

Université de Montréal

Contournement de l'ordre de dominance en réponse à la compétition alimentaire
chez le macaque crabier (*Macaca fascicularis*)

par
Constance Dubuc

Département d'anthropologie
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures en vue de l'obtention du grade
de Maître ès sciences (M.Sc.) en anthropologie

Août, 2004

© Constance Dubuc, 2004



Direction des bibliothèques

AVIS

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Contournement de l'ordre de dominance en réponse à la compétition alimentaire
chez le macaque crabier (*Macaca fascicularis*)

présenté par :
Constance Dubuc

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Michelle Drapeau,
président-rapporteur

Bernard Chapais,
directeur de recherche

Jean Prud'homme,
membre du jury

RÉSUMÉ

Chez les espèces de primates dites despotiques, la hiérarchie de dominance affecte grandement l'ordre d'accès aux sites alimentaires monopolisables. On s'attend donc à ce que les femelles non dominantes évitent ces sites. Pourtant, afin d'augmenter leurs gains alimentaires, les femelles auraient avantage à être opportunistes et à tenter de contourner l'ordre hiérarchique dès que le contexte le permet. Pour tester cette hypothèse, nous avons soumis un groupe de macaques crabiers à trois phases expérimentales générant différents niveaux d'intensité de compétition par interférence. Nous avons analysé en particulier la *stratégie d'arrivée hâtive* consistant pour une femelle à arriver au site avant les individus les plus dominants. Nos résultats montrent que les femelles non dominantes pouvaient effectivement contourner l'ordre hiérarchique en utilisant cette stratégie et que cela leur permettait d'augmenter significativement leurs gains alimentaires en leur assurant un temps d'accès aux agrégats monopolisables quand la densité alimentaire était maximale. Les femelles ajustaient néanmoins leur comportement en fonction des risques encourus : elles utilisaient significativement moins souvent la stratégie d'arrivée hâtive quand l'intensité de la compétition était très élevée. En outre, l'utilisation de cette stratégie était facilitée par le mâle alpha et la femelle alpha du groupe qui attendaient systématiquement un certain temps avant d'arriver au site. En somme, dans notre groupe, l'ordre de dominance n'était pas l'unique facteur impliqué dans la dynamique de compétition alimentaire pour les ressources monopolisables. Il est probable que l'utilisation du temps d'alimentation comme mesure substitut des gains alimentaires dans les études antérieures ait surestimé l'impact de la dominance.

Mots-clés : Anthropologie, primatologie, macaques, compétition, dominance.

ABSTRACT

In despotic species of nonhuman primates, the dominance order markedly affects the access of individuals, especially females, to clumped resources. Thus, one expects low-ranking females to avoid feedings sites monopolized by dominant individuals. Nevertheless, in order to increase their reproductive success, non dominant females should be opportunistic and attempt to by-pass the rank order whenever possible. To investigate this issue, we submitted a group of long-tailed macaques to three experimental phases varying in the spatial distribution of food, hence in the intensity of feeding competition. We focused on the *early arrival strategy*, which consists for a female in reaching the feeding site before higher ranking individuals. Our results show that non dominant females did use this strategy and that they obtained significantly more food by securing feeding time when food density was maximal. However, females also took into account the associated risks: they used the early arrival strategy less often when the intensity of competition was maximal. The early arrival strategy critically depended on the alpha male's and alpha female's waiting systematically before reaching the feeding site. We conclude that in our group, the dominance order was not the sole factor regulating feeding competition. It also appears that the use of feeding time to assess feeding gain in previous studies may have overestimated the impact of dominance.

Key words: Anthropology, primatology, macaques, competition, dominance.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	i
ABSTRACT	ii
TABLE DES MATIÈRES	iii
LISTE DES TABLEAUX.....	iv
LISTE DES FIGURES.....	v
REMERCIEMENTS	vi
INTRODUCTION	1
MÉTHODOLOGIE.....	11
Sujets.....	11
Protocole expérimental	13
Collecte des données.....	16
Analyses.....	17
RÉSULTATS.....	19
Variation de l'intensité de la compétition alimentaire	19
Effet de la diminution de la taille du site alimentaire (phases 1 et 2) ...	19
Effet de la présence d'une barrière visuelle (phases 1 et 3).....	21
Contournement de l'ordre hiérarchique par la stratégie d'arrivée hâtive	24
Ajustement de l'attitude des femelles non dominantes aux risques encourus ...	28
Effet du rang des femelles non dominantes	28
Effet de la variation du contexte expérimental	28
Fonctionnement proximal de la stratégie d'arrivée hâtive.....	30
Effet sur le temps d'alimentation.....	30
Effet sur la coalimentation.....	31
Effet sur le taux d'ingestion	33
DISCUSSION	34
Contournement de l'ordre hiérarchique par la stratégie d'arrivée hâtive	34
Fonctionnement proximal de la stratégie d'arrivée hâtive.....	40
Orientations des recherches futures	42
BIBLIOGRAPHIE	44

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I : Caractéristiques des trois phases expérimentales auxquelles a été soumis le groupe de macaques crabiers.	13
Tableau II : Classement des femelles adultes du groupe de macaques crabiers du Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal regroupées sur la base du rang hiérarchique.	17
Tableau III : Mesures associées à la comparaison du mode et de l'intensité de la compétition alimentaire par interférence entre deux contextes expérimentaux faisant varier la taille du site alimentaire.	20
Tableau IV : Mesures associées à la comparaison du mode et de l'intensité de la compétition alimentaire par interférence entre deux contextes expérimentaux variant par la présence d'une barrière visuelle.....	23

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Structure sociale du groupe de macaques crabiers du Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal	11
Figure 2 : Le Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal.....	12
Figure 3 : Effet de la diminution de la taille du site alimentaire sur les gains alimentaires et le temps d'alimentation du mâle alpha et des femelles adultes classées en fonction de leur rang de dominance.....	19
Figure 4 : Effet de la présence d'une barrière visuelle sur les gains alimentaires et le temps d'alimentation du mâle alpha et des femelles adultes classées en fonction de leur rang de dominance.....	22
Figure 5 : Variation du moment d'arrivée en fonction du rang hiérarchique du mâle alpha et des femelles adultes.....	25
Figure 6 : Comparaison des gains alimentaires obtenus par les femelles non dominantes en utilisant la stratégie d'arrivée hâtive ou non dans les trois phases expérimentales.....	26
Figure 7 : Comparaison de la fréquence d'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive par les femelles non dominantes dans les trois phases expérimentales.....	29
Figure 8 : Comparaison du temps d'alimentation des femelles non dominantes selon qu'elles utilisaient ou non la stratégie d'arrivée hâtive dans les trois phases expérimentales.....	31
Figure 9: Comparaison du temps de coalimentation des femelles non dominantes avec la femelle alpha et le mâle alpha selon qu'elles utilisaient ou non la stratégie d'arrivée hâtive dans les trois phases expérimentales.....	32
Figure 10 : Comparaison du taux d'ingestion maximal des femelles non dominantes selon qu'elles utilisaient ou non la stratégie d'arrivée hâtive dans les trois phases expérimentales.....	33

REMERCIEMENTS

Merci à ma mère, à Olivier, mon amour, et à Véro, d'avoir participé, chacun à leur manière, à ce mémoire. Merci à Marie-Ève, mon amie de toujours ou presque ;). Je les remercie de m'avoir accompagnée si fidèlement tout au long de mon parcours.

Merci infiniment à Carole, notre grande sœur à toutes. Son support et sa gentillesse ont été un baume sur mon cœur, sa compétence et son amour des macaques, une source d'énergie. Merci à Mélanie et aussi à Claudiane, France, Annie, Christine et Delphine avec qui j'ai pu partager toute une gamme d'émotions et qui m'ont tour à tour stimulée, supportée, écoutée, amusée, conseillée et endurée.

Merci à mon directeur, Bernard Chapais, et à son complice, Jean Prud'homme, pour les réflexions et discussions qu'ils m'ont offertes et pour les critiques pertinentes qu'ils ont apportées à mes travaux. J'ai énormément appris à leur contact au cours des dernières années.

Merci à tous les membres du groupe de macaques crabiers du laboratoire, qui ont constitué la plus grande part de mon univers pendant ma prise de données. Cette immersion ne pourra qu'avoir à jamais teinté mon regard sur le monde humain.

Finalement, merci à Michelle Drapeau et Jean Prud'homme pour leurs commentaires pertinents sur des versions antérieures de ce mémoire.

INTRODUCTION

Les organismes vivants cherchent à transmettre leurs gènes à la génération suivante. Pour augmenter leur succès reproducteur, les femelles doivent chercher à optimiser tant leur durée de vie que leur taux de reproduction. Les stratégies déployées par les femelles ont donc pour but d'optimiser la survie et l'accès à des ressources alimentaires de haute qualité nutritive (Emlen et Oring 1977, van Schaik 1989). Chez les espèces de primates grégaires, les femelles entrent en compétition intragroupe pour ces ressources qui limitent leur succès reproducteur (Emlen et Oring 1977, Wrangham 1980, van Schaik 1989, Isbell 1991, Sterck *et al.* 1997), elles ont donc développé des stratégies qui cherchent à optimiser leurs bénéfices, au détriment des autres femelles du groupe.

Lorsque ces ressources sont en quantité limitée dans le milieu, leur distribution spatiale détermine le mode de compétition qu'elles engendrent (van Schaik 1989, Sterck *et al.* 1997). Ainsi, des ressources dispersées induisent une compétition par vitesse (ou compétition par déploiement), où les femelles les plus efficaces obtiennent le plus de gains alimentaires, tandis que des ressources concentrées, monopolisables par un ou quelques individus, induisent une compétition par interférence (ou agressive) (Janson et van Schaik 1988, van Schaik 1989, Isbell 1991, Sterck *et al.* 1997).

Dans les milieux où la compétition par interférence domine, il y a émergence de despotisme entre les femelles (van Schaik 1989, Sterck *et al.* 1997). Les relations

intragroupes entre femelles sont alors gérées par une hiérarchie de dominance stable et permanente (van Schaik 1989, Sterck *et al.* 1997) qui confère aux femelles dominantes une priorité d'accès préétablie aux ressources convoitées (Whitten 1983, Boccia *et al.* 1988, van Schaik 1989, Soumah et Yokota 1991, Deutsch et Lee 1991, Barton et Whiten 1993, Saito 1996, Sterck *et al.* 1997, Koenig 2000, Isbell et Pruettz 1998, Pruettz et Isbell 2000). Les rapports de dominance permettent d'éviter l'escalade des conflits agressifs que des ressources concentrées pourraient engendrer (Pusey et Packer 1997).

Chez ces espèces, les femelles dominantes ont donc accès à la stratégie principale (Dunbar 1982, 1989, Krebs et Davies 1997, Pusey et Packer 1997), celle de la monopolisation (van Schaik 1989, Sterck *et al.* 1997). Elles défendent les sites alimentaires convoités et acquièrent ainsi plus de nourriture de haute qualité nutritive que les autres femelles du groupe (Janson 1985, Barton et Whiten 1993, Saito 1996), ce qui leur confère une meilleure condition physique (Koenig 2000) et un succès reproducteur supérieur (Whitten 1983, Janson 1985, Harcourt 1987, Koenig 2000; voir également van Schaik 1989, Isbell 1991, Sterck *et al.* 1997).

La compétition pour un rang hiérarchique élevé est donc la stratégie la plus efficace pour optimiser les gains alimentaires dans le cadre de compétition par interférence (Janson et van Schaik 1988, van Schaik 1989, Sterck *et al.* 1997). Toutefois, la hiérarchie de dominance des femelles est permanente chez les macaques (Chapais 1992). Les femelles de rangs intermédiaires et subordonnés –

que nous regrouperons sous l'appellation *felles non dominantes* – n'auront donc jamais accès à la stratégie de monopolisation. Pour s'assurer un bon succès reproducteur, ces femelles doivent donc utiliser d'autres stratégies proximales qui leur permettront de s'ajuster aux risques d'agression de la part des que représentent les femelles qui les dominant (Deag 1977, Dunbar 1989, Drews 1993).

