

ARTICLE ORIGINAL

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

III. Les interactions sociales

par

Anne LEJEUNE

Docteur en Psychologie

SUMMARY :

Contribution to the Ethology of baboons (*Papio anubis*) in the Akagera National Park (Rwanda). III. Social interactions.

Social interactions between baboons in the "Ihema" troop in the Akagera National Park, are analyzed, taking into account ten sex and age categories, and four main behaviour types : allogrooming, with friendly connotation; chasing expressing dominance; presenting expressing friendship or submission; and mounting, with sexual or dominance connotations.

1805 dyads between a sender and a receiver have been observed in which grooming was concerned, whereas interactions related to the three other behaviour types were observed only 148 times. Analysis of these data reveals - as far as grooming in an amical context is concerned - important social interest from adult females towards infants; between adult males and females; from infants towards adult males; from these males towards females in heat; between adult females; few groomings have been noted between adult males and between infants. The sociogram of dominance-submission relations is quite different : these relations are important between adult males, and from these males towards juveniles males; dominance-submission relations with a sexual connotation are important from adult or juvenile males towards adult females and females in heat.

Considering the total number of behaviour items of each type and the number of individuals from each age and sex category, it is possible to draw a behavioural profile of each social group. Thus, adult males and juvenile males to an lesser extent are more frequently dominant and groomed. On the other hand, adult and juvenile females are more frequently subordinated and groomers. Females in heat show a different profile : they are commonly groomed but are strongly subordinated, with a high frequency of the presenting behaviour. Lactating females or females bearing a baby are more frequently groomed than others, but are less concerned with other interactions types.

Contribution des laboratoires d'Ethologie et Psychologie animale (Prof. RUWET) et Psychologie expérimentale (Prof. RICHELLE) de l'Université de Liège.

Adresse actuelle de l'auteur : B.P. 1303 Kigali Rwanda.

Five different social interactions types are discussed : maternal behaviour, relations of infants with adult males, relations between females, sexual relations, and finally hierarchical relations between males. The longterm effects of behaviours of the females who focus on education are emphasized against the sexual and dominance oriented behaviours of the males.

RESUME :

Les interactions sociales des babouins de la troupe dite "lhema" sont analysées en prenant en compte dix catégories d'âge et de sexe et quatre types d'interactions entre un animal actif émetteur et un animal passif récepteur. Les quatre comportements enregistrés entre les paires sont : l'épouillage mutuel; la poursuite, de nature agonistique et exprimant la dominance; la présentation du postérieur, de nature amicale ou exprimant la soumission; la monte, relevant du registre sexuel ou socio-sexuel et exprimant, dans ce dernier cas, la dominance. On a observé 1805 paires d'individus dans des interactions d'épouillage mutuel à caractère amical, et 148 paires dans les autres types d'interactions. Ces différentes interactions entre les représentants des différentes catégories sociales ont été exprimées dans des matrices sociométriques et des sociogrammes. Le sociogramme d'épouillage révèle des liens sociaux importants des femelles adultes vers les enfants; entre les mâles et les femelles adultes; des enfants vers les mâles adultes; des mâles adultes vers les femelles en oestrus; entre femelles adultes; il y a par contre peu d'épouillage entre les mâles adultes et entre les enfants. Le sociogramme des relations de dominance-soumission est totalement différent. Les relations de ce type sont fortes entre mâles adultes, et des mâles adultes vers les jeunes mâles; celles où intervient une composante sexuelle sont fortes des mâles adultes ou juvéniles vers les femelles adultes et en chaleur.

Connaissant le nombre total des comportements de diverses natures enregistrés, et le nombre d'individus des différentes catégories d'âge et de sexe, il est possible de dresser le profil comportemental de ces différentes catégories sociales. Ainsi, les mâles adultes, et dans une moindre mesure les mâles juvéniles, sont plus souvent dominants et épouillés que la moyenne attendue. Par contre, les femelles adultes et juvéniles sont plus souvent subordonnées et émettrices d'épouillage. Les femelles en oestrus ont un profil différent : elles sont plus souvent épouillées qu'épouilleuses, mais elles sont très nettement subordonnées, avec forte fréquence du comportement de présentation. Les femelles lactantes ou portant un bébé sont, comme les enfants eux mêmes, plus souvent épouillées qu'épouilleuses, et elles interviennent peu dans les autres types d'interaction.

Ces différents types d'analyse permettent ainsi de dégager cinq types de relations sociales unissant les membres du groupe : les relations maternelles, les relations entre un enfant et un mâle adulte, les relations entre les femelles, les relations sexuelles, et enfin les relations hiérarchiques entre mâles. Ces derniers avaient été privilégiés par les premiers auteurs. Les travaux récents mettent plutôt l'accent sur les effets à long terme du rôle des femelles quant à l'éducation et la transmission des normes sociales.

1. METHODE

Les comportements sociaux de **Papio anubis** ont été observés et décrits par HALL et DE VORE (1965), ROWELL (1966), BOLWIG (1978) et HARDING (1980).

Nous avons choisi dans l'éthosociogramme de cette espèce, quatre comportements fréquemment observés :

- 1) L'épouillage mutuel "G" ou "allogrooming" :
Toute interaction sociale de lustrage du pelage où deux partenaires au moins sont engagés, entre dans cette catégorie. L'individu actif manipule la fourrure du partenaire passif, il lustre le poil et enlève les impuretés, avec les doigts, les ongles ou la bouche.
Nous classons ce comportement dans le registre des comportements de contact amical suivant ROWELL (1966).
- 2) La poursuite "P" : un individu court ou saute après un autre ("chasing").
Ce comportement est du registre des comportements agonistiques et exprime la dominance du poursuivant.
- 3) La présentation "pr" : un individu approche et présente son postérieur à un autre ("presenting"). C'est un comportement de contact amical ou de soumission.
- 4) Le comportement de monte "M" ("mounting behaviour") : un sujet, souvent un mâle, prenant appui sur les reins et les membres postérieurs de son partenaire, effectue une série de mouvements pelviens avec parfois intromission et éjaculation (uniquement lorsque l'individu "monté" est une femelle en oestrus).
Ce comportement est du registre sexuel ou socio-sexuel et exprime, dans le second cas, la dominance de l'individu actif.

Les interactions sociales, comme tout comportement de communication, sont définies par trois éléments :

- le sujet actif ou l'émetteur,
- le comportement social,
- le sujet passif ou le récepteur.

L'observation de ces triades permet d'établir les matrices sociométriques et de mettre en évidence les relations interindividuelles dans un groupe.

Cependant, étant donné l'absence de notre part de reconnaissance individuelle, l'identification des sujets actifs et passifs est limitée à leurs catégories d'âge et de sexe. Chaque interaction observée est enregistrée puis codée comme dans l'exemple suivant :

ENF-G-ADM : un enfant épouille un mâle adulte.

ADM-M-Fch : un mâle adulte monte une femelle en chaleur.

