

**Les relations sociales chez les primates non humains :
l'arrière-plan de l'hominisation**

Bernard Chapais

Volume 8, Number 1, 1984

L'archéologie du social

URI: <https://id.erudit.org/iderudit/006174ar>

DOI: <https://doi.org/10.7202/006174ar>

[See table of contents](#)

Publisher(s)

Département d'anthropologie de l'Université Laval

ISSN

0702-8997 (print)

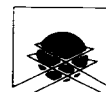
1703-7921 (digital)

[Explore this journal](#)

Cite this article

Chapais, B. (1984). Les relations sociales chez les primates non humains : l'arrière-plan de l'hominisation. *Anthropologie et Sociétés*, 8(1), 21–44. <https://doi.org/10.7202/006174ar>

LES RELATIONS SOCIALES CHEZ LES PRIMATES NON HUMAINS : l'arrière-plan de l'hominisation



Bernard Chapais
Département d'anthropologie
Université de Montréal

☐ Introduction

Les connaissances sur la vie sociale des primates se sont accumulées à un rythme exponentiel au cours des deux dernières décennies grâce en particulier à une série d'études longitudinales portant sur des groupes de diverses espèces (macaques, babouins, gorilles, chimpanzés, etc.) dont tous les membres sont identifiés et reconnus individuellement et sur lesquels on dispose de données démographiques et généalogiques précises.

Ces études révèlent que les rapports sociaux chez les primates non humains sont d'une grande complexité, celle-ci pouvant être caractérisée par quatre aspects principaux. D'abord, les sociétés de primates sont hautement cohésives, l'appartenance au groupe étant très stable et continue (e.g. non saisonnière) pour l'un des deux sexes, le plus souvent les femelles (les membres du sexe non résident quittent leur groupe natal vers la puberté et tentent éventuellement de s'intégrer dans d'autres groupes hétérosexuels). Deuxièmement, les relations inter-individuelles sont hautement différenciées selon un certain nombre de facteurs dont les principaux sont le sexe, l'âge, le degré d'apparentement génétique, l'état physiologique (par exemple pour une femelle : les périodes d'oestrus, de gravidité et d'allaitement), la capacité compétitive relative (rang de dominance) et la séniorité (proportionnelle à la durée de la présence dans le groupe). Les relations sociales ne sont donc pas confinées à la reproduction et aux soins maternels prodigués avant le sevrage. Les mâles et les femelles peuvent entretenir des relations d'affiliation en dehors du contexte sexuel immédiat et les mères peuvent maintenir des liens préférentiels avec leurs enfants tout au long de leur vie. De plus, les relations différenciées entre apparentés collatéraux de la même famille ou de familles différentes et entre non-apparentés sont fréquentes. Troisièmement, ces relations sociales différenciées sont multi-dimensionnelles, i.e. elles sont constituées d'interactions de divers types motivationnels et fonctionnels : agressives, affiliatives, sexuelles, coopératives, etc. Enfin, la nature

d'une relation entre deux individus est fortement influencée par la nature des relations sociales de chacun des deux individus avec d'autres membres du groupe (e.g. A peut utiliser B dans le contexte de sa relation avec C et de celle de B avec C). Ce dernier facteur accroît considérablement la complexité de l'organisation sociale, en particulier chez les espèces dont les rapports de dominance sont déterminés sur la base d'alliances.

L'objectif premier du présent article est de tenter d'extraire de cette complexité un nombre limité de principes généraux pouvant rendre compte de la nature des rapports sociaux chez les primates de l'Ancien-Monde (infra-ordre des Catarrhiniens ou super-famille des Cercopithecoidea, selon les classifications) desquels originent la famille des Hominidae ainsi que celles des Cercopithecidae (e.g. macaques, babouins, cercopithèques, colobes, etc.), Hylobatidae (gibbons) et Pongidae (orang-outan, gorille, chimpanzé). La réalité abordée étant très complexe, la présentation qui en est donnée dans le présent article reflète un effort particulier de synthèse et de simplification visant à mettre en relief les constantes et les principes jugés les plus significatifs (i.e. ceux dont la valeur explicative est la plus grande).

