

SYNTHÈSE / REVIEW

Compétition et choix du partenaire sexuel chez les primates¹

par

Marie-Claude HUYNEN²

SUMMARY : Competition and mate choice in primates

Sexual selection theory suggests that variation in individual reproductive success results from mechanisms of competition and choice of the sexual partner. Male competition involves risks from fights and mobility in order to find female partners. Primate male sexual activity seems sometimes related to hierarchical rank, but this does not necessarily represent an increased reproductive success. Dominance might be one tactic among others, leading to increased reproductive success in given conditions. Males also form occasional coalitions granting them access to sexual partners despite a low hierarchical status. Male competitive tactics vary depending on age, social rank, and various demographic variables. The choice of a specific strategy and its efficiency are influenced by female preferences.

Primate females can choose their mates either directly, by initiating or rejecting copulation, or indirectly, by accepting or rejecting a male into their social group, or by joining themselves a group rather than another. Criteria females use to choose their mate are unknown, but evidences suggest that their choice is related to increased protection against other males' aggressive behaviour and potential infanticide, as well as to inbreeding avoidance.

Female competition for mates and male choice of female partners are also present in primates, both sexes competing at relative rates for qualitative as well as for quantitative aspects. Finally, observation of stable preferences between individuals, even in polygamous species, underlines the value of studying long-term relationships in primates.

Keywords : primates, sexual selection, competition, mate choice

¹ Manuscrit reçu le 27 avril 2000 ; accepté le 14 décembre 2000.

² Assistante au service d'Éthologie et de Psychologie animale (Prof. J.C. Ruwet), Institut de Zoologie, 22 quai Van Beneden, B-4020 Liège.

E-mail : marie-claude.huynen@ulg.ac.be

RÉSUMÉ

La théorie de sélection sexuelle explique la variation du succès reproducteur entre individus d'un même sexe par les mécanismes de compétition et de choix du partenaire sexuel. La compétition des mâles pour l'accès aux femelles comporte les risques liés aux combats et à la nécessité de se déplacer pour trouver les partenaires. Succès reproducteur et rang hiérarchique sont parfois liés chez le primate mâle, mais ce n'est pas toujours le cas. La dominance relative ne serait une tactique rentable que dans certaines conditions. Les mâles forment parfois des coalitions qui leur permettent de compenser leur désavantage hiérarchique. Ils peuvent utiliser des tactiques de compétition variées selon leur âge, leur rang, ou le profil démographique particulier de la population. Le choix de la stratégie et son efficacité sont influencés par les préférences des femelles.

Les femelles primates peuvent choisir leurs partenaires directement en suscitant ou en rejetant les copulations. Elles peuvent aussi exercer indirectement leur choix, en favorisant ou en refusant l'intégration d'un mâle dans leur groupe social ou en choisissant elles-mêmes de rejoindre un groupe plutôt qu'un autre. On ignore quels sont leurs critères de choix, mais les indications dont on dispose suggèrent que ce choix est lié à un souci de protection contre l'agression des autres mâles et contre l'infanticide, et avec l'évitement de la consanguinité.

La compétition des femelles pour les mâles et la préférence des mâles pour certaines partenaires sont également présentes chez les primates, chacun des deux sexes se battant à des degrés divers pour des aspects qualitatifs et quantitatifs de reproduction. Enfin, la présence de préférences interindividuelles stables, même chez les espèces polygames, souligne l'importance certaine de l'étude des relations à long terme chez les primates.

Mots clés : primates, sélection sexuelle, compétition, choix du partenaire

Sélection sexuelle

DARWIN (1871) a développé sa théorie de sélection sexuelle à partir d'une réflexion sur l'évolution de traits particuliers qui ne paraissent pas favoriser a priori les chances de survie de l'individu, et semblent même présenter des inconvénients majeurs en terme de coût énergétique ou de susceptibilité accrue à la prédation. Ce sont par exemple des traits tels que des canines ou une ramure hypertrophiées, des patrons de coloration voyants ou le chant de certains oiseaux. Selon DARWIN, l'évolution de ces caractères exagérés, souvent l'apanage des mâles d'une espèce, serait une conséquence du meilleur succès reproducteur de leur détenteur, soit que ces caractères augmentent les chances de victoire en cas de combat avec les autres mâles, soit qu'ils suscitent le choix préférentiel des femelles. DARWIN concluait donc qu'on assistait le plus souvent

à une compétition pour l'accès aux femelles chez les mâles et à un choix sélectif du partenaire sexuel chez les femelles.

Depuis lors, cette dynamique contrastée des mâles et des femelles a été expliquée par l'investissement parental différent des deux sexes (TRIVERS, 1972). Chez la plupart des espèces, les femelles investissent en effet davantage que les mâles dans leur progéniture, une conséquence plausible d'un investissement initial plus important pour produire des ovules que du sperme (BATEMAN, 1948). Les femelles, consacrant davantage d'énergie à chaque rejeton que les mâles, représentent une ressource déterminante pour le succès reproducteur des mâles. Celui-ci varie donc fortement en fonction du nombre de femelles fertiles couvertes. Le succès reproducteur des femelles est plus stable car les femelles ne peuvent, en principe, l'améliorer en s'accouplant avec plusieurs mâles. Elles peuvent cependant augmenter les chances de survie de leur progéniture en choisissant les mâles au profil génétique ou au comportement le plus favorable.

Les deux principes à l'œuvre dans la sélection sexuelle sont donc a priori la compétition pour le partenaire chez le mâle, et le choix du partenaire chez la femelle. L'étude des primates a donné une place de choix à la compétition des mâles, mais s'est montrée plus parcimonieuse pour ce qui est du choix des femelles. Certains comportements, comme la compétition pour les partenaires sexuels chez les femelles et le choix sélectif du partenaire chez les mâles, n'ont quant à eux retenu que très peu d'attention jusqu'à ces dernières années, si ce n'est dans le cas d'espèces où l'investissement parental est inversé. Or, DARWIN n'en avait pourtant pas exclu la possibilité et la littérature récente montre de façon de plus en plus claire que compétition des femelles pour le partenaire sexuel et préférence sexuelle des mâles sont présents chez les primates. On devra donc conclure que les stratégies d'accouplement des primates sont plus flexibles et complexes qu'on ne pouvait s'y attendre sur base des principes classiques de la théorie de sélection sexuelle. On devra en particulier formuler une mise en garde : compétition et choix ne sont pas exclusifs ; si l'on opère un choix, on est probablement prêt à le défendre et donc à entrer en compétition en cas de contestation.

Structures sociales des primates

Les structures sociales des primates non-humains sont le plus souvent classifiées sur base du nombre de mâles/femelles adultes que contient le groupe de reproduction typique d'une espèce. C'est ainsi que l'on identifie classiquement deux catégories principales de structures sociales : monogamie et polygynie, ce qui renvoie en fait à la stratégie de reproduction des mâles, un mâle pour une femelle ou un mâle pour plusieurs femelles. Cette classification correspond à la modélisation des structures sociales de WRANGHAM (1980) selon laquelle la répartition des femelles au sein d'un environnement détermine celle des mâles et sert classiquement de cadre à la discussion des dynamiques d'interactions

mâles/femelles à l'œuvre au sein des structures de reproduction. Nous verrons cependant qu'elle est extrêmement approximative et ne tient pas compte de la complexité des facteurs affectant l'accès aux partenaires sexuels (DIXSON, 1999). Un autre système de classification prend en compte la possibilité que la femelle s'accouple avec un ou plusieurs mâles différents au cours de sa période de fécondité.

Dans le cas apparemment le plus simple, celui des espèces réputées monogames (gibbons, divers cébidés), un mâle et une femelle adultes forment un couple exclusif et durable, certains pour toute la vie. Le cas des espèces qualifiées de polygynes est plus complexe. Chez certaines espèces, plusieurs femelles vivent avec un seul mâle, il s'agit alors de structures dites unimâles. Chez d'autres espèces, les femelles vivent avec plusieurs mâles, il s'agit alors de structures multimâles/multifemelles, que l'on peut également désigner par le terme de polygamie (ALDRICH-BLAKE, 1970 ; CROOK, 1972 ; CLUTTON-BROCK et HARVEY, 1976, 1977 ; GOSS-CUSTARD, DUNBAR et ALDRICH-BLAKE, 1972 ; EISENBERG, MUCKENRIN et RUDRAN, 1972 ; HARVEY et HARCOURT, 1984). On estime généralement que ces deux principaux types de structure — polygynie et polygamie — ont évolué en relation avec la capacité des mâles à monopoliser l'accès aux femelles dans des conditions données de fouragement. La structure la plus « rentable » du point de vue du succès reproducteur des mâles serait théoriquement celle où ils auraient un accès exclusif au plus grand nombre possible de femelles, mais cet avantage a souvent un certain prix. La structure multimâle est donc censée apparaître sitôt que l'exclusion des mâles rivaux devient trop difficile et trop coûteuse par rapport aux bénéfices de l'exclusivité sexuelle liée à la structure unimâle. C'est ce qui se passe par exemple lorsque les femelles sont largement dispersées au travers du domaine vital (EMLEN et ORING, 1977 ; WRANGHAM, 1980, 1987). D'autres situations favorisent l'apparition de structures multimâles, par exemple lorsque les femelles ont des périodes d'œstrus cryptiques ou synchronisées (ALTMANN, 1989 ; RIDLEY, 1986 ; SILK, 1989 ; voir cependant PEREIRA, 1998). Dans le premier cas, l'incertitude des mâles quant au potentiel de fertilité des femelles rend une monopolisation peu rentable. Dans le second, les mâles sont limités par l'impossibilité de s'accoupler avec plusieurs femelles fertiles en même temps. Il faut noter à ce propos que l'accouplement chez les primates se fait le plus souvent au cours d'une séquence d'interactions relativement complexe, ce qui rend impossible pour un mâle de passer rapidement d'une femelle à l'autre (CARPENTER, 1942 ; MANSON, 1997).