ADM-P-J.M : un mâle adulte poursuit un juvénile mâle.

Lors des échantillonnages d'instantés (ALTMAN, 1974; DUNBAR, 1976; LEHNER, 1979 et LEJEUNE, 1985), les interactions sociales ont été enregistrées en même temps que les autres activités.

Nous avons ainsi observé 1805 paires d'individus dans des interactions d'épouillage mutuel et 148 paires d'individus dans les autres types d'interactions (poursuite, présentation, monte).

Si les catégories d'individus ne se distinguent pas quant à leur comportement, alors la fréquence attendue d'un comportement pour une catégorie est égale à la proportion de sujets dans cette catégorie, multipliée par le nombre total de comportements observés (ALTMANN, 1977).

Par exemple, la fréquence attendue d'épouillage dans la catégorie des mâles adultes = proportion d'ADM dans la troupe X nombre total d'épouillages.

Fréq. Att. de "G" chez ADM = 17,3 % X 1805 = 312,3

Les fréquences observées seront comparées aux fréquences attendues afin de mettre en évidence les particularités sociales de chaque catégorie d'individus.

2. RESULTATS

2.1. Les matrices sociométriques.

En distinguant dix catégories d'individus entrant dans les interactions sociales d'épouillage et de dominance-soumission, nous obtenons deux matrices présentées dans les **tableaux 2.1.1. et 2.1.2.**

Les catégories d'individus ont été définies dans un article précédent (LEJEUNE, 1986 a).

Tableau 2.1.1. : Nombres d'interactions d'épouillage mutuel par catégorie d'âge et de sexe.

PASSIF	ADM	SAM	ADF	Fch	Fbb	JUV	J.M	J.F	ENF	BB.	TOTAL
ACTIF ADM	7	1	89	133	23	1	9	4	16	3	286
SAM			5								5
ADF	206	4	115	4	123	6	36	32	341		867
Fch	45				13		1		1		60
Fbb	12		16		21		2	2		41	94
JUV	2		2			8		2	1		15
J.M	15		35	3	3		24	7	3		90
J.F	18		47	7	34		21	24	7	1	159
ENF	146		54			2	8	1	13	1	225
BB.							4				4
TOTAL	451	5	363	147	217	17	105	72	382	46	1805

Les juvéniles sont, ici, séparés en trois nouvelles catégories :

- J.M = les juvéniles mâles de 2 à 5 ans,
- J.F = les juvéniles femelles,
- JUV = les juvéniles non sexés.

Les proportions d'individus appartenant à ces trois catégories sont plus ou moins arbitraires puisque nous ne sexions pas les juvéniles lors des recensements (Ibidem). Nous avons supposé le sex-ratio égal à 1/1 pour l'ensemble des juvéniles ($J1 + J2 + J3 = 26\%$) et estimé à 10 % les proportions de J.M et de J.F et à 6 % la proportion de juvéniles non sexés dans la population de la troupe.

Les proportions d'individus dans les autres catégories d'âge et de sexe sont données dans les **tableaux 2.1.** (LEJEUNE, 1986 a op. cit).

La première matrice (**tableau 2.1.1.**) présente toutes les interactions de lustrage mutuel entre les dix catégories d'individus. Les totaux marginaux correspondent aux nombres de comportements d'épouillage émis (verticalement) ou reçus (horizontalement) par chaque catégorie. Le grand total ($N = 1805$) est le nombre total d'observations de lustrages mutuels.

La seconde matrice (**tableau 2.1.2.**) présente toutes les autres interactions sociales, qui expriment généralement la dominance ou la soumission des protagonistes (ROWELL, 1966 et HAUSFATER, 1975). Par exemple, dans l'interaction "ADM-M-ADF", le mâle adulte qui monte la femelle est considéré comme dominant, tandis que la femelle lui est subordonnée.

Tableau 2.1.2. : Nombres d'interactions de dominance-soumission par catégorie.

SUBORD.	ADM	SAM	ADF	Fch	Fbb	JUV	J.M	J.F	ENF	BB.	TOTAL
DOMINANT											
ADM	30		24	18		8	9	1	4		94
SAM	1			1			1				3
ADF	2		7				1	1	3		14
Fch	1		1						1		3
Fbb			2		2						4
JUV				4		4			1		9
J.M			3	11					1		15
J.F											à
ENF						1			5		6
BB.											0
TOTAL	34	0	37	34	2	13	11	.2	15	0	148

Dans l'interaction "Fch-pr-J.M", la femelle en oestrus qui présente son postérieur au juvénile mâle est considérée comme subordonnée à celui-ci. Nous avons regroupé les trois types d'interactions (poursuite, monte et présentation) à cause de leur relative rareté. La fréquence de ces interactions de dominance-soumission est dix fois moins élevée que la fréquence d'interactions de lustrage mutuel : le nombre total d'observations égale 148 seulement.

Les deux types de relations sociales (épouillage et dominance) ne se distribuent pas de la même façon entre les différentes catégories d'individus.

2.2. Les sociogrammes

A partir des matrices sociométriques, nous avons représenté les relations entre les différentes catégories d'individus : **Figures 2.2.1. et 2.2.2.**

Chaque catégorie d'âge et de sexe est représentée par un cercle dont le rayon est proportionnel au nombre de sujets (cf. composition de la troupe 2.1., LEJEUNE, 1986 a).

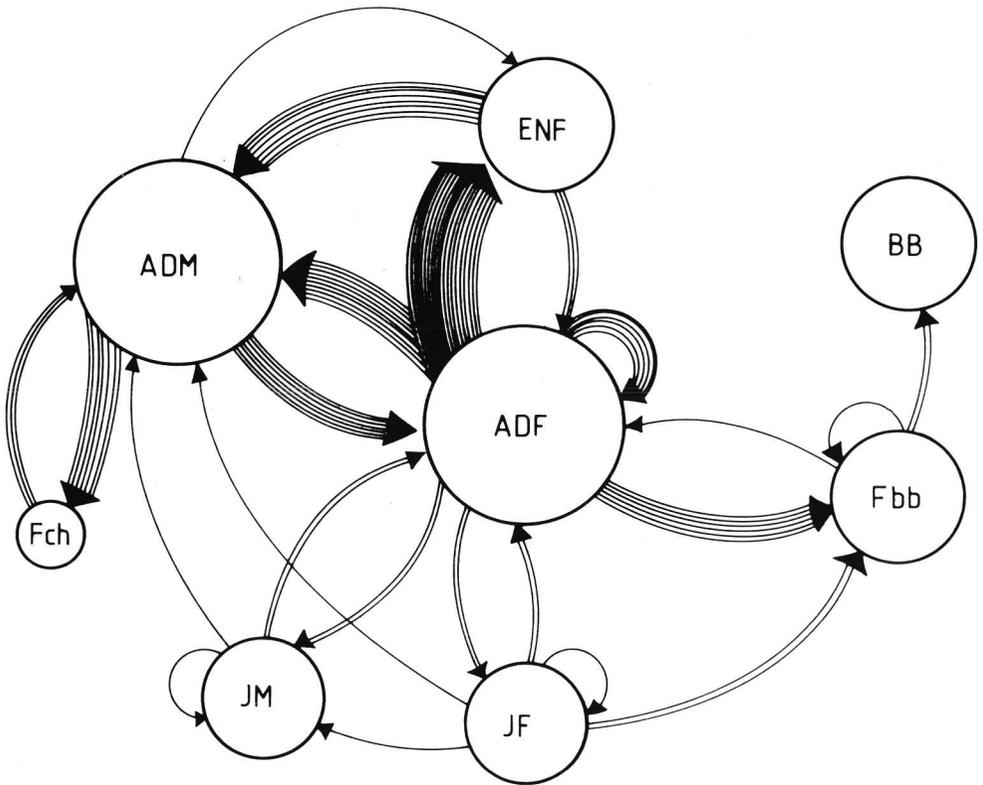


Figure 2.2.1. : Sociogramme des relations d'épouillage mutuel.

