

Article

« Principes de coexistence pacifique chez les primates »

Frans B.M. de Waal

Anthropologie et Sociétés, vol. 12, n° 3, 1988, p. 39-61.

Pour citer cet article, utiliser l'information suivante :

URI: <http://id.erudit.org/iderudit/015037ar>

DOI: 10.7202/015037ar

Note : les règles d'écriture des références bibliographiques peuvent varier selon les différents domaines du savoir.

Ce document est protégé par la loi sur le droit d'auteur. L'utilisation des services d'Érudit (y compris la reproduction) est assujettie à sa politique d'utilisation que vous pouvez consulter à l'URI <https://apropos.erudit.org/fr/usagers/politique-dutilisation/>

Érudit est un consortium interuniversitaire sans but lucratif composé de l'Université de Montréal, l'Université Laval et l'Université du Québec à Montréal. Il a pour mission la promotion et la valorisation de la recherche. Érudit offre des services d'édition numérique de documents scientifiques depuis 1998.

Pour communiquer avec les responsables d'Érudit : info@erudit.org

PRINCIPES DE COEXISTENCE PACIFIQUE CHEZ LES PRIMATES



Frans B.M. de Wall

« La petite créature, que je venais de punir pour la première fois, se recroquevilla, émit un ou deux sons plaintifs en me fixant avec horreur, la moue plus prononcée que jamais. Un instant plus tard, elle jetait ses bras autour de mon cou, et ne fut réconfortée que progressivement par mes caresses. »

(W. Köhler 1925)

À l'instar de nombreux autres primates, les êtres humains vivent au sein de sociétés cohésives malgré l'existence de compétition et de conflits¹. Nous pouvons maintenir cette cohésion sociale par des mécanismes complexes de résolution de conflits. Certains de ces mécanismes sont des « inventions » institutionnalisées par l'espèce, tels son système judiciaire et son gouvernement; d'autres ont une longue histoire évolutive, probablement tout aussi ancienne que celle du comportement agressif lui-même. De toute évidence, les processus de cohésion sociale culturellement établis sont, à un niveau fondamental, dérivés phylogénétiquement de structures plus anciennes; cette relation complexe ne sera cependant pas ici l'objet de notre propos.

Sans doute parce que la science s'est peu intéressée à l'évitement des conflits interpersonnels ou à la façon dont les relations sont rétablies à la suite de tels conflits, on a tendance à croire que l'agression est plus proche de la nature humaine que ne l'est la coexistence pacifique. Ce message pessimiste, propagé par les biologistes dans les années 60 (Lorenz 1963), n'a pas été démenti dans les années 70 ou 80 (Wilson 1978). La perspective principale en biologie reste celle dépeinte par Huxley en 1888, où la vie est perçue comme une « lutte perpétuelle et anarchique ». Dans cette optique, le centre d'intérêt est la compétition sans merci à laquelle se livrent les animaux et les avantages qu'ils peuvent retirer de leurs interactions. Le fait que les organismes soient en lutte pour

¹ Nous remercions Mary Schatz et Jackie Kinney pour la dactylographie de ce manuscrit, et Linda Endlich pour les dessins des Figures. Nous sommes reconnaissants à Marina Cords de nous avoir permis d'intégrer ses données non publiées à notre texte, et à Tine Griede et Gerard Willemsen pour les données recueillies à Arnhem. La rédaction de cet article a été possible grâce à la bourse no RR00167 du National Institute of Health au Wisconsin Regional Primate Research Center. Cette publication porte le numéro 27-004 au Centre.

leur survie est indéniable; ils peuvent même devenir extrêmement violents lors de conflits d'intérêt. Mais comme l'affirmait déjà Kropotkin en 1902 dans sa réplique à Huxley, il est faux de croire que tout ce qui est fait par un animal (ou un être humain) l'est nécessairement aux dépens d'autres individus. Plusieurs espèces forment des groupes coopératifs dont se dégage une impression générale d'harmonie.

Les membres d'un groupe de primates sont à la fois alliés et rivaux. Ils sont à la fois en compétition pour la nourriture et les partenaires sexuels, et manifestent un besoin prononcé de contact corporel réconfortant. La citation de Köhler (1925) en début de texte illustre le « besoin de pardon », selon ses propres termes, du chimpanzé juvénile. De la même façon, Kellog et Kellog (1933) dépeignent des réunions chargées d'émotion avec un bébé chimpanzé à la suite de réprimandes qui lui avaient été adressées. Ils décrivent comment, pendant l'étreinte qui suivit, l'expression de soulagement de l'animal se manifestait par l'émission d'un « grand soupir qui pouvait être entendu à plus d'un mètre de distance ». Les grands singes semblent percevoir un conflit avec leur gardien comme une menace à leur relation; ils chercheraient donc à diminuer les conséquences négatives de tels conflits par un comportement affectueux. Que ces grands singes aient été élevés par des hommes ne suffit pas à expliquer ce phénomène de réconciliation : il se produit aussi au sein de groupes naturels. Nous nous proposons donc dans cet article d'exposer les données relatives à ce genre de comportement, données recueillies par notre équipe au cours des dix dernières années. Nous commenterons également les travaux récents d'autres chercheurs. Nous nous pencherons notamment sur la méthode employée dans plusieurs études et présenterons un cadre pour les recherches futures.

Comme nous allons le démontrer, l'étude de la résolution des conflits porte essentiellement sur la valeur que les animaux attribuent à leurs propres relations sociales, et sur l'équilibre qu'ils semblent rechercher entre le gain compétitif à court terme et la coexistence pacifique à long terme.

▣ Deux hypothèses de base

Jusqu'à maintenant, l'objectif premier des études portant sur les réunions postconflituelles a été de tester deux hypothèses relatives à l'effet du comportement agressif sur les relations sociales.

◇ L'hypothèse de la dispersion

Lors d'épisodes agressifs, les perdants cherchent à éviter les gagnants. La notion traditionnelle d'agression en tant que mécanisme d'espacement (Scott 1958, Lorenz 1963) provient de travaux sur des espèces territoriales ainsi que de l'important concept de Hediger (1941) de distance individuelle. La première hypothèse prévoit donc que la probabilité de contact diminuera entre des individus à la suite d'un comportement agressif.

◇ L'hypothèse de la réconciliation

Les individus chercheraient à réparer les torts que cause l'agression aux relations sociales qu'ils valorisent. Cette hypothèse prévoit donc : a) une probabilité accrue de contact après l'agression; b) l'existence de comportements spécifiques visant à réconforter et apaiser l'adversaire.

L'hypothèse de la réconciliation serait confirmée si les individus entraient effectivement en contact par des gestes apaisants plus fréquemment après une agression qu'en temps normal. Il faut cependant admettre qu'un tel résultat ne démontrerait pas nécessairement la fonction spécifique suggérée par le terme de réconciliation, c'est-à-dire le rajustement d'une relation troublée. Ce terme constitue plutôt une étiquette heuristique à partir de laquelle on peut émettre des prédictions. L'une de celles-ci est que les contacts postconflituels sont faits de façon *sélective*, c'est-à-dire qu'il ne s'agit pas d'un contact arbitraire de tous avec tous. À la différence du contact corporel apaisant qui pourrait en principe s'appliquer à tous les individus, la véritable réconciliation requiert une interaction entre les antagonistes eux-mêmes étant donné qu'eux seuls peuvent renouer leur relation.

Les études primatologiques recèlent de nombreuses descriptions de comportement rassurant et apaisant. À l'origine, l'observation de ces comportements a d'abord incité les auteurs à souligner leur effet modérateur sur l'état motivationnel d'individus agressifs, effrayés ou excités; on a ensuite commencé à considérer leurs implications sociales (Mason 1964, Ellefson 1968, Van Lawick-Goodall 1968, Blurton-Jones et Trollope 1968, Poirier 1968, Lindburg 1973, Ehrlich et Musicant 1977, Seyfarth 1976, McKenna 1978). La première étude traitant explicitement de ces questions portait sur la plus grande colonie connue de chimpanzés (*Pan troglodytes*), celle du zoo de Arnhem aux Pays-Bas. On y rejeta l'hypothèse de la dispersion car les épisodes violents observés dans cette colonie étaient associés à une *diminution* moyenne de la distance interindividuelle (de Waal et Van Roosmalen 1979). Un enregistrement continu sur vidéo a révélé que les chimpanzés se retrouvaient à moins de deux mètres l'un de l'autre plus souvent après l'agression qu'avant. Les individus évitaient évidemment leurs agresseurs lors du combat proprement dit, mais on pouvait observer des rapprochements dès la fin des hostilités. Ceci n'était pas dû à un manque d'espace puisque le groupe vit sur une île d'une superficie de près d'un hectare. Les adversaires qui auraient voulu garder leurs distances auraient pu le faire en toute tranquillité.