Système social et compétition sexuelle des mâles

Les modes de compétition des mâles varient en partie en fonction du système social des espèces. Chez les « prosimiens », espèces nocturnes et solitaires, les femelles contrôlent de petits territoires espacés qu'elles défendent contre les autres femelles. Chez ces espèces, de même que chez l'orang-outan

(*Pongo pygmaeus*), également solitaire, les mâles entrent principalement en compétition en monopolisant une aire qui inclut les territoires de plusieurs femelles. Les mâles les plus grands contrôlent typiquement les espaces les plus importants et s'accouplent avec le plus grand nombre de femelles (CHARLES-DOMINIQUE, 1977 ; GALDIKAS, 1981).

On connaît très peu la façon dont les mâles accèdent à leur partenaire chez les espèces monogames (*Hylobatidae*, *Aotinae*), mais on pense qu'ils acquièrent très probablement au départ un territoire susceptible d'attirer une femelle (TILSON, 1981 ; BROCKELMAN et SRIKOSAMATOSA, 1984). Une fois le couple constitué et établi sur un territoire, les mâles utilisent parades ou poursuites aux frontières du territoire pour tenter de repousser les autres mâles (ROBINSON, WRIGHT et KINZEY, 1987).

Les espèces dont le groupe social compte deux femelles ou plus peuvent être divisées en deux types, les espèces à structure unimâle et les espèces à structure multimâle. Dans les structures unimâles, un seul mâle reproducteur est présent dans le groupe : c'est le cas des babouins hamadryas (*Papio hamadryas*), de plusieurs espèces de *cercopithecinae* forestiers (*Cercopithecus mitis*, *C. ascanius*), et de certaines populations de *colobinae* (*Presbytis senex*, *P. cristatus*, *P. entellus*, *Colobus guereza*) (CORDS, 1987). Dans les structures multimâles, plusieurs mâles résident simultanément dans le groupe social : c'est, par exemple, le cas des Maki catta (*Lemur catta*), des singes écureuils (genre *saimiri*), des macaques rhésus (*Macaca mulatta*), des magots (*Macaca sylvanus*), des babouins de savane (*Papio anubis*, *P. cynocephalus*, *P. papio*) et des chimpanzés (*Pan troglodytes*) (WRANGHAM, 1987). On attend évidemment des tactiques de compétition des mâles radicalement différentes dans les deux types de structures. Chez les espèces unimâles, les mâles extérieurs luttent périodiquement pour gagner le statut de mâle reproducteur au sein d'un groupe. Chez les espèces multimâles, on pense généralement que les mâles luttent régulièrement pour améliorer leur position au sein de la hiérarchie de dominance du groupe et que cette position hiérarchique est directement liée à l'accès aux femelles en période fertile. On verra cependant que cette corrélation est loin d'être absolue et que les exceptions à cette « règle » sont nombreuses.

La distinction, à première vue si nette, entre les types de structure sociale unimâle et multimâle et les stratégies de compétition qui y sont associées est souvent rendue difficilement interprétable par la présence simultanée de différentes variables. Par exemple, chez certaines espèces unimâles, comme les colobes à queue rouge (*Colobus preussi*) et les singes patas (*Erythrocebus patas*), il arrive fréquemment que plusieurs mâles envahissent le groupe et s'accouplent rapidement avec les femelles (CORDS, 1987). Chez d'autres, comme les gorilles (*Gorilla gorilla*) (FOSSEY ; 1983) et les geladas (*Theropithecus gelada*) (DUNBAR, 1983), il arrive qu'un second mâle, souvent parent du résident, partage le droit d'accouplement pendant plusieurs années. D'autre part, dans certains groupes multimâles, comme ceux des capucins bruns (*Cebus apella*) (JANSON, 1984) ou les hurleurs mantelés (*Alouatta*

palliata) (CLARKE, 1983), le mâle dominant monopolise à tel point les femelles que l'on se trouve en réalité dans une situation unimâle. Il est néanmoins possible la plupart du temps de distinguer les stratégies des mâles selon qu'elles sont axées soit sur un accès exclusif et permanent à un groupe entier de femelles, ou sur un accès à une proportion accrue de femelles aux moments les plus favorables à la fertilisation.

Risques encourus par les mâles : combats et déplacements

Au cours de leur carrière reproductrice, les mâles de la plupart des espèces disposent de deux stratégies principales pour accroître leurs chances d'accès aux femelles : se battre, c'est-à-dire entrer en compétition sur place, ou se déplacer, parfois sur de grandes distances, en quête d'occasions d'accouplement. Les deux stratégies comportent des risques en terme de coût énergétique ou de dangers physiques, comme en témoigne la mortalité plus élevée des mâles par rapport aux femelles, et ce dès l'âge de la puberté (DUNBAR, 1987 ; WILSON et BOELKINS, 1970 ; DITTUS, 1979), une situation qui semble d'ailleurs se vérifier également chez les humains (DALY et WILSON, 1983). Cependant, chez les primates comme chez bien d'autres animaux, ces risques sont compensés par l'importance du bénéfice potentiel du point de vue du succès reproducteur (TRIVERS, 1972).

Combats

Chez la plupart des espèces, la fréquence et l'intensité des agressions entre mâles augmentent en fonction de la présence et du nombre de femelles en œstrus (RICHARD, 1974 ; BOGGESS, 1980 ; BERCOVITCH, 1983 ; GALDIKAS, 1981 ; NISHIDA, 1983) et ces agressions peuvent causer de sérieuses blessures. Si l'agression entre mâles est un phénomène courant chez les primates, sa fréquence varie aussi bien entre espèces (JANSON, 1984) qu'au sein d'une même espèce (NAGEL et KUMMER, 1974). Les babouins de savane mâles ont tendance à se battre plus souvent pour les femelles en œstrus que les singes rhésus (BERENSTEIN et WADE, 1983). On y voit deux raisons possibles : la première est liée à la périodicité de la reproduction et la seconde au dimorphisme sexuel. D'une part, la compétition sexuelle peut être plus intense chez les babouins mâles que chez les rhésus. En effet, un moins grand nombre de femelles se trouvent simultanément en œstrus chez les babouins, qui se reproduisent toute l'année, que chez les rhésus qui ont une reproduction saisonnière s'étalant en moyenne sur une période de 4 à 6 mois. D'autre part, le dimorphisme sexuel est moins accusé chez les rhésus que chez les babouins, ce qui pourrait augmenter l'impact du choix sexuel de la femelle chez les rhésus, où moins d'importance est concédée à la victoire d'un mâle lors d'un combat pour l'obtention d'une femelle. On trouve cependant une importante compétition entre mâles chez les espèces à reproduction saisonnière mais où le dimorphisme sexuel est inversé (femelles plus grandes que les mâles : cas des makis catta (RICHARDS, 1987).

On doit donc encore procéder à l'investigation systématique des facteurs pouvant influencer la compétition des mâles pour les femelles.

Déplacements

Chez de nombreuses espèces, les mâles voyagent loin et souvent afin d'accéder ou de conserver l'accès aux femelles. Près de la moitié des cohortes de macaques japonais (*Macaca fuscata*) mâles voyagent en solitaires des années durant, allant d'une troupe à l'autre pendant les saisons de reproduction à la recherche d'occasions d'accouplement (NISHIDA, 1966). Les orangs-outans mâles exploitent une zone plus importante que les femelles, et se déplacent donc au sein de cette zone, alors que rien ne permet de penser qu'ils aient besoin d'autant d'espace pour se nourrir, même en tenant compte du dimorphisme sexuel de l'espèce. L'explication la plus plausible est donc qu'ils tentent de contrôler ainsi l'accès à plusieurs femelles (RODMAN et MITANI, 1987).

Rang social et succès reproducteur du mâle

Dans la plupart des groupes multimâles, certains mâles sortent systématiquement vainqueurs en cas de confrontation, une constance qui permet de classer les individus au sein d'une hiérarchie de dominance. Le concept de dominance (MASLOW, 1937 ; SCHJELDERUP-EBBE, 1935) a été sévèrement controversé (à juste titre) pour ses simplifications abusives autant que pour les biais méthodologiques entachant sa description (ROWELL, 1974 ; BERNSTEIN, 1981). Il semble cependant que la dominance interindividuelle corresponde à un phénomène réel et récurrent dans les sociétés de primates. La relation existant entre la dominance et les activités sexuelles des mâles est un des aspects du comportement des primates qui a certainement été le plus étudié, sans qu'une corrélation franche entre statut de dominance et succès reproducteur ait pu être établie (DEWSBURY, 1982 ; FEDIGAN, 1983). Un certain nombre d'études indiquent cependant que rang individuel et activité sexuelle sont positivement corrélés (COWLISHAW et DUNBAR, 1991). C'est le cas en particulier chez le singe rhésus, où l'on observe une corrélation nette entre le rang de dominance du mâle et le temps passé à courtiser les femelles qui sont proches de l'ovulation (BERCOVITCH et NURNBERG, 1996). D'autres études ont mis en évidence l'augmentation ou le déclin de l'activité sexuelle suivant l'ascension ou le déclin hiérarchique du mâle (STRUM, 1982 ; SMUTS, 1987).

Le statut de dominance peut donc influencer les activités sexuelles du mâle et ce de deux façons essentielles. Tout d'abord, les mâles dominants peuvent accéder aux femelles en œstrus sans rencontrer de résistance notable de la part des mâles subordonnés, ce qui pourrait résulter d'un apprentissage précoce d'évitement des dominants par les subordonnés (CHAPAIS, 1983). Dans les groupes où ces mâles subordonnés tentent néanmoins de s'accoupler, les mâles dominants s'interposent fréquemment, harcelant et interrompant les accouplements, avant de pourchasser leurs rivaux (SMUTS, 1987).