Koenig (2002) décrit quatre types de stratégies utilisées par les femelles non dominantes dans un contexte de compétition par interférence : se nourrir à un site plus éloigné, malgré l'augmentation des risques de prédation (van Noordwijk et van Schaik 1987, Koenig *et al.* 1998); consommer une ressource alternative de qualité nutritive moindre que celle des dominantes (Soumah et Yokota 1991, Saito 1996, Koenig *et al.* 1998); investir quotidiennement plus de temps dans l'alimentation, au détriment d'autres activités (Soumah et Yokota 1991); et/ou se contenter d'un gain inférieur en se nourrissant aux sites alimentaires abandonnés par les femelles dominantes repues, malgré le risque que ces sites soient épuisés (Janson 1988).

Toutes ces stratégies ont en commun l'idée que les femelles non dominantes évitent systématiquement les dominantes dans un contexte de compétition par interférence. Si ce sont les seules stratégies disponibles, cela implique que les comportements des femelles non dominantes sont déterminés seulement par les risques encourus et que ces femelles sont systématiquement inhibées en présence de compétition alimentaire par interférence. Il est vrai que le succès reproducteur des femelles est affecté par les agressions reçues, non seulement en raison des

conséquences de blessures éventuelles, mais également à cause du stress qu'elles engendrent (Harcourt 1987, Abbott *et al.* 2003). Cependant, puisque le succès reproducteur des femelles est tributaire de toutes les opportunités d'accès à des ressources alimentaires de haute qualité nutritive, les coûts devraient également être évalués en fonction des bénéfices (Dunbar 1989, Hammerstein 1981). En d'autres termes, la prise de décision devrait dépendre tant des gains alimentaires potentiels que des risques d'agression encourus. Ainsi, les femelles non dominantes devraient avoir accès à un éventail de stratégies alimentaires leur permettant de s'ajuster au niveau d'intensité de la compétition alimentaire.

Cette capacité des femelles non dominantes de s'ajuster en fonction du contexte, c'est-à-dire tant aux coûts encourus qu'aux bénéfices potentiels, a été observée par Brennan et Anderson (1988) dans une étude expérimentale portant sur la compétition alimentaire chez un groupe de macaques rhésus (*Macaca mulatta*). Ces auteurs ont observé que les femelles subordonnées augmentaient leur fréquence de vol quand il y avait augmentation de la valeur de la ressource, i.e. des gains potentiels, ou à une diminution de la compétition par interférence, i.e. des risques encourus.

De même, dans une étude sur la compétition alimentaire chez les macaques crabiers (*M. fascicularis*), Schaub (1995) a soumis des dyades de femelles à un contexte expérimental permettant la monopolisation des ressources alimentaires en absence de contact physique, mais en présence de contact visuel. Les résultats ont

montré que l'augmentation de la distance interindividuelle entre les femelles de la dyade réduisait l'inhibition de la femelle la plus subordonnée de la paire. En effet, alors que les femelles les plus dominantes des dyades monopolisaient les fruits à une distance interindividuelle de 30 cm, ce sont les femelles subordonnées qui les obtenaient à une distance de 100 cm (Schaub 1995). Les femelles non dominantes étaient donc à l'affût de la diminution des risques d'agression pour augmenter leurs gains.

Par conséquent, nous pensons que les femelles non dominantes devraient opter pour une des quatre stratégies décrites par Koenig (2002) seulement lorsque les coûts associés aux risques d'agressions sont très élevés par rapport aux bénéfices potentiels associés à l'accès aux ressources de haute qualité nutritive. Par contre, elles devraient contourner les contraintes imposées par la hiérarchie de dominance dès que les bénéfices sont supérieurs aux coûts; soit parce que les risques d'agression encourus sont faibles, soit parce que les gains potentiels sont élevés. Ainsi, la hiérarchie de dominance ne devrait pas être le seul facteur déterminant dans la dynamique de compétition alimentaire intragroupe (Brennan et Anderson 1988). D'autant plus que les espèces despotiques font généralement face à des ressources monopolisables par les dominants (van Schaik 1989, Sterck *et al.* 1997) et que la hiérarchie des femelles macaques est permanente (Chapais 1992). Quand les risques sont faibles, le respect absolu de l'ordre hiérarchique empêcherait d'augmenter le succès reproducteur en accédant à des ressources de haute qualité nutritive. Éventuellement, l'absence d'opportunisme pourrait nuire au succès

reproducteur des femelles non dominantes, voire mener à la mort de certaines d'entre elles.

La littérature présente quelques exemples de stratégies qui permettent aux femelles non dominantes d'espèces de primates despotiques de contourner l'ordre hiérarchique en leur permettant de s'alimenter aux sites alimentaires convoités et monopolisables, tout en évitant les risques d'agression. Pour ce faire, les femelles non dominantes peuvent rentabiliser leur temps de présence au site alimentaire soit en volant des morceaux pour les manger à l'extérieur du site (macaques rhésus : Brennan et Anderson 1988, Deutsch et Lee 1991), soit en augmentant leur taux d'ingestion (capucins, *Cebus apella* : Di Bitetti et Janson 2001; macaques rhésus : Deutsch et Lee 1991; macaques japonais, *Macaca fuscata* : Soumah et Yokota 1991; macaques bonnets, *M. radiata* : Ratnam 2003). Elles peuvent également bénéficier de tolérance de la part des dominants, en les toilettant par exemple, ce qui leur confère un temps d'alimentation supérieur à ce qui serait prédit par leur rang hiérarchique (capucins : Robinson 1981, Janson 1985; macaques : de Waal 1989; voir également Walters et Seyfarth 1987). Finalement, elles peuvent arriver au site alimentaire avant les individus dominants (macaque japonais : Bélisle et Chapais 2001; babouins hamadryas, *P. hamadryas* : Sigg et Falett 1985; capucins : Di Bitetti et Janson 2001; voir également Barta et Giraldeau 1998, Giraldeau et Caraco 2000).

Dans cette étude, nous nous sommes penchés exclusivement sur l'utilisation de cette dernière stratégie, que nous appellerons la *stratégie d'arrivée hâtive*.

Différentes raisons expliquent ce choix. Tout d'abord, il s'agit d'une stratégie qui s'observe facilement et qui ne comporte aucun biais dans l'interprétation du comportement lors de la collecte des données. De même, l'interprétation des résultats est sans équivoque : l'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive implique que l'ordre d'arrivée au site alimentaire ne correspond pas à l'ordre hiérarchique. Finalement, l'utilisation de cette stratégie chez les primates a été observée dans le cadre de la compétition alimentaire par interférence chez les capucins en nature (Di Bitetti et Janson 2001) et chez les macaques en captivité (Sigg et Falett 1985, Bélisle et Chapais 2001), ainsi que chez les espèces d'oiseaux despotiques (voir Barta et Giraldeau 1998, Giraldeau et Caraco 2000).

Pourtant, dans son classement des stratégies alimentaires, Koenig (2002) considère cette stratégie comme étant disponible dans le cadre de compétition alimentaire par vitesse uniquement. Cela reflète le fait que, jusqu'à maintenant, la plupart des auteurs traitant des stratégies alimentaires (Post *et al.* 1980, Whitten 1983, Janson 1985, Boccia *et al.* 1988, Deutsch et Lee 1991, Barton 1993, Barton et Whiten 1993, Saito 1996, Sterck et Steenbeek 1997, Koenig *et al.* 1998) ont cherché à tester l'existence du lien entre les rapports de dominance et le mode de distribution des ressources alimentaires proposé sous forme de modèle par van Schaik (1989, Sterck *et al.* 1997). Ils se penchent donc uniquement sur l'utilisation de la stratégie principale, la monopolisation. Il existe donc peu de descriptions d'autres stratégies efficaces déployées dans le cadre de compétition alimentaire par interférence. D'autant plus que la plupart des auteurs ont utilisé le temps d'alimentation comme

mesure substitut des gains alimentaires (Whitten 1983, van Noordwijk et van Schaik 1987, Boccia *et al.* 1988, Soumah et Yokota 1991, Saito 1996). Cette méthode ne permet pas de détecter l'utilisation de stratégies permettant de contourner l'ordre hiérarchique, comme la stratégie d'arrivée hâtive, et comporte donc le risque de sous-estimer l'ingestion réelle de certains membres non dominants du groupe. En effet, certains auteurs suggèrent que le temps d'alimentation et les gains alimentaires varient indépendamment l'un de l'autre (Deutsch et Lee 1991, Barton et Whiten 1993, Zinner 1999, Koenig 2002).

En conséquence, le principal but de cette étude est de vérifier si les femelles non dominantes sont opportunistes et savent profiter du contexte pour obtenir des ressources alimentaires de haute qualité nutritive en contournant l'ordre hiérarchique, malgré la présence de compétition alimentaire par interférence.

Nous avons donc étudié l'efficacité de la stratégie d'arrivée hâtive et la variation de sa fréquence d'utilisation en fonction de la variation des risques encourus, c'est-à-dire en fonction du rang de dominance et du mode de distribution des ressources alimentaires (Boccia *et al.* 1988, Brennan et Anderson 1988, Koenig 2000, Ratnam 2003). Pour ce faire, nous avons soumis le groupe de macaques crabiers du Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal à trois phases expérimentales faisant varier le mode de distribution de morceaux de fruits. La quantité et la qualité de la nourriture étaient maintenues constantes entre les trois phases afin de ne faire varier qu'un seul facteur : l'intensité de la compétition

alimentaire par interférence, i.e. les risques d'agression. La comparaison de la fréquence d'utilisation de la stratégie entre les phases permettra d'étudier les effets de la diminution de la taille du site alimentaire et de la séparation du site en deux agrégats séparés par une barrière visuelle. Nous prévoyons que la diminution de la taille du site alimentaire devrait engendrer une augmentation du potentiel de monopolisation et ainsi de l'intensité de la compétition alimentaire par interférence (Whitten 1983, Janson 1988, van Schaik 1989, Sterck *et al.* 1997), alors que la présence d'une barrière visuelle devrait avoir l'effet inverse en diminuant le potentiel de monopolisation et donc, l'intensité de la compétition par interférence.

Tout d'abord, nous nous assurerons que la modification du contexte expérimental a bel et bien fait varier l'intensité de la compétition. Ensuite, nous tenterons de démontrer que les femelles non dominantes peuvent contourner l'ordre hiérarchique par l'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive et qu'elles peuvent ainsi optimiser leurs gains alimentaires. Puis nous tenterons de montrer que les femelles ajustent leurs comportements en fonction du contexte, i.e. des risques encourus et des bénéfices potentiels, en variant leur fréquence d'utilisation d'une phase à l'autre.

Finalement, nous étudierons plus en détail la stratégie d'arrivée hâtive et tenterons de déterminer quels sont les facteurs qui la rendent efficace. Barta et Giraldeau (1998; voir également Giraldeau et Caraco 2000) expliquent que, lorsque les ressources sont concentrées, le seul moyen disponible pour les membres subordonnés du groupe d'avoir un temps d'accès au site alimentaire est d'y accéder

les premiers en les trouvant par eux-mêmes, puisque le site risque d'être rapidement monopolisé par les plus dominants. Des études réalisées tant en nature (Di Bitetti et Janson 2001) qu'en captivité (Bélisle et Chapais 2001) chez les primates confirment en effet que cette stratégie permet d'obtenir un temps d'accès aux sites alimentaires malgré la présence de compétition par interférence.