Les relations sociales sont représentées par des flèches allant de l'émetteur au récepteur. Le nombre de flèches est proportionnel au nombre d'interactions observées : par exemple, une flèche = 15 à 20 interactions d'épouillage ou 2 à 3 interactions de dominance-soumission.

2.2.1. Le sociogramme des relations d'épouillage indique des liens sociaux importants entre :

- les femelles adultes (ADF) et les enfants (ENF),
ADF → ENF : 341 interactions ;
- les femelles et les mâles adultes, et réciproquement :
ADF ↔ ADM : 206 et 89 interactions;
- les enfants (ENF) et les mâles adultes,
ENF → ADM : 146 interactions;
- les mâles adultes et les femelles en oestrus,
ADM → Fch : 133 interactions;
- les femelles, ADF ↔ ADF : 115 inter. et ADF → Fbb :
123 interactions.

On n'observe pas ou peu d'épouillage mutuel entre les mâles adultes (7 observations seulement), entre les enfants (13 observ.), entre les bébés (aucune interaction observée), entre les femelles en oestrus (aucune observation) alors que ces interactions sont fréquentes entre toutes les autres femelles : ADF, Fbb, J.F.

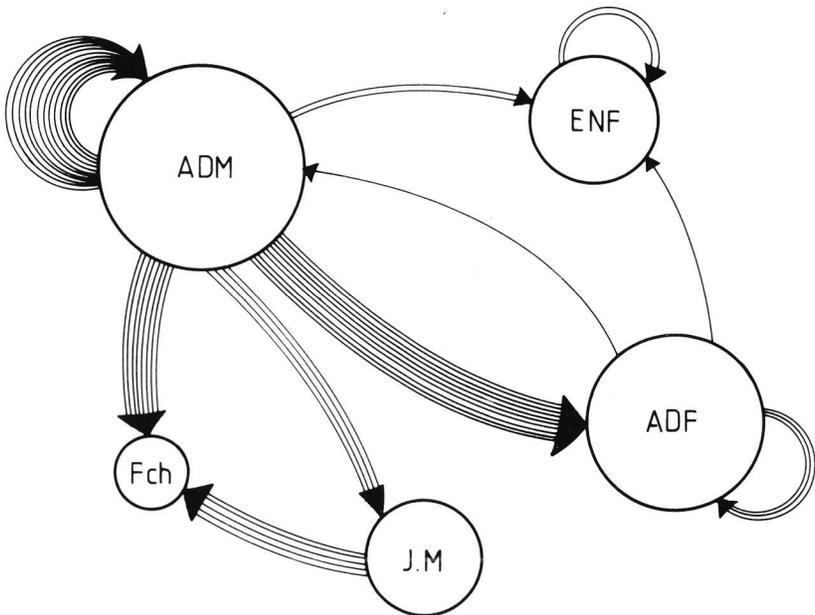


Figure 2.2.2. : Les relations de dominance entre les différentes catégories d'individus (ADM = mâles adultes, ADF = femelles adultes, Fch = fem. en chaleur, J.M = juvéniles mâles, ENF = enfants - voir texte).

2.2.2. Le sociogramme des relations de dominance-soumission (poursuite, monte, présentation) est totalement différent. Nous n' avons représenté que les catégories d'individus observés plus de dix fois dans ce type d'interaction.

Les relations de dominance-soumission sont fortes entre :

- les mâles adultes (ADM \leftrightarrow ADM : 30 interactions),
- les mâles adultes et les femelles (ADM \rightarrow ADF : 24 et ADM \rightarrow Fch : 18 interactions),
- les juvéniles mâles et les femelles en chaleur (J.M \rightarrow Fch : 11 interactions),
- les mâles adultes et les mâles juvéniles (ADM \rightarrow J.M : 9 interactions).

Nous pourrions ici aisément distinguer les interactions de poursuite des autres interactions à composantes sexuelles (présentation et monte). Les deux dernières sont particulièrement fréquentes entre les catégories de sexes opposés, tandis que les premières, purement agonistiques, sont observées le plus souvent chez les mâles (ADM, J.M).

2.3. Les profils comportementaux.

Comme nous l'avons déjà souligné (cf. supra 1.) la fréquence attendue d'un comportement dans une catégorie d'individus dépend du nombre de sujets de la catégorie présents pendant les sessions d'observation (ALTMANN, 1977). Tous les membres de la troupe ne sont jamais visibles tous ensemble. Nous n'avons en général, dans le champ d'observation, qu'un échantillon de dix à 20 individus. Mais au cours des 8 mois d'observation quantifiée, nous n'avons plus remarqué de tendance à fuir prononcée d'aucune catégorie de babouins comme c'était le cas au début de l'étude pour les femelles portant un jeune enfant. Nous pouvons donc supposer que toutes les catégories d'individus sont aussi bien représentées dans l'échantillon.

La probabilité d'observer un sujet d'une catégorie donnée dépend ici uniquement du nombre d'individus présents dans cette catégorie. A partir des recensements de la troupe qui nous donnent les proportions d'individus dans chaque catégorie (cf. LEJEUNE, 1986 a 2.1.), nous avons calculé les fréquences attendues des comportements de lustrage et de dominance-soumission : **tableaux 2.3.1. et 2.3.2.**

Tableau 2.3.1. : Fréquences attendues (Fr. Att.) et fréquences observées des comportements d'épouillage mutuel.

CATEGORIE :	ADM	SAM	ADF	Fch	Fbb	JUV	J.M	J.F	ENF	BB.	TOTAL
Proportion	0,17	0,03	0,16	0,04	0,11	0,06	0,10	0,10	0,11	0,11	1
Fréq. att.	312	59	289	81	191	108	180	180	208	195	1805
Fr. obs. 1	286	5	867	60	94	15	90	159	225	4	1805
Fr. obs. 2	451	5	363	147	217	17	105	72	382	46	1805
$(O - A)^2$ 1)	2,2	50	1157	5	49	80	45	2,6	1,5	187	1581
A 2)	62	50	19	53	3,5	77	32	65	146	114	621

X^2 1) = 1581 à 9 degrés de liberté

X^2 2) = 621 à 9 d.l.