Si un rang élevé dans la hiérarchie semble souvent faciliter l'accès aux femelles, ce n'est pas toujours le cas. Par exemple, le système de dominance établi par les makis catta et les propitèques de Verreaux (*Propithecus verreauxi*) en dehors de la saison de reproduction se désintègre lors de la saison de reproduction. Les vervets mâles (*Cercopithecus aethiops*) ont tous autant de chances de copuler pendant la période de fertilité des femelles, quel que soit leur statut hiérarchique (ANDELMAN, 1986). Les études d'une même espèce répétées au cours du temps et dans diverses conditions (par exemple celles des babouins ou de macaques, en milieu naturel et en captivité) ont montré que la relation entre le rang du mâle et l'accès aux copulations varie très nettement d'une espèce à l'autre, et même d'un groupe à l'autre au sein d'une même espèce. Les tests génétiques d'exclusion de paternité chez différents groupes captifs ou semi-captifs de macaques rhésus ont recueilli des résultats contradictoires (DUVALL *et al.*, 1976 ; SMITH, 1981 ; BERCOVITCH et NURNBERG, 1996). Les mêmes contradictions sont relevées dans des études portant sur des populations sauvages de babouins de savane. Même dans des études indiquant une corrélation moyenne importante entre rang et activité sexuelle, on a relevé des exceptions notables : les mâles les plus vieux s'accouplaient plus fréquemment qu'attendu sur base de leur statut dans le groupe (PACKER, 1979). Le statut de dominance du mâle n'est donc pas, et de loin, le seul déterminant de son activité d'accouplement dans les groupes multimâles. Dans certains cas, la trajectoire sociale des individus a un impact important. Dans d'autres cas, d'autres facteurs comme les coalitions entre mâles, les stratégies alternatives, et enfin, le choix des femelles peuvent avoir une influence prépondérante.

Coalitions des mâles et accouplements

Les mâles peuvent former différents types de coalitions. Bien que celles-ci soient théoriquement absentes chez les espèces solitaires et monogames et rares chez les espèces unimâles, on en rencontre cependant certaines formes typiques chez ces espèces. Rappelons de nouveau que la classification même des espèces en structures de reproduction monogames ou unimâles ne rend pas compte d'une réalité importante, à savoir la présence de plusieurs mâles au sein ou à la périphérie du couple ou du groupe, un phénomène fréquemment observé pendant certaines périodes critiques. Par exemple, chez les *hylobatidae* (gibbons et siamangs), espèces monogames, les pères épaulent parfois leur fils lors de combats avec des voisins et les aident ainsi à établir leur propre territoire (LEIGHTON, 1987). Chez des espèces unimâles, comme par exemple les langurs gris (*Presbytis entellus*), on observe périodiquement l'attaque du mâle résident par des coalitions de mâles étrangers, combats féroces amenant l'expulsion du résident et la prise de pouvoir du groupe de femelle par le leader de la coalition : l'auteur du « coup » reçoit donc l'appui momentané d'un ou de plusieurs alliés qui s'effacent théoriquement par après (HRDY, 1977). Chez les gorilles unimâles ou les hamadryas (*Papio hamadryas*), où des unités unimâles coexistent au sein de bandes plus larges, les mâles forment des coalitions pour expulser des mâles extérieurs ou empêcher le rapt de femelles (SIGG *et al.*, 1985 ; STUART et HARCOURT, 1987).

C'est cependant chez les espèces vivant en groupes multimâles que l'on s'attend le plus logiquement à rencontrer des coalitions. Chez ces espèces, et en particulier chez celles où les mâles sont philopatriques, c'est-à-dire restent dans leur groupe natal leur vie durant (chimpanzés, colobes rouges, singes écureuils) et sont donc théoriquement apparentés (FEDIGAN, 1992), les coalitions sont principalement utilisées pour repousser des mâles extérieurs. On a cependant également observé des coalitions chez des babouins de savane, espèce où les mâles quittent le groupe natal, émigrent à plusieurs reprises au cours de leur vie reproductive et sont donc peu ou non apparentés au sein du groupe où ils se reproduisent.

A côté de ces cas où le conflit des mâles est directement lié à l'accès au groupe social et aux femelles, les coalitions au sein des groupes multimâles, où les mâles ont des degrés de parenté divers (les chimpanzés sont généralement apparentés, les babouins occasionnellement, les hurleurs jamais) sont souvent utilisées à des fins tactiques. L'enjeu du conflit est alors l'amélioration de statut de dominance de l'un des partenaires voire des deux, le renforcement d'alliances à long terme et l'amélioration indirecte de l'accès aux femelles reproductrices. Ce type de coalition est couramment observé chez diverses espèces de macaques, de babouins, chez les hurleurs mantelés, les hurleurs rouges (*Alouatta seniculus*), les chimpanzés et les langurs gris (cf. revue par FEDIGAN, 1992). Les coalitions sont donc plausibles chez toutes les espèces multimâles, mais leur apparition est probablement favorisée ou contrôlée par des facteurs différents selon les espèces. L'un de ces facteurs est, comme nous l'avons vu, la parenté entre mâles, tandis que chez les espèces où les mâles quittent leur groupe natal et ne sont donc pas apparentés dans le groupe où ils se reproduisent, la prédiction de coalitions doit tenir compte de l'impact probable de facteurs démographiques, tels que la taille du groupe social et le sex-ratio adulte (MEIKLE et VESSEY, 1981 ; CHAPAIS, 1983).

Variabilité intra-spécifique des stratégies de compétition des mâles

Les espèces diffèrent donc quant à la façon dont les mâles accèdent aux partenaires femelles. Différentes stratégies coexistent également au sein d'une même espèce et suggèrent quelques principes intéressants. Les stratégies utilisées par les mâles varient avec l'âge des protagonistes et leur histoire au sein du groupe : les vieux babouins mâles recourent plutôt à une présence assidue auprès des femelles qu'à des comportements agressifs (STRUM, 1982) ; chez les rhésus, les fils de lignées dominantes émigrent plus tard et tentent parfois de se reproduire dans le groupe natal (BERARD *et al.*, 1993). Les stratégies varient également en fonction de caractéristiques démographiques telles que la taille et la composition des classes d'âge par exemple (DUNBAR, 1983), ainsi que selon les caractéristiques physiques (force, taille) et cognitives (traitement de l'information, expérience antérieure, « tempérament ») des individus (GOODALL, 1973 ; SMUTS, 1985). L'examen de la variabilité de la compétition des mâles met en fait en évidence le poids du choix des femelles dans les stratégies de reproduction.

Choix des femelles

On dispose depuis longtemps d'anecdotes faisant état de choix des femelles, mais la question n'a été examinée de façon systématique qu'au cours de ces vingt dernières années. Le manque d'enthousiasme manifesté auparavant à l'égard de ce thème traduit sans doute une sorte d'acceptation tacite du modèle de la femelle passive, ou une réticence à le remettre en cause, dont nous ne discuterons pas ici les fondements. Les données indiquent cependant que le choix des femelles constitue un facteur essentiel dans l'évolution des sociétés de primates. Ce choix s'exprime différemment selon la structure sociale de l'espèce ou du groupe. Il peut s'exercer de deux façons : soit directement en provoquant, acceptant ou refusant les copulations, soit indirectement, en influençant l'admission ou le statut du mâle dans le groupe.

Choix direct

La conception de passivité de la femelle a été dénoncée dès 1976 par Franck BEACH, qui a le premier formalisé la distinction entre « réceptivité » des femelles, renvoyant à la simple acceptation des invites sexuelles des mâles, et « proceptivité », c'est-à-dire l'initiative sexuelle vis-à-vis des mâles et la sollicitation d'accouplement par les femelles. Chez quasi toutes les espèces de primates, les femelles sollicitent couramment la copulation et chez certaines de ces espèces, elles prennent même l'initiative de la majorité des copulations. Elles utilisent pour ce faire un éventail de comportements très diversifiés (HRDY et WHITTEN, 1987). Pour l'observateur humain, les sollicitations des femelles prennent parfois une forme très subtile : ce sont par exemple des projections de langue (*Alouattinae*), des mouvements de tête saccadés (*Papio*, *Macaca*), mais aussi de simples approches ou encore certains types de regards (HRDY et WHITTEN, 1987). Les femelles indiquent aussi parfois leurs intentions de copulation d'une façon beaucoup plus explicite. La femelle du capucin brun suit le mâle dominant comme son ombre des jours durant, l'approche de temps à autre, lui adresse des grimaces et des cris particuliers, pousse son arrière-train ou agite des branches devant lui. Lorsqu'elle est prête à s'accoupler, elle le charge littéralement et le poursuit jusqu'à ce qu'il s'arrête et s'exécute (JANSON, 1984). Les femelles de macaque japonais amorcent souvent le contact sexuel en approchant vivement le mâle, en se blottissant contre son dos et en le montant (WOLFE, 1979).

Même dans le cas où les mâles prennent l'initiative des copulations et en contrôlent le déroulement, la présence de dispositions sexuelles favorables chez la femelle est essentielle pour le bon déroulement de la séquence copulatoire. Chez les rhésus captifs, les approches et les tentatives de monte des mâles ne sont couronnées de succès que si les femelles sont sexuellement motivées, ce qu'elles expriment par certains regards ou certaines postures particulières

(GOLDFOOT, 1982). Ces signaux n'avaient jamais été systématiquement analysés auparavant et on n'avait donc jamais envisagé l'influence des sollicitations des femelles sur la fréquence de monte des mâles (ZEHR, MAESTRIPIERI et WALLEN, 1998).

De même qu'elles prennent l'initiative en matière sexuelle, les femelles chez presque toutes les espèces de primates esquivent ou refusent les tentatives de copulation des mâles. La copulation forcée (viol) n'a en fait jamais été observée chez les espèces sauvages (si ce n'est chez les orangs-outans, où elle est généralement le fait de jeunes mâles débutants et, à première vue, ne bénéficie guère à leur succès reproducteur). Ceci renforce l'idée selon laquelle la coopération des femelles est nécessaire au succès de l'accouplement (LINDBURG, 1983). Le refus peut prendre plusieurs formes, soit que les femelles s'éloignent ou simplement s'asseyent — le cas des macaques, babouins et talapoins (*Myopithecus talapoin*) (SMUTS, 1985 ; LINDBURG, 1983), — soit qu'elles découragent leurs prétendants de façon carrément agressive — le cas des geladas et vervets (DUNBAR, 1983). Chez les vervets, on a même enregistré 50 % de refus de copulation dont environ 14 % comportaient une agression franche avec coups, morsures et poursuites (ANDELMAN, 1986).