Un deuxième objectif est d'identifier les sources de la cohésion sociale chez ces espèces. En effet, un tel degré de cohésion sociale suggère l'existence de motivations poussant l'individu à agir dans les intérêts du groupe, quitte à réduire la satisfaction de ses besoins personnels. Cependant de telles motivations n'ont jamais été identifiées et il est maintenant possible, grâce au développement de l'éthologie, de la socio-écologie et de la sociobiologie de mettre à l'épreuve diverses hypothèses visant à expliquer la vie sociale sur la base d'un ensemble de principes ayant en commun la satisfaction des besoins personnels (ou plus précisément, l'égoïsme génétique). Cette « motivation » de nature égoïste apparaît comme la source même de la cohésion sociale et l'un des buts visés ici est de démontrer que ce paradoxe n'est qu'apparent. Dans un premier temps, on montrera comment, chez les primates non humains, la satisfaction des besoins personnels conduit à la vie grégaire (i.e. à la formation des groupes) et, dans un deuxième temps, comment elle conduit à la vie sociale (i.e. à des relations sociales différenciées appartenant aux trois grandes catégories de rapports sociaux : compétition, altruisme et mutualisme).

Enfin, le troisième objectif visé est d'éclairer la nature des relations causales entre les diverses catégories de rapports sociaux décrits (par exemple : agression, compétition, réciprocité, affiliation, etc.) afin de faire ressortir la cohérence de l'organisation sociale et de mieux saisir les origines phylogénétiques possibles de ces catégories.

Le contexte théorique général dans lequel s'inscrit cet article est celui de la contribution de la primatologie comportementale à l'élucidation de certaines des questions posées par l'anthropologie. Cette dernière discipline aborde essentiellement trois ensembles de problèmes : 1) la nature de l'espèce humaine, i.e. son originalité par rapport aux autres espèces animales;

2) les raisons de cette originalité, i.e. de l'évolution des caractéristiques propres à l'espèce humaine (hominisation) et 3) les causes de la diversité phénotypique inter-groupe sur les plans comportemental, idéologique, psychologique et physique. La primatologie comportementale s'avère une source d'information précieuse dans les deux premiers domaines de l'anthropologie. Une telle proposition nécessite cependant une justification épistémologique explicite et celle-ci est d'abord exposée avant que ne soient abordés les trois objectifs mentionnés plus haut.

▣ Quelques précisions épistémologiques

L'étude du comportement des primates permet d'abord d'identifier beaucoup plus précisément les attributs de l'espèce humaine qui lui sont propres (i.e. non partagés par d'autres espèces de primates). Cette contribution déborde largement le cadre des comparaisons morphologiques. Par exemple, les expériences sur l'apprentissage d'un langage artificiel par les chimpanzés, gorilles et orang-outans (pour une revue générale, voir Ristau et Robbins 1981) ont permis d'identifier beaucoup plus précisément les aspects de la fonction symbolique qui sont propres à l'espèce humaine ou nettement plus développés chez elle (par exemple la syntaxe par rapport à la capacité de nommer et de conceptualiser). De même, les études comparatives inter-spécifiques sur le développement ontogénétique de l'intelligence dans une perspective piagétienne (Parker et Gibson 1979; Vauclair 1982) permettent de définir les stades de développement atteints par les primates non humains et ainsi de différencier les stades qui sont spécifiques à l'être humains. Dans le domaine du langage articulé, des découvertes récentes sur les vocalisations des primates (Peterson 1982; Snowdon 1982; Seyfarth et Cheney 1982) démontrent l'existence chez ces espèces de divers aspects que l'on croyait propres à l'espèce humaine (e.g. le contenu sémantique vs strictement affectif du message, la perception des sons en catégories discrètes, la latéralisation de certaines fonctions, etc.). Le même principe s'applique dans les domaines de la conscience de soi (Gallup 1982) et de la culture (McGrew et Tutin 1979). Un tel exercice peut aussi être réalisé dans le champ des rapports sociaux et de la psychologie sociale. Il est possible par exemple de déterminer avec plus de précision l'apport original de l'hominisation dans le domaine de la division sexuelle du travail en comparant le comportement alimentaire des deux sexes chez les grands singes (Galdikas et Teleki 1981). Le but visé ici est d'étendre cette interrogation dans le domaine de la vie sociale en général en tentant d'identifier certains des principes qui régissent les relations sociales chez les primates, ce qui devrait permettre de cerner plus précisément les attributs de la socialité humaine qui furent acquis pendant l'évolution indépendante de la famille des Hominidae.