CATEGORIE :	MALES	FEMEL.	JUVE	ENFANTS	TOTAL
Prop.	0,233	0,306	0,305	0,156	1
Fr. Att.	421	552	550	282	1805
Fr.O.1.	291	1021	264	229	1805
$(A - O)^2/A$	40	398	149	10	597 = X^2 1)
Fr.O.2.	456	727	194	428	1805
$(A - O)^2/A$	3	55	281	76	415 = X^2 2)

Fr.O.1 = fréq. de comportements d'épouillage émis

Fr.O.2 = fréq. de comp. d'épouillage reçus.

Les chi carrés calculés pour 10 ou 4 catégories sont significatifs au seuil 0,001.

$$\text{CHI carré} = \frac{(O - A)^2}{A} \quad (A = \text{Fr. Att. \& Fr. O.})$$

Tableau 2.3.2. : Fréquences attendues et fréquences observées des comportements de dominance-soumission.

CATEGORIE :	ADM	ADF	Fch	Fbb	JUV	J.M	J.F	ENF	BB.	TOTAL
Prop.	0,21	0,16	0,05	0,11	0,06	0,1	0,1	0,11	0,11	1
Fr. A.	30	24	7	16	9	15	15	17	16	148
Fr.O.1	97	14	3	4	9	15	0	6	0	148
Fr.O.2	34	37	34	2	13	11	2	15	0	148
$(O - A)^2$ 1)	145	4	2	9	0	0	15	7	16	198
A 2)	0,4	7,5	111	12	2	1	11	0,3	16	161

X^2 1) = 198

X^2 2) = 161

CATEGORIE :	MALES	FEMEL.	JUVE	ENFANTS	TOTAL
Prop.	0,233	0,306	0,305	0,156	1
Fr. A.	24	45	45	23	148
Fr.O.1	97	21	24	6	148
$(A - O)^2/A$	113	13	10	13	149 = X^2
Fr.O.2	34	73	26	15	148
$(A - O)^2/A$	0	17	8	3	28 = X^2

Fr.O.1 = fréq. des comp. de dominance

Fr.O.2 = fréq. des comp. de soumission.

Les CHI carrés calculés pour 9 ou 4 catégories sont significatifs au seuil 0,001.

En comparant les fréquences observées aux fréquences attendues, nous remarquons de fortes différences entre les catégories d'âge et de sexe : **figure 2.3.**

1°) Les mâles adultes émettent beaucoup plus de comportements de dominance que ce qui était attendu (Fr.O. = 97 > Fr.A. = 30,5). Ils ont nettement moins de comportements de soumission (Fr.O. = 34). Par contre dans les interactions d'épouillage, ils sont plus souvent récepteurs, c'est-à-dire épouillés (Fr.O. = 451), qu'émetteurs ou "épouilleurs" (Fr.O. = 286 < Fr.A. = 312).

2°) Les mâles juvéniles sont aussi légèrement plus épouillés qu'épouilleurs (Fr.O. = 105 et 90) et plus dominants que dominés (Fr.O. = 15 et 11). Mais les fréquences observées sont inférieures aux fréquences attendues et les différences ne sont pas significatives.

3°) Les femelles adultes et les femelles juvéniles présentent un profil opposé à celui des mâles adultes et juvéniles.

- Elles participent plus que prévu aux interactions de lustrage du pelage (Fr.O1 = 867 et Fr.O2 = 363 > Fr.A. = 289).

- Et elles sont plus souvent émettrices dans les interactions d'épouillage (Fr.O. = 867) que réceptrices ou épouillées (Fr.O. = 363).

Par contre dans les autres interactions, elles sont plus souvent subordonnées (Fr.O. = 37 > Fr.A. = 23,7) que dominantes (Fr.O. = 14). Les femelles juvéniles présentent un profil analogue mais moins significatif car elles ne sont observées que deux fois dans les interactions de dominance-soumission, en tant que subordonnées.

4°) Les femelles en oestrus se distinguent des autres femelles par une fréquence de lustrages reçus supérieure à la fréquence de lustrage émis. Elles sont donc plus souvent épouillées (Fr.O. = 147 > Fr.A. = 81,2) qu'épouilleuses (Fr.O. = 60).

Elles sont aussi très subordonnées dans les interactions de dominance-soumission avec une fréquence très élevée de comportements de présentation (Fr.O. = 34 > Fr.A. = 6,7).

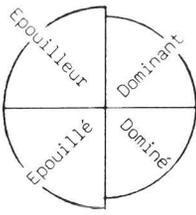
5°) Les femelles lactantes ou portant un bébé sont, comme les précédentes, plus épouillées (Fr.O. = 217) qu'épouilleuses (Fr.O. = 94 > Fr.A. = 191).

Elles sont rarement observées dans les autres interactions.

6°) Les enfants (ENF + BB.) sont davantage récepteurs (Fr.O. = 428 > Fr.A. = 281) qu'émetteurs (Fr.O. = 229) dans les interactions de lustrage mutuel.

Ils interviennent peu dans les autres interactions. Dans la plupart des cas, ils sont subordonnés (Fr.O. = 15) plutôt que dominants (6 observ. seulement).

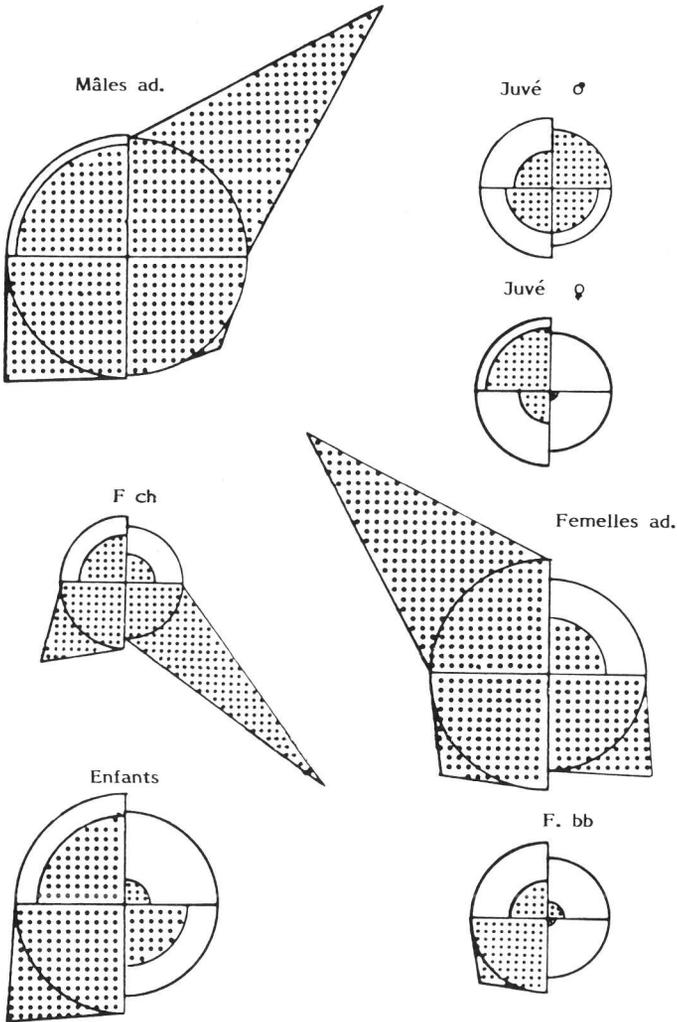
Figure 2.3. : Profils comportementaux des catégories d'individus.