Choix indirect

Les femelles influencent souvent l'intégration ou le maintien des mâles en tant que membres du groupe social et donc en tant que partenaires sexuels potentiels. Les geladas représentent un exemple flagrant à cet égard (DUNBAR, 1983 ; MORI et DUNBAR, 1985). Un mâle gelada qui veut supplanter le mâle d'un sous-groupe de femelles tente d'abord d'approcher les femelles en dépit de l'opposition du mâle résident. S'il arrive à entrer en contact avec les femelles, le résident abandonne simplement la partie et le nouveau venu prend le contrôle du groupe. Un tel comportement de la part du résident peut sembler étrange, mais s'explique cependant si l'on sait que le vainqueur d'un éventuel combat ne serait pas nécessairement accepté par les femelles : DUNBAR (1983) a par exemple observé des femelles continuant à préférer un mâle vaincu qui se maintint alors dans le groupe après avoir été par deux fois renversé par un *outsider*. Chaque fois, certaines femelles attaquèrent furieusement le nouveau venu et l'éloignèrent du favori, un fait remarquable si l'on tient compte du dimorphisme sexuel important de cette espèce. Sachant que l'intégration parfaite dans un groupe de femelles est indispensable pour qu'un mâle gelada puisse s'accoupler, l'importance décisive du choix des femelles pour le succès reproducteur des mâles ne fait aucun doute chez cette espèce. Les mêmes drames peuvent se dérouler dans les groupes captifs de macaques rhésus où les femelles peuvent s'opposer à l'introduction de nouveaux mâles, de façon extrêmement violente et coalisée (BERNSTEIN et EHARDT, 1985), et ce même si l'on prend soin de ne tenter l'introduction que lors de la saison de reproduction, moment où les femelles sont davantage susceptibles de surmonter leur xénophobie foncière pour accepter un nouveau membre du groupe.

Une tactique de choix moins spectaculaire mais très répandue se rencontre dans les cas où les femelles s'éloignent occasionnellement de leur groupe pour interagir amicalement, voire pour copuler, avec des mâles extérieurs. Ces contacts « informels » peuvent influencer l'intégration ultérieure de ces mâles dans le groupe de reproduction de la femelle. SMUTS (1985) a plusieurs fois observé l'incursion discrète de femelles de babouin de savane dans des groupes voisins, dont elles détournaient un des mâles vers leur propre groupe, où ils devenaient résidents réguliers pour de nombreuses années. Les mêmes tactiques de détournement ont été fréquemment enregistrées chez les macaques rhésus de Cayo Santiago (Puerto Rico) (MANSON, 1994).

Les cas décrits jusqu'ici concernent des espèces où les femelles demeurent dans le groupe natal. Chez les espèces où les femelles émigrent de leur groupe natal (hamadryas, gorilles, chimpanzés, colobes rouges), le choix des partenaires sexuels se fait en entrant dans un groupe ou en le quittant. Bien qu'évidemment les mâles puissent décourager les femelles de quitter le groupe, le cas de coercition réelle n'a été observé que chez les babouins hamadryas (KUMMER, 1968).

Critères de choix

Quels mâles les femelles préfèrent-elles et pour quelles raisons ? Les réponses à ces questions sont extrêmement complexes, et ce pour diverses raisons. Tout d'abord, le nombre d'études sur ce sujet reste relativement réduit et l'on ne dispose donc que de peu de données quantitatives. Ensuite, les critères de choix des femelles varient en fonction du système social de l'espèce, de caractéristiques individuelles telles que l'âge et le rang hiérarchique de la femelle, et enfin de la vulnérabilité au comportement infanticide des nouveaux mâles lorsque de jeunes enfants sont présents. À côté des qualités propres aux mâles, les possibilités de choix des femelles sont également limitées par le comportement des mâles : le style autoritaire des hamadryas laisse moins de place au choix des femelles que la bonhomie relative des babouins anubis. Ces éléments conjugués font qu'il est finalement extrêmement difficile de savoir si le comportement de la femelle reflète un choix « idéal » ou constitue plutôt un compromis entre ses intérêts propres et ceux du mâle (FEDIGAN, 1992 ; HUYNEN, 1998 ; SMALL, 1989). On est donc dans un domaine hautement spéculatif mais qui a le mérite de poser des questions pertinentes.

Chez de nombreuses espèces animales, les femelles sélectionnent peut-être leur partenaire sur base de la capacité des mâles à procurer des ressources qu'elles peuvent utiliser pour élever leur progéniture. On dispose cependant de peu de preuves d'un tel processus chez les femelles primates. Chez les espèces monogames, où mâles et femelles défendent un territoire vital contre les intrusions de congénères, on suppose que les femelles préfèrent des mâles capables de défendre le territoire, mais cela reste une simple hypothèse. Chez beaucoup d'espèces où les femelles sont philopatriques, c'est-à-dire restent leur vie

durant dans leur groupe natal et vivent donc avec d'autres femelles apparentées, ce sont les femelles qui défendent des territoires ou des sites de nourrissage particuliers contre les attaques de groupes voisins. Si les mâles prennent parfois part à ces rencontres agressives, on ignore cependant si les femelles choisissent les mâles en fonction de leur disposition au combat, mais l'on estime plausible que les femelles puissent éventuellement choisir leur partenaire en fonction d'une assistance potentielle dans le cadre d'une compétition alimentaire au sein du groupe (JANSON, 1984).



Fig. 1. Chez les tamarins à tête de lion (*Leontopithecus rosalia rosalia*), où les soins paternels sont primordiaux pour le succès reproducteur, la structure du groupe est souvent polyandre.

In golden lion tamarins (Leontopithecus rosalia rosalia), paternal care is essential to ensure reproductive success and the group structure is polyandrous.

Les soins paternels proprement dits sont relativement rares chez les primates, mais sont manifestement présents chez les espèces monogames comme les gibbons et les callicèbes (*Callicebus moloch*), ou polyandres comme les *Callitrichidae*, tamarins et ouistitis (WHITTEN, 1987 ; WILSON-GOLDIZEN, 1987 ; McLARNON et ROSS, 2000). Un des critères de choix des femelles de ces espèces pourrait être la capacité d'investissement du mâle dans le soin à la progéniture, mais on dispose de peu de données pour tester cette hypothèse. Chez de nombreuses espèces multimâles, les mâles semblent contribuer à la survie

des jeunes à des degrés divers, soit qu'ils les défendent activement ou les protègent par leur présence, soit qu'ils passent simplement du temps avec eux, agissant ainsi comme des baby-sitters (SMUTS, 1985 ; TAKAHATA, 1982). On a aussi observé des mâles transportant des jeunes et toute une variété de comportements affiliatifs (revus par WHITTEN, 1987). L'évolution de ces comportements ne s'explique pas entièrement par la valorisation de l'investissement du mâle, car on les a souvent observés dans des cas où les enfants impliqués avaient peu de chances d'être les jeunes du mâle concerné. Une autre suggestion serait donc que le comportement de ces mâles représente un effort pour accéder à la copulation plutôt qu'un investissement dans la progéniture.

Chez de nombreuses espèces de primates, les mâles se comportent de façon agressive vis-à-vis des femelles ou de leur jeunes, allant même parfois jusqu'à l'infanticide (HAUSEFATER et HRDY, 1984). Certaines observations suggèrent que les femelles choisissent des partenaires qui minimisent leur propre vulnérabilité et celle de leurs enfants face aux agressions des mâles (VAN SCHAİK et KAPPELER, 1997) ou utilisent des stratégies d'accouplement particulières qui visent à diminuer les risques d'infanticide par les mâles.

Les femelles de plusieurs espèces ont développé des adaptations physiologiques et comportementales qui les conduisent à s'accoupler avec davantage de mâles et pendant une période plus longue que nécessaire pour assurer la fécondation. Le gonflement ano-génital des femelles babouins de savane (*anubis*, *cynocephalus*, *papio*), par exemple, couvre 40 à 60 % des 35 jours de leur cycle, et elles courtisent en moyenne 4 à 5 mâles différents pendant la période d'ovulation, c'est-à-dire approximativement pendant la semaine précédant la détumescence du gonflement sexuel (SMUTS, 1985). Le cas du magot est extrême : dans un groupe observé par TAUB (1980), par exemple, les femelles en œstrus courtisaient en moyenne 6 mâles par jour, ce qui représente 64 à 73 % des mâles adultes et subadultes au cours d'un seul cycle. On invoque ici la possibilité de stratégies de confusion de paternité chez diverses espèces (HRDY, 1979). En supposant que les mâles contribuent davantage aux soins des jeunes de femelles avec lesquelles ils se sont accouplés, les femelles s'accouplant avec une série de mâles rendraient l'information de paternité ambiguë. Cette ambiguïté augmenterait la probabilité que plusieurs mâles investissent dans le soin à leur progéniture et réduirait la probabilité d'infanticide (HRDY, 1979 ; WRANGHAM, 1980).

Cette dernière hypothèse présente donc une stratégie des femelles qui contre les désavantages de leur attirance pour les « nouveaux venus ». Or, l'évolution de cette attirance particulière envers des mâles étrangers ou récemment immigrés, par ailleurs susceptibles de commettre un infanticide (HRDY, 1979), est cruciale, car elle contribue indéniablement à l'évitement de la consanguinité. Chez de nombreuses espèces, les femelles manifestent effectivement un intérêt tout particulier envers les nouveaux mâles (CLUTTON-BROCK et HARVEY, 1977 ; HARCOURT, 1978 ; WOLFE, 1979 ; HENZI et LUCAS, 1980 ; PACKER, 1979). Par exemple, lors de tentatives de prise de pouvoir par des

bandes de mâles chez les langurs gris, les femelles profitent de ce que le mâle résident est absorbé par la défense de ses prérogatives pour s'accoupler avec les mâles étrangers (MOHNOT, 1984).