Dans une autre veine épistémologique, l'étude du comportement des primates permet de décomposer la complexité d'un phénomène caracté-

sant l'espèce humaine en des composantes dont il devient possible d'étudier les interactions. En effet, tout aspect de l'expression du phénotype (morphologique, comportemental, idéologique, etc.) est le produit de l'interaction, pendant l'ontogenèse, entre le génotype et l'environnement. Dans cette perspective, le vieux débat inné-acquis a été remplacé au cours des dernières années par l'étude de la nature des *interactions* entre les programmes génétiques de développement et l'information intégrée par l'organisme dans le cadre de telles contraintes, que ce soit dans le domaine du développement de l'intelligence (Piaget 1967), du langage (Chomsky 1975), de l'apprentissage (Johnston 1981) ou du comportement social et de la culture (Alexander 1979; Lumsden et Wilson 1981; Durham 1982). Les débats actuels ne se situent donc plus au niveau simpliste d'une interrogation sur la nature innée ou bien acquise des comportements mais plutôt au niveau de la nature des modalités d'interaction entre contraintes génétiques et influences de l'environnement dans la production des multiples manifestations du phénotype. Il est important ici de noter que l'influence du génotype sur le comportement ne correspond pas à un déterminisme étroit, spécifique à chaque comportement. La contribution du génotype peut être conçue comme un ensemble de critères sur la base desquels le cerveau prend les décisions et produit des comportements (Pulliam et Dunford 1979). L'hypothèse générale est que ces critères orientent l'apprentissage dans le sens adaptatif (au sens darwinien) et que par conséquent les *différences* comportementales inter-individuelles peuvent être expliquées en termes biologiques sans qu'interviennent pour autant des différences génétiques. En effet, on s'attend à ce qu'un même cerveau prenne des décisions différentes dans des contextes différents et cela sur la base du même ensemble de critères déterminés en partie par le génotype.

Comme les programmes de développement auxquels il vient d'être fait référence correspondent à l'héritage phylogénétique des espèces, des ressemblances entre ces programmes chez les primates non humains et chez le primate humain peuvent être interprétées en termes d'homologie. Par exemple, des études comparatives sur les effets de la séparation mère-enfant chez l'être humain et les singes ont établi l'existence d'une séquence similaire de réactions affectives chez ces espèces, séquence qui a été interprétée comme reflétant une homologie (Reite et Short 1982). Dans un tout autre domaine, celui de la dynamique sociale conduisant à l'établissement des rapports sexuels (« mate selection »), l'étude des primates révèle que l'évitement de l'inceste est un phénomène généralisé (références plus bas). En l'absence d'une telle information, il était possible de considérer ce phénomène comme spécifiquement humain et de rechercher ses causes en excluant toute influence phylogénétique. L'approche comparative au contraire suggère l'existence d'une telle composante phylogénétiquement très ancienne et, dans ce sens précis, permet de décomposer un phénomène complexe en un certain nombre de forces interreliées (Bixler 1981).

En résumé, l'étude du comportement social des primates non humains permet de mieux cerner l'originalité de l'espèce humaine, d'émettre des

hypothèses plus précises sur les circonstances entourant l'évolution des spécificités mises à jour et de mieux circonscrire la partie homologique des facteurs impliqués dans toute manifestation du phénotype humain.

☐ De l'individu à la vie grégaire

La vie grégaire impose des coûts à l'individu. Elle augmente notamment le risque de propagation des maladies infectieuses et des parasites ainsi que le degré de compétition inter-individuelle pour les ressources si celles-ci sont limitées (Alexander 1974). Le fait que la plupart des espèces de primates vivent en groupe malgré ces coûts laisse supposer que les bénéfices du grégarisme l'emportent sur ses coûts. Chez les Catarhiniens, on distingue schématiquement 5 types de groupe selon leur composition démographique et la provenance de leurs membres : les familles monogames permanentes (e.g. gibbons); les groupes composés d'un noyau stable de femelles résidentes (i.e. nées dans le même groupe et donc apparentées) auxquelles sont associés un seul mâle reproducteur immigré (e.g. patas) ou plusieurs mâles reproducteurs immigrés (macaques, babouins de savanne); les groupes composés de plusieurs femelles non résidentes (i.e. immigrées) et donc non apparentées, auxquelles sont associés un seul mâle reproducteur immigré (e.g. gorilles) ou plusieurs mâles reproducteurs résidents (e.g. chimpanzés). Depuis peu, il est possible d'expliquer une partie de cette variabilité inter-spécifique (de même qu'une partie de la variabilité intra-spécifique) sur la base d'un ensemble de principes éco-éthologiques et socio-écologiques selon lesquels les groupes résultent d'adaptations de l'individu aux conditions écologiques (Crook & Gartlan 1966; Crook 1970; Eisenberg, Muckenhirn & Rudran 1972; Clutton-Brock 1977; Clutton-Brock & Harvey 1977, 1978; Wrangham 1979, 1980, 1982). Les trois principaux ensembles d'adaptations comportementales qui doivent être pris en considération sont liés à l'alimentation, à la prédation et à la reproduction.