Toutefois, d'autres éléments peuvent également entrer en ligne de compte. Deux autres facteurs seront considérés dans cette étude. Premièrement, les études de la compétition alimentaire dyadique chez des groupes de macaques en captivité ont révélé que, en absence de lien d'apparentement, l'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive était le seul moyen pour la femelle la plus subordonnée de s'alimenter en même temps que la femelle la plus dominante (coalimentation; Sigg et Falett 1985, Bélisle et Chapais 2001). Cette tolérance des dominantes envers les subordonnées dans ce contexte pourrait s'expliquer par un respect de possession (Bélisle et Chapais 2001). Ainsi, l'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive permettrait d'augmenter le temps d'accès aux ressources alimentaires monopolisables non seulement en s'alimentant avant l'arrivée des dominants, mais également pendant une certaine période après leur arrivée. Deuxièmement, nous prédisons que les femelles non dominantes devraient profiter de la grande densité alimentaire pour augmenter leur taux d'ingestion. Ainsi, la stratégie d'arrivée hâtive serait plus efficace que d'autres stratégies qui permettent aux femelles non dominantes d'accéder aux sites alimentaires monopolisables après le départ des dominantes, alors que les ressources sont partiellement épuisées (voir Koenig 2002).

Les adultes du groupe sont tous nés en captivité à la Division des ressources animales de Santé Canada. Le groupe initial y a été formé en 1996 et a été transféré au Laboratoire de primatologie comportementale en 1999. Trois nouvelles femelles (A0, A00, A10) et leurs petits ont été introduits au cours du mois suivant. L'une d'entre elles, A10, est toutefois morte au cours de l'année suivante.

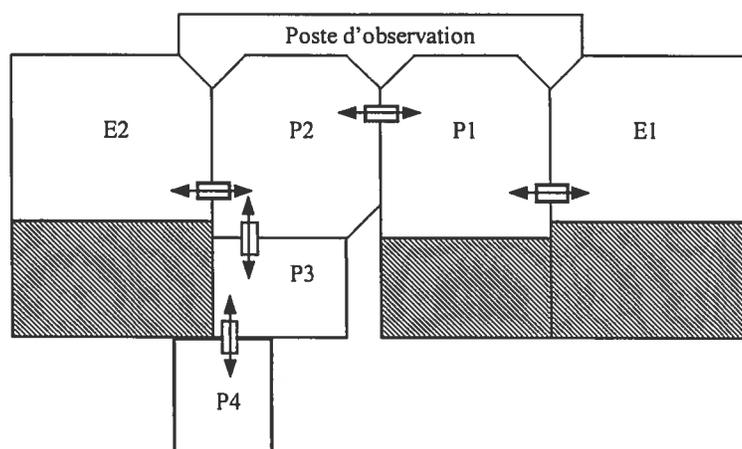


Figure 2 : Le Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal. Les pièces intérieures sont désignées par P et les enclos, par E. Les flèches désignent l'emplacement des portes-guillotine permettant le déplacement entre les pièces. Les pièces et enclos hachurés n'étaient pas ouverts aux animaux.

Le Laboratoire de primatologie comportementale est composé de plusieurs pièces intérieures et d'enclos extérieurs reliés par des portes-guillotine pouvant être ouvertes ou fermées selon les besoins des expérimentations (Figure 2). La nourriture est dispersée sur le plancher des pièces. Ces derniers sont recouverts de copeaux de bois afin de recréer les périodes de recherche alimentaire que l'on retrouve en nature. Au cours de la nuit et lors des journées sans observations, les animaux ont accès à quatre pièces (P1 à P4) et à deux enclos extérieurs (E1 et E2).

PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

L'expérimentation s'est déroulée pendant un mois, soit du 23 juin au 22 juillet 2002. Le groupe a été soumis à trois phases expérimentales qui différaient dans le mode de distribution spatiale d'une quantité fixe de morceaux de fruits (Tableau I). Pour assurer un certain niveau de compétition, nous avons limité cette quantité à 200 morceaux obtenus à partir de trois pommes, une banane et un quart de cantaloup; une quantité de fruits nettement inférieure à la distribution habituelle. La nourriture de base, les biscuits pour singes, était distribuée dans une pièce dans laquelle n'avait lieu aucune expérimentation : dans la pièce P1, pour les phases 1 et 2, et dans la pièce P3, pour la phase 3.

Tableau I : Caractéristiques des trois phases expérimentales auxquelles a été soumis le groupe de macaques crabiers.

Phase	Caractéristiques	Nb de sites alimentaires	Surface	Diamètre	Densité	Dates
1	Fruits dispersés dans une pièce	1	13,2 m ²	4,1 m	15,2 mcx/ m ²	23-06 au 28-06 + 22-07
2	Fruits concentrés sur une petite surface	1	0,44 m ²	0,75 m	454,5 mcx/ m ²	30-06 au 07-07
3	Fruits dispersés dans deux pièces	2	13,2 m ² (2 X 6,6m ²)	2,9 m	15,2 mcx/ m ²	11-07 au 19-07

Pendant la phase 1, les morceaux étaient dispersés dans une seule pièce, P2, sur la surface maximale pouvant être couverte par les champs visuels des deux caméras (Tableau I). Dans la phase 2, les morceaux étaient concentrés sur une petite surface, c'est-à-dire un cercle couvrant la surface minimale nécessaire pour éviter que les morceaux ne s'empilent pas les uns sur les autres (Tableau I). Dans la phase 3, les

morceaux ont été dispersés en parts égales sur deux cercles de même surface de sorte que la somme des surfaces soit égale à celle de la phase 1 (Tableau I). Ces deux cercles étaient situés dans deux pièces adjacentes (P1 et P2) reliées par une ouverture d'environ 1m^2 , ce qui réduisait la visibilité d'un site à l'autre, tout en permettant le déplacement entre les deux.

Les analyses ont porté sur deux des trois comparaisons possibles entre ces phases. La comparaison des phases 1 et 2 a permis d'évaluer l'impact de la variation de la taille du site alimentaire sur la compétition. La comparaison des phases 1 et 3 a permis d'évaluer l'impact de la présence d'une barrière visuelle sur l'accès alimentaire pour une même surface totale, i.e. un même nombre de places d'alimentation. La comparaison des phases 2 et 3 n'a pas été réalisée parce qu'elle n'aurait pas permis de distinguer les effets respectifs de la barrière visuelle et de la taille du site alimentaire.

Pour chaque phase, 12 tests ont été réalisés, précédés de 3 pré-tests qui visaient à permettre aux animaux de s'habituer au contexte expérimental. La phase 1 s'est déroulée en six jours à raison d'un test en avant-midi et d'un deuxième en après-midi; un test a toutefois été réalisé à la toute fin des expériences (22/07/02). Les phases 2 et 3 se sont étendues sur 8 jours, certains jours ne comportant qu'un seul test; la même proportion des tests a toutefois eu lieu en avant-midi et en après-midi. Pour obtenir un décompte exact de la quantité de morceaux de fruits obtenus par les

sujets, tous les tests ont été filmés à l'aide de deux caméras vidéo synchronisées à l'aide d'une bande audio indiquant le temps à chaque tranche de 5 secondes.

Lors de la distribution des fruits, les animaux étaient maintenus dans la pièce P1, pour les phases 1 et 2, et dans l'enclos E1, pour la phase 3 (Figure 2). La présence de fenêtres permettait aux animaux d'être témoins de la distribution et de se préparer à manger; l'information était transmise à l'ensemble du groupe par l'émission de vocalisations associées à l'alimentation. La distribution était réalisée par des employés du laboratoire avec lesquels les sujets étaient familiers. Le test débutait dès l'ouverture de la porte-guillotine donnant accès à la nourriture. Toutes les autres issues reliant les pièces et les enclos étaient alors ouvertes pour permettre aux animaux de fuir si nécessaire, afin d'imiter un contexte naturel. La technique de distribution des fruits dans la pièce P2 avec isolement du groupe avait débuté deux semaines avant le début des expérimentations afin d'habituer les animaux à cette nouvelle routine.

Afin de faciliter la lecture des bandes vidéo, les fruits étaient coupés en morceaux d'environ 1 po^3 , pelés et dénoyautés, qui pouvaient être mangés en une seule bouchée. Les fruits étaient également teints en rouge afin de créer un contraste avec les copeaux de bois et de faciliter la distribution homogène des morceaux.

COLLECTE DES DONNÉES

Les sujets de cette étude sont les 14 femelles adultes et le mâle alpha du groupe. Nous avons inclus ce dernier puisque, chez les macaques, les mâles adultes dominant les femelles (Melnick et Pearl 1987, Smuts 1987); la priorité d'accès de la femelle alpha risque donc d'avoir été compromise dans certains contextes, en faveur du mâle alpha (Soumah et Yokota 1991).

Lors du visionnement des tests, le contour de l'agrégat intact a été tracé sur le téléviseur. Un individu était considéré comme étant au site alimentaire à partir du moment où il n'avait pas à se déplacer (tourner ou faire un pas) pour pouvoir mettre la main à l'intérieur des limites tracées sur l'écran. Nous avons noté à chaque tranche de 5 secondes : (1) tous les sujets présents au site alimentaire et (2) le nombre de morceaux obtenus par chacun d'eux. En raison de l'habitude de plusieurs femelles de s'alimenter à l'extérieur du site alimentaire, nous avons comptabilisé les morceaux acquis au site alimentaire par les individus plutôt que les morceaux mangés. Cela implique que nous avons considéré les morceaux cueillis et rejetés de plein gré par un individu; un même morceau peut donc avoir été comptabilisé plus d'une fois. Par contre, nous n'avons pas pris en compte tout morceau qui a été volé à un individu avant qu'il ne l'ait mangé ou qu'il n'ait quitté les limites du site alimentaire avec le morceau; le morceau n'a alors été comptabilisé que pour le voleur.

Tableau II : Classement des femelles adultes du groupe de macaques crabiers du Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal regroupées sur la base du rang hiérarchique.

Catégories de la hiérarchie		Rang	Nom
Femelle alpha		1	A3
Dominantes		2	A6
		3	A21
		4	A41
		5	A81
Non dominantes	Intermédiaires	6	A1
		7	A2
		8	A4
		9	A8
		10	A5
	Subordonnées	11	A00
		12	A0
		13	A001
		14	A101

Afin d'établir la hiérarchie de dominance (Tableau II), tous les comportements agonistiques observés à l'extérieur des séances d'expérimentation ont été notés par un échantillonnage centré sur ce comportement.

ANALYSES

Seule la période de temps nécessaire à l'épuisement du site alimentaire a été considérée, c'est-à-dire de l'arrivée du premier adulte au site alimentaire jusqu'à l'acquisition du dernier morceau de fruit par un adulte.

Afin de comparer le mode et l'intensité de la compétition alimentaire induite par les trois contextes expérimentaux, nous avons calculé pour chacune des femelles (1) le *temps d'alimentation* (nombre de tranches de 5 secondes pendant lesquelles la

femelle était au site) et (2) les *gains alimentaires* obtenus (nombre de morceaux acquis par la femelle). L'intensité de la compétition alimentaire sera déduite de la variation intragroupe de ces deux mesures de l'accès aux ressources alimentaires. Nous n'avons pas tenté de mesurer l'intensité de la compétition via le taux d'agression en raison de la tendance des femelles non dominantes des espèces despotiques à éviter les conflits (Whitten 1983, van Noordwijk et van Schaik 1987, Pusey et Parker 1997, Sterck et Steenbeek 1997).