On remarque enfin que, suite à l'arrivée au pouvoir d'un nouveau mâle, les femelles présentent fréquemment des comportements de sollicitation sexuelle, et ce même si elles sont déjà enceintes. Ces œstrus post-conceptionnels évoquent de nouveau une hypothèse de confusion de paternité visant à éviter l'infanticide et à convaincre le nouveau venu de traiter la progéniture à naître comme la sienne (HRDY, 1977). On a également considéré l'hypothèse selon laquelle ces mêmes comportements seraient courants même en l'absence de nouveaux mâles, en particulier chez des groupes multimâles captifs. La raison serait ici l'intérêt crucial des femelles à entretenir de bons rapports avec tous les mâles du groupe, car les éventuelles crises en captivité n'offrent aucune échappatoire (HUYNEN et CLARKE, 1995 ; HUYNEN, 1998).



Fig. 2. Les macaques à longue queue (*Macaca fascicularis*) vivent en groupes multimâles/multifemelles.

Long-tail macaques (Macaca fascicularis) live in multimâle/multifemale structures.

La vulnérabilité des femelles et de leurs enfants face aux agressions potentielles des mâles pourrait donc les pousser à choisir pour partenaires les mâles les plus susceptibles de les protéger, elles et leurs jeunes. On pense d'emblée aux fameux mâles « dominants ». Et en effet, chez les espèces multi-mâles, il est logique de penser que les mâles dominants peuvent être les meilleurs défenseurs, si l'on admet qu'ils ont déjà démontré leurs capacités (physiques ou stratégiques) en luttant pour atteindre leur statut (WRANGHAM, 1979). Les femelles semblent de fait préférer fréquemment les mâles dominants (SILK et BOYD, 1983). Cependant les témoignages de cas inverses abondent, les femelles vervet (ANDELMAN, 1986) et rhésus (LINDBURG, 1983) refusant tout aussi souvent les sollicitations des mâles dominants pour se tourner vers les mâles de rang inférieur. En fait, d'autres caractéristiques, sans rapport ou inversement corrélées avec un rang élevé, semblent attirer les femelles. La nouveauté du mâle, dont on a déjà parlé plus haut, est indiscutablement une de ces caractéristiques; or, les nouveaux mâles sont généralement au seuil de la hiérarchie des mâles (TAKAHATA, 1982). Dans d'autres cas, les femelles tendent à développer des relations « privilégiées » avec un ou plusieurs mâles, apparemment en échange de leur protection, ce qui semble être plus souvent le cas chez les espèces au dimorphisme sexuel prononcé (le cas des babouins). Chez les espèces à faible dimorphisme, on observe plutôt la formation de coalitions entre femelles pour repousser l'agression de mâles (le cas des macaques rhésus). C'est cependant le type de migration (du mâle ou de la femelle) spécifique qui semble être un facteur prédominant. Chez les espèces où les femelles quittent le groupe natal, la femelle cède parfois au harcèlement d'un mâle extérieur, parfois accompagné d'infanticide. C'est le cas chez les gorilles (STEWART et HARCOURT, 1987) et chez les chimpanzés (NISHIDA *et al.*, 1985).

On envisage aussi la possibilité que les femelles basent leur choix sur une estimation de la qualité génétique de leur partenaire potentiel. Les indicateurs précis utilisés par la femelle restent du domaine spéculatif : taille, couleurs, absence de parasite ? Il est certain que tout mécanisme de rejet d'accouplement avec un mâle apparenté, ou son corollaire, l'attirance vers des mâles étrangers, évite les conséquences néfastes de la consanguinité et peut donc être assimilable à une estimation de la qualité génétique. Mis à part cette prise en compte de la familiarité et de la nouveauté des partenaires sexuels potentiels, on dispose de peu d'éléments à l'appui de la thèse du choix des femelles primates basé sur la qualité génétique du mâle, qui reste une question à résoudre dans le cadre de la biologie évolutionnaire et de l'écologie du comportement.

Effets sur le comportement du mâle

En favorisant certains mâles et en résistant à d'autres, les femelles modifient les bénéfices (et le coût) de la compétition entre mâles et influencent la forme et la fréquence de cette compétition. Chez des hamadryas captifs, les mâles se battent d'autant plus souvent que les femelles manifestent peu de préférence pour le mâle résident (KUMMER et BACHMANN, 1980). Chez les

babouins de savane, les mâles tentent moins souvent de séparer un couple si ce couple a une relation affiliative bien établie (SMUTS, 1985). Les femelles des capucins bruns manifestent une nette préférence pour les mâles dominants et les mâles subordonnés ne provoquent que rarement le combat : les femelles ne s'accoupleraient probablement pas avec eux même s'ils sortaient vainqueurs de la confrontation avec les dominants (JANSON, 1984). Chez les geladas, plus le groupe de femelles est important, moins les interactions du mâle résident avec chaque femelle sont régulières, une situation qui augmente les chances de scission du groupe de femelles et d'acceptation d'un mâle supplémentaire. Ce cas pourrait être interprété comme la résolution d'une situation de compétition des femelles par le choix d'un autre partenaire.

Le choix des femelles influence donc l'expression et la fréquence de la compétition entre mâles, comme il peut aussi en affecter la forme. Les mâles peuvent en effet accroître leur chances en s'adaptant aux préférences des femelles. Etant vulnérables face à l'agression des mâles, les femelles primates préfèrent parfois s'accoupler avec des mâles moins agressifs ou explicitement amicaux à leur égard. Cette hypothèse a été vérifiée expérimentalement chez des macaques rhésus (EATON, 1973) et l'observation des mêmes rhésus en liberté va dans le même sens (CHAPAIS, 1983). Chez certaines espèces, les femelles semblent cependant se rendre aux arguments des mâles les plus agressifs (le cas des femelles gorilles qui suivent un mâle pourtant infanticide). Ici encore, on ignore ce qui peut expliquer un tel comportement des femelles et on est réduit à supputer l'avantage que représente le choix de l'agressivité du mâle comme garantie de la défense des jeunes à venir (WRANGHAM, 1979). On pourrait aussi invoquer le fait que la structure des macaques est multimâle et que les femelles ont donc un certain choix, tandis que la structure des gorilles est unimâle, ce qui limite les options des femelles. Chez les chimpanzés, le succès de la cour des mâles dépend de la coopération des femelles. Les mâles les courtisent donc activement, les épouillent et éventuellement partagent avec elles la viande dont ils disposent (TUTIN, 1979). Chez le macaque rhésus captif, on a de même noté que les femelles s'accouplent avec les mâles qui les épouillent le plus (MICHAEL, BONSALE et ZUMPE, 1978).

Comme évoqué plus haut, le comportement des mâles favorise parfois des enfants qui ont peu de chances d'être les leurs. Ce comportement « altruiste » augmenterait l'attraction des femelles à leur égard, car il serait l'indice de leur disposition à prendre soin du jeune à venir. Chez les geladas, un mâle candidat à l'entrée dans le groupe entame parfois sa campagne en établissant des rapports amicaux avec un enfant, ce qui lui facilite le lien avec la mère, puis avec les autres femelles (MORI, 1979 ; DUNBAR, 1983). Les magots mâles développent même des relations extraordinairement intimes avec des enfants, et les mâles subordonnés se livrent fréquemment à un étrange manège en arpentant le champ visuel de la mère tout en transportant ostensiblement leur enfant (TAUB, 1980). Chez les babouins des savanes, les mâles entretiennent également des relations durables avec certaines femelles et leurs enfants et sont alors préférés par les femelles comme partenaires sexuels (SMUTS, 1985).

Compétition des femelles pour le partenaire sexuel

La compétition entre mâles et le choix des femelles semblent donc être la règle générale expliquant les différences de succès reproducteur entre individus du même sexe. Certains comportements suggèrent cependant la présence de compétition pour le partenaire sexuel chez les femelles et de choix préférentiel chez le mâle.

Le cas le plus frappant est celui des *Callithricidae* (ouistitis, tamarins). Ces espèces de très petite taille ont une structure monogame, voire polyandre. La femelle donne systématiquement naissance à des jumeaux et le (ou les) mâle(s) assument une part importante des soins à la progéniture. Les femelles du tamarin à tête brune (*Saguinus fuscicollis*) montent la garde auprès de leur partenaire et au besoin dissuadent agressivement les autres femelles de l'approcher. Chez les ouistitis communs (*Callithrix jacchus*) mais aussi chez les talapains, petits cercopithecins africains, la simple présence d'une femelle dominante inhibe totalement l'activité hormonale des femelles subordonnées, même si les femelles occupent des cages différentes (ABBOTT et HEARN, 1978).

On a aussi observé la compétition des femelles pour l'accès au mâle reproducteur chez des espèces unimâles. Les femelles de singes patas, de langurs gris et de babouins geladas harcèlent les couples pendant la copulation (DUNBAR, 1983 ; SMUTS, 1987 ; FEDIGAN, 1992). Chez ces derniers, le harcèlement systématique des femelles subordonnées par les dominantes explique le taux de reproduction particulièrement faible des femelles subordonnées (DUNBAR, 1980, 1983).

Enfin, chez plusieurs espèces vivant en groupes multimâles/multifemelles, on voit souvent les femelles dominantes interrompre les copulations de femelles subordonnées (WASSER, 1983 ; GOUZOULES, 1980). Ces interférences conduisent parfois, comme chez les singes rhésus, au détournement du mâle au profit de la femelle qui harcèle (LINDBURG, 1971). Les femelles subordonnées des capucins bruns évitent soigneusement d'approcher les mâles en présence des femelles dominantes (JANSON, 1984).