◆ L'alimentation

Une partie de la variabilité inter et intra-spécifique dans la composition démographique des groupes est liée à des différences dans le comportement alimentaire (régime alimentaire et utilisation de l'espace). La nature du comportement alimentaire est à son tour fonction de plusieurs facteurs : 1) l'état des paramètres trophiques (densité, qualité et distribution spatiale de la nourriture) à tout moment de l'année; 2) les besoins nutritifs de l'individu (qui dépendent par exemple du poids et du rapport entre la surface et le volume corporels : des individus de petite taille — haut ratio surface/volume —, ayant un métabolisme plus élevé par unité de poids que les individus plus gros, requièrent davantage de nourriture par unité de poids ou une nourriture dont la valeur nutritive est plus élevée (Jarman 1974)); 3) les capacités du système digestif propres à l'espèce, par exemple, les espèces de la sous-famille des Colobinae possèdent des adaptations physio-

logiques leur permettant de digérer la cellulose et sont folivores; 4) les contraintes phylogénétiques affectant la capacité de l'individu à exploiter son milieu, par exemple, le poids et les adaptations locomotrices de l'animal déterminent les coûts énergétiques de différents types de déplacement et agissent comme facteurs limitatifs dans les types de supports physiques utilisables par l'animal (hauteur des arbres, types de branches, etc.) et dans la distance parcourue chaque jour.

Plusieurs relations ont été établies entre le comportement alimentaire et les variables trophiques (Bourlière 1979; Clutton-Brock 1977; Clutton-Brock & Harvey 1977). Le but visé ici n'est pas de répertorier ces relations mais plutôt de définir les formes de comportement alimentaire qui sont compatibles avec, ou qui favorisent, la vie grégaire. Il est possible d'identifier schématiquement les formes de distribution de la nourriture qui, du point de vue de l'individu, favorisent une vie solitaire, une vie grégaire ou ni l'une ni l'autre (i.e. qui permettent l'une et l'autre).

Une nourriture dense et distribuée uniformément (e.g. feuilles, herbe, certains insectes) correspond à un nombre virtuellement illimité de sites d'alimentation, ce qui minimise ou élimine la compétition inter-individuelle pour la nourriture et rend possible aussi bien la vie solitaire que la vie grégaire. Par contre, une faible densité de la nourriture (e.g. en environnement aride ou en saison sèche) rend avantageuse l'alimentation solitaire sur une aire vitale familière (et la territorialité si les bénéfices de l'utilisation exclusive de l'aire vitale sont supérieurs aux coûts que sa défense entraîne). Enfin, une nourriture distribuée en concentrations contenant chacune un nombre *limité* de sites d'alimentation (e.g. arbres fruitiers, concentrations de fleurs ou de jeunes feuilles), favorise l'agrégation. Un tel contexte peut alors déclencher la compétition inter-individuelle pour l'accès aux sites d'alimentation. Théoriquement, il devient possible et avantageux pour les individus placés dans une telle situation de coopérer dans la défense des sites d'alimentation et l'exclusion d'autres individus. En effet, tout groupe de deux est en mesure d'évincer un individu isolé, un groupe de trois peut repousser un groupe de deux, etc. La taille maximale du groupe est fixée en partie par le nombre de sites d'alimentation synchroniquement disponibles. Ce raisonnement montre que la vie grégaire pourrait résulter d'un mutualisme inter-individuel pour fin de compétition inter-groupe chez les espèces dont le régime alimentaire est constitué d'éléments convoités et géographiquement concentrés (Wrangham 1980).

◆ La prédation

La prédation est un facteur réel de mortalité chez les primates (Cheney, Lee & Seyfarth 1981). La vie grégaire peut réduire les coûts individuels liés à la prédation terrestre ou aérienne dans les cas où elle permet d'augmenter la détection des prédateurs (e.g. grâce au cri d'alarme) et dans ceux où elle est associée à des formes de défense de groupe (voir Bertram 1978

pour une revue générale). L'avantage de la vie grégaire dans ce contexte est généralement plus grand pour les espèces terrestres que pour les espèces arboricoles. Par ailleurs, les effets précis de la prédation sur la tendance au regroupement et à la vie sociale sont relativement mal connus.