Les individus impliqués dans des épisodes agressifs furent observés pendant 45 minutes après les conflits. Malgré l'absence de procédures de vérification, les données indiquent clairement que des contacts corporels apaisants (1) avaient lieu relativement peu de temps après le conflit; (2) étaient établis de préférence entre les adversaires; et (3) incluaient des comportements particuliers rarement observés dans d'autres contextes. Le contact entre adversaires débutait typiquement par un geste d'invitation de la main – bras tendu, main à plat (paume vers le haut) – et comportait un baiser sur la bouche (Fig. 1). Ce type de contact s'est révélé moins fréquent envers des tiers. Le comportement de *consolation*, où l'un des protagonistes du conflit cherche le contact avec un témoin, se traduisait plus souvent par une étreinte que par un baiser (Tableau 1).



Figure 1 : Mâle adulte (à gauche) et femelle chimpanzés dans un baiser bouche à bouche à la suite d'un conflit (photographie de l'auteur).

TABLEAU 1

Fréquence des baisers et des étreintes chez les chimpanzés du zoo de Arnhem dans deux contextes postconflituels : la réconciliation (contact affiliatif entre deux ex-adversaires) et la consolation (contact affiliatif des adversaires avec des individus non participants)

Contexte	Baisers	Étreintes
Réconciliation	23	8
Consolation	19	57

Données recueillies par de Waal et Van Roosmalen (1979).

▣ Les données sur la réconciliation

◇ Les taux de contacts

À la suite de cette recherche exploratoire, des études avec vérification rigoureuse sur la réconciliation apparaissaient nécessaires. Trois études d'observation ont été faites à partir d'un modèle par de Waal et Yoshihara (1983). Ce modèle consiste en l'observation d'un individu après un épisode agressif auquel il a participé (observation postconflituelle) et une observation témoin de même durée portant sur le même individu, effectuée à la même heure pendant la journée d'observation suivante (observation témoin). Ce modèle a été appliqué à des groupes de macaques rhesus captifs (*Macaca mulatta*; de Waal et Yoshihara 1983), à des singes patas (*Erythrocebus patas*; York et Rowell 1988), et à des macaques à queue tronquée (*Macaca arctoides*; de Waal et Ren 1988).

La Figure 2 montre les résultats obtenus avec les macaques à queue tronquée. La proportion de paires d'adversaires qui ont établi un contact est plus grande après l'agression que durant les observations témoins. Une différence semblable, quoique moins marquée, fut aussi observée chez les deux autres espèces. On peut exprimer cette différence au moyen d'une seule mesure appelée la *tendance conciliatoire*, c'est-à-dire le pourcentage de paires où les adversaires sont mutuellement attirés après un conflit. On dit d'un couple d'adversaires qu'il manifeste une attraction mutuelle si les deux individus établissent un contact seulement après une agression ou encore, si un contact s'établit plus rapidement après une agression que pendant les observations témoins. L'avantage de cette mesure est qu'elle permet la comparaison interspécifique malgré des différences intrinsèques dans les taux de contact. La Figure 3 présente une comparaison des tendances conciliatoires chez les trois espèces mentionnées, au cours de périodes d'observation d'une durée de dix minutes, où le contact corporel non antagoniste est pris comme critère de réconciliation.

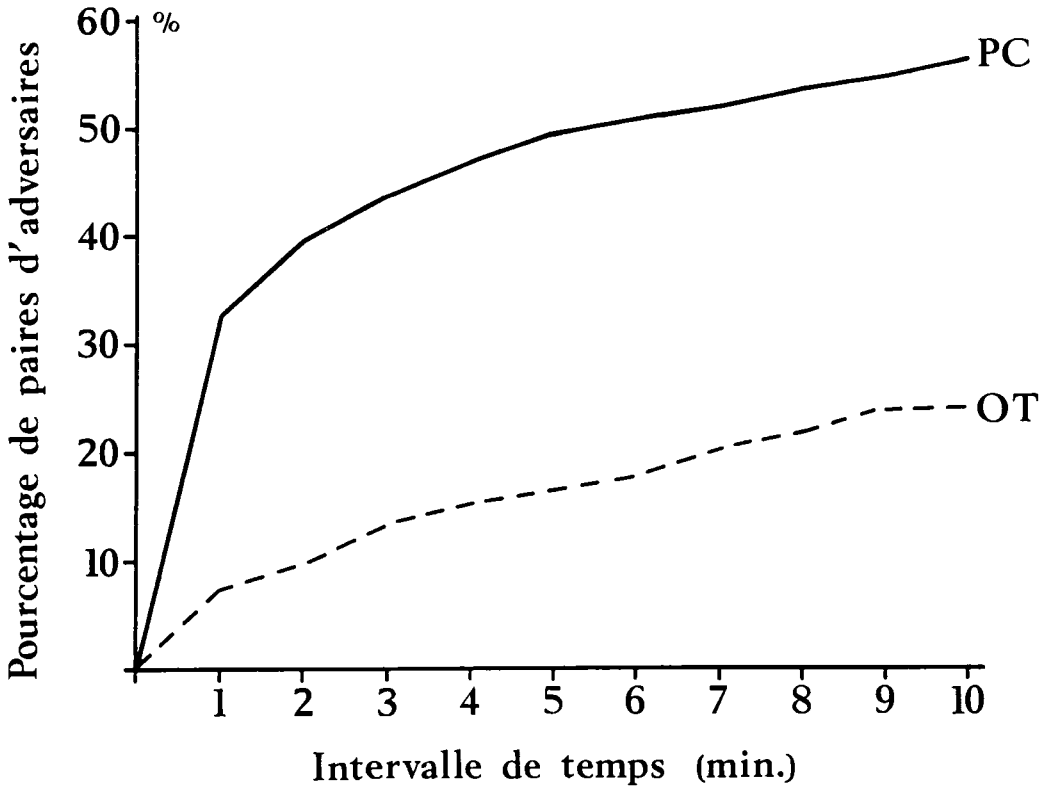


Figure 2 : Pourcentage cumulatif de paires d'adversaires établissant des contacts corporels post-confliktuels (PC) ou pendant les observations témoins (OT) dans un groupe de macaques à queue tronquée (de Waal et Ren 1988).

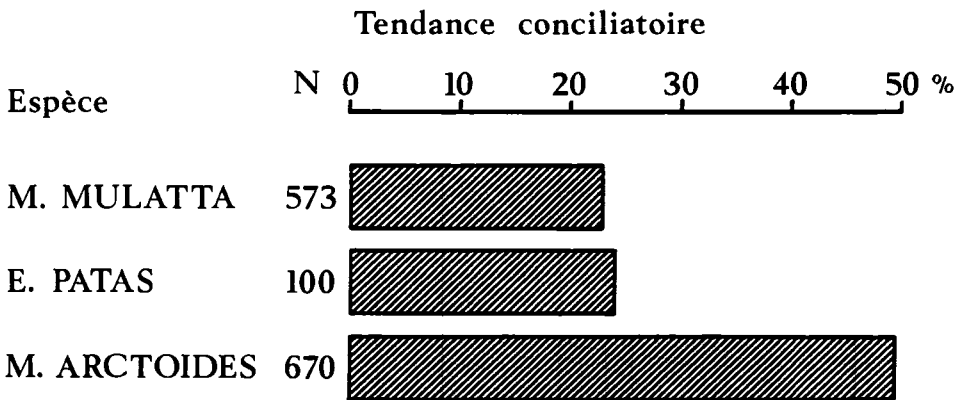


Figure 3 : Tendance conciliatoire définie comme le pourcentage d'adversaires mutuellement attirés (voir texte). Les données portent sur trois espèces de singes captifs et proviennent d'observations d'une durée de dix minutes par de Waal et Yoshihara (1983), York et Rowell (1988), et de Waal et Ren (1988). N est l'échantillon total de paires d'adversaires.

Au cours des trois études, le niveau de contact s'étant avéré nettement plus élevé pendant les observations postconflituelles que lors des observations témoins, l'hypothèse de la dispersion peut être rejetée sans hésitation. De plus, il ne semble pas que la fréquence accrue des contacts postconflituels reflète simplement une augmentation générale des contacts entre les participants. Les trois études ont permis de constater qu'en vérifiant le niveau d'activité sociale globale, la proportion de contacts impliquant des ex-adversaires était plus grande lors des observations postconflituelles que lors des observations témoins. On peut donc conclure qu'il existe une *attraction sélective* entre des individus qui se sont affrontés précédemment.