Chez beaucoup d'espèces, le rang de la femelle semble donc lié à la liberté d'accès au partenaire sexuel. Nous n'avons abordé ici que la compétition des femelles pour l'accès au partenaire sexuel au moment des accouplements. Cependant, la compétition entre femelles est probablement également présente à d'autres moments, avec pour objet le développement de relations de longue durée avec les mâles, plutôt que le simple accès sexuel (SEYFARTH, 1978). De plus, tout comme celle des mâles, la compétition des femelles varie probablement avec l'âge des individus, le sex-ratio du groupe et les modalités temporelles de reproduction (SILK, 1989 ; HUYNEN, 1996, 1998).

Choix du partenaire sexuel chez le mâle

La compétition entre mâles comporte, on l'a vu, une bonne dose de risques et une dépense énergétique considérable (recherche de la femelle, protection contre les rivaux). De plus, le coût de la production gamétique chez le mâle primate n'est pas à négliger (on a trop souvent raisonné sur base du prix du spermatozoïde, alors que bien sûr c'est l'éjaculat qui devrait être pris comme unité pertinente produite) et la possibilité d'un épuisement du sperme en cas de copulations répétées dans un laps de temps relativement court existe (DEWSBURY, 1982). Nous n'avons pas développé ici le domaine de recherche en cours portant sur l'hypothèse de compétition du sperme liée aux différents modes de copulation des primates (HARVEY et HARCOURT, 1984). On peut logiquement penser que, lorsque le coût de la compétition devient suffisamment élevé, les mâles ont intérêt à se montrer sélectifs dans le choix des partenaires pour lesquelles ils se battent afin d'optimiser leurs gains. Par exemple, les mâles devraient se battre davantage pour les femelles qui semblent les préférer, pour que leurs copulations débouchent effectivement sur une fertilisation, ou pour des femelles plus aptes à produire une progéniture viable (en termes de « meilleures femelles » ou de « meilleur moment du cycle reproductif »). Chez plusieurs espèces vivant en groupes multimâles/multifemelles, les mâles ont tendance à concentrer leur activité reproductrice au moment où l'ovulation est la plus probable (PACKER, 1979 ; TUTIN, 1979 ; SOLTIS *et al.*, 1999) et à se battre moins lorsque le risque d'anovulation est élevé (par exemple lors du premier cycle post-partum de la femelle) ou au début de la période de gonflement génital chez le babouin de savane.

Les mâles de plusieurs espèces manifestent des préférences et des aversions très nettes pour certaines partenaires. On observe par exemple généralement un moindre intérêt pour les femelles adolescentes ou pour les femelles nullipares, comparé à celui manifesté pour les femelles plus âgées qui ont eu au moins un jeune (voir par exemple TAKAHATA, 1982, ou SOLTIS *et al.*, 1999). Ce manque d'intérêt pour les femelles adolescentes reflète peut-être la fertilité plus aléatoire de ces femelles et leur moindre compétence en tant que mères par rapport aux femelles plus âgées. Dans plusieurs groupes, les mâles semblent aussi préférer les femelles de rang élevé (SILK et BOYD, 1983), peut-être parce que les chances de succès reproducteur de ces femelles sont plus élevées que celles des femelles de rang inférieur. Cependant, les mâles ne préfèrent pas toujours les femelles de rang élevé, ce qui indique que d'autres facteurs influencent probablement le choix du mâle. RASMUSSEN (1980) a trouvé que les babouins des savanes mâles préfèrent les femelles qui semblent sexuellement plus motivées, quel que soit leur rang hiérarchique, peut-être parce que cette motivation les rend plus coopérantes et rend donc les copulations moins difficiles et plus agréables.

Dans les groupes multimâles, les mâles aussi bien que les femelles manifestent souvent des préférences marquées pour l'un ou l'autre partenaire (SMUTS, 1985, 1987). Plusieurs études de macaques rhésus captifs montrent le maintien de préférences remarquablement prononcées, et ce, même dans des groupes unimâles où le risque de compétition avec d'autres mâles est pourtant inexistant. Dans certains cas, les mâles continuent en effet à préférer une femelle particulière même si elle ne se trouve pas dans le pic de sa période d'œstrus. Un autre test intéressant concerne les mâles plus âgés. Ces mâles sont en général moins actifs sexuellement, sauf s'il leur est possible de s'accoupler avec une femelle préférée, auquel cas ils sont aussi actifs que des mâles plus jeunes placés dans les mêmes conditions. DUNBAR a constaté que, chez les mâles geladas, la probabilité d'éjaculation lors d'une monte était significativement accrue lorsque le mâle était couplé avec une femelle favorite plutôt qu'avec d'autres femelles. De telles constatations suggèrent que les préférences sexuelles individuelles sont aussi importantes pour l'activité sexuelle que le substrat hormonal (PHOENIX, 1973).

Relations affiliatives et préférences sexuelles individuelles

Dans beaucoup d'études évoquées dans cette synthèse, les chercheurs ne sont pas arrivés à dégager les traits rendant certaines femelles plus attirantes que d'autres aux yeux de certains mâles. Dans des groupes sauvages, les préférences ne peuvent s'expliquer en termes quantifiables comme par exemple l'âge ou le rang hiérarchique. Dans certains cas, les préférences sexuelles s'expliquent en grande partie par l'historique des interactions sociales entre individus, autrement dit leurs relations sociales (HINDE, 1983). Comme ces relations sociales s'inscrivent dans un contexte impliquant les intérêts conflictuels d'un certain nombre d'individus, il est très probable que les préférences sexuelles reflètent une combinaison des quatre processus que nous avons évoqués : compétition des mâles, choix des femelles, mais aussi de façon complémentaire, compétition des femelles et choix des mâles.

Un bon exemple est fourni par les babouins des savanes. Chez ceux-ci, des relations privilégiées de longue durée, parfois appelées amitiés, se développent entre mâles et femelles adultes. On peut distinguer ces amitiés des relations ordinaires entre mâles et femelles par la présence accrue de toilettage, le maintien de proximité physique et le caractère détendu de la plupart de leurs interactions sociales (HUYNEN, 1987 ; SMUTS, 1985). L'observation suggère une lutte intra-sexuelle chez les deux sexes pour obtenir ce type de relations : les femelles aussi bien que les mâles menacent les rivaux potentiels et les écartent de leur partenaire. Les mâles aussi bien que les femelles ont tendance à choisir comme amis des individus qui présentent des caractéristiques particulières. Par exemple, les mâles plus âgés qui ont vécu plusieurs années dans le groupe et les

femelles d'âge moyen ont tendance à former des amitiés plus souvent que d'autres. Il en est de même pour les adolescents mâles et femelles (SMUTS, 1985). D'après SMUTS (1983, 1985, 1987), ces amitiés augmentent les chances de succès reproducteur des mâles aussi bien que des femelles en facilitant une aide réciproque. Les femelles et leurs jeunes reçoivent protection du mâle ami contre les autres mâles et contre les prédateurs. Le mâle, lui, a la possibilité de s'accoupler avec la femelle. Cette hypothèse repose sur deux types de données : d'une part, la plus grande fréquence de relations de cour entre « amis » et, d'autre part, l'attitude plus empressée de la femelle (RASMUSSEN, 1980, 1983).

Une clé importante de l'interprétation de la compétition intra-sexuelle pour l'accès aux partenaires de l'autre sexe est que cette compétition ne se limite pas aux périodes d'accouplement (ou de fertilité) proprement dites, mais peut également prendre place à n'importe quel moment du cycle des femelles, y compris pendant la grossesse ou la période de lactation. Ceci a été démontré chez les babouins, mais aussi chez les macaques rhésus (FEDIGAN, 1982 ; HUYNEN, 1998 ; CHAPAIS, 1981). Ce qui veut dire que si la fonction ultime de ces comportements (agression des rivaux, monopolisation ou persuasion du partenaire) est liée au choix du partenaire, ils peuvent se produire dans un autre contexte que le contexte sexuel strict, car une femelle babouin ou rhésus enceinte ne sera plus une partenaire sexuelle au sens de l'accouplement pendant environ deux ans. Tout ceci indique que le choix du partenaire sexuel est indissociable du lien social chez plusieurs espèces de primates, non-humains et humains. Pour d'autres espèces, comme les singes vervets, il n'y a apparemment pas de préférence à proprement parler, ni de relations mâle/femelle à long terme (CHENEY *et al.*, 1988). Ce contraste entre espèces souligne la nécessité de poursuivre l'étude des rapports mâles-femelles et en particulier d'examiner l'interaction entre compétition et préférence sexuelle chez les primates.

Conclusion

Au-delà de la réalité des différences d'intérêt reproducteur des mâles et des femelles, choix et compétition sont présents chez les deux sexes. De plus, chez les primates où la dépendance du jeune est prolongée et où la transmission par apprentissage joue un rôle important, la constitution de relations de longue durée entre adultes de sexes opposés est manifestement cruciale. On en voit pour preuve les témoignages de relations privilégiées provenant d'études à long terme. La dynamique interactive entre choix et compétition, beaucoup plus complexe et subtile qu'envisagé par la théorie darwinienne originale, représente donc un domaine essentiel : de sa gestion par les membres des groupes dépend la stabilité des structures sociales. La détermination des facteurs qui affectent cette dynamique reste un champ de recherche à explorer.