Le profil est divisé en quatre parties :
 Moitié supérieure = rôle actif ou émetteur dans les interactions sociales.
 Moitié inférieure = rôle passif ou récepteur
 Moitié gauche = interactions d'épouillage
 Moitié droite = interactions de dominance-soum.

Le rayon de chaque demi cercle est proportionnel à la fréquence attendue. L'échelle de la partie droite est dix fois plus grande que celle de gauche car les interactions d'épouillage sont environ 10 fois plus fréquentes ($1805/148 = 12$) que les interactions de dominance.

Les rayons des zones pointillées sont proportionnels aux fréquences observées (L'échelle de Fch est multipliée par 2).



3. DISCUSSION

LES RELATIONS SOCIALES.

Les fonctions de l'épouillage mutuel chez les primates ont été discutées par de nombreux auteurs depuis CARPENTER (1940). Récemment, GOOSEN (1980) a présenté une synthèse des observations et des spéculations concernant le comportement d'épouillage ("**grooming behavior**").

La plupart des primatologues admettent actuellement que les fonctions sociales de l'épouillage mutuel ("**allogrooming**") sont bien plus importantes que les fonctions hygiéniques (nettoyage du pelage et élimination des parasites - REISS, 1984).

"The function of grooming is assumed to be not simply a cleaning of the body surface but a continuing reinforcement of social bonds"(HALL & DE VORE, 1965, p. 104).

Depuis une dizaine d'années, les interactions amicales (telles que l'épouillage mutuel) sont considérées comme un reflet bien précis des relations interindividuelles que les interactions agonistiques (telles que les conflits entre un "gagnant et un "perdant") (cf. LINDBURG, 1973; SEYFARTH, 1976; KUMMER, 1978; HARDING, 1980; STAMMBACH, 1982; STRUM, 1982; COELHO et al., 1983; DUNBAR et al., 1984).

Les interactions agonistiques permettaient, pour les premiers observateurs des relations sociales des primates en liberté, d'établir une hiérarchie de dominance ("**pecking order**" de SCHELDERUP-EBBE, 1938) entre les individus (p. ex. HALL et DE VORE, 1965 ou HAUSFATER, 1975).

Les babouins passent environ un dixième de leur temps en interactions sociales. Parmi celles-ci les interactions amicales sont 5 à 10 fois plus fréquentes que les interactions agonistiques et sexuelles (cf. **tableaux 2.1.1 et 2** et HARDING, 1980 et ALTMANN, 1980).

Contrairement à l'opinion populaire selon laquelle les babouins sont des singes agressifs, "méchants" et "lubriques (cf.p.ex. BUFFON !), les cynocéphales sont des animaux relativement paisibles et généralement doux dans leurs interactions sociales.

A partir des interactions d'épouillage mutuel et de dominance-soumission que nous avons présentées ci-dessus, nous pouvons distinguer cinq types de relations sociales qui unissent les membres de la troupe :

1. Les relations maternelles (ADF-ENF et Fbb-Bb.)
2. Les relations entre un enfant et un mâle adulte (ENF-ADM)
3. Les relations entre femelles (ADF-ADF, ADF-Fbb et J.F-Fbb)
4. Les relations sexuelles (ADM-ADF et ADM-Fch)
5. Les relations hiérarchiques mâles (ADM-ADM).

Nous n'avons pu quantifier et analyser que quelques aspects superficiels de ces relations interindividuelles complexes (les comportements d'épouillage, de poursuite, de monte et de présentation) mais de nombreuses observations purement qualitatives (p.ex. : la dispersion des individus, les réactions des autres babouins envers une dyade, la durée de certains liens, l'ambiance calme ou excitée du groupe, ...) nous permettent de discuter plus en détail ces différentes relations sociales.

1. Les relations maternelles

Ces liens puissants qui unissent une mère à son enfant sont essentiels dans une troupe de babouins.

L'enfant reste en relation avec sa mère pendant plusieurs années : jusqu'à la maturité ou jusqu'à son départ vers une autre troupe dans le cas des mâles (J. ALTMANN, 1978, 1980). La présence de la mère est vitale pour l'enfant après le sevrage. RHINE (1980) cite le cas de plusieurs enfants se laissant mourir après la perte de leur mère.

Les relations mère-enfant sont très durables mais pas statiques : elles changent avec l'âge de l'enfant, son indépendance croissante, et la vie sexuelle et reproductrice de la mère, les liens qu'elle établit avec son partenaire pendant l'oestrus, puis avec son nouvel enfant (POIRIER, 1972; ALTMANN, 1980).

La mère passe beaucoup de temps à épouiller son enfant et elle intervient souvent dans les disputes des enfants et des juvéniles. Dans ces conflits, elle soutient ses propres enfants et si deux de ses enfants se disputent, elle défend également le plus faible ou le plus jeune contre le plus âgé. Par ce type d'interventions maternelles, les enfants acquièrent un rang hiérarchique équivalent à celui de leur mère (CHENEY, 1977, 1978; LEE & OLIVER, 1979; WALTERS, 1980 et HAUSFATER, 1982).

Dans les activités non sociales comme la recherche alimentaire, la mère joue un rôle éducatif très important en transmettant à son enfant les habitudes alimentaires du groupe. Nous avons discuté du rôle de la mère dans le processus de socialisation dans un article précédent (LEJEUNE, 1984).

2. Les relations entre un enfant et un mâle adulte.

Ces liens particuliers qui unissent un enfant à un mâle adulte ont été observés dans différentes troupes de babouins par RANSOM (1971, 1972), PACKER (1980), ALTMANN (1980), STEIN (1981) et STRUM (1981). RANSOM (1972) distingue quatre types de relations entre un enfant et un mâle adulte :

1°) La relation avec un enfant peut dériver d'une relation préalable entre un mâle adulte et une femelle. A la naissance de l'enfant, le lien entre le mâle et la mère s'étend à l'enfant qui se trouve toujours à proximité. Le mâle manifeste une série de comportements "paternels" comme le transport ventral du bébé, l'épouillage, la protection contre les autres babouins ou les prédateurs.