Nous avons utilisé des procédures témoins plus rigoureuses lors d'une quatrième étude portant sur des bonobos, une espèce rare de chimpanzés nains (*Pan paniscus*) au zoo de San Diego (de Waal 1987). Dans cette étude, les singes étaient continuellement observés, ce qui a permis la comparaison des quatre périodes indiquées dans la Figure 4.

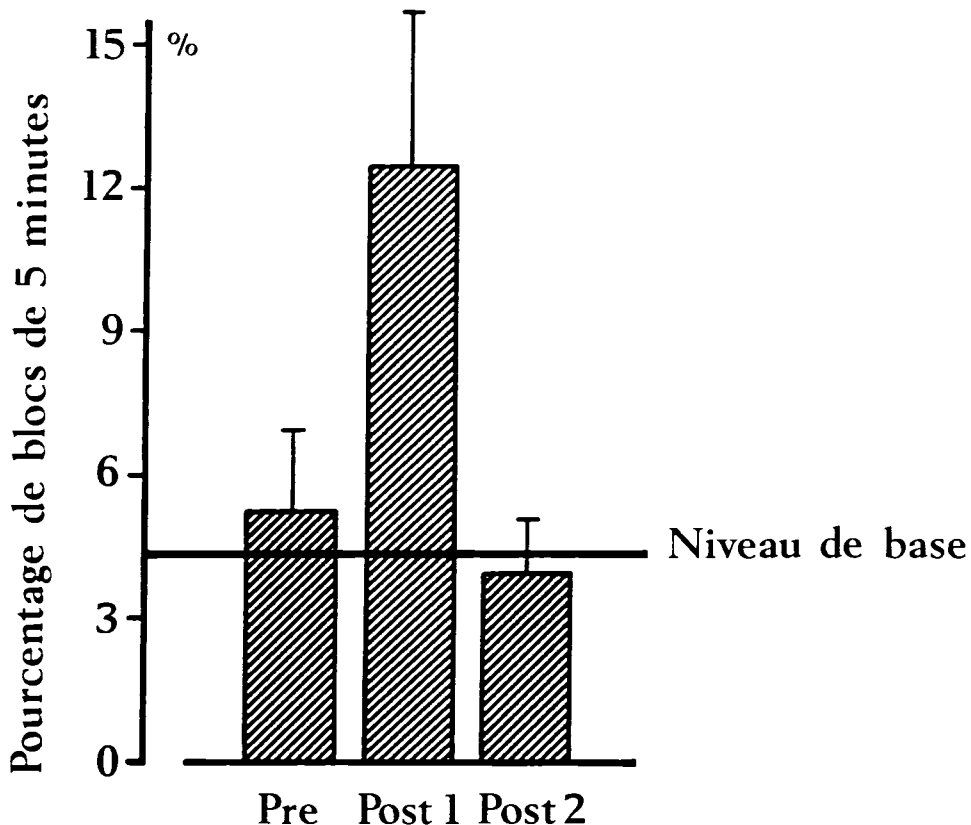


Figure 4 : Taux dyadique moyen d'interactions socio-sexuelles et affiliatives chez les bonobos captifs (toiletage exclu). Les taux sont exprimés en pourcentages de blocs de cinq minutes pendant lesquels une dyade manifestait au moins une fois l'un de ces comportements. Quatre conditions sont comparées : les trois blocs de cinq minutes précédant l'agression au sein d'une dyade (pré), les trois blocs suivant immédiatement l'agression (post 1), les trois blocs suivants (post 2) et le niveau de base des interactions (de Waal 1987).

Les résultats montrent que les taux d'affiliations et d'interactions socio-sexuelles ont augmenté après un épisode agressif comparativement au niveau de base et au taux pré-conflictuel. Une cause commune à l'agression et au contact postconflictuel est peu probable étant donné que le taux de contact préconflictuel est proche de celui du niveau de base. L'ordre des événements – d'abord l'agression, puis une augmentation des contacts – suggère plutôt un lien causal entre les deux, tel que le prévoit l'hypothèse de la réconciliation.

Le tableau 2 présente une comparaison des taux de contacts postconflictuels pour les chimpanzés de Arnhem et les bonobos de San Diego. Il nous faut préciser les différences de conditions de vie de ces deux espèces de chimpanzés dans leur zoo respectif. La colonie de Arnhem comptait plus de vingt-cinq individus vivant ensemble sur une grande île en été, et dans une salle chauffée en hiver. Les dix bonobos du zoo de San Diego étaient répartis en sous-groupes de quatre individus juvéniles dans un enclos spacieux, et deux sous-groupes principalement constitués d'adultes et d'adolescents dans un espace plus réduit s'apparentant à une grotte.

TABLEAU 2

Pourcentage de conflits suivis de réconciliation chez les chimpanzés du zoo de Arnhem et les bonobos du zoo de San Diego

<i>Étude</i>		<i>N</i>	<i>Pourcentage de réconciliation</i>
CHIMPANZÉS	à l'intérieur 1975-76	150	34,7
	à l'extérieur 1976	200	29,5
	à l'extérieur 1980	395	26,6
BONOBOS	sous-groupes d'adultes	333	43,8
	sous-groupes d'individus juvéniles	179	55,9

La réconciliation est définie comme un contact corporel non antagoniste entre ex-adversaires durant les dix minutes suivant leur interaction agressive. N est le nombre de paires d'adversaires observées. Deux études ont été menées à Arnhem par de Waal et Van Roosmalen (1979), et une autre par Tine Griede. Les données sur les bonobos sont celles de de Waal (1987).

Malgré le fait que les intervalles de temps utilisés aient été de dix minutes, les résultats obtenus ne sont pas directement comparables aux données sur la tendance conciliatoire chez les macaques et les singes patas présentées à la Figure 3. Alors que ces données incluent une correction pour la fréquence normale de contact le Tableau 2 présente simplement un pourcentage brut des paires où les adversaires établissent un contact corporel. De plus, de Waal et Yoshihara (1983) ont démontré que l'augmentation du contact chez le rhesus est limitée aux dix premières minutes suivant l'agression, et la Figure 2 suggère que cette période pourrait même être plus courte chez les macaques à queue tronquée. En outre, la longue capacité mnémonique des pongidés et leur fréquence réduite d'interaction peut ralentir le processus de réconciliation. La méthode utilisée

peut donc permettre une comparaison entre des espèces très voisines, mais les différences générales d'habileté mentale et de tempérament doivent être prises en considération lorsque l'on veut comparer des espèces plus éloignées.

◇ Initiatives de contact et intensité d'agression

Le Tableau 3 présente des données sur les initiatives de réconciliation suivant les conflits unidirectionnels. Pour les deux espèces de macaques, l'identité des individus prenant l'initiative des contacts est comparée en situation postconflictuelle et lors d'observations témoins. Cette comparaison n'est pas possible pour les autres espèces faute de données témoins. Au lieu de cela, le Tableau 3 présente les initiatives de contact non précédées d'agression entre chimpanzés dominants et subordonnés de la colonie de Arnhem, données recueillies par Gerard Willemsen pendant tout un été. Les dyades dont le rapport de dominance était ambigu ou changeant ont été exclues de l'analyse. Dans le cas des bonobos, les initiatives de contact précédaient un vaste échantillon de formes de contacts (toiletage, montes sexuelles et copulatoires, étreintes, baisers, tapotements, etc.).

TABLEAU 3

Initiative du premier contact suivant un épisode agonistique
(réconciliation) ou pendant les périodes témoins

<i>Espèces</i>	<i>Réconciliations</i>		<i>Contacts pendant les observations témoins</i>	
	<i>N</i>	<i>% Agresseur</i>	<i>N</i>	<i>% Agresseur (ou dominant)</i>
Macaques rhésus ¹	142	67,6	109	65,1
Singes patas ²	31	67,7	-	-
Macaques à queue tronquée ³	263	38,4	94	47,9
Bonobos ⁴	246	61,4	(1,795	47,4)
Chimpanzés ⁵	379	44,3	(528	38,1)

N = nombre de contacts. % agresseur = pourcentage de N où l'agresseur a amorcé le contact. Les données proviennent de de Waal et Yoshirara (1983)³ York et Rowell (1988)², de Waal et Ren (1983)³, de Waal (1987)⁴ et d'un ensemble d'études sur les chimpanzés de Arnhem, incluant celles de de Waal et Van Rosmalen (1979)⁵. Voir le texte pour une explication des observations témoins.