Nous avons établi le moment d'arrivée des individus en numérotant les tranches de 5 secondes à partir de l'arrivée du premier adulte au site alimentaire (tranche 1). Le critère d'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive par une femelle était défini par le moment d'arrivée au site alimentaire d'un des individus les plus dominants du groupe, le mâle alpha ou la femelle alpha, indépendamment du moment d'arrivée du second. Ainsi, toutes les femelles qui arrivaient au site au cours d'une tranche précédant l'arrivée du premier de ces deux individus ont été considérées comme utilisant la stratégie d'arrivée hâtive, alors que celles qui sont arrivées au cours de la même tranche de 5 secondes ou après le premier individu alpha ne l'ont pas été.

En raison de la petite taille des échantillons, nous avons utilisé des tests statistiques non paramétriques pour échantillons appariés. Ainsi, le test de Spearman a été utilisé pour les tests de corrélation et le test de Wilcoxon, pour comparer les femelles sur la base de la stratégie employée. Tous les tests ont été fait de manière bilatérale.

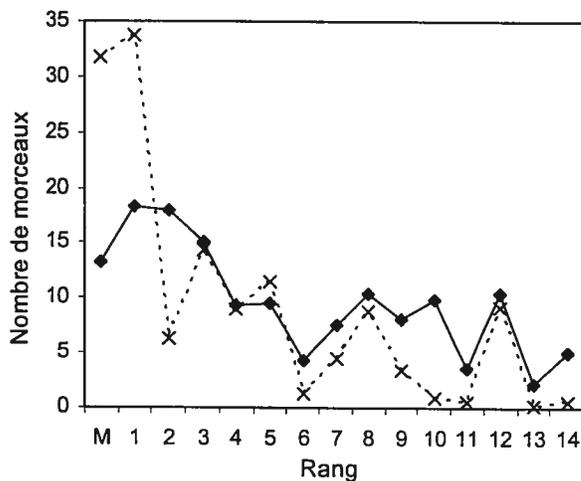
RÉSULTATS

VARIATION DE L'INTENSITÉ DE LA COMPÉTITION ALIMENTAIRE

Effet de la diminution de la taille du site alimentaire (phases 1 et 2)

Nos résultats indiquent que les phases 1 (ressources dispersées) et 2 (ressources concentrées) ont généré de la compétition alimentaire par interférence. En effet, le rang hiérarchique est corrélé de façon positive et significative (1) au temps d'alimentation et (2) aux gains alimentaires dans les deux phases expérimentales pour les femelles adultes du groupe (Figure 3; Tableau III). En d'autres termes, plus une femelle est haute dans la hiérarchie, plus elle passe de temps au site alimentaire et plus elle mange, et ce, peu importe la taille du site.

a) Gains alimentaires



b) Temps d'alimentation

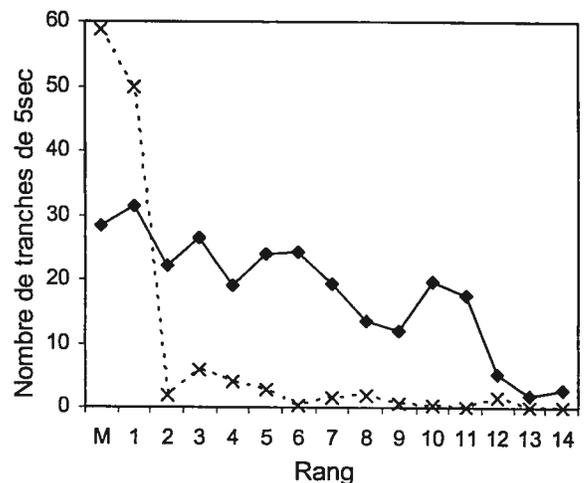


Figure 3 : Effet de la diminution de la taille du site alimentaire sur (a) les gains alimentaires et (b) le temps d'alimentation du mâle alpha (M) et des femelles adultes classées en fonction de leur rang de dominance. Phase 1 : ressources dispersées (ligne pleine); Phase 2 : ressources concentrées (ligne pointillée).

Tableau III : Mesures associées à la comparaison du mode et de l'intensité de la compétition alimentaire par interférence entre deux contextes expérimentaux faisant varier la taille du site alimentaire. Phase 1 : ressources dispersées; Phase 2 : ressources concentrées.

Mesures		Phase 1	Phase 2
Nombre de femelles	moyen	7,13	1,07
	maximal	13,3	5,7
Temps d'alimentation	corrélation au rang (r) ^a	0,855**	0,832**
	variance	80,9	170
	pente	-1,89	-1,64
Gains alimentaires	corrélation au rang (r) ^a	0,631*	0,730**
	variance	24,8	78,6
	pente	-0,91	-1,42
Corrélation temps-gains		0,222	0,970*

^a Test de corrélation de Spearman, N=14 femelles.

* significatif à $p \leq 0,05$; ** significatif à $p \leq 0,001$.

En théorie, la diminution de la taille du site alimentaire devrait avoir engendré une augmentation du potentiel de monopolisation. Pour comparer les potentiels de monopolisation des deux phases, nous avons utilisé les nombres moyen et maximal de femelles adultes qui s'alimentaient simultanément. Tel que prédit, ces nombres diminuent significativement avec la diminution de la taille du site (Tableau III; test de Wilcoxon : nombre moyen : $Z=-2,934$, $T=66$, $p=0,003$, $N=11$ tests; nombre maximal : $Z=-2,944$, $T=66$, $p=0,003$, $N=11$ tests). En effet, près de la moitié des femelles adultes pouvaient s'alimenter simultanément lorsque les ressources étaient dispersées, alors qu'en moyenne une seule femelle occupait le site lorsque les ressources étaient concentrées sur une petite surface (Tableau III); il s'agissait généralement de la femelle alpha (Figure 3b).

Pour vérifier si l'augmentation du potentiel de monopolisation se traduit effectivement par l'augmentation de l'intensité de la compétition alimentaire, nous avons utilisé deux mesures. Premièrement, pour évaluer l'homogénéité de l'accès au site, nous avons calculé la variance des gains alimentaires et du temps d'alimentation entre les femelles adultes du groupe : la diminution de la taille du site alimentaire amène une augmentation des variances pour ces deux mesures (Tableau III), et donc une diminution de l'homogénéité. Deuxièmement, nous avons quantifié l'effet du rang hiérarchique sur les gains alimentaires en calculant la pente de la droite des gains alimentaires en fonction du rang. Tel que prédit, la diminution du site alimentaire engendre une augmentation de l'inclinaison de cette pente (Tableau III). Globalement, ces résultats suggèrent que la diminution de la taille du site engendre un plus grand écart entre les femelles et que cet écart est déterminé par la hiérarchie de dominance.

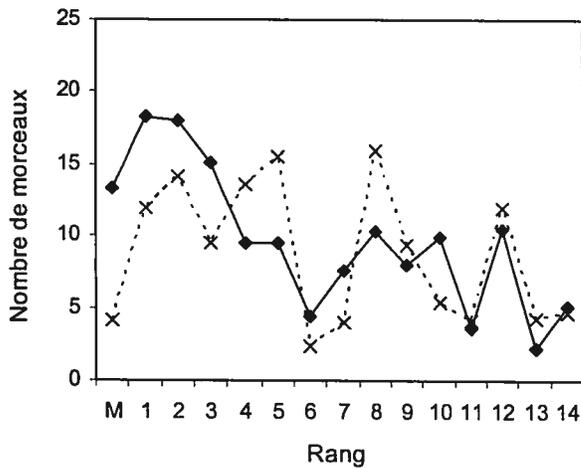
En somme, nos résultats confirment que la diminution de la taille du site augmente l'intensité de la compétition alimentaire par interférence; ce qui amène une diminution de l'accès au site alimentaire des femelles non dominantes, tant en terme de temps d'alimentation que de gains alimentaires.

Effet de la présence d'une barrière visuelle (phases 1 et 3)

Tel que prédit, le nombre de places d'alimentation reste le même, que le site alimentaire soit unique (phase 1) ou séparé en deux par une barrière visuelle (phase

3) (Tableau IV; test de Wilcoxon : nombre moyen de femelles : $Z=-1,177$, $T=54$, $p=0,239$, $N=12$ tests; nombre maximal de femelles : $Z=-0,466$, $T=32$; $p=0,641$, $N=12$ tests).

a) Gains alimentaires



b) Temps d'alimentation

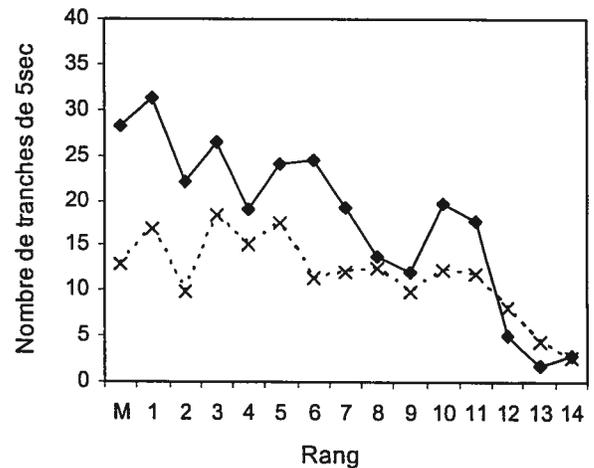


Figure 4 : Effet de la présence d'une barrière visuelle sur (a) les gains alimentaires et (b) les temps d'alimentation du mâle alpha (M) et des femelles adultes classées en fonction de leur rang de dominance. Phase 1 : ressources dispersées en absence de barrière (ligne pleine); Phase 3 : ressources dispersées et séparées en deux par une barrière visuelle (ligne pointillée).

Cependant, les résultats montrent que la présence d'une barrière visuelle a suffi à diminuer nettement l'intensité de la compétition alimentaire par interférence. Premièrement, il y a une diminution marquée de la variance du temps d'alimentation et de la pente du temps d'alimentation en fonction du rang en présence d'une barrière (Tableau IV). Il y a donc un moins grand écart au niveau du temps d'alimentation entre les femelles dominantes et les femelles non dominantes en présence d'une barrière (Figure 4b). Deuxièmement, il n'y a alors plus de corrélation entre le rang de dominance et les gains alimentaires (Tableau IV). En

effet, deux femelles non dominantes ont obtenu autant sinon plus de morceaux de fruits que la femelle alpha (femelles de rangs 8 et 12; Figure 4a).

Tableau IV : Mesures associées à la comparaison du mode et de l'intensité de la compétition alimentaire par interférence entre deux contextes expérimentaux variant par la présence d'une barrière visuelle. Phase 1 : ressources dispersées en absence de barrière; Phase 3 : ressources dispersées et séparées en deux par une barrière visuelle.

Mesures		Phase 1	Phase 3
Nombre de femelles	moyen	7,13	7,95
	maximal	13,3	13,0
Temps d'alimentation	corrélation au rang (r) ^a	0,855**	0,704**
	variance	80,9	21,1
	pente	-1,89	-0,74
Gains alimentaires	corrélation au rang (r) ^a	0,631*	0,427
	variance	24,8	23
	pente	-0,91	-0,58
Corrélation temps-gains		0,222	0,418

^a Test de corrélation de Spearman, N=14 femelles.

* significatif à $p < 0,05$; ** significatif à $p < 0,001$.

L'effet du rang n'est toutefois pas totalement disparu. D'une part, le rang de dominance est significativement corrélé au temps d'alimentation dans les deux phases (Figure 4b, Tableau IV) et d'autre part, la pente de la droite des gains alimentaires en fonction du rang n'est pas nulle (Tableau IV). En outre, les gains alimentaires sont significativement corrélés au rang de dominance si l'on retire de l'analyse les femelles de rangs 8 et 12 mentionnées précédemment (test de Spearman : $r=0,615$, $p=0,033$, $N=12$ femelles). Ainsi, l'effet du rang n'a pas entièrement disparu, seules ces deux femelles non dominantes semblent en déroger.