2°) Un mâle adulte peut s'associer à un enfant suite aux cris de détresse de celui-ci, délaissé momentanément par sa mère. Certains mâles ont une réaction de protection vis-à-vis d'un membre de leur troupe en détresse. Ils accourent en grognant et emmènent l'enfant accroché à leur fourrure. Nous avons aussi observé ces réactions de protection ou de soutien vis-à-vis d'enfants ou de femelles qui, surpris par notre présence, lancent un cri de frayeur immédiatement suivi d'une charge du mâle vers l'intrus. Cette charge est heureusement interrompue dès que le mâle nous reconnaît et ne constate aucune attitude de menace de notre part.

3°) Occasionnellement chez **Papio anubis**, **P. cynocephalus** et **P. ursinus** un mâle subadulte ou dominé s'associe à une enfant femelle ou une juvénile et en s'éloignant du reste de la troupe, ils forment une sorte de sous unité sociale. Chez **P. papio** et **P. hamadryas**, ces associations sont fréquentes et sont le point de départ de nouvelles unités unimâles ou harems (DUNBAR & NATHAN, 1972; KUMMER, 1968).

4°) L'enfant et particulièrement le bébé ayant encore le pelage noir et la peau rose semblent inhiber l'agressivité des mâles. Dès lors, plusieurs auteurs ont supposé que les associations entre un mâle et un jeune enfant pouvaient diminuer les interactions agonistiques entre les mâles de la troupe ("**agonistic buffering**" RANSOM et RANSOM, 1971; PACKER, 1980; STEIN et STACEY, 1981).

Cependant, cette hypothèse est vivement critiquée par BUSSE et GORDON (1984) qui ont observé ces associations dans des situations dangereuses pour l'enfant (arrivée de mâles immigrants). Le mâle protège l'enfant sans l'utiliser à son profit (comme le suppose la théorie de l'"**agonistic buffering**")

Dans la troupe **Ihema**, ces associations sont fréquentes comme l'indique le nombre élevé d'interactions d'épouillage entre les enfants et les mâles adultes (voir aussi **photo 1**). Les mâles transportent parfois de jeunes enfants lorsqu'ils traversent un endroit découvert, peut-être pour protéger les petits contre un danger potentiel ?

3. Les relations entre les femelles.

Les liens qui unissent les femelles adultes sont les plus solides et les plus stables (SEYFARTH, 1976; ALTMANN, 1980; STRUM, 1981; HAUSFATER, 1982) contrairement à ce qui était apparu aux premiers observateurs de troupes de babouins (cf. HALL & DE VORE, 1965, p. 66 : "**It is possible that the female hierarchy is typically unstable**").

La hiérarchie dans le groupe des femelles n'apparaît pas clairement lorsqu'on se limite aux observations d'affrontements entre ces individus. Mais la hiérarchie existe et reste beaucoup plus stable que la hiérarchie entre les mâles (NOWELL, 1978; NOLL, 1982). Elle se manifeste surtout dans les interactions amicales et dans la priorité d'accès à certaines ressources. Les femelles dominantes sont plus souvent épouillées par un plus grand nombre de membres de la troupe que les femelles subordonnées (BUIRSKI, 1973; SEYFARTH, 1978).

Les femelles dominantes semblent mieux réussir leur vie reproductrice que les subordonnées qui sont moins souvent enceintes et qui perdent plus souvent leur bébé.

Le rang hiérarchique reste stable pendant de longues années sauf pendant les périodes d'oestrus. La femelle en chaleur, escortée d'un mâle adulte est généralement plus agressive et domine momentanément les autres femelles. Elle est en dehors du cercle des femelles et a très peu d'interactions d'épouillage avec elles, pendant cette période.

Les femelles lactantes, accompagnées d'un bébé, sont un centre d'intérêt manifeste pour les autres femelles, particulièrement les juvéniles et les nullipares qui établissent des liens d'épouillage et de proximité privilégiés avec les mères (SEYFARTH, 1976, 78; CHENEY, 1978; ALTMANN, 1980).

L'épouillage des femelles lactantes par les jeunes femelles est souvent accompagné de tentatives d'approche et de contact du bébé.



Photo 1. Un enfant de douze mois épouille le mâle adulte ANN (pour "annulaire raide").



Photo 2. Une femelle adulte épouille le mâle CAR.

Les liens inter-femelles sont très solides et même si celles-ci sont physiquement et socialement dominées par les mâles, elles n'hésitent pas à les affronter ensemble lorsqu'ils dépassent certaines limites. Nous avons ainsi observé 3 à 4 femelles chargeant bruyamment un mâle adulte qui maltraitait un juvénile criant de détresse. A chaque fois, le mâle adulte prenait la fuite face à la coalition des femelles qui continuaient à le harceler et à le menacer pendant plusieurs minutes.

Ces relations entre femelles se manifestent dans les interactions d'épouillage mutuel, très fréquentes dans la troupe **Ihema** (cf. **figure 2.2.1**). Les femelles en oestrus (Fch) n'ont quasi aucune interaction avec les autres. Par contre, les femelles adultes (ADF), juvéniles (J.F) et les femelles lactantes (Fbb) sont unies par de nombreuses interactions.

4. Les relations sexuelles.

Entre les mâles et les femelles, des associations non limitées aux interactions reproductrices, se forment pour des périodes plus ou moins longues.

SEYFARTH (1978) distingue trois types d'associations entre les mâles et les femelles adultes :

1°) Les couples de longue durée sont souvent observés ensemble et ont des interactions d'épouillage mutuel très fréquentes. Les deux partenaires se soutiennent l'un l'autre lors d'interactions agonistiques avec d'autres membres de la troupe (SAAYMAN, 1971; HAUSFATER, 1975; ROSE, 1977; PACKER, 1979, DE WAAL, 1978).

Ces couples subsistent même en dehors des périodes de reproduction et le mâle s'occupe parfois de la progéniture (cf. supra).

2°) On observe aussi des relations moins intenses mais basées sur une préférence durable pour un individu mâle dominant. Celui-ci est épouillé par plusieurs femelles qui cherchent le contact avec cet individu particulièrement "attirant". Mais la compétition avec les autres femelles et la préférence du mâle pour l'une ou l'autre d'entre elles diminuent la fréquence des contacts.

3°) Des couples momentanés et instables se forment pendant l'oestrus des femelles ("sexual consortship").

Ils ne durent que quelques jours voire quelques heures, mais les interactions entre les partenaires sont très intenses pendant ce laps de temps (HAUSFATER, 1975; SEYFARTH, 1978; ANDERSON, 1983).

A Ihema, le grand nombre de mâles en compétition pour les femelles en oestrus augmente l'instabilité des couples temporaires. La même femelle en chaleur est parfois escortée successivement par trois mâles différents pendant une même journée.

Les liens durables entre les individus de sexe opposé n'ont pas pu être observés directement étant donné l'absence de reconnaissance individuelle, mais la fréquence élevée d'épouillage entre les catégories "mâles adultes" et "femelles adultes" est un indice de l'existence de ces relations.