Classification des systèmes de reproduction des primates

Polygynie isolée	Groupe unimâle (Langurs)
Polygynie associée	Association de plusieurs unités unimâles en bande (Geladas / Hamadryas)
Polygynie avec satellite(s)	Groupe unimâle où un second mâle partage les copulations (Vervets)
Polygynie avec périphériques	Groupe unimâle où des mâles restent en périphérie et envahissent occasionnellement le groupe pour s'accoupler (Mandrils)
Polygamie centralisée	Groupe multimâle où un mâle dominant monopolise toutes les copulations (Capucins)
Polygamie	Groupes multimâles/multifemelles (Babouins des savanes, Macaques rhesus)

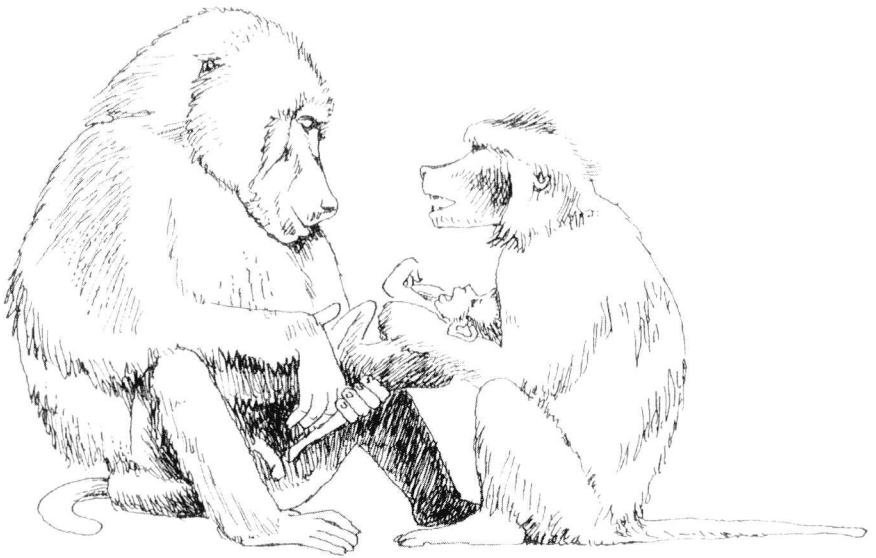


Fig. 3. L'unité sociale de base des babouins hamadryas (*Papio hamadryas*) est le groupe unimâle, ou harem, et les interactions entre mâles et enfants y sont fréquentes.
The basic social unit of hamadryas baboons (Papio hamadryas) is the one-mâle unit, or harem, where mâle-infant interactions are frequent.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBOTT D.M. et J.P. HEARN (1978). — Physical, hormonal and behavioral aspects of sexual development in the marmoset monkey, *Callithrix jacchus*. *Journal of Reproduction and Fertility*, **53** : 155-166.
- ALTMANN J. (1989). — Primate males go where females are. *Animal Behaviour*, **39** : 193-195.
- ANDELMAN S.J. (1986). — Ecological and social determinants of cercopithecine mating patterns. In D.I. Rubenstein & R.W. Wrangham (Eds) : *Ecology and social evolution : Birds and mammals*. Princeton University Press.
- BACHMANN C. et H. KUMMER (1980). — Male assessment of female choice in hamadryas baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **6** : 315-321.
- BATEMAN A.J. (1948). — Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, **2** : 349-368.
- BEACH F.A. (1976). — Sexual attractivity, proceptivity and receptivity in female mammals. *Hormones and Behavior*, **7** : 105-138.
- BERARD J., P. NURNBERG, J.T. EPLEN et J. SCHMIDTKE (1993). — Male rank, reproductive behavior and reproductive success in free-ranging rhesus macaques. *Primates*, **34** : 481-489.
- BERAD J. (1999). — A four-year study of the association between male dominance rank, residency status, and reproductive activity in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Primates*, **40** (1) : 159-175.
- BERCOVITCH F.B. (1983). — Time budgets and consortships in olive baboons (*Papio anubis*). *Folia Primatologica*, **41** : 180-190.
- BERCOVITCH F.B. et P. NURNBERG (1996). — Socioendocrine and morphological correlates of paternity in rhesus macaques. *Journal of Reproduction and Fertility*, **107** : 59-68.
- BERCOVITCH F.B. et P. NURNBERG (1997). — Genetic determination of paternity and variation in male reproductive success in two populations of rhesus macaques. *Electrophoresis*, **18** (18) : 1701-1705.
- BERENSTAIN L. et T.D. Wade (1983). — Intrasexual selection and male mating strategies in baboons and macaques. *International Journal of Primatology*, **4** : 201-235.
- BERNSTEIN I.S. (1981). — Dominance : the baby and the bathwater. *Behavioral and Brain Sciences*, **4** : 419-458.
- BERNSTEIN I.S. et C.L. Ehardt (1985). — Agonistic aiding : kinship, rank, age, and sex influences. *American Journal of Primatology*, **8** : 37-52.
- BOGESS J. (1979). — Intermale relations and troop male membership changes in langurs *Presbytis entellus* in Nepal. *International Journal of Primatology*, **1** : 233-274.
- BROCKELMAN W.Y. and S. SRIKOSAMATARA (1984). — Maintenance and evolution of social structure in gibbons. In D. Chivers, W. Brockelman & N. Creel (Eds) : *The lesser apes : evolutionary and behavioural biology*. Edinburgh University Press.
- CARPENTER C.R. (1942). — Sexual behavior of free-ranging rhesus monkeys. *Journal of Comparative Psychology*, **33** : 113-162.
- CHAPAIS B. (1982). — *The adaptiveness of social relationships among adult rhesus monkeys*. University of Cambridge.
- CHAPAIS B. (1983). — Male dominance and reproductive activity in rhesus monkeys. In R.A. Hinde (Ed.) : *Primate social relationships : an integrated approach*. Blackwell, Oxford.

- CHARLES-DOMINIQUE P. (1977). — *Ecology and behaviour of nocturnal prosimians*. Duckworth, London.
- CHENEY D.L., R.M. SEYFARTH, S.J. ANDELMAN et P.C. LEE (1988). — Reproductive success in vervet monkeys. In T.H. Clutton-Brock (Ed.) : *Reproductive success*. Chicago University Press.
- CHISM J. et W. ROGERS (1997). — Male competition, mating success and female choice in a seasonally breeding primate (*Erythrocebus patas*). *Ethology*, **103** : 109-126.
- CLARKE M.R. (1983). — Infant-killing and infant disappearance following male takeovers in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *American Journal of Primatology*, **5** : 241-247.
- CLUTTON-BROCK T.H. et P.H. HARVEY (1976). — Evolutionary rules and primate societies. 195-237 in P.P.G. Bateson & R.A. Hinde (Eds) : *Growing points in ethology*. Cambridge University Press.
- CLUTTON-BROCK T.H. et P.H. HARVEY (1977). — Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology-London*, **183** : 1-39.
- CORDS M. (1987). — Forest guenons and patas monkeys : male-male competition in one-male groups. 98-111 in B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds) : *Primates societies*. Chicago University Press.
- COWLISHAW G. et R.I.M. DUNBAR (1991). — Dominance ranking and mating success in male primates. *Animal Behaviour*, **41** : 1045-1056.
- CROOK J.H. (1972). — Sexual selection, dimorphism, and social organization in the primates. 231-281 in B. Campbell (Ed.) : *Sexual selection, and the descent of man*. Aldine, Chicago.
- DALY M. et M. WILSON (1983). — *Sex evolution and behavior (2nd ed.)*. Willard Grant Press, Boston.
- DARWIN C. (1871). — *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- DEWSBURY D.A. (1982). — Dominance rank, copulatory behavior, and differential reproduction. *Biology*, **57** : 135-159.
- DITTUS W. (1979). — The evolution of behavior regulating density and age-specific sex ratios in a primate population. *Behaviour*, **69** : 265-302.
- DIXSON A. (1999). — *Primate sexuality*. Oxford University Press.
- DUNBAR R.I.M. (1983). — Relationship and social structure in gelada and hamadryas baboons. In R.A. Hinde (Ed.) : *Primate social relationships : an integrated approach*. Blackwell, Oxford.
- DUNBAR R.I.M. (1987). — Demography and reproduction. 240-249 in B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds) : *Primates societies*. Chicago University Press.
- DUVAL S.W., I.S. BERNSTEIN et T.P. GORDON (1976). — Paternity and status in a rhesus monkey group. *Journal of Reproduction and Fertility*, **47** : 25-31.
- EATON G.G. (1973). — Social and endocrine determinants of sexual behavior in simian and prosimian females. In C.H. Phoenix (Ed.) : *Primate reproductive behavior : Symposium of the Fourth Congress of the International Primatological Society*. Karger, Basel.
- EISENBERG J.F., N.A. MUCKENHIRN et R. RUDRAN (1972). — The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, **176** : 863-874.

- EMLÉN S.T. et L.W. ORING (1977). — Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197** : 215-223.
- FEDIGAN L.M. (1983). — Dominance and reproductive success in primates. *Physical Anthropology*, **26** : 91-129.
- FEDIGAN L.M. (1992). — *Primate paradigms : sex roles and social bonds*. Chicago University Press.
- FOSSEY D. (1983). — *Gorilla in the mist*. Boston : Houghton Mifflin.
- GALDIKAS B.M.F. (1981). — Orangutan reproduction in the wild. In C.E. Graham (Ed.) : *Reproductive biology of the great apes*. Academic Press, New York.
- GOLDFOOT D.A. (1982). — Multiple channels of sexual communication in rhesus monkeys : role of olfactory cues. In C.T. Snowdon, C.H. Brown & M.R. Petersen (Eds) : *Primate communication*. Cambridge University Press.
- GOODALL J. (1973). — The behaviour of chimpanzees in their natural habitat. *American Journal of Psychiatry*, **130** : 1-12.
- GOSS-CUSTARD J.D., R.I.M. DUNBAR et F.P.G. ALDRICH-BMAKE (1972). — Survival, mating and rearing strategies in the evolution of primate social structure. *Folia Primatologica*, **17** : 1-19.
- GOUZOULES H. (1980). — The alpha female: observations on captive pigtail monkeys. *Folia Primatologica*, **33** : 46-56.
- HARCOURT A.H. (1978). — Strategies of emigration and transfer by primates, with particular reference to gorillas. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **48** : 401-420.
- HARVEY P.H. et A.H. HARCOURT (1984). — Sperm competition, testes size, and breeding systems in primates. 589-600 in R.L. Smith (Ed.) : *Sperm competition and the evolution of animal mating system*. Academic Press, New York.
- HAUSFATER G. et S.B. HRDY (1984). — *Infanticide : comparative and evolutionary perspectives*. Aldine, Hawthorne, New York.
- HENZI S.P. et J.W. LUCAS (1980). — Observations of the intertroop movement of adult vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Folia Primatologica*, **33** : 220-235.
- HINDE R.A. (1983). — A conceptual framework. In R.A. Hinde (Ed.) : *Primate social relationships : an integrated approach*. Blackwell, Oxford.
- HRDY S.B. (1977). — *The langurs of Abu*. Harvard University Press, Cambridge.
- HRDY S.B. (1979). — Infanticide among animals : A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology*, **1** : 13-40.
- HRDY S.B., P.L. WHITTEN (1987). — Patterning of sexual activity. In B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds) : *Primate societies*. Chicago University Press.
- HUYNEN M.C. (1987). — Interactions sociales d'une troupe babouins *Papio anubis* au parc national de l'Akagera (Rwanda). *Cahiers d'Ethologie*, **7** (2) : 49-98.
- HUYNEN M.C. et M.R. CLARKE (1995). — Social interactions of high- and low-ranking adult female rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in one-male and multi-male social groups (abstract). *American Journal of Primatology*, **36** : 128.
- HUYNEN M.C. (1998). — *Social interactions of adult female rhesus monkeys (Macaca mulatta) : variation with adult sex ratio and social rank*. Tulane University, New Orleans, U.S.A.