En somme, la présence d'une barrière visuelle entraîne une diminution de l'intensité de la compétition alimentaire, au point où certaines femelles non dominantes parviennent à obtenir autant de gains alimentaires que la femelle alpha. Néanmoins, la plupart des femelles non dominantes obtiennent moins de gains alimentaires que les femelles dominantes quand le site est séparé en deux (Figure 4a). Par ailleurs, il est à noter qu'il n'y a pas de corrélation entre le temps d'alimentation et les gains alimentaires, qu'il y ait ou non une barrière visuelle (Tableau IV), ce qui suggère que le temps d'alimentation et les gains alimentaires varient indépendamment l'un de l'autre.

CONTOURNEMENT DE L'ORDRE HIÉRARCHIQUE PAR LA STRATÉGIE D'ARRIVÉE HÂTIVE

Toutes les femelles non dominantes ont contourné l'ordre de dominance en utilisant la stratégie d'arrivée hâtive à un moment ou à un autre au cours des expérimentations (voir Figure 7). Ainsi, il n'y a pas de corrélation entre le moment d'arrivée au site alimentaire et l'ordre de dominance des adultes, quel que soit le contexte (Figure 5; test de Spearman : Phase 1 : $r=0,047$, $p=0,686$, $N=15$ individus; Phase 2 : $r=-0,184$, $p=0,512$, $N=15$ individus; Phase 3 : $r=0,304$, $p=0,271$, $N=15$ individus).

Cela est rendu possible par le fait que le mâle alpha et la femelle alpha n'arrivaient jamais les premiers au site alimentaire. La femelle alpha arrivait en moyenne au cours de la tranche 3, c'est-à-dire 15 secondes après l'arrivée du

premier adulte, tandis que le mâle alpha arrivait au cours de la tranche 7, soit après 40 secondes, et ce, indépendamment du contexte expérimental (Figure 5; test de Wilcoxon : Phases 1-2 : femelle alpha : $Z=-1,329$, $T=20$, $p=0,184$, $N=11$ tests, mâle alpha : $Z=-1,134$, $T=33,5$, $p=0,257$, $N=11$ tests; Phases 1-3 : test de Wilcoxon : femelle alpha : $Z=-0,944$, $T=22$, $p=0,345$, $N=12$ tests; mâle alpha : $Z=-0,586$, $T=20$, $p=0,558$, $N=12$ tests). Étant donné que la femelle alpha arrivait au site alimentaire avant le mâle alpha dans tous les tests (Figure 5; test de Wilcoxon : Phase 1 : $Z=-3,070$, $T=78$, $p=0,002$, $N=12$ tests; Phase 2 : $Z=-2,816$, $T=64,5$, $p=0,005$, $N=11$ tests; Phase 3 : $Z=-2,595$, $T=72$, $p=0,009$, $N=12$ tests), nous avons considéré l'arrivée de celle-ci comme point de référence de l'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive dans les analyses. Les femelles non dominantes ont donc disposé d'une période d'une quinzaine de secondes pour utiliser la stratégie d'arrivée hâtive, peu importe le contexte.

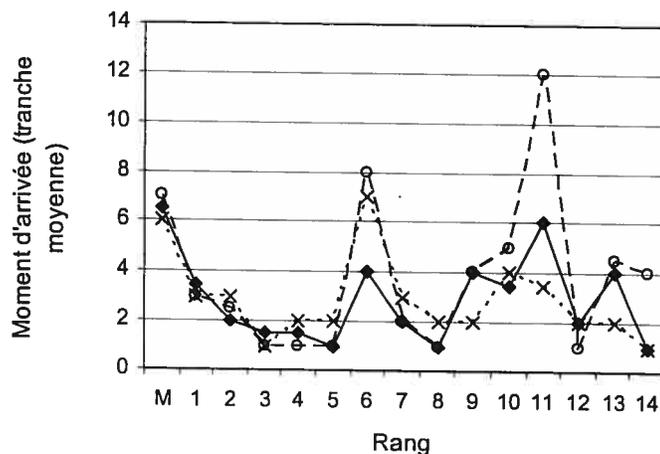


Figure 5 : Variation du moment d'arrivée en fonction du rang hiérarchique du mâle alpha et des femelles adultes. Phase 1 : ressources dispersées (losanges); Phase 2 : ressources concentrées (cercles); Phase 3 : ressources dispersées avec présence d'une barrière visuelle (croix).

Pour déterminer si la stratégie d'arrivée hâtive leur a permis d'augmenter leur accès aux ressources, nous avons comparé, pour chaque femelle, la moyenne des gains alimentaires qu'elles ont obtenus en arrivant avant la femelle alpha à la moyenne de ceux obtenus en arrivant après, c'est-à-dire en respectant l'ordre hiérarchique. Tel que prédit, l'arrivée hâtive a permis aux femelles non dominantes d'augmenter significativement leurs gains alimentaires et ce, peu importe l'intensité de la compétition (Figure 6; test de Wilcoxon : Phase 1 : $Z=-2,366$, $T=28$, $p=0,018$, $N=7$ femelles; Phase 2 : $Z=-2,207$, $T=21$, $p=0,027$, $N=6$ femelles; Phase 3 : $Z=-2,666$, $T=45$, $p=0,008$, $N=9$ femelles).

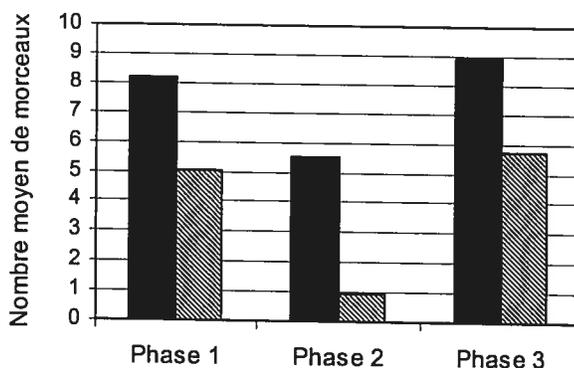


Figure 6 : Comparaison des gains alimentaires obtenus par les femelles non dominantes en utilisant la stratégie d'arrivée hâtive (noir) ou non (hachuré) dans les trois phases expérimentales. Phase 1 : ressources dispersées; Phase 2 : ressources concentrées; Phase 3 : ressources dispersées avec présence d'une barrière visuelle.

Pour déterminer si cette stratégie leur a également permis d'obtenir plus de gains alimentaires que les autres femelles, nous avons comparé, pour chaque test, la moyenne des gains alimentaires obtenus par l'ensemble des femelles non dominantes qui sont arrivées avant la femelle alpha à la moyenne de ceux obtenus par l'ensemble de celles qui sont arrivées après. Pour ce faire, nous avons traité indépendamment les deux catégories hiérarchiques : les femelles de rangs

intermédiaires et les femelles subordonnées. Les femelles non dominantes qui arrivaient avant la femelle alpha obtenaient significativement plus de morceaux de fruits que les femelles de leur catégorie hiérarchique qui arrivaient après, peu importe le contexte; il y a toutefois seulement une tendance pour les femelles subordonnées en présence d'une barrière visuelle (test de Wilcoxon : Intermédiaires : Phase 1 : $Z=-2,319$, $T=59$, $p=0,020$, $N=12$ tests; Phase 2 : $Z=-2,865$, $T=65$, $p=0,008$, $N=11$ tests; Phase 3 : $Z=-2,818$, $T=55$, $p=0,005$, $N=10$ tests; Subordonnées : Phase 1 : $Z=-2,820$, $T=55$, $p=0,005$, $N=12$ tests; Phase 2 : $Z=-2,668$, $T=45$, $p=0,008$, $N=9$ tests; Phase 3 : $Z=-1,825$, $T=31$, $p=0,068$, $N=8$ tests).

En somme, l'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive permet d'obtenir plus de gains alimentaires qu'en respectant l'ordre de dominance, peu importe l'intensité de la compétition alimentaire. Ces résultats sont appuyés par le fait que les deux femelles qui utilisaient cette stratégie dans plus de 50% des tests dans les trois phases expérimentales (femelles de rangs 8 et 12; Figure 7) sont les femelles qui se distinguent le plus nettement des autres femelles non dominantes en terme de gains alimentaires (Figures 3a et 4a). En effet, il s'agit des deux mêmes femelles qui ont obtenu autant sinon plus de gains alimentaires que la femelle alpha en présence d'une barrière (phase 3).

AJUSTEMENT DE L'ATTITUDE DES FEMELLES NON DOMINANTES AUX RISQUES ENCOURUS

Effet du rang des femelles non dominantes

Il y a une importante variation interindividuelle de la fréquence d'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive par les femelles non dominantes (Figure 7). Toutefois, l'ordre hiérarchique des femelles non dominantes n'explique pas cette variation, quel que soit l'intensité de la compétition alimentaire. En effet, le rang hiérarchique n'est corrélé ni à la fréquence d'utilisation de cette stratégie (Figure 7; test de Spearman : Phase 1 : $r=-0,251$, $p=0,515$, $N=9$ femelles; Phase 2 : $r=0$, $p=1,0$, $N=9$ femelles; Phase 3 : $r=-0,485$, $p=0,185$, $N=9$ femelles), ni au moment d'arrivée au site des femelles non dominantes (Figure 5; test de Spearman : Phase 1 : $r=0,094$, $p=0,810$, $N=9$ femelles; Phase 2 : $r=0,008$, $p=0,983$, $N=9$ femelles; Phase 3 : $r=0,211$, $p=0,586$, $N=9$ femelles). En outre, les femelles non dominantes qui utilisent le plus fréquemment cette stratégie sont les femelles de rangs 7, 8, 12 et 14 : deux femelles de rangs intermédiaires et deux femelles subordonnées, dont la femelle oméga (Figure 7).

Effet de la variation du contexte expérimental

Diminution de la taille du site alimentaire (phases 1 et 2)

La diminution de la taille du site alimentaire, i.e. l'augmentation de l'intensité de la compétition, a provoqué une diminution significative de la fréquence d'utilisation

de la stratégie d'arrivée hâtive par les femelles non dominantes (test de Wilcoxon : $Z=-1,960$, $T=32$, $p=0,050$, $N=9$ femelles), certaines ont même cessé de l'utiliser (Figure 7). La plupart des femelles non dominantes l'ont néanmoins utilisée au cours de certains tests lorsque les ressources étaient concentrées.

Présence d'une barrière visuelle (phases 1 et 3)

La présence d'une barrière visuelle, i.e. la diminution de l'intensité de la compétition, n'a pas modifié de manière significative la fréquence d'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive par les femelles non dominantes entre les deux phases (test de Wilcoxon : $Z=-0,770$, $T=29$, $p=0,441$, $N=9$ femelles). En effet, certaines femelles ont augmenté leur fréquence d'utilisation, alors que d'autres l'ont diminuée (Figure 7).

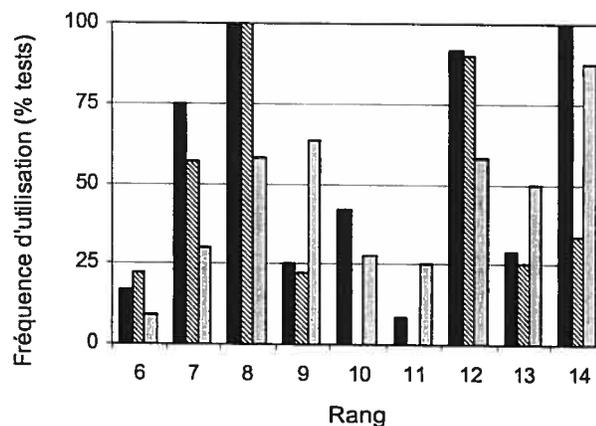


Figure 7 : Comparaison de la fréquence d'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive par les femelles non dominantes dans les trois phases expérimentales. Phase 1 : ressources dispersées (noir); Phase 2 : ressources concentrées (hachuré); Phase 3 : ressources dispersées avec présence d'une barrière visuelle (gris).