Chez trois des cinq espèces – rhésus, patas et bonobos – la réconciliation est le plus souvent engagée par les agresseurs. Certains facteurs nous portent cependant à interpréter différemment cette tendance chez les bonobos. Ces derniers ont un taux élevé de réconciliation (voir Tableau 2) et des modes beaucoup plus élaborés de comportement de réconfort que les rhésus et les patas (voir la section suivante). Bien que l'on ne dispose pas de données témoins, les résultats sur la réconciliation chez les bonobos suggèrent que la contribution des individus dominants à l'établissement des contacts augmente après les conflits. Un tel effet n'est pas évident chez les autres espèces. De Waal et Ren (1988) ont suggéré que la propension relativement faible des rhésus à la réconciliation était due à la réticence des subordonnés à approcher les dominants. Ceci vaut également pour les patas puisque les interactions postconflituelles semblent particulièrement tendues chez cette espèce (comme le montrent les nombreuses interactions d'approche et d'évitement : York et Rowell (1988)). La tendance selon laquelle l'agresseur serait l'instigateur de la réconciliation pourrait par conséquent avoir une origine différente chez ces deux espèces par rapport aux bonobos. Chez les patas et les rhésus, elle pourrait être le résultat d'une passivité des subordonnés provenant de leur crainte des dominants; chez les bonobos, d'une activité accrue des dominants.

L'idée que le comportement de l'agresseur chez les bonobos soit exceptionnel est renforcée par une analyse de l'effet de l'intensité de l'agression sur la probabilité de réconciliation. De Waal (1987) présente des données montrant que les attaques physiques chez les bonobos en captivité se soldent plus souvent par une réconciliation que les épisodes d'une agressivité moindre, et que cette hausse des réconciliations est entièrement due à l'augmentation du taux de contacts entre les agresseurs. Par exemple, l'agresseur, après avoir mordu un autre individu, allait immédiatement inspecter l'endroit atteint et entreprenait de lécher et nettoyer la plaie s'il y avait eu blessure.

L'effet contraire a été observé lors d'une étude inédite sur les chimpanzés de Arnhem dans laquelle Tine Griede a observé les protagonistes pendant la demi-heure suivant de nombreux conflits. Alors que la tendance des victimes à engager la réconciliation pendant cette période n'était pas affectée par l'intensité du conflit, les agresseurs établissaient le contact après seulement 14,3% des affrontements de forte intensité, comparativement à 26% des conflits de faible intensité ($p < 0.01$, test bilatéral).

◇ Schèmes comportementaux

La variabilité interspécifique la plus importante se situe dans la forme que prennent les réunions postconflituelles. Même des espèces très proches, tels les chimpanzés et les bonobos, peuvent afficher des comportements tout à fait différents. D'après les études de de Waal et Van Roosmalen (1979), de Tine Griede et de Gerard Willemsen sur la colonie de chimpanzés de Arnhem, ainsi que les descriptions de Goodall (1986) portant sur des chimpanzés en liberté, la réconciliation chez cette espèce comporte de façon systématique des baisers, des étreintes, des invitations de la main et des caresses. Il peut y avoir copulation et monte sexuelle dans ce contexte mais ces comportements ne comptent pas parmi les dix modes de comportement les plus courants (dans l'ensemble des études à Arnhem, seulement 2,6% des réconciliations se traduisaient par des comportements sexuels). À l'inverse, les bonobos se réconcilient typiquement par stimulation génitale et les invitations au contact suivant un conflit sont souvent de nature sexuelle (par exemple, les femelles présentent leurs enflures sexuelles en position dorsale

ou couchées sur le dos; les mâles en position assise et jambes écartées, présentent leur pénis en érection). Les modes de réconciliation décrits par de Waal (1987) pour les bonobos incluent les frottements mutuels du pénis chez les mâles, les frottements mutuels des organes génitaux chez les femelles (cf. Kuroda 1980), les copulations hétérosexuelles ventro-ventrales et ventro-dorsales, les massages génitaux manuels et une variété de contacts non sexuels telles les étreintes ventro-ventrales et les caresses. En somme, il semble que les bonobos font, par un comportement sexuel et érotique, ce que les chimpanzés réussissent par des baisers et des étreintes (Figure 5).

On observe chez les rhésus une augmentation significative des claquements de lèvres et des étreintes lors de réunions postconflituelles, comparativement à ce qui survient lors de rencontres témoins (de Waal et Yoshihara 1983). Alors que ce résultat vient confirmer la prévision voulant que les comportements soient spécifiques aux réunions postconflituelles (section 1), moins de 10% de ces contacts présentent ces schèmes particuliers de comportement. Cela signifie que les réunions postconflituelles chez les rhésus s'apparentent la plupart du temps à des contacts affiliatifs normaux. Afin de distinguer les rhésus des macaques à queue tronquée, de Waal et Ren (1988) ont défini le style de réconciliation des premiers comme *implicite*, et celui des derniers comme *explicite*. En effet, les macaques à queue tronquée agissent à la suite d'un conflit d'une façon tout à fait typique, présentant un comportement que l'on n'observe que rarement chez cette espèce dans d'autres contextes.

Le comportement le plus typique des macaques à queue tronquée en phase de réconciliation est celui du « rituel de la prise du postérieur » dans lequel un individu présente son arrière-train à un autre qui le saisit alors par les hanches (Figure 6). Alors que 34,3% des contacts postconflituels sont précédés de présentations génitales et que 20,5% aboutissent à la prise du postérieur, ces deux comportements ne sont observés que dans seulement 1,3% et 0,9% respectivement des contacts affiliatifs témoins. De plus, la fréquence de plusieurs autres types de comportement pacificateur augmente sensiblement après l'agression comme par exemple les touchers doux, les contacts bouche à bouche, les inspections génitales, le toilettage et le claquement des dents (de Waal et Ren 1988; voir aussi Blurton-Jones et Trollope 1968). Ainsi donc, les macaques à queue tronquée conjuguent une forte tendance conciliatoire (Figure 3) à un répertoire remarquablement riche en gestes de réconfort.

L'étude menée par Thierry (1984, 1985) sur les singes tonkéana (*Macaca tonkeana*) permet de constater, malgré l'absence d'observations témoins, que ces singes ont plus en commun avec les macaques à queue tronquée qu'avec les rhésus. Les primatologues ont toujours eu tendance à considérer le rhésus comme une sorte de macaque « standard » mais cette espèce pourrait très bien se trouver en fait à l'extrême du spectre d'intolérance chez ce genre. Ces différences interspécifiques ainsi que d'autres contrastes ont poussé Thierry (1985) à spéculer sur le lien existant entre la tendance conciliatoire d'une espèce, son niveau d'agression et l'asymétrie des conflits. Les tonkéana semblent se situer à l'extrême de « l'égalitarisme » à tous les niveaux.

Les singes patas sont la seule espèce à ne présenter aucune différence systématique de comportement entre réconciliations et contacts affiliatifs se produisant dans d'autres contextes. Le fait que l'on n'ait pu découvrir de telles différences provient peut-être de la taille réduite de l'échantillon ayant servi à l'étude de York et Rowell (1988). Il se pourrait également que cette observation reflète une caractéristique générale de l'espèce : il semble que les patas se distinguent par des comportements de type observation/ajustement plutôt que par des gestes communicatifs et des parades. Une autre