5. Les relations hiérarchiques entre les mâles.

L'organisation hiérarchique des babouins mâles est bien connue et a été abondamment décrite par de nombreux auteurs (p. ex. WASHBURN & DE VORE, 1961; ALTMANN, 1970; HAUSFATER, 1975, etc.). Les mâles manifestent plus de comportements agressifs que toutes les autres catégories d'individus (cf. figures 2.2.2 et 2.3; BOLWIG, 1978; HARDING, 1980; MITCHELL, 1979) et les comportements de gagnant et de perdant ou de dominant et de subordonné sont facilement reconnaissables. C'est pourquoi les études des relations sociales d'un groupe de babouins débutent habituellement par l'observation des interactions agonistiques entre les mâles adultes.

Il est évident que des relations hiérarchiques s'établissent entre les mâles adultes mais la stabilité et l'importance de ces relations dans la vie sociale du groupe ont été surestimées par les premiers observateurs.

Les relations entre les mâles adultes sont au contraire instables et compliquées par les coalitions formées par plusieurs individus. Le statut hiérarchique d'un mâle est souvent remis en question, surtout dans les groupes comprenant de nombreux mâles qui se disputent les femelles en oestrus. Les mâles subordonnés s'associent et s'entraident pour affronter un mâle dominant (PACKER, 1977, 1979b, et chez les chimpanzés : DE WAAL 1978, 1984). De plus, les migrations de mâles d'une troupe à l'autre augmentent l'instabilité des relations hiérarchiques en remettant en question l'ordre établi à chaque départ et à chaque arrivée d'un individu.

Dans la troupe Ihema, la plupart des interactions agonistiques observées se passent entre les mâles adultes très nombreux (12 à 20 mâles adultes ont été recensés dans cette troupe). La hiérarchie nous a paru très mobile surtout à cause des compétitions autour des femelles en chaleur et des immigrations d'individus étrangers. Le rôle apaisant des enfants qui s'associent aux mâles adultes a déjà été souligné. Cependant, la dynamique sociale de la troupe n'a pu être étudiée avec plus de précision puisque nous ne reconnaissons pas tous les membres du groupe.

"As soon as an observer of a group of feral primates can identify individuals, he realizes that the usual description and analysis of social behavior by age-sex classes alone is totally inadequate and oversimplified." (RANSOM, 1971, p. 179)

Malgré les limites de nos observations, nous pouvons néanmoins conclure que l'organisation sociale de la troupe Ihema est basée sur des relations interindividuelles complexes dont le noyau est constitué par les liens durables entre les femelles. Comme l'écrit S. HRDY :

"Malgré ce flux constant de mâles, la situation hiérarchique d'un matrilineage par rapport à un autre demeure remarquablement stable, ce qui suggère que la personnalité spécifique d'un mâle n'influe guère sur les mécanismes sociaux. En fait, la structure sociale est plutôt déterminée par l'énergie et la capacité d'affirmation de soi de certaines femelles". (1984, p. 170)



Photo 3. Comportement de dominance chez un mâle adulte : exhibition des paupières et des canines.

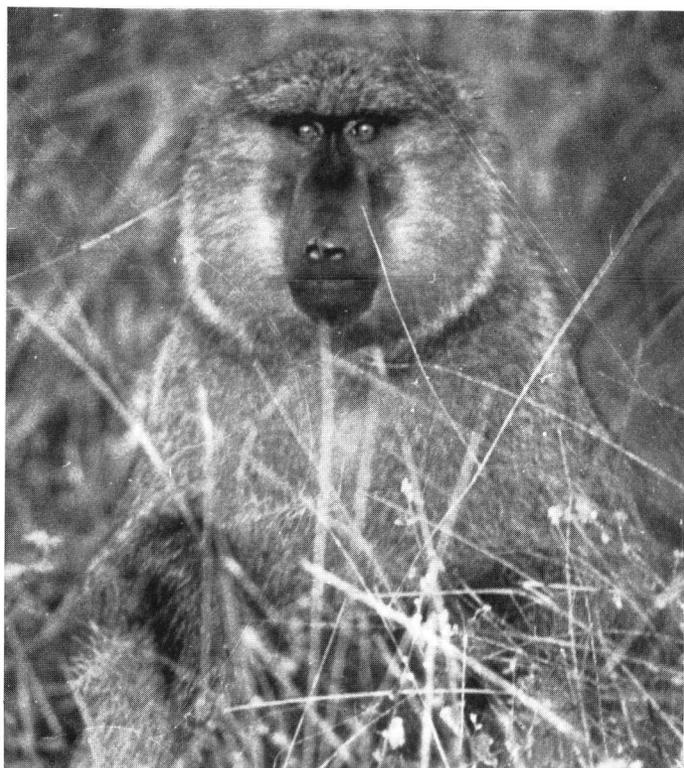


Photo 4. Menace du regard par le mâle subadulte SAM.

Contrairement aux premières descriptions d'une organisation sociale centrée sur les mâles adultes ("**The baboon group is organized around the dominance hierarchy of adult males**" HALL & DE VORE, 1965, p. 54), les observations récentes de plusieurs troupes de babouins nous amènent à reconsidérer le rôle et l'importance des mâles dans ces sociétés multi-mâles. L'activité sociale du mâle est centrée sur la reproduction, la lutte pour son partenaire sexuel, tandis que les femelles investissent leur énergie sociale dans des effets à plus long terme tels que l'éducation de leurs enfants et la transmission des normes sociales aux générations suivantes.

BIBLIOGRAPHIE

- ALTMANN, J., 1974. Observational study of behaviour : sampling methods. Behaviour, 49 : 227-267.
- ALTMANN, J., 1980. Baboon mother and infants. Harvard Univ. Press, London : 240 p.
- ALTMANN, J.; S.A. ALTMANN & G. HAUSFATER, 1978. Primate infant effects on mother's future reproduction. Science, 201 : 1028-1029.
- ALTMANN, S.A. & J. ALTMANN, 1970. Baboon ecology. African field research. Biblio. Primatol., 12, Karger, Basel.
- ALTMANN, S.A. & J. ALTMANN, 1977. On the analysis of rates of behaviour. Anim. Behav., 25 : 364-372.
- ANDERSON, C.M., 1983. Levels of social organization and male - female bonding in the genus **Papio**. Am. J. Phys. Anthropol., 60 (1) : 15-22.
- BOLWIG, N., 1978. Communicative signals and social behaviour of some african monkeys : a comparative study. Primates, 19 (1) : 61-99.
- BUSSE, C.D. et T.P. GORDON, 1984. Infant carrying by adult male mangabeys (**Cercocebus atys**). Amer. J. Primatol., 6 : 133-141.
- CARPENTER, C.R., 1940. A field study in Siam of the behaviour and social relations of the gibbon (**Hylobates lar**). Comp. Psychol. Monogr., 16 : 1-212.
- CHENEY, D.L., 1977. The acquisition of rank and the development of reciprocal alliances among free-ranging immature baboons. Behav. Ecol. Sociobiol., 2 (3) : 303-318.
- CHENEY, D.L., 1978. Interactions of immature male and female baboons with adult female. Anim. Behav., 26 (2) : 389-408.
- 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.
- DE WALL, F.B.M., 1978. Support strategies in chimpanzees. Behaviour, 62 : 268-311.