Les résultats montrent plutôt que la présence d'une barrière visuelle a amené une plus grande homogénéité de l'utilisation de la stratégie entre les femelles non

dominantes (Figure 9). En effet, il y a alors diminution de la variance de la fréquence d'utilisation (Phase 1 : $\sigma^2=22$; Phase 3 : $\sigma^2=5,6$). Pour le tester statistiquement, nous avons analysé séparément les femelles non dominantes selon leur fréquence d'utilisation en absence de barrière. Malgré la diminution de l'intensité de la compétition, les femelles qui ont utilisé cette stratégie dans au moins 50% des tests en absence de barrière visuelle ont diminué significativement leur fréquence d'utilisation en présence d'une barrière (test de Wilcoxon : $Z=-2,023$, $T=15$, $p=0,043$, $N=5$ femelles); il n'y a toutefois pas de différence significative pour les autres femelles.

FONCTIONNEMENT PROXIMAL DE LA STRATÉGIE D'ARRIVÉE HÂTIVE

Effet sur le temps d'alimentation

Pour vérifier si la stratégie d'arrivée hâtive a permis aux femelles non dominantes de notre groupe d'obtenir un temps d'alimentation malgré la présence de compétition alimentaire par interférence, nous avons comparé le temps d'alimentation total des femelles non dominantes selon qu'elles ont utilisé ou non la stratégie d'arrivée hâtive. Les résultats obtenus diffèrent selon le mode de distribution des ressources alimentaires. Lorsque les ressources étaient concentrées (phase 2), les femelles non dominantes ont obtenu un temps d'alimentation significativement plus long en utilisant la stratégie d'arrivée hâtive qu'en ne l'utilisant pas (test de Wilcoxon : $Z=-2,023$, $T=15$, $p=0,043$, $N=5$ femelles); le

temps d'alimentation obtenu lorsqu'elles arrivaient après la femelle alpha était alors près de zéro (Figure 8). Par contre, lorsque les ressources étaient dispersées, l'arrivée hâtive n'a pas permis d'augmenter significativement le temps d'alimentation, qu'il y ait ou non une barrière (Figure 8; test de Wilcoxon : Phase 1 : $Z=-0,507$ $T=17$, $p=0,612$, $N=7$ femelles; Phase 3 : $Z=-1,192$, $T=26,5$, $p=0,233$, $N=9$ femelles).

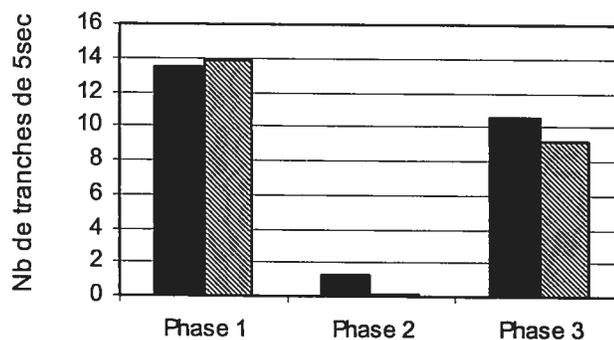


Figure 8 : Comparaison du temps d'alimentation des femelles non dominantes selon qu'elles utilisaient (noir) ou non (hachuré) la stratégie d'arrivée hâtive dans les trois phases expérimentales. Phase 1 : ressources dispersées; Phase 2 : ressources concentrées; Phase 3 : ressources dispersées avec présence d'une barrière visuelle.

Effet sur la coalimentation

Pour vérifier si la stratégie d'arrivée hâtive était le seul moyen pour les femelles non dominantes de notre groupe d'obtenir une période de coalimentation avec les plus dominants du groupe, nous avons calculé le temps d'alimentation en présence des alphas. Les résultats montrent que la stratégie d'arrivée hâtive n'est pas le seul moyen d'obtenir une période de coalimentation puisque les femelles non dominantes ont pu coalimenter avec les alphas en arrivant après eux (Figures 9 a-b).

Pour vérifier si cette stratégie permet toutefois d'augmenter la durée de la période de coalimentation avec les alphas, nous avons comparé le temps d'alimentation qu'a passé chaque femelle non dominante en présence du mâle alpha et de la femelle alpha selon qu'elles arrivaient avant ou après eux. Les femelles non dominantes qui ont utilisé la stratégie d'arrivée hâtive n'ont pas obtenu une période de coalimentation avec la femelle alpha supérieure qu'en ne l'utilisant pas (Figure 9a; test de Wilcoxon : Phase 1 : $Z=-0,213$, $T=11,5$, $p=0,832$, $N=7$ femelles; Phase 2 : $Z=-1,095$, $T=2$, $p=0,273$, $N=6$ femelles; Phase 3 : $Z=-0,359$, $T=25,5$, $p=0,719$, $N=9$ femelles). Il en est de même pour l'arrivée avant le mâle alpha et le temps d'alimentation en sa présence (Figure 9b; test de Wilcoxon : Phase 1 : $Z=-1,461$, $T=9$, $p=0,144$, $N=9$ femelles; Phase 2 : $Z=-1,000$, $T=1$, $p=0,317$, $N=9$ femelles; Phase 3 : $Z=-1,841$, $T=10$, $p=0,066$, $N=9$ femelles). Ainsi, la stratégie d'arrivée hâtive n'a pas d'impact sur la coalimentation avec les alphas dans ce groupe.

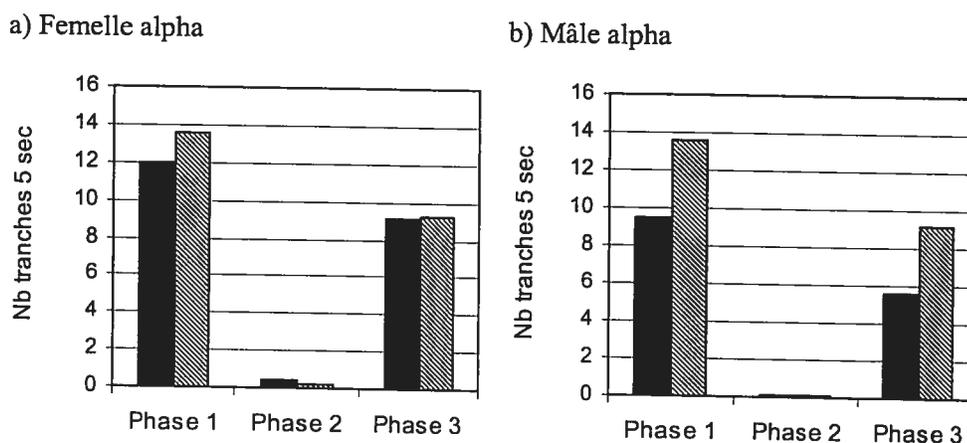


Figure 9 : Comparaison du temps de coalimentation des femelles non dominantes avec la femelle alpha (a) et le mâle alpha (b) selon qu'elles utilisaient (noir) ou non (hachuré) la stratégie d'arrivée hâtive dans les trois phases expérimentales. Phase 1 : ressources dispersées; Phase 2 : ressources concentrées; Phase 3 : ressources dispersées avec présence d'une barrière visuelle.

Effet sur le taux d'ingestion

Pour vérifier si la stratégie d'arrivée hâtive est d'autant plus efficace qu'elle permet de profiter du site alimentaire alors que la densité alimentaire est maximale, nous avons comparé le taux d'ingestion maximal, i.e. le nombre maximal de morceaux / tranche de 5 secondes, selon que les femelles non dominantes arrivaient avant ou après la femelle alpha. Suivant nos prédictions, les femelles non dominantes mangeaient significativement plus vite en arrivant avant la femelle alpha, et ce, peu importe le contexte expérimental (Figure 10; test de Wilcoxon : Phase 1 : $Z=-2,197$, $T=27$ $p=0,028$ $N=7$ femelles; Phase 2 : $Z=-2,201$, $T=21$, $p=0,028$, $N=6$ femelles; Phase 3 : $Z=-2,668$, $T=45$, $p=0,008$, $N=9$ femelles). Par ailleurs, il y a une corrélation positive significative entre les gains alimentaires des femelles non dominantes et leur taux d'ingestion maximal (test de Spearman : Phase 1 : $r=0,783$, $p=0,013$, $N=9$ femelles; Phase 2 : $r=-0,870$, $p=0,002$, $N=9$ femelles; Phase 3 : $r=0,845$, $p=0,004$, $N=9$ femelles). Ainsi, les femelles non dominantes étaient tributaires de la vitesse d'ingestion pour optimiser leurs gains alimentaires.

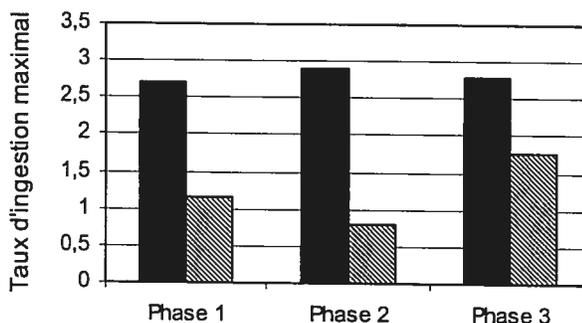


Figure 10 : Comparaison du taux d'ingestion maximal des femelles non dominantes selon qu'elles utilisaient (noir) ou non (hachuré) la stratégie d'arrivée hâtive dans les trois phases expérimentales. Phase 1 : ressources dispersées; Phase 2 : ressources concentrées; Phase 3 : ressources dispersées avec présence d'une barrière visuelle.

DISCUSSION

CONTOURNEMENT DE L'ORDRE HIÉRARCHIQUE PAR LA STRATÉGIE D'ARRIVÉE HÂTIVE

Nos résultats confirment notre hypothèse principale à l'effet que les femelles non dominantes ne sont pas systématiquement inhibées en présence de compétition alimentaire par interférence. En effet, toutes les femelles non dominantes de notre groupe ont contourné l'ordre hiérarchique en utilisant la stratégie d'arrivée hâtive à un moment ou à un autre au cours des expérimentations. Plus encore, cette tactique leur a permis d'obtenir significativement plus de nourriture qu'en respectant l'ordre hiérarchique et ce, quel que soit le contexte expérimental. Les femelles non dominantes ont donc tout intérêt à agir de la sorte afin d'avoir accès aux ressources de haute qualité nutritive qui limitent leur succès reproducteur.

Ces bénéfices semblent toutefois être évalués en fonction des risques encourus. En effet, les femelles non dominantes de notre groupe ont utilisé moins souvent la stratégie d'arrivée hâtive quand les ressources étaient concentrées sur une petite surface, même s'il s'agissait alors du meilleur moyen d'obtenir des ressources alimentaires : les femelles qui ne l'ont pas utilisée ont obtenu en moyenne un seul morceau de fruit (Figure 6). Cela suggère que les gains alimentaires potentiels ne compensaient alors pas les coûts associés aux risques d'agression encourus, ce qui s'apparente aux observations de Brennan et Anderson (1988) quant à la fréquence d'utilisation du vol.