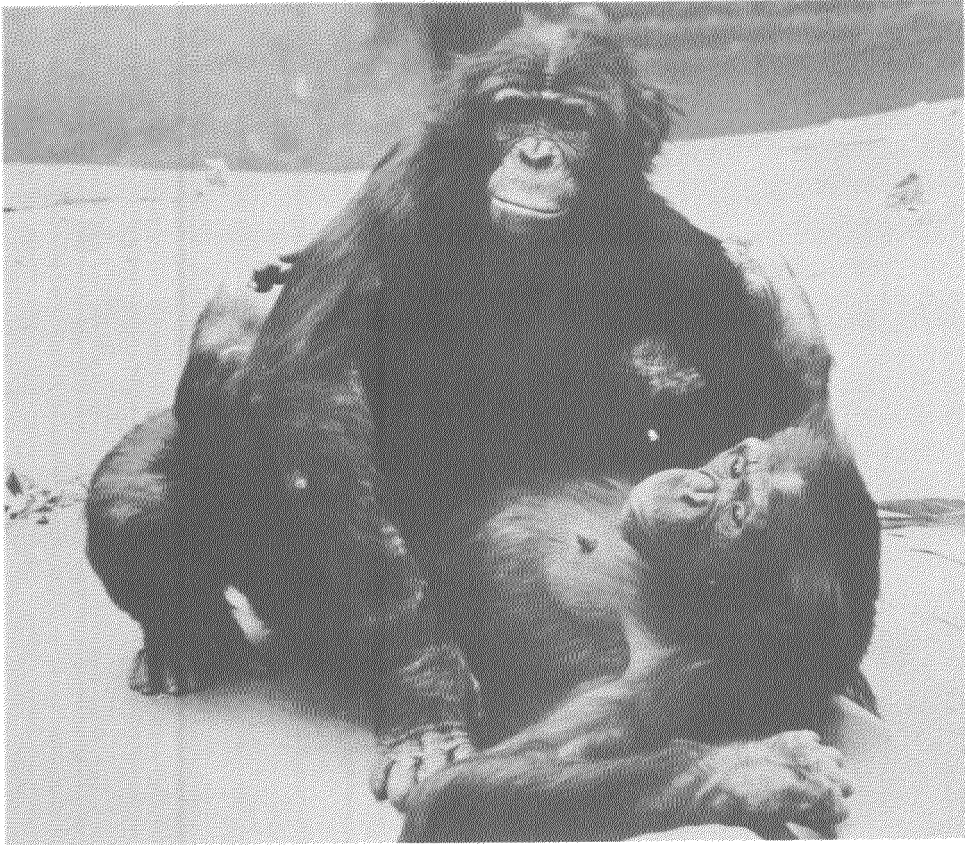


Figure 5 : Copulation ventro-ventrale entre un mâle et une femelle bonobos. Cette espèce utilise des formes sexuelles et érotiques de contacts corporels à des fins d'apaisement et de pacification. Ce comportement est observé dans toutes les combinaisons possibles de partenaires et il s'ensuit que l'activité sexuelle est souvent dissociée de sa fonction reproductive (photographie de l'auteur).

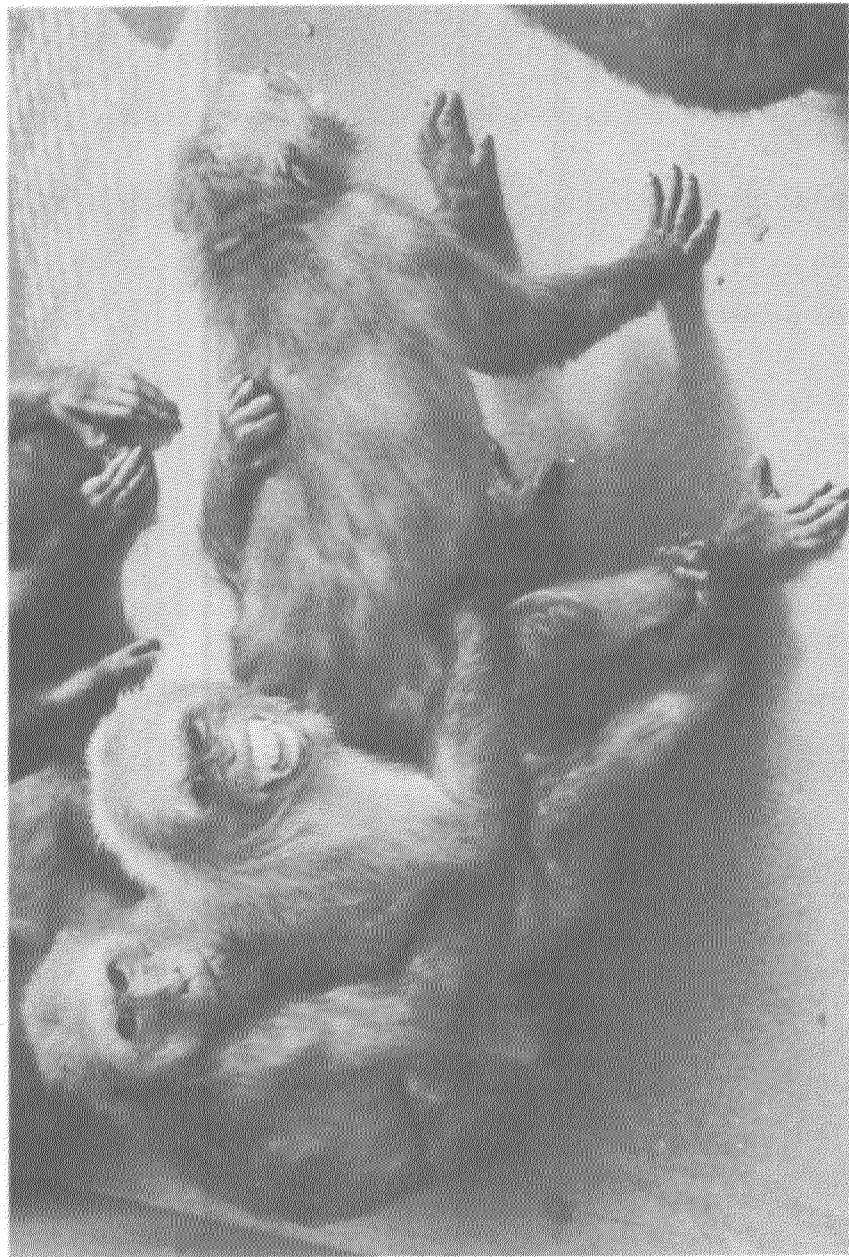


Figure 6 : À la suite d'un épisode agressif, trois femelles adultes *Macaca arctoides* établissent un contact en s'agrippant. La femelle au centre émet un cri perçant tout en saisissant par les hanches son ex-adversaire — qui se présente à elle — (à droite). La femelle sur la gauche tient la femelle du centre qui l'a protégée pendant la bataille (photographie de l'auteur).

différence réside dans le fait que la hiérarchie sociale de ces singes n'est pas aussi stable et définie que celle des macaques, et qu'elle ne s'exprime que rarement par des signaux ritualisés (Kaplan et Zucker 1980, Rowell et Olson 1983). Le modèle de de Waal (1986a), selon lequel les relations de dominance faciliteraient la résolution de conflit, permet d'inférer que les comportements de réconciliation seront moins développés chez les espèces comme les patas, dont les rapports hiérarchiques sont peu formels. Conformément à cette prédiction, les approches postconflituelles chez ces singes mènent souvent à l'évitement de la part des subordonnés ou à l'agression renouvelée par les dominants. Les patas donnent suite à leurs conflits mais la moitié seulement des approches mènent à des contacts amicaux, signe d'une incapacité apparente à surmonter les tensions associées à ces conflits.

On observe fréquemment chez les rhésus des tensions du même ordre, mais les adversaires résolvent le problème en menaçant les individus de rang inférieur (de Waal et Yoshihara 1983; voir aussi Cords 1988 pour les macaques à longue queue, *Macaca fascicularis*). De tels comportements de redirection de la tension sont rarement observés chez les macaques à queue tronquée. Il existe probablement chez toute espèce un besoin de préciser l'état des rapports de dominance à la suite d'un conflit; mais plutôt que de le faire au moyen de l'agression, ce qui compromettrait le processus de pacification, certaines espèces ont transformé la réconciliation en un rituel de dominance. Ainsi, au cours des prises de postérieur chez le macaque à queue tronquée, le dominant est presque toujours celui qui saisit les hanches, et le subordonné celui qui les présente (de Waal et Ren 1988). En ce sens, les macaques à queue tronquée s'apparentent aux chimpanzés mâles chez qui une réconciliation réussie requiert l'expression d'un rapport de dominance qui précède ou qui a lieu pendant l'approche (de Waal 1986a).

◇ Le partage de la nourriture

Par contraste avec les macaques dans les études ci-haut mentionnées, les chimpanzés adoptent des comportements pacificateurs pendant, plutôt qu'après, la compétition pour la nourriture. L'auteur a observé ce phénomène sans le quantifier dans la colonie de chimpanzés de Arnhem. Lorsqu'un gardien arrivait, par exemple, avec un seau rempli de fruits et de légumes, les chimpanzés se ruiaient d'abord les uns sur les autres — s'étreignant, s'embrassant et se tapotant dans le dos — avant d'aller chercher leur part de nourriture. Chez les macaques, cependant, la même situation crée un climat de tension et de compétition et les singes cherchent immédiatement les positions les plus proches de la source d'alimentation que leur rang de dominance le leur permet. À la lumière de ces différences, il n'est pas surprenant que les chimpanzés aient davantage de mécanismes non compétitifs de partage de la nourriture (Goodall 1963; Nishida 1970; Teleki 1973).

