialisation, notamment lorsqu'il fut réintroduit dans une troupe sauvage.



Photo 2. Un jeune babouin épluche une sansevière.



Photo 3. Un bébé de trois mois observe et imite sa mère occupée à chercher et lécher des minéraux dans la terre.