Néanmoins, la majorité des femelles non dominantes de notre groupe ont tout de même utilisé la stratégie d'arrivée hâtive lors de quelques tests dans ce contexte, malgré les risques élevés. Cela confirme que les femelles non dominantes sont à l'affût de toutes les opportunités pour optimiser leurs gains alimentaires (voir Brennan et Anderson 1988) et contournent l'ordre hiérarchique dès que le contexte est profitable. Il se pourrait que le choix de stratégie ait varié en fonction du nombre et de l'identité des femelles présentes au site alimentaire avant l'arrivée du mâle alpha et de la femelle alpha, ainsi que de la position de ces derniers avant leur arrivée au site, i.e. s'ils étaient dans le champ de vision des femelles ou non. Quand les risques étaient jugés trop élevés, il semble que les femelles non dominantes aient opté pour des stratégies d'évitement, telles que celles mentionnées par Koenig (2002). Elles pouvaient alors attendre le départ du mâle alpha et de la femelle alpha pour tenter d'obtenir les quelques morceaux de fruits restant ou se contenter de biscuits pour singes, une ressource moins convoitée qui était distribuée dans la pièce adjacente (observations personnelles). Les résultats montrent qu'elles ont ainsi acquis très peu de fruits et un temps d'alimentation presque nul.

La présence d'une barrière visuelle semble avoir élargi davantage l'éventail de stratégies disponibles pour les femelles non dominantes; ce qui expliquerait pourquoi elles n'ont pas profité de la diminution des risques encourus dans ce contexte pour augmenter leur fréquence d'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive. En effet, les femelles qui avaient utilisé le plus fréquemment la stratégie d'arrivée hâtive en absence de barrière (phase 1), l'ont utilisée moins souvent en présence

d'une barrière (phase 3), sans toutefois diminuer leurs gains alimentaires. De même, il s'agit du seul contexte pour lequel les femelles subordonnées qui n'avaient pas utilisé la stratégie d'arrivée hâtive ont pu obtenir autant de ressources que celles qui l'utilisaient.

En somme, tel que prédit, les femelles non dominantes ont été opportunistes et ont profité de toutes les occasions disponibles pour compenser leur faible accès aux ressources de haute qualité nutritive distribuées en agrégats monopolisables. Pour ce faire, elles ont utilisé différentes stratégies proximales, d'efficacité variable, ce qui leur a permis d'optimiser leurs bénéfices nets en présence de compétition par interférence en ajustant leur choix de stratégie aux risques générés par le contexte. Cette étude montre que l'arrivée hâtive au site alimentaire permet d'atteindre cet objectif, mais il serait pertinent d'évaluer dans quelle mesure cette tactique permet aux femelles d'optimiser leur succès reproducteur et d'explorer les diverses autres stratégies permettant aux femelles non dominantes de contourner les contraintes que leur impose la hiérarchie de dominance.

Cependant, contrairement à nos prédictions, les résultats n'ont montré aucune relation entre le rang de dominance et la fréquence d'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive. En revanche, ce résultat appuie l'hypothèse que le rang hiérarchique n'est pas le seul facteur impliqué dans le choix de stratégie par les femelles des espèces despotiques dans le cadre de la compétition alimentaire (Brennan et Anderson 1988). D'autres facteurs possibles sont : l'entretien d'une

relation privilégiée avec un membre très dominant du groupe (Robinson 1981, Janson 1985, Walters et Seyfarth 1987, de Waal 1989), la personnalité via la sécrétion différentielle de sérotonine (Barr *et al.* 2003), l'âge, qui est inversement proportionnel au succès reproducteur des femelles (van Schaik et van Noordwijk 1987), etc. Il est néanmoins possible que la taille réduite du groupe à l'étude ait amplifié l'impact de ces facteurs lors des analyses statistiques.

L'entretien d'une relation privilégiée via le toilettage social (Robinson 1981, Janson 1985, Walters et Seyfarth 1987, de Waal 1989) pourrait expliquer l'utilisation fréquente de la stratégie d'arrivée hâtive par les femelles de rangs 7, 8 et 12. Tout d'abord, les femelles de rangs 7 et 12 entretenaient une relation privilégiée avec le mâle alpha au moment des expérimentations, la première consacrant 55% de son temps de toilettage au mâle contre 52% du temps de ce dernier en retour, alors que la deuxième lui donnait 39% de son temps contre 32% (données non publiées). Ensuite, la fille aînée de la femelle de rang 8 était dominante au cours de cette période (rang 4; Tableau II) et sa mère lui consacrait alors près de 60% de son temps de toilettage (données non publiées).

Quant à l'utilisation fréquente de cette stratégie par la femelle oméga (rang 14), lorsque les risques étaient intermédiaires ou faibles, un phénomène semblable a été observé par Schaub (1995) dans le cadre de compétition alimentaire dyadique. Il a observé que la femelle la plus subordonnée du groupe prenait plus de risques que les autres femelles pour obtenir des fruits, même si elle était impliquée dans la dyade

ayant la plus grande distance interindividuelle (Schaub 1995); il s'agissait donc de la femelle qui encourait les plus grands coûts. Les femelles les plus subordonnées pourraient donc avoir intérêt à être plus opportunistes que les autres pour obtenir des ressources alimentaires de haute qualité nutritive, étant donné que leur position précaire au sein de l'ordre hiérarchique pourrait mener à un succès reproducteur nul, voire à la mort.

Par ailleurs, nos résultats montrent que l'utilisation de la stratégie d'arrivée hâtive par les femelles non dominantes de notre groupe était rendue possible grâce à la tolérance du mâle alpha et de la femelle alpha. En effet, ces derniers auraient facilement pu monopoliser l'accès à la porte-guillotine, une ouverture d'à peine 1m^2 , et ainsi s'assurer d'être les premiers à en franchir le seuil lors de son ouverture. Ils ont plutôt laissé un délai constant entre son ouverture et leur arrivée au site, quel que soit le contexte : une quinzaine de secondes pour la femelle alpha et une quarantaine pour le mâle alpha. Cette constance ainsi que la courte durée du délai permettent de rejeter la possibilité du manque d'intérêt de ces derniers envers les ressources. De même, l'émission de vocalisations associées à l'alimentation dès le début de la distribution des fruits permet de rejeter la possibilité qu'ils aient ignoré que des fruits étaient disponibles.

Un phénomène semblable a été observé par Di Bitetti et Janson (2001) dans un groupe de capucins en nature. Lors des déplacements du groupe, le mâle alpha et la femelle alpha laissaient quelques membres subordonnés utiliser la position frontale,

leur permettant ainsi d'accéder les premiers aux ressources alimentaires de haute qualité nutritive (Barta et Giraldeau 1998, Di Bitetti et Janson 2001). Cette tolérance s'expliquerait par les bénéfices nets directs qui en découlent pour les individus les plus dominants du groupe (Robinson 1981, Di Bitetti et Janson 2001). En effet, la présence d'individus non dominants à l'avant du groupe permet non seulement aux individus les plus dominants de réduire leurs risques de prédation, mais également d'obtenir des ressources à peu de frais, en usurpant rapidement les sites trouvés par ceux qui les précèdent (Robinson 1981, Di Bitetti et Janson 2001). En captivité, cette tolérance des membres les plus dominants du groupe pourrait se traduire par un délai avant d'arriver au site alimentaire ou encore par le respect de possession, menant à la coalimentation, tel qu'observé par Sigg et Falett (1985) et Bélisle et Chapais (2001).

Pourtant, la plupart des études réalisées chez les macaques montrent plutôt qu'en présence de compétition par interférence, l'ordre d'accès aux ressources alimentaires est déterminé par l'ordre hiérarchique (Boccia *et al.* 1988, Brennan et Anderson 1988, Agetsuma 1995) et que ce sont les dominants qui utilisent la position frontale lors des déplacements (van Noordwijk et van Schaik 1987). Par conséquent, il semble que les membres les plus dominants du groupe puissent ajuster leur attitude au contexte, au même titre que les femelles non dominantes, en arrivant ou non les premiers aux sites alimentaires de qualité. Cet ajustement pourrait se faire en fonction des mêmes facteurs qui affectent les relations entre femelles et de ce fait, la compétition alimentaire intragroupe (Emlen et Oring 1977,

van Schaik 1989, Sterck *et al.* 1997; voir Koenig 2002 pour une revue de littérature récente) : la richesse du milieu, la présence de prédateurs, la taille du groupe, etc. Étant donné que les femelles non dominantes doivent s'ajuster à la stratégie employée par les individus les plus dominants du groupe (Deag 1977, Dunbar 1989, Drews 1993, Krebs et Davies 1997), il serait intéressant de déterminer quelle est leur attitude lorsque les membres les plus dominants du groupe arrivent les premiers à un site monopolisable : est-ce qu'elles utilisent d'autres stratégies de contournement ou se contentent-elles plutôt d'éviter le site alimentaire ?

En somme, cette étude confirme que la hiérarchie de dominance n'est pas le seul facteur qui détermine l'accès aux ressources chez les espèces despotiques, comme l'avaient déjà suggéré Brennan et Anderson (1988). Au contraire, il semble plutôt exister des avantages potentiels à contourner sa rigidité dans certains contextes, tant pour les femelles non dominantes que pour les individus les plus dominants du groupe.

FONCTIONNEMENT PROXIMAL DE LA STRATÉGIE D'ARRIVÉE HÂTIVE

Nos résultats confirment que la stratégie d'arrivée hâtive est efficace parce qu'elle assure aux femelles non dominantes un temps d'alimentation au site alimentaire (Barta et Giraldeau 1998, Bélisle et Chapais 2001, Di Bitetti et Janson 2001). En effet, quand les ressources étaient concentrées sur une petite surface, ce qui offrait le potentiel de monopolisation maximal, seules les femelles non

dominantes qui ont utilisé cette stratégie ont pu obtenir un temps d'alimentation au site. Cela n'a pas été observé quand les ressources étaient dispersées, parce que toutes les femelles non dominantes pouvaient alors profiter d'une période de coalimentation avec le mâle alpha et la femelle alpha. De ce fait, il semble que la stratégie d'arrivée hâtive ne soit pas efficace parce qu'elle donne accès à une période de coalimentation avec les individus les plus dominants du groupe (respect de possession; Siggs et Falett 1985, Bélisle et Chapais 2001), mais plutôt parce qu'elle permet un temps de présence au site alimentaire en leur absence.

Par ailleurs, nos résultats confirment notre hypothèse à l'effet que la stratégie d'arrivée hâtive est d'autant plus efficace qu'elle permet de profiter du site alimentaire alors que la densité alimentaire est maximale. En effet, les femelles non dominantes de notre groupe mangeaient significativement plus rapidement lorsqu'elles arrivaient avant la femelle alpha, ce qui leur a permis d'obtenir plus de fruits que les autres. En outre, à l'instar de ce qui a été observé par quelques auteurs (Deutsch et Lee 1991, Soumah et Yokota 1991, Di Bitetti et Janson 2001, Ratnam 2003), les gains alimentaires de ces femelles étaient alors corrélés significativement à leur taux d'ingestion. Ainsi, en présence de compétition alimentaire par interférence, les femelles non dominantes sont tributaires de leur efficacité au site alimentaire, comme c'est le cas dans le cadre de la compétition alimentaire par vitesse (Janson et van Schaik 1988, van Schaik 1989, Sterck *et al.* 1997). La rentabilisation du temps de présence pourrait donc être la principale caractéristique de l'ensemble des stratégies alimentaires des femelles non dominantes.

En somme, nos résultats montrent que la stratégie d'arrivée hâtive est efficace parce qu'elle assure un temps d'accès au site alimentaire tout en permettant de le rentabiliser au maximum. Cela explique pourquoi nous n'avons pas observé de corrélation entre les gains alimentaires et le temps d'alimentation quand les ressources étaient dispersées, avec ou sans barrière. Quant à la corrélation observée lorsque les ressources étaient concentrées sur une petite surface, elle pourrait s'expliquer tout simplement par le faible temps de recherche des fruits que cette distribution permettait. D'une manière ou d'une autre, nos résultats confirment que le temps d'alimentation n'est pas une mesure substitut adéquate des gains alimentaires (Deutsch et Lee 1991, Barton et Whiten 1993, Zinner 1999, Koenig 2000, 2002, Koenig *et al.* 1998). L'utilisation du temps d'alimentation dans les études passées pourrait avoir eu pour conséquence de sous-estimer les gains alimentaires des femelles non dominantes et de surestimer du même coup l'impact de la hiérarchie de dominance sur l'accès des femelles des espèces despotiques aux ressources de haute qualité nutritive distribuées en agrégats monopolisables.