Afin d'examiner le rôle des comportements pacificateurs pendant les interactions centrées sur la nourriture, de Waal a observé le comportement de singes bonobos à l'heure de l'alimentation et comparé ces données avec les niveaux de base durant le reste de la journée. En voyant le gardien arriver chargé de branches et de feuilles, les singes présentaient des érections, se montaient et copulaient dans toutes les positions et combinaisons possibles. Une telle réaction socio-sexuelle à la nourriture a été observée dans d'autres colonies de bonobos en captivité (par exemple Tratz et Heck 1954; Jordan 1977), et dans la nature (par exemple Kano 1980; Kuroda 1980, 1984; Thompson-Handler *et al.* 1984). Des observations menées sur un site d'approvisionnement dans la

forêt de Wamba au Zaïre ont permis de formuler une hypothèse spécifique sur les fonctions de la sexualité liée à l'alimentation : selon les auteurs, elle « permet d'atténuer l'anxiété ou la tension et réduit l'excitation... augmentant par le fait même la tolérance, ce qui rend la répartition de la nourriture plus pacifique » (Kuroda 1980: 190).

L'étude de de Waal (1987) sur les bonobos captifs renforce cette hypothèse. Le fait que les singes aient réagi à la nourriture avec les mêmes comportements qu'ils manifestaient lors de réconciliations postconflituelles où l'agression n'était pas liée à l'alimentation (section précédente) suggère qu'une même fonction caractérise ces réconciliations, soit la réduction de tension. Certains subordonnés avaient par ailleurs un comportement beaucoup plus affirmé après un contact socio-sexuel avec des dominants en possession de nourriture. Cette augmentation de confiance en soi fut particulièrement marquée chez une femelle adulte vis-à-vis du mâle dominant : après, ou même parfois pendant la copulation, cette femelle réclamait toute la nourriture du mâle. La possibilité d'un échange de faveurs sexuelles contre un accès à la nourriture, tel que suggéré par Yerkes (1941) pour les chimpanzés et corroborée par Kuroda (1984) pour les bonobos, est d'une importance théorique considérable en regard des scénarios actuels sur l'évolution de la famille humaine et de la division sexuelle des tâches (Lovejoy 1981, Fisher 1983).

◇ Conclusion

Bien que l'agression dans les groupes de primates ait un effet initial de dispersion, cet effet est contrecarré en quelques minutes par l'attraction sélective des adversaires l'un pour l'autre. La force de cette attraction et sa direction prédominante entre agresseur et victime varient d'une espèce à l'autre. Il est particulièrement difficile de généraliser, étant donné que même des espèces proches parentes peuvent différer considérablement quant au moment de la réconciliation et l'identité des acteurs. Par exemple, suite à une agression intense, les chimpanzés auront une tendance moins marquée à la réconciliation que les bonobos.

Les comportements de réconciliation sont par ailleurs variables, allant des réconciliations très subtiles chez les rhésus aux contacts sexuels intenses chez les bonobos, et à la prise de postérieur chez les macaques à queue tronquée. À l'exception des singes patas, toutes les espèces présentent des différences comportementales notables entre les contacts postconflituels et les contacts se produisant dans d'autres contextes. Ce fait, conjugué à la démonstration de la sélectivité de l'attraction, appuie fortement l'hypothèse de la réconciliation.

▣ Implications théoriques

◇ Les limites de la compétition

Puisque les primates répondent à la tension sociale par des attitudes pacificatrices et recherchent le contact de leurs ex-adversaires, on peut en conclure qu'ils accordent de l'importance à la coexistence pacifique. Comme le fait remarquer Kummer (1979), les relations à long terme sont un investissement qui mérite d'être préservé et défendu. Cette intuition est lourde de conséquences pour notre conception de la compétition

intra-groupe. En effet, non seulement la compétition comporte-t-elle des risques pour la survie, mais elle compromet également les relations établies. Les primates sont sans cesse confrontés à ce dilemme, familier aux humains, qu'il n'est parfois pas possible de vaincre un adversaire sans perdre un ami. En d'autres mots, lorsque deux individus entrent en compétition pour une ressource particulière, ils doivent tenir compte non seulement de la valeur de cette ressource et du risque de blessures mais aussi de la valeur de leur relation. Parfois cette ressource n'est pas suffisamment importante pour justifier de mettre en péril la relation, et cela même si l'un des individus peut gagner la bataille sans encourir de risque physique. Cette possibilité complique énormément les modèles sur la compétition (de Waal 1988).

Les études sur les relations de compétition et sur la dominance sociale se sont généralement intéressées aux bénéfices inhérents à la victoire, notamment en termes de succès reproductif (voir les revues critiques de Fedigan 1983 et Shively 1985). Plutôt que de s'attacher exclusivement aux conséquences de la compétition, les chercheurs devraient également considérer la fréquence des interactions compétitives en rapport avec le nombre de situations où elle aurait pu avoir lieu. Si l'on définit la tolérance sociale comme une faible tendance à la compétition, on peut prévoir l'existence d'une telle tolérance entre des individus qui ont l'habitude de se réconcilier à la suite de conflits. La raison de ce qui précède est que ces deux caractéristiques – tolérance et réconciliation – ont apparemment toutes deux pour fonction de préserver les relations sociales, l'une en limitant la fréquence des agressions, l'autre en en réduisant les conséquences négatives. Si une telle corrélation peut être démontrée, nous disposerons d'une base solide pour l'élaboration de modèles détaillés de la résolution des conflits.

Un premier exemple de cette relation entre tolérance et réconciliation chez les rhésus femelles est que ces deux attitudes se retrouvent typiquement au sein des mêmes catégories de relations, notamment entre femelles apparentées et entre femelles non apparentées appartenant à la même « classe sociale » (De Waal 1986b et d).

◇ **Cognition et sophistication sociale**

Même au sein d'espèces qui ont un taux élevé de réconciliation, une proportion importante de conflits n'aboutit pas à ce comportement. Nous savons peu de choses sur les conditions nécessaires à la pacification. La variation entre les relations sociales a été étudiée par de Waal et Yoshihara (1983), York et Rowell (1988), de Waal et Ren (1988), et Cords (1988). Les résultats sont souvent contradictoires. Par exemple, Cords a observé un plus grand nombre de réconciliations parmi les individus non apparentés qu'entre les parents, alors que toutes les autres recherches rapportent le contraire. De Waal et Yoshihara trouvent que l'effet de la parenté sur la tendance conciliatoire disparaît chez les rhésus lorsque l'intensité du lien social (mesurée en durée d'association) est prise en considération. De Waal et Ren ne réussissent pas quant à eux à confirmer l'effet de l'intensité du lien social sur la tendance conciliatoire chez le macaque à queue tronquée. Ils trouvent au contraire que l'influence du facteur d'apparement persiste même si l'on tient compte de la variation dans l'intensité des liens sociaux.

De la même façon, si l'on s'interroge sur l'effet de la *nature* d'une agression sur la probabilité de réconciliation, des réponses contradictoires surgissent. Par exemple, les différences décrites plus haut entre chimpanzés et bonobos : chez ces derniers, l'agression intense résulte le plus souvent en une réconciliation amorcée par l'agresseur, alors

que cela est moins souvent le cas chez les chimpanzés. Les raisons qui poussent les primates à se réconcilier semblent donc constituer un vaste champ, ouvert à la recherche. Afin d'en saisir les processus sous-jacents, nous aurons sans doute besoin de concepts psychologiques plus raffinés que ceux que l'on attribue généralement aux animaux, comme « l'acceptation du rang », « l'envie », la « valeur » et la « sécurité » d'une relation, les formes « raisonnables » et « non raisonnables » d'agression, et le refus de réconciliation en tant que « punition » (de Waal 1982, 1984, 1986a; Cords 1988; de Waal et Ren 1988).

La sophistication sociale chez les primates est d'ailleurs particulièrement frappante lorsqu'on la considère du point de vue du processus de pacification, ce que montrent clairement les trois phénomènes suivants, observés dans la colonie des chimpanzés de Arnhem.