Dans le contexte d'une nourriture dense et distribuée uniformément, permettant aussi bien la vie solitaire que la vie grégaire, le facteur prédation peut rendre la seconde alternative avantageuse pour chaque individu. Par contre, la prédation a peu d'effet sur le regroupement des individus si celui-ci est empêché par la nécessité d'une alimentation solitaire. Enfin, la prédation peut constituer un facteur supplémentaire rendant le grégarisme avantageux dans les cas où les individus se regroupent aux concentrations de nourriture. Enfin, le risque de prédation pourrait expliquer le rassemblement de plusieurs unités unimâles et multifemelles en des sites dorts à l'abri des prédateurs (par exemple, les bandes de babouins hamadryas se rassemblant sur des falaises rocheuses en Ethiopie – Kummer 1968).

◆ La reproduction

La théorie de la sélection sexuelle telle qu'initialement proposée par Darwin (1871), vérifiée expérimentalement par Bateman (1948) et reformulée récemment par Trivers (1972) rend bien compte de la prévalence de la polygynie chez les primates et chez les mammifères en général. Il existe chez ces espèces une asymétrie marquée dans l'investissement parental, i.e. dans la dépense énergétique de chaque parent par zygote produit, asymétrie qui s'exprime surtout dans le fait que la femelle assume la majeure partie ou la totalité des soins parentaux : la gestation et l'allaitement. Dans ce contexte, les femelles deviennent une ressource limitée pour laquelle les mâles entrent en compétition. La nature des stratégies comportementales que peuvent utiliser ces derniers pour maximiser le nombre de femelles fécondées dépend surtout de la distribution spatiale des femelles qui est fonction de la distribution de la nourriture et des prédateurs, (voir plus haut) et de leur degré de synchronie oestrienne (ainsi une asynchronie marquée peut favoriser la monopolisation des femelles par le mâle le plus dominant). Par exemple, les mâles peuvent rassembler les femelles en oestrus en les attirant sur un territoire qu'ils défendent contre d'autres mâles – polygynie territoriale –, ou ils peuvent défendre l'accès à un groupe de femelles avec lesquelles ils se déplacent – polygynie par défense des femelles –, etc. (voir Emlen & Oring 1977 pour une revue générale). Considérons maintenant les interactions entre cette force de regroupement des femelles et les deux ensembles de facteurs précédents.

Dans le cas où les femelles n'ont pas un intérêt préférentiel pour la vie solitaire ou la vie grégaire – nourriture dense et uniforme –, le comportement des mâles peut faire la différence. Par exemple, les gorilles forment des groupes unimâles multifemelles et ce grégarisme peut difficilement s'expliquer en termes d'adaptation alimentaire – les gorilles sont essentiel-

lement folivores — ou d'adaptation liée à la prédation — les gorilles n'ont pas de prédateur sauf l'espèce humaine. Wrangham (1979) a suggéré de façon convaincante que le comportement de cour agressif des mâles est ce qui pousse les femelles à s'associer au mâle le plus dominant.

Dans le cas où les femelles ont intérêt à s'alimenter seules — nourriture de faible densité —, les mâles disposent théoriquement de trois stratégies. Ils peuvent tenter de s'associer chacun avec une femelle et coopérer dans la défense du territoire (e.g. gibbon); ils peuvent défendre chacun l'accès à un certain nombre d'aires vitales contenant chacune une femelle (e.g. orang-outan); ils peuvent coopérer dans la défense d'un tel ensemble d'aires vitales (e.g. chimpanzé). Deux des facteurs vraisemblablement impliqués dans le choix de la solution adoptée sont : 1) les coûts liés à la défense de l'espace — ces coûts étant fonction du poids de l'animal et de la taille du territoire à patrouiller — et 2) les bénéfices que le mâle et la femelle tirent de leur coopération dans la défense du territoire et dans les soins donnés à leur progéniture (Wrangham 1979).

Enfin, si les femelles sont déjà regroupées — nourriture distribuée en concentrations — les mâles peuvent s'associer en nombre variable à ces groupes, ce nombre étant probablement fonction, premièrement, de l'utilité de la présence des mâles, du point de vue des femelles, dans le contexte de la compétition inter-groupe (Wrangham 1980) et, deuxièmement, du nombre de femelles par groupe, ce facteur affectant la capacité d'un mâle à en défendre l'accès contre d'autres mâles (Clutton-Brock & Harvey 1978).