- DE WALL, F.B.M., 1984. Le chimpanzé politique. Trad. française de : chimpanzee politics - Power and sex among apes. Harper & Row publishers, New York, 223 p.
- DUNBAR, R.I.M., 1976. Some aspects of research design and their implications in the observational study of behaviour. Behaviour, 58 : 78-98.
- DUNBAR, R.I.M. & M.F. NATHAN, 1972. Social organization of the Guinea baboon (**Papio papio**). Folia Primatol., 17 : 321-334.
- DUNBAR, R.I.M. & M. SHARMAN, 1984. Is social grooming altruistic ? Z. Tierpsychol., 64 : 163-173.
- GOOSEN, C., 1980. On grooming in Old World monkeys. Doctorat Sc. nat., Univ. de Leiden, Nederland.
- HALL, K.R.L. & I. DE VORE, 1965. Baboon social behaviour. In : Primate behaviour, field studies in monkeys and apes. DE VORE, I. (Ed.), New York; Holt, Rinehart & Winston : 53-110.
- HARDING, R.S.O., 1980. Agonism, ranking and social behavior of adult male baboons. Amer. J. Phys. Anthropol., 53 : 203-216.
- HAUSFATER, G., 1975. Dominance and reproduction in baboons (**Papio cynocephalus**) : A quantitative analysis. Contrib. Primatol., Basel, Karger, 7 : 150 p.
- HAUSFATER, G., J. ALTMANN & S.A. ALTMANN, 1982. Long-term consistency of dominance relations among female baboons (**Papio cynocephalus**). Science, 217 : 752-755.
- HRDY, S.B., 1981. The woman that never evolved. Harvard Univ. Press - (trad. franç., 1984) Des guenons et des femmes : Essai de sociobiologie. Ed. Tierce, Paris : 308 p.
- 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.; J.J. ABEGGLEN, C. BACHMANN, J. FALETT & H. SIGG, 1978. Grooming relationship and object competition among **Hamadryas** baboons. In : Recent Advances in Primatology. CHIVERS & HERBERT (Eds.) Vol. 1 : 31-38.
- LEE, P.C. & J.I. OLIVER, 1979. Competition; dominance and the acquisition of rank in juvenile yellow baboons (**Papio cynocephalus**). Anim. Behav., 27 : 576-585.
- LEHNER, P.N., 1979. Handbook of ethological methods. New York, London, Garland STPM Press : 363 p.
- 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. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. de Liège, 1985 : 292 p.

- 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., 1986 a. Contribution à l'éthologie 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'éthologie 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.
- LINDBURG, D.G., 1973. Grooming behaviour as a regulator of social interactions in rhesus monkeys. In : Behaviours regulators of behaviour in primates. CARPENTER, C.R. (Ed.), Buckwell Univ. Press, Lewisburg : 124-128.
- MITCHELL, G., 1979. Behavioral sex differences in nonhuman primates. Van Nostrand, Reinhold C°, New York : 515 p.
- PACKER, C., 1977. Reciprocal altruism in **Papio anubis**. Nature : London, 265 : 441-443.
- PACKER, C., 1979, a. Intertroop transfer and inbreeding avoidance in **Papio anubis**. Anim. Behav., 27 : 1-36.
- PACKER, C., 1979, b. Male dominance and reproductive activity in **Papio anubis**. Anim. Behav., 27 : 37-45.
- PACKER, C., 1980. Male care and exploitation of infants in **Papio anubis**. Anim. Behav., 28 : 512-520.
- POIRIER, F.E., 1972. Introduction to primate socialization. In : Primate socialization. POIRIER (Ed.) Random House, New York : 3-27.
- RANSOM, T.W. & B.S. RANSOM, 1971. Adult male - infant relations among baboons (**Papio anubis**). Folia Primatol., 16 : 179-195.
- RANSOM, T.W. & T.E. ROWELL, 1972. Early social development of feral baboons. In : Primate socialization. POIRIER, F.E. (Ed.), Random House, New York : 105-144.
- REISS, M.J., 1984. Kin selection, social grooming and the removal of ectoparasites : A. theoretical investigation. Primates, 25 (2) : 185-191.
- RHINE, R.J.; MORTON, G.W.; ROBERTGEN, W.J. & H.D. KLEIN, 1980. The brief survival of free-ranging baboon infants (**Papio cynocephalus**) after separation from their mothers. Int. J. of Primatol., 1(4) : 401-409.
- ROSE, M.D., 1977. Positional behaviour of olive baboons and its relationship to maintenance and social activities. Primates, 18 (1) : 59-116.
- ROWELL, T.E., 1966, b. Hierarchy in the organization of captive baboons group. Anim. Behav., 14 : 430-443.
- SAAYMAN, G.S., 1971. Grooming behaviour in a group of free-ranging chacma baboons (**Papio ursinus**). Folia Primatol., 16 : 161-178.

- SCHELDERUP-EBBE, T., 1938. Die despotie in sozialen Leben der Vogel. Forschungen zur Volkerpsychologie und Soziologie, 10 : 2.
- SEYFARTH, R.M., 1976. Social relationships among adult female baboons. Anim. Behav., 24 : 917-938.
- SEYFARTH, R.M., 1978, a. Social relationships among adult male and female baboons : I. Behaviour during sexual consortship. Behaviour, 64 : 204-226.
- SEYFARTH, R.M., 1978, b. Social relationship among adult male and female baboons : II. Behaviour throughout the female reproductive cycle. Behaviour, 64 : 227-247.
- SEYFARTH, R.M.; D.L. CHENEY & R.A. HINDE, 1978. Some principles relating social interactions and social structures among primates. In : Recent Advances in Primatology. CHIVERS & HERBERT (Eds.), Acad. Press, London, Vol. 1. : 39-51.
- STAMMBACH, E. & H. KUMMER, 1982. Individual contributions to a dyadic interaction : an analysis of baboon grooming. Anim. Behav., 30 : 964-971.
- STEIN, D.M. & P.B. STACEY, 1981. A comparison of infant - adult male relations in a one-male group with those in a multi-male group for yellow baboons (**Papio cynocephalus**). Folia Primatol., 36 : 264-276.
- STRUM, S.C., 1981. Baboons : social strategists par excellence. Afr. Wildlife Leadership Found. 16 (2) : 2-6.
- STRUM, S.C., 1982. Agonistic dominance in male baboons : An alternative view. Intern. J. Primatol., 3 (2) : 175-202.
- WALTERS, J., 1980. Interventions and the development of dominance relationships in female baboons. Folia Primatol., 34 : 61-89.
- WASHBURN, S.L. & I. DE VORE, 1961. The social life of baboons. Scient. Americ., 204 : 62-71.