ORIENTATIONS DES RECHERCHES FUTURES

La présente étude ne constitue qu'une analyse préliminaire du contournement de l'ordre de dominance. Elle a pour principal impact de montrer que les femelles non dominantes du groupe à l'étude étaient opportunistes et que l'arrivée hâtive leur permettait d'augmenter leurs gains alimentaires. Ainsi, pour démontrer que les femelles non dominantes sont de façon générale opportunistes et que la stratégie

d'arrive hâtive fait véritablement partie du répertoire comportemental des femelles macaques, il faudrait répéter l'expérience sur d'autres groupes, en captivité, mais surtout, en nature. De même, il faudrait (1) évaluer l'efficacité d'autres stratégies qui permettent de contourner l'ordre hiérarchique, notamment le vol, et (2) faire varier une plus grande gamme de contextes, par exemple la qualité et la quantité des ressources alimentaires.

Par ailleurs, il faudrait évaluer l'impact des risques réels d'agression sur le choix de stratégie par les femelles non dominantes, d'une part en évaluant l'effet du niveau d'agressivité du mâle et de la femelle alpha et, d'autre part, en tenant compte des agressions à l'extérieur du contexte alimentaire. En effet, si les femelles non dominantes emploient des stratégies afin d'éviter les risques d'agression, il est possible que les femelles qui sont, de façon générale, fréquemment victimes d'agressions, évitent d'utiliser ce type de stratégies. De même, il est possible que les certaines femelles évitent l'utilisation de ces stratégies en raison de représailles ultérieures, à l'extérieur du contexte alimentaire. Finalement, les risques encourus pourraient varier selon le tempérament des membres dominants, c'est-à-dire, s'ils sont plutôt tolérants ou au contraire, très agressifs. Cela peut varier d'un individu à l'autre, mais également changer en fonction du contexte : taille du groupe, nombre de mâles, rareté des ressources, etc.

BIBLIOGRAPHIE

Abbott, D.H., Keverne, E.B., Bercovitch, F.B., Shively, C.A., Mendoza, S.P., Saltzman, W., Snowdon, C.T., Ziegler, T.E., Banjevic, M., Garland, T.Jr. et Sapolsky, R.M. (2003) Are subordinates always stressed? A comparative analysis of rank differences in cortisol levels among primates. *HORMONES AND BEHAVIOR*, 43(1): 67-82.

Agetsuma, N. (1995) Foraging synchrony in a group of yakushima macaques (*Macaca fuscata yakui*). *FOLIA PRIMATOLOGICA*, 64(4): 167-179.

Barr, C.S., Newman, T.K., Becker, M.L., Parker, C.C., Champoux, M., Lesch, K.P., Goldman, D., Suomi, S.J. et Higley, J.D. (2003) The utility of the non-human primate model for studying gene by environment interactions in behavioural research. *GENES, BRAIN AND BEHAVIOR*, 2(6): 336-340.

Barta, Z. et Giraldeau, L.A. (1998) The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: A phenotype-limited producer-scrounger game. *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 42(3): 217-22.

Barton, R.A. (1993) Sociospatial mechanisms of feeding competition in female olive baboons, *Papio anubis*. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 46(4): 791-802.

Barton, R.A. et Whiten, A. (1993) Feeding competition among female olive baboons, *Papio anubis*. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 46(4): 777-789.

Bélisle, P. et Chapais, B. (2001) Tolerated co-feeding in relation to degree of kinship in japanese macaques. *BEHAVIOUR*, 138(4): 487-509.

Boccia, M.L., Laudenslager, M. et Reite, M. (1988) Food distribution, dominance, and aggressive behaviors in bonnet macaques. *AMERICAN JOURNAL OF PRIMATOLOGY*, 16(2): 123-130.

Brennan, J. et Anderson, J.R. (1988) Varying responses to feeding competition in a group of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *PRIMATES*, 29(3): 353-360.

Chapais, B. (1992) The role of alliances in social inheritance of rank among female primates. Dans: *COALITIONS AND ALLIANCES IN HUMANS AND OTHER ANIMALS* (Harcourt, A.H. et de Waal, F.B.M., Éditeurs). Oxford University Press, Oxford, pp.29-59.

Deag, J.M. (1977) Aggression and submission in monkey societies. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 25: 465-474.

Deutsch, J.C. et Lee, P.C. (1991) Dominance and feeding competition in captive rhesus monkeys. *INTERNATIONAL JOURNAL OF PRIMATOLOGY*, 12(6): 615-628.

Di Bitetti, M.S. et Janson, C.H. (2001) Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, *Cebus apella*. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 62(1): 47-56.

Drews, C. (1993) The concept and definition of dominance in animal behaviour. *BEHAVIOUR*, 125(3-4): 283-313.

Dunbar, R.I.M. (1982) Intraspecific variations in mating strategy. *PERSPECTIVES IN ETHOLOGY*, 5: 385-431.

Dunbar, R.I.M. (1989) Social systems as optimal strategy sets: The costs and benefits of sociality. Dans: *COMPARATIVE SOCIOECOLOGY: THE BEHAVIOURAL ECOLOGY OF HUMANS AND OTHER MAMMALS* (Standen, V. et Foley, R.A., Éditeurs). Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp.131-149.

Emlen, S.T. et Oring, L.W. (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *SCIENCE*, 197: 215-223.

Giraldeau, L.A. et Caraco, T. (2000) *SOCIAL FORAGING THEORY*. Princeton University Press, Princeton, 376p.

Hammerstein, P. (1981) The role of asymmetries in animal contests. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 29: 193-205.

Harcourt, A.H. (1987) Dominance and fertility among female primates. *JOURNAL OF ZOOLOGY*, 213(3): 471-487.

Isbell, L.A. (1991) Contest and scramble competition: Patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 2(2): 143-155.

Isbell, L.A. et Pruettz, J.D. (1998) Differences between vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) in agonistic interactions between adult females. *INTERNATIONAL JOURNAL OF PRIMATOLOGY*, 19(5): 837-855.

Janson, C.H. (1985) Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 18(2): 125-138.

- Janson, C.H. (1988) Food competition in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*): Quantitative effects of group size and tree productivity. *BEHAVIOUR*, 105(1-2): 53-76.
- Janson, C.H. (1990a) Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 40(5): 910-921.
- Janson, C.H. (1990b) Ecological consequences of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 40(5): 922-934.
- Janson, C.H. et van Schaik, C.P. (1988) Recognizing the many faces of primate food competition: Methods. *BEHAVIOUR*, 105(1-2): 165-186.
- Koenig, A. (2000) Competitive regimes in forest-dwelling Hanuman langur females (*Semnopithecus entellus*). *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 48(2): 93-109.
- Koenig, A. (2002) Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *INTERNATIONAL JOURNAL OF PRIMATOLOGY*, 23(4): 759-783.
- Koenig, A., Beise, J., Chalise, M.K. et Ganzhorn, J.U. (1998) When females should contest for food: Testing hypotheses about resource density, distribution, size, and quality with Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 42(4): 225-237.
- Krebs, J.R. et Davies, N.B. (1997) The evolution of behavioural ecology. Dans: *BEHAVIOURAL ECOLOGY: AN EVOLUTIONARY APPROACH* (Krebs, J.R. et Davies, N.B., Éditeurs). Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp.3-15.
- Melnick, D.J. et Pearl, M.C. (1987) Cercopithecines in multimale groups: Genetic diversity and population structure. Dans: *PRIMATE SOCIETIES* (Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. et Struhsaker, T.T., Éditeurs). University of Chicago Press, Chicago, pp.121-134.
- van Noordwijk, M.A. et van Schaik, C.P. (1987) Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 35(2): 577-589.
- Post, D.G., Hausfater, G. et McCuskey, S.A. (1980) Feeding behavior of yellow baboons (*Papio cynocephalus*): Relationship to age, gender and dominance rank. *FOLIA PRIMATOLOGICA*, 34: 170-195.

Pruetz, J.D. et Isbell, L.A. (2000) Correlations of food distribution and patch size with agonistic interactions in female vervets (*Chlorocebus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) living in simple habitats. BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY, 49(1): 38-47.

Pusey, A.E. et Packer, C. (1997) The ecology of relationships. Dans: BEHAVIOURAL ECOLOGY: AN EVOLUTIONARY APPROACH (Krebs, J.R. et Davies, N.B., Éditeurs). Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp.254-283.

Ratnam, J. (2003) Ecological and social correlates of foraging decisions in a social forager, the bonnet macaques (*Macaca radiata diluta*). DISSERTATION ABSTRACTS INTERNATIONAL, B63(9): 4025.

Robinson, J.G. (1981) Spatial structure in foraging groups of wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus nigrivittatus*. ANIMAL BEHAVIOUR, 29: 1036-1056.

Saito, C. (1996) Dominance and feeding success in female Japanese macaques, *Macaca fuscata*: Effects of food patch size and inter-patch distance. ANIMAL BEHAVIOUR, 51(5): 967-980.

van Schaik, C.P. (1989) The ecology of social relationships amongst female primates. Dans: COMPARATIVE SOCIOECOLOGY: THE BEHAVIOURAL ECOLOGY OF HUMANS AND OTHER MAMMALS (Standen, V. et Foley, R.A., Éditeurs). Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp.195-218.

Schaub, H. (1995) Dominance fades with distance: An experiment on food competition in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). JOURNAL OF COMPARATIVE PSYCHOLOGY, 109(2): 196-202.

Sigg, H. et Falett, J. (1985) Experiments on respect of possession and property in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*). ANIMAL BEHAVIOUR, 33(3): 978-984.

Smuts, B.B. (1987) Gender, aggression, and influence. Dans: PRIMATE SOCIETIES (Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. et Struhsaker, T.T., Éditeurs). University of Chicago Press, Chicago, pp.400-412.

Soumah, A.G. et Yokota, N. (1991) Female rank and feeding strategies in a free-ranging provisioned troop of Japanese macaques. FOLIA PRIMATOLOGICA, 57(4): 191-200.

Sterck, E.H.M. et Steenbeek, R. (1997) Female dominance relationships and food competition in the sympatric Thomas langur and long-tailed macaque. BEHAVIOUR, 134(9-10): 749-774.

Sterck, E.H.M., Watts, D.P. et van Schaik, C.P. (1997) The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 41(5): 291-309.

de Waal, F.B.M. (1989) Dominance 'style' and primate social organization. Dans: *COMPARATIVE SOCIOECOLOGY: THE BEHAVIOURAL ECOLOGY OF HUMANS AND OTHER MAMMALS* (Standen, V. et Foley, R.A., Éditeurs). Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp.243-263.

Walters, J.R. et Seyfarth, R.M. (1987) Conflict and cooperation. Dans: *PRIMATE SOCIETIES* (Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. et Struhsaker, T.T, Éditeurs). University of Chicago Press, Chicago, pp.306-317.

Whitten, P.L. (1983) Diet and dominance among female vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *AMERICAN JOURNAL OF PRIMATOLOGY*, 5(2): 139-159.

Wrangham, R.W. (1980) An ecological model of female-bonded primate groups. *BEHAVIOUR*, 75: 262-300.

Zinner, D. (1999) Relationship between feeding time and food intake in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) and the value of feeding time as predictor of food intake. *ZOO BIOLOGY*, 18(6): 495-505.