Cette brève présentation de quelques hypothèses éco-éthologiques et socio-écologiques suggère que la vie grégaire est le produit de contraintes écologiques — distribution de la nourriture et des prédateurs — et évolutives — polygynie — agissant sur *l'individu*. Les principaux bénéfices de la vie grégaire pour l'individu seraient un accroissement de sa capacité compétitive pour la nourriture — ce facteur affectant plus particulièrement les femelles —, une réduction du risque de mortalité par prédation et un accès accru pour les mâles aux femelles réceptives.

Une remarque importante s'impose ici. L'hypothèse proposée n'est pas que le gréganisme représente pour chacun des membres d'un groupe la situation idéale : celle qui maximiserait ses bénéfices et minimiserait ses coûts, mais plutôt qu'elle représente la situation *optimale* : la meilleure situation compte tenu des circonstances et relativement aux alternatives possibles. S'il existe, par exemple, un conflit d'intérêt entre les femelles (qui « désirent » une alimentation solitaire) et les mâles (qui « désirent » rassembler les femelles), la structure sociale résultante, si elle n'est pas idéale pour chacun, peut néanmoins représenter l'équilibre des forces en présence et le compromis optimal pour chacun.

☒ De l'individu à la vie sociale

La vie grégaire n'implique pas une vie sociale élaborée, c'est-à-dire un ensemble de relations sociales différenciées. Cependant, le contexte grégaire est favorable au développement de divers types d'interactions sociales qui peuvent être interprétées en termes d'adaptations au service de la satisfaction des besoins de l'individu. Il est possible de classer ces interactions en trois catégories selon leurs effets sur l'individu. Lors d'une interaction *compétitive*, l'individu A accroît la satisfaction de ses besoins en réduisant celle de B. Lors d'une interaction *altruiste*, A réduit la satisfaction de ses propres besoins au profit d'une augmentation de celle de B. Enfin, lors d'une interaction *mutualiste*, A et B accroissent la satisfaction de leurs besoins plus que chacun ne le ferait sans l'interaction.

◆ Compétition

Si des ressources convoitées sont en quantité limitée, il y a conflit d'intérêt inter-individuel. De tels conflits sont résolus sur la base d'au moins deux facteurs (Maynard Smith & Parker 1976). Le premier est le degré d'asymétrie inter-individuelle dans la capacité compétitive, celle-ci étant fonction de facteurs tels que la force physique, l'expérience du combat, l'agressivité, la capacité de recruter des alliés, etc. Le deuxième facteur affectant l'issue des conflits d'intérêt est le degré d'asymétrie dans la valeur de la ressource pour chacun des compétiteurs. On s'attend à ce que l'individu ayant le plus à tirer de la victoire, ou le moins à perdre, investisse davantage d'énergie au combat. La distinction entre ces deux facteurs est bien illustrée par l'observation suivante faite par l'auteur. Une femelle rhésus adulte (*Macaca mulatta*) vivant sur l'île de Cayo Santiago (Puerto Rico) était, dans le contexte de l'accès aux ressources, subordonnée à un mâle adulte dont la taille était de beaucoup supérieure à la sienne. Cependant lorsque ce mâle attaqua le fils adolescent de la femelle, celle-ci se précipita sur le mâle, le mordit et le mit en fuite. La direction d'un rapport de dominance peut donc être spécifique à la valeur, du point de vue des participants, de l'objet du conflit.

Afin d'illustrer les rapports d'interdépendance étroite entre compétition, agression, affiliation et mutualisme, deux types de compétition seront examinés : la compétition inter-mâle pour les femelles en oestrus dans les groupes multimâles multifemelles, et les relations de dominance entre femelles adultes chez ces mêmes groupes.

Compétition inter-mâle

La dynamique sociale menant à l'établissement des rapports sexuels (« mate selection ») dans les groupes multimâles est un processus complexe. Le modèle le plus simple postule que les mâles ont accès aux femelles en

fonction directe de leur position dans la hiérarchie de dominance (Altmann 1962). L'analyse d'une trentaine d'études sur le sujet (Chapais 1983a) révèle que le degré de corrélation entre le rang de dominance des mâles et diverses mesures de leur activité reproductrice est très variable selon les espèces, ce qui signifie que d'autres facteurs entrent en jeu. Par exemple, le degré d'apparementement entre mâles et femelles joue un rôle important : l'évitement de l'inceste entre individus de la même famille est un phénomène bien établi chez les espèces pour lesquelles on dispose de données sur l'apparementement, e.g. le macaque rhésus (Sade 1968; Missakian 1973), le macaque japonais (Baxter & Fedigan 1979), le macaque brun (Murray 1983), le babouin (Packer 1979a), le vervet (Bramblett 1983) et le chimpanzé (Pusey 1980).