- JANSON C.H. (1984). — Female choice and mating system of the brown capuchin monkey *Cebus apella* (Primates : Cebidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **65** : 177-200.
- KUMMER H. (1968). — *Social organization of hamadryas baboons*. Chicago University Press.
- LEIGHTON D.R. (1987). — Gibbons : territoriality and monogamy. In B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds) : *Primate societies*. Chicago University Press.
- LINDBURG D.G. (1971). — The rhesus monkeys in northern India : an ecological and behavioral study. In L.A. Rosenblum (Ed.) : *Primate behavior*. Academic Press, New York.
- LINDBURG D.G. (1983). — Mating behavior and estrus on the Indian rhesus monkey. In P.K. Seth (Ed.) : *Perspectives in primate biology*. Today and Tomorrow, New Dehli.
- MACLARNON A. et C. ROSS (2000). — Evolution of non-maternal care in primates. *Folia Primatologica*, **71** (1-2).
- MANSON J.H. (1994). — Mating patterns, mate choice, and birth season heterosexual relationships in free-ranging rhesus macaques. *Primates*, **35** : 417-433.
- MASLOW A. (1937). — The role of dominance in social and sexual behavior of infrahuman primates, 4 : The determinants of a hierarchy in pairs and in a group. *Journal of Genetics and Psychology*, **49** : 161-198.
- MEIKLE D.B. et S.H. VESSEY (1981). — Nepotism among rhesus monkey brothers. *Nature*, **246** : 15-18.
- MICHAEL R.P., R.W. BONSAALL et D. ZUMPE (1978). — Consort bonding and operant behavior by female rhesus monkeys. *Journal of Comparative Physiology and Psychology*, **92** : 837-845.
- MOHNOT S.M. (1984). — Langurs interactions around Jodhpur (*Presbytis entellus*). In M.L. Roonwal, M.S. Mohnot & N.S. Rathore (Eds) : *Current primate researches*. University of Jodhpur.
- MORI U. et R.I.M. DUNBAR (1985). — Changes in the reproductive condition of female gelada baboons following the takeover of one-male units. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **67** : 215-224.
- MORI U. (1979). — Inter-unit relationships. In M. Kawai (Ed.) : *Contributions to primatology : Ecological and sociological studies of gelada baboons*. Karger, Basel.
- NAGEL U. et H. KUMMER (1974). — Variation in cercopithecoid aggressive behavior. In R.L. Holloway (Ed.) : *Primate aggression, territoriality and xenophobia*. Academic Press, New York.
- NISHIDA T. (1966). — A sociological study of solitary male monkeys. *Primates*, **7** : 141-204.
- NISHIDA T. (1983). — Alpha status and agonistic alliance in wild chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Primates*, **24** : 318-336.
- NISHIDA T. et K. KAWANAKA (1985). — Within-group cannibalism by adult male chimpanzees. *Primates*, **26** : 274-284.
- PACKER C. (1979). — Male dominance and reproductive activity in *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, **27** : 37-45.
- PEREIRA M.E. (1998). — One-male, two-males, three-males, more. *Evolutionary Anthropology*, **7** (2) : 39-45.

- PHOENIX C.H. (1973). — Ejaculation by male rhésus as a fonction of the female partner. *Hormones and behavior*, **4** : 365-370.
- RASMUSSEN K.L.R. (1980). — Consort behavior and mate selection in yellow baboons (*Papio cynocephalus*). University of Cambridge.
- RASMUSSEN K.L.R. (1983). — Influence of affiliative preferences upon behaviour of male and female baboons during consortships. In R.A. Hinde (Ed.) : *Primate social relationships : an integrated approach*. Blackwell, Oxford.
- RICHARD A. (1974). — Patterns of mating in *Propithecus verreauxi verreauxi*. In R.D. Martin, G.A. Doyle & A.C. Walker (Eds) : *Prosimian biology*. Duckworth, London.
- RICHARDS A.F. (1987). — Malagasy prosimians : female dominance. 25-33 in B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds) : *Primate societies*. Chicago University Press.
- RIDLEY M. (1986). — The number of males in a primate troupe. *Animal Behaviour*, **34** : 1848-1858.
- ROBINSON J.G., P.C. Wright et W.G. Kinsey (1987). — Monogamous cebids and their relatives : Intergroup calls and spacing. 44-53 in B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds) : *Primate societies*. Chicago University Press.
- RODMA P.S. et J.C. MITANI (1987). — Orangutans : sexual dimorphism in a solitary species. 146-154 in B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds) : *Primate societies*. Chicago University Press.
- ROWELL T.E. (1974). — The concept of social dominance. *Behavioral Biology*, **11** : 131-154.
- SCHJELDERUP-EBBE T. (1935). — Social behavior of birds. In C. Murchison (Ed.) : *Handbook of social psychology*. Clarl University Press. Worchester, Mass.
- SIGG H. et J. FALETT (1985). — Experiments on respect of possession and property in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*). *Animal Behaviour*, **33** : 978-984.
- SILK J. et R. BOYD (1983). — Cooperation, competition, and mate choice in matrilineal macaque groups. In S. Wasser (Ed.) : *Social behavior of female vertebrates*. Academic Press, New York.
- SILK J. (1989). — Reproductive synchrony in captive macaques. *American Journal of Primatology*, **14** : 111-124.
- SMALL M.F. (1989). — Female choice in nonhuman primates. *Yearbook of Physical Anthropology*, **32** : 103-127.
- SMITH D.G. (1981). — The association between rank and reproductive success of male rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, **1** : 83-90.
- SMUTS B.B. (1983). — Special relationships between adult male and female olive baboons : selective advantages. In R.A. Hinde (Ed.) : *Primate social relationships : an integrated approach*. Blackwell, Oxford.
- SMUTS B.B. (1985). — *Sex and friendship in baboons*. Aldine, Hawthorne, New York.
- SMUTS B.B. (1987). — Sexual competition and mate choice. 385-399 in B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds) : *Primate societies*. Chicago University Press.
- SOLTIS J., F. MITSUNAGA, K. SHIMIZU, Y. YANAGIHARA et M. NOZAKI (1999). — Female mating strategy in an enclosed group of Japanese macaques. *American Journal of Primatology*, **47** (263) : 278.

- STEWART K.J. et A.H. HARCOURT (1987). — Gorillas : variation in female relationships. 155-164 in B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds) : *Primate societies*. Chicago University Press.
- STRUM S.C. (1982). — Agonistic dominance in male baboons : an alternative view. *International Journal of Primatology*, **3** : 175-202.
- TAKAHATA Y. (1982). — Social relationships between adult males and females of Japanese monkeys. *Primates*, **23** : 1-23.
- TAUB D.M. (1980). — Female choice and mating strategies among wild Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). In D.G. Lindburg (Ed.) : *The macaques : studies in ecology, behavior and evolution*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- TILSON R.L. (1981). — Family formation strategies of Kloss' gibbons. *Folia Primatologica*, **35** : 259-287.
- TRIVERS R.L. (1972). — Parental investment and sexual selection. 136-179 in B. Campbell (Ed.) : *Sexual selection and the descent of man*. Aldine, Chicago.
- TUTIN C.E.G. (1979). — Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild chimpanzees (*Pan troglodytes swainfurtherii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **6** : 29-38.
- VAN SCHAIK C.P. et P.M. KAPPELER (1997). — Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proceedings of the Royal Society of London*, **264** : 1687-1694.
- WASSER S. (1983). — Reproductive competition and cooperation among female yellow baboons. In S. Wasser (Ed.) : *Social behavior of female vertebrates*. Academic Press, New York.
- WHITTEN P.L. (1987). — Infant and adult males. In B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds) : *Primate societies*. Chicago University Press.
- WILSON GOLDIZEN A. (1987). — Tamarins and marmosets : communal care of offspring. In B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds) : *Primate Societies*. Chicago University Press.
- WILSON A.P. et R.C. BOELKINS (1970). — Evidence for seasonal variation in aggressive behavior by *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour*, **18** : 719-724.
- WOLFE L.D. (1979). — Behavioral patterns of estrus females of the Arashiyama West troop of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates*, **20** : 525-534.
- WRANGHAM R.W. (1979). — Sex differences in chimpanzee dispersion. In D.A. Hamburg & E.R. McCown (Eds) : *The great apes*. Benjamin Cummings, Menlo Park, California.
- WRANGHAM R.W. (1980). — An ecological model of female bonded primate groups. *Behaviour*, **75** : 262-300.
- WRANGHAM R.W. (1987). — Evolution of social structure. 282-298 in B.B. Smuts, D.L. Cheney, R. M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds) : *Primate Societies*. Chicago University Press.
- ZEHR J.L. et D.W.K. MAESTRIPIERI (1998). — Estradiol increases female sexual initiation independent of male responsiveness in rhesus monkeys. *Hormones and Behavior*, **33** : 95-103.