La tromperie. Nous avons observé à six reprises une femelle dominante qui n'avait pas réussi à rattraper un adversaire, approcher ce dernier quelque temps plus tard en affichant des intensions amicales lui tendre la main et changer brusquement d'attitude lorsqu'il se trouvait suffisamment proche. Les raisons qui nous poussent à interpréter l'attaque subséquente comme l'intention réelle de la femelle sont l'imprévisibilité de son acte (très soudain, sans signes préalables), le fait que dans tous les cas il s'agissait de victimes capables de fuir l'agresseur et l'intensité de la punition (de Waal 1986c).

Les réconciliations opportunistes. La réconciliation peut se produire à la hâte dans le cas où un prolongement de l'affrontement pourrait menacer les intérêts des deux individus. Par exemple, durant les années où la colonie de Arnhem était sous l'autorité de la coalition entre Nikkie et Yeroen, le mâle alpha (Nikkie) pouvait se trouver en très mauvaise posture lors de conflits prolongés avec son partenaire. Le troisième mâle pouvait alors commencer une parade d'intimidation, terrorisant d'abord les femelles et les jeunes et s'approchant graduellement des deux mâles en querelle. On n'a jamais observé Nikkie maîtriser à lui seul le troisième mâle. Il approchait plutôt d'abord son adversaire, Yeroen, en faisant une grande grimace et en cherchant à l'étreindre. Ce n'est qu'après avoir rétabli le contact avec Yeroen que Nikkie approchait le troisième mâle pour finalement le subjuguier (pour une photographie d'une de ces scènes, voir de Waal 1982).

La médiation par un tiers. Lorsqu'à la suite d'un affrontement entre deux mâles rivaux, ces derniers restaient à proximité l'un de l'autre sans entamer de contact physique (une impasse apparente), une femelle pouvait alors commencer à toiletter l'un des deux adversaires. Après plusieurs minutes de toilettage, elle se dirigeait lentement vers l'autre mâle, souvent suivie de son partenaire de toilettage. S'il ne suivait pas, elle retournait parfois le chercher en le tirant par le bras. Lorsque les trois individus avaient passé un moment ensemble, la femelle, accompagnant jusque-là les mâles, se levait et s'éloignait, les laissant seuls.

◇ Perspectives fonctionnelles et évolutives

Jusqu'à présent, la recherche sur la réconciliation a cherché à démontrer que le phénomène existe, c'est-à-dire qu'il y a un lien causal entre l'agression et le comportement de pacification subséquent. Pour étayer davantage cette hypothèse d'une réconciliation, nous devons dorénavant étudier les *effets*. La première tentative en ce sens est une

étude inédite de Gerard Willemsen et de l'auteur sur les chimpanzés de la colonie de Arnhem. En comparant 127 épisodes d'antagonisme qui ne se sont pas soldés par une réconciliation dans la demi-heure subséquente et 39 épisodes suivis d'une réconciliation, nous avons découvert que la probabilité de reprise de conflit était plus élevée dans la première catégorie de relations: 26,0% contre 5,1% des couples d'adversaires se sont affrontés à nouveau dans la demi-heure ($\chi^2 = 6.6$, $p = 0.01$). Ceci n'est évidemment pas un résultat concluant puisqu'au moins deux explications peuvent être avancées: 1) une réunion amicale entre deux adversaires entraîne une diminution d'antagonisme; 2) une réunion amicale reflète un faible niveau d'antagonisme résiduel.

Étant donné que le phénomène de la réconciliation n'a pratiquement pas été étudié en contexte naturel, nous ne sommes pas en mesure de savoir s'il y a lieu d'extrapoler à partir des présentes découvertes pour définir le contexte dans lequel la réconciliation a pu évoluer. Seyfarth (1976) a observé en nature des contacts postconflituels entre femelles babouins (*Papio cynocephalus*); Goodall (1986) a décrit les comportements de pacification postconflituels chez le chimpanzé, et Kuroda (1984) a étudié les interactions sexuelles reliées à la nourriture chez les bonobos. À la lumière de ces études, rien ne prouve que la réconciliation n'a lieu que chez les animaux captifs; il serait cependant surprenant que la dynamique soit la même dans les deux contextes.

Certains schèmes globaux du comportement observé en captivité, comme les différences frappantes entre espèces ou genres sont probablement le reflet de caractères fondamentaux qui s'expriment dans une grande variété de conditions. Ceci a été confirmé pour au moins un de ces schèmes. Goodall (1986) et de Waal (1986a) ont fait part, dans deux études distinctes, d'une plus grande tendance conciliatoire chez les mâles chimpanzés que chez les femelles. Les deux chercheurs attribuent le faible niveau de pacification entre femelles à l'absence d'une hiérarchie clairement définie. Ceci ne constitue cependant qu'une interprétation proximale. Dans une perspective évolutive, nous pouvons suggérer que les mécanismes d'intégration sociale sont plus importants pour le succès reproductif des chimpanzés mâles que pour celui des femelles. En effet, les mâles ont besoin de solidarité entre eux pour défendre leur territoire. De plus, leur système de coalitions changeantes les contraint à rester en bon termes même avec leurs rivaux (de Waal 1982; Nishida 1983, Goodall 1986).

Les pressions environnementales, telles la prédation et la distribution de la nourriture, façonnent le comportement conciliatoire de chaque espèce, créant un équilibre entre les forces centrifuges de la compétition et celles, centripètes, de la cohésion sociale requise dans cet environnement particulier. Par exemple, le comportement des macaques à queue tronquée en captivité suggère que cette espèce vit dans son habitat naturel en petits groupes unis. Nous ignorons le mode de vie de ces singes, mais il nous paraît absurde qu'une espèce avec une organisation sociale relâchée possède des mécanismes aussi puissants de pacification et de résolution de conflit. De même, on s'attend à ce que les femelles chimpanzés s'accommodent difficilement de la compétition et qu'elles se dispersent suite à celle-ci, et c'est effectivement ce qui se produit dans la nature (Nishida 1979, Goodall 1986).

On s'étonnera d'apprendre qu'il existe un plus grand nombre de données systématiques sur la résolution des conflits chez les singes et les pongidés que chez *Homo sapiens*. À l'exception d'occasionnels compte rendus anthropologiques et d'une étude éthologique sur les enfants (Sackin et Thelen 1984), nous ne savons à proprement parler rien sur ces mécanismes au sein de notre espèce. Une explication possible de cet état de

chose est que de nombreux spécialistes des sciences sociales considèrent le comportement agressif comme une force destructrice, ce qui les empêche de l'étudier d'un point de vue fonctionnel. Ceci ne signifie aucunement qu'il faille considérer le comportement agressif comme une force constructive. Cependant, nous croyons qu'il est impossible de seulement commencer à comprendre l'agression tant que nous ne la considérons pas comme une partie intégrante de la vie sociale, et tant que nous n'abandonnerons pas nos jugements de valeur simplistes sur ce sujet. Les recherches sur l'agression doivent délaissier la perspective moralisante qui les caractérise depuis quelques décennies pour s'orienter vers l'étude objective de l'influence de l'agression sur les relations sociales.

Les individus sont en conflit d'intérêt et ils utilisent l'agression et l'affirmation pour atteindre leurs buts. Grâce à de puissants mécanismes de réconciliation et de pacification, l'agression n'est pas toujours dommageable; chez nos voisins les plus proches, les tendances agressives peuvent en fait être amorties au point où la compétition fait place au partage de la nourriture. Ces nouvelles connaissances contribueront peut-être à modifier la vision qu'ont les biologistes du comportement agressif, et peut-être aideront-elles à atténuer les différences entre biologistes et anthropologues sociaux. Ces derniers ont souvent récusé cette face cachée de la nature humaine telle que dérivée des études sur les poissons, les oiseaux et les insectes. Le nouveau message issu des études primatologiques est que chez l'être humain, faire la paix est probablement aussi naturel que faire la guerre.