Le rôle joué par la femelle est aussi très important chez plusieurs espèces. Si les femelles ont le pouvoir d'empêcher le mâle de copuler avec elles (Packer 1979b, Tutin 1979, Taub 1980, Strum 1982), leur collaboration devient nécessaire pour les mâles. Ceux-ci ont donc intérêt à s'assurer une telle collaboration en tentant d'influencer le choix posé par les femelles. On peut s'attendre à au moins deux types de stratégie : agressive et affiliative. Chez le macaque rhésus, les mâles attaquent les femelles en oestrus qui sont en compagnie d'un mâle qui leur est subordonné et semblent, par le biais d'un tel processus de conditionnement, s'assurer que les femelles préfèrent le plus dominant de deux prétendants (Chapais 1983a). Par contre, chez *Papio anubis* (babouin de savanne), les mâles qui entretiennent des relations affiliatives avec les femelles avant leur période de réceptivité sexuelle peuvent bénéficier d'un accès prioritaire à ces femelles indépendamment de leur rang de dominance (Strum 1982, Smuts sous presse). Ce dernier exemple montre que la compétition entre les mâles peut être à l'origine de relations affiliatives non sexuelles entre mâles et femelles chez certaines espèces. Ce type de compétition peut aussi être à l'origine d'interactions mutualistes intra-sexuelles. Chez *Papio anubis*, des mâles forment des coalitions grâce auxquelles ils peuvent subtiliser une femelle réceptive monopolisée par un mâle dominant (Packer 1977) alors que chez le macaque rhésus, l'agression des mâles vis-à-vis des femelles peut provoquer la formation de coalitions de femelles apparentées ou non apparentées contre les agresseurs. On voit donc dans ces exemples que l'affiliation et la coopération sont intimement dépendantes de la compétition et de l'agression.

Compétition inter-femelle

Chez les espèces constituant des groupes de femelles résidentes et apparementées — les mieux connues étant le macaque rhésus, le macaque japonais, les babouins de savanne et les vervets —, il existe d'étroites interrelations entre trois types d'interactions inter-femelles : les interactions de dominance, les interactions affiliatives (par exemple le toilettage social) et les interactions d'aide en situation agonistique (A défend ou appuie B contre C). Les rapports de dominance entre femelles sont indépendants de la capacité

compétitive relative de chaque femelle (e.g. de leur force respective). La position qu'une femelle occupe dans la hiérarchie est plutôt fonction de la position occupée par les femelles qui lui sont apparentées, en particulier sa mère. Chez les macaques rhésus et japonais, une femelle est, à l'âge adulte, subordonnée à sa mère et domine ses sœurs aînées ainsi que toutes les autres femelles subordonnées à sa mère (Sade 1967, Missakian 1972, Koyama 1967, Kawai 1958; Kawamura 1958). Le rang est donc déterminé historiquement et transmis socialement. De plus, ces relations sont très stables relativement aux relations de dominance entre mâles (Hansfater & Altmann 1982, Bramblett *et al.* 1982). Le facteur principal, mais non le seul, qui gouverne l'acquisition du rang dans un tel système est la distribution inter-individuelle des interventions par des tiers lors de conflits (Cheney 1977; Lee & Oliver 1979; Berman 1980; Walters 1980). Par exemple, une femelle bénéficie de l'aide des femelles qui lui sont apparentées contre une femelle subordonnée à sa famille, de l'aide de sa mère ou d'une sœur cadette contre une sœur aînée, etc. L'acquisition du rang apparaît donc étroitement dépendante de rapports de force polyadiques et non pas dyadiques.