(Texte inédit en anglais traduit par Bernard Chapais, Catherine Lussier et Daniel Pérusse)

RÉFÉRENCES

- BLURTON-JONES N.G. et J. Trollope
 1968 « Social behaviour of stump-tailed macaques in captivity », *Primates*, 9: 365-394.
- CORDS M.
 1988 « Resolution of aggressive conflicts by immature long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) », en préparation.
- de WAAL F.
 1982 *Chimpanzee Politics*. London: Jonathan Cape.
 1984 « Coping with social tension: Sex differences in the effect of food provision to small rhesus monkey groups », *Animal Behaviour*, 32: 765-773.
 1986a « Integration of dominance and social bonding in primates », *Quarterly Review of Biology*, 61: 459-479.
 1986b « Class structure in a rhesus monkey group: the interplay between dominance and tolerance », *Animal Behaviour*, 34: 1033-1040.
 1986c « Deception in the natural communication of chimpanzees »: 221-224, in R. Mitchell et N. Thompson (éds), *Deception: Perspectives on Human and Nonhuman Deceit*. New York: SUNY Press.
 1986d « Conflict resolution in monkeys and apes »: 341-350, in F. Benirschke (éd.), *Primates. The Road to Self-Sustaining Populations*. New York: Springer Verlag.
 1987 « Tension regulation and nonreproductive functions of sex among captive bonobos (*Pan paniscus*) », *National Geographic Research*, 3: 318-335.
 1988 « Dominance « style » and primate social organization », in V. Standen et R. Foley (éds), *Comparative Socioecology of Animals and Man*. London: Blackwells (sous presse).

- de WAAL F. et R. Ren
1988 « Comparison of the reconciliation behavior of stump-tailed and rhesus macaques », *Ethology*, 78: 129-142.
- de WAAL F. et A. van Roosmalen
1979 « Reconciliation and consolation among chimpanzees », *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5: 55-66.
- de WAAL F. et D. Yoshihara
1983 « Reconciliation and re-directed affection in rhesus monkeys », *Behaviour*, 85: 224-241.
- EHRlich A. et A. Musicant
1977 « Social and individual behaviors in captive slow lorises », *Behaviour*, 60: 195-220.
- ELLEFSON J.
1968 « Territorial behavior in the common white-handed gibbon, *Hylobates lar* »: 180-199, in P. Jay (éd.), *Primates: Studies in Adaptation and Variability*. New York: Holt.
- FEDIGAN L.
1983 « Dominance and reproductive success in primates », *Yearbook of Physical Anthropology*, 26: 91-129.
- FISHER H.
1983 *The Sex Contract*. New York: Quill.
- GOODALL J.
1963 « My life among wild chimpanzees », *National Geographic Magazine*, 124: 272-308.
- GOODALL J. van Lawick
1968 « The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve », *Animal Behaviour Monograph*, 1, 3: 161-311.
- GOODALL J.
1986 *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge, MA: Belknap.
- HEDIGER H.
1941 *Biologische Gesetzmäßigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren. Mitt Naturforsch Gesellschaft Bern 1940*, pp. 37-55.
- JORDAN C.
1977 *Das Verhalten Zoolebender Zwergschimpansen*. Thèse inédite. Frankfurt: Goethe University.
- KANO T.
1980 « Social behavior of wild pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Wamba: a preliminary report », *Journal of Human Evolution*, 9: 242-260.
- KAPLAN J. et E. Zucker
1980 « Social organization in a group of free-ranging patas monkeys », *Folia Primatologica*, 34: 196-213.

- KELLOGG W. et L. Kellogg
1933 *The Ape and the Child*. New York: McGraw-Hill.
- KÖHLER W.
1925 *The Mentality of Apes*. London: Routledge & Kegan Paul.
- KUMMER H.
1979 « On the value of social relationships to nonhuman primates: a heuristic scheme »: 381-395, in M. Von Cranach *et al.* (éds), *Human Ethology*. Paris et Cambridge: Maison des Sciences de l'Homme et Cambridge University Press.
- KURODA S.
1960 « Social behavior of the pygmy chimpanzees », *Primates*, 21: 181-197.
1984 « Interaction over food among pygmy chimpanzees »: 301-324, in R. Susman (éd.), *The Pygmy Chimpanzee*. New York: Plenum Press.
- LINDBURG D.
1973 « Grooming behavior as a regulator of social interactions in rhesus monkeys »: 85-105, in C. Carpenter (éd.), *Behavioral Regulators of Behavior in Primates*. Lewisburg: Bucknell University Press
- LORENZ K.
1963 *Das sogenannte Bose*. Vienna: Borotha-Schoeler.
- LOVEJOY C.
1981 « The origin of man », *Science*, 211: 341-350.
- MASON W.
1964 « Sociability and social organization in monkeys and apes »: 277-305, in L. Berkowitz (éd.), *Advances in Experimental Social Psychology*. New York: Academic Press.
- McKENNA J.
1978 « Biosocial function of grooming behavior among the common langur monkey (*Presbytis entellus*) », *American Journal of Physical Anthropology*, 48: 503-510.
- NISHIDA T.
1970 « Social behavior and relationships among wild chimpanzees of the Mahale Mountains », *Primates*, 11: 47-87.
1979 « The social structure of chimpanzees of the Mahale Mountains »: 73-121, in D. Hamburg et E. McCown (éds), *The Great Apes*. Menlo Park: Benjamin Cummings.
1983 « Alpha status and agonistic alliance in wild chimpanzees », *Primates*, 24: 318-336.
- POIRIER F.
1968 « Dominance structure of the Nigiri langur (*Presbytis johnii*) of South India », *Folia Primatologica*, 12: 161-186.
- ROWELL T. et D. Olson
1983 « Alternative mechanisms of social organization in monkeys », *Behaviour*, 86: 31-54.
- SACKIN S. et E. Thelen
1984 « An ethological study of peaceful associative outcomes to conflict in pre-school children ». *Child Development*, 55: 1098-1102.

SCOTT J.P.

1958 *Animal Behaviour*. Chicago: University of Chicago Press.

SEYFARTH R.

1976 « Social relationships among adult female baboons », *Animal Behaviour*, 24: 917-938.

SHIVELY C.

1985 « The evolution of dominance hierarchies in nonhuman primate societies »: 67-87, in S. Ellyson et I. Dovidio (éds), *Power, Dominance, and Nonverbal Behavior*. Berlin: Springer.

TELEKI G.

1973 *The Predatory Behavior of Wild Chimpanzees*. Lewisburg: Bucknell University Press.

THIERRY B.

1984 « Claspig behavior in *Macaca tonkeana* », *Behaviour*, 89: 1-28.1985 « A comparative study of aggression and response to aggression in three species of macaques »: 307-313, in L. Else et P. Lee (éds), *Primate Ontogeny, Cognition and Social Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.

THOMPSON-HANDLER N., R. Malenky et N. Badrian

1984 « Sexual behavior of *Pan paniscus* under natural conditions in the Lomako Forest, Equateur, Zaire »: 347-368, in R. Susman (éd.), *The Pygmy Chimpanzee*. New York: Plenum Press.

TRATZ E. et H. Heck

1954 « Der afrikanische Anthropoide « Bonobo », eine neue Menschenaffengattung », *Saugetierk, Mitt*, 2: 97-101.

WILSON E.O.

1978 *On Human Nature*. Cambridge: Harvard University Press.

YERKES R.

1941 « Conjugal contrasts among chimpanzees », *Journal of Abnormal Psychology*, 36: 75-199.

YORK A. et T. Rowell

1988 « Reconciliation following aggression in patas monkeys (*Erythrocebus patas*) », *Animal Behaviour* (sous presse).

RÉSUMÉ / ABSTRACT

Principes de coexistence pacifique chez les primates

Des études récentes sur les singes et les grands singes mettent en lumière le phénomène dit de réconciliation : à la suite d'épisodes agressifs ayant un effet initial de dispersion, les antagonistes ont tendance à rétablir la proximité et à communiquer au moyen de gestes apaisants. La forme que prend la réconciliation va du toilettage ou du claquement des lèvres chez les singes rhésus aux contacts sexuels intenses chez les chimpanzés nains. La réconciliation semble être une habileté sociale utilisée intelligemment dans le but de préserver des relations sociales importantes et de surmonter les conséquences négatives de l'agression. La généralité de ce phénomène chez les primates suggère que la coexistence pacifique chez l'homme est dérivée de racines phylogénétiques très anciennes.

Principles of Peaceful Coexistence in Primates

Recent studies of monkeys and apes demonstrate that following spontaneous aggressive incidents there is an increased probability of friendly body contact, specifically between the antagonists themselves. This implies individual recognition and memory, i.e. nonhuman primates remember with whom they have engaged in aggression, and seek comforting contact with this particular individual afterward. The form of the reconciliation varies per species, ranging from kissing and embracing in chimpanzees to grooming and lipsmacking in rhesus monkeys. Reconciliation is best regarded as a learned social skill, intelligently applied to preserve valuable relationships and to cope with the detrimental effects of aggressive behavior.

Frans B.M. de Waal
Wisconsin Regional Primate Research Center
University of Wisconsin-Madison
1223 Capitol Court
Madison
Wisconsin 53715-1299
U.S.A.