En ce qui regarde la structure des interactions affiliatives (e.g. toilettage) entre femelles adultes, celle-ci est essentiellement régie par l'interaction complexe de trois principes : l'attrait des femelles plus dominantes, l'attrait des femelles apparentées (dominantes ou subordonnées) et l'attrait des femelles allaitant de jeunes enfants (Sade 1972; Seyfarth 1976, 1977, 1980; Silk 1982; Chapais 1983b). La distribution des comportements affiliatifs d'une femelle parmi les autres femelles de son groupe reflète donc un compromis entre ces trois forces d'attraction. L'existence même des activités affiliatives ainsi que l'investissement considérable en temps et énergie qu'elles représentent soulèvent la question de leur fonction. L'affiliation, et la familiarité inter-individuelle qu'elle entraîne, apparaît comme l'un des facteurs proximaux les plus importants dans la formation du réseau d'alliances déterminant les rapports de dominance. En effet, une femelle dirige la majorité de ses comportements affiliatifs 1) aux femelles qui lui sont apparentées et qui sont aussi les individus dont elle bénéficie le plus souvent de l'aide lors de conflits et 2) aux femelles qui lui sont dominantes, auprès desquelles elle peut se réfugier à la suite d'un épisode agressif avec une femelle subordonnée et qui peuvent intervenir en sa faveur contre ces dernières.

Compétition (dominance), mutualisme (coalitions) et affiliation (toilettage) sont donc intimement interdépendants dans un tel système de relations sociales. Ici encore, la compétition est à l'origine de comportements générant la cohésion sociale.

◆ L'altruisme

L'altruisme véritable exige que l'investissement comportemental d'un individu A dans un individu B ne soit pas rendu par B, dans lequel cas il

s'agirait d'altruisme réciproque (Trivers 1971). Cette condition rend difficile l'identification d'actes altruistes car il n'est pas toujours possible d'exclure la possibilité qu'une relation initialement asymétrique devienne symétrique après un certain laps de temps. Néanmoins, certaines interactions semblent relever de l'altruisme véritable. Les rapports mère-enfant constituent une forme de relation sociale fortement asymétrique pendant les premières années de la vie (allaitement, transport, protection contre les prédateurs, défense contre les conspécifiques, toilettage, transmission du rang de dominance, partage de la nourriture (chez le chimpanzé — Silk 1978). Si l'enfant — un mâle — quitte le groupe natal à l'âge de la puberté, l'asymétrie persiste et il s'agit d'altruisme vrai. Si l'enfant demeure dans son groupe natal — une femelle dans les groupes composés de femelles résidentes et apparentées — l'asymétrie est atténuée, mais probablement pas entièrement compensée par la formation de coalitions et l'établissement d'une relation affiliative réciproque.

En général, la majorité des interactions qui paraissent altruistes surviennent entre individus apparentés, e.g. les interactions d'aide lors de conflits. Bien que ces interactions soient souvent réciproques entre adultes, l'existence d'une corrélation entre la fréquence de telles interactions altruistes ou mutualistes et le degré d'apparentement génétique est compatible avec l'hypothèse qu'elles sont le produit de la sélection de parenté (Hamilton 1964). Selon cette hypothèse, la composante génétique qui pousse une femelle à réduire sa valeur sélective (« fitness ») au profit de son enfant, d'une sœur ou de tout autre apparenté, a une certaine probabilité — définie par le coefficient d'apparentement — d'être présente chez les bénéficiaires de l'altruisme, de sorte qu'un tel altruisme exprimé phénotypiquement correspond à de l'égoïsme génotypique.

◆ Le mutualisme

Les interactions mutualistes ont fait l'objet depuis peu d'un traitement dans une perspective évolutive (Trivers 1971; Axelrod & Hamilton 1981; Wrangham 1982). Le tableau 1 présente une classification des rapports mutualistes selon que les contributions de chaque partenaire surviennent simultanément ou séquentiellement et qu'elles sont de même nature ou de nature différente, et selon que les bénéfices sont retirés simultanément ou séquentiellement et qu'ils sont de même nature ou de nature différente.

La coopération

Lors d'une interaction coopérative, les partenaires accomplissent une activité en commun et en retirent simultanément des bénéfices qualitativement similaires. La défense coopérative contre un prédateur, la défense coopérative d'un territoire ou d'un groupe de femelles, la compétition

TABLEAU 1
Classification des rapports mutualistes

<i>Catégories</i>	<i>Contributions de chaque partenaire</i>				<i>Bénéfices retirés</i>			
	<i>Simultanées</i>	<i>Séquentielles</i>	<i>Identiques</i>	<i>Différentes</i>	<i>Simultanément</i>	<i>Séquentiellement</i>	<i>Similaires</i>	<i>Différents</i>
Coopération	X		X		X		X	
Altruisme coopératif		X		X	X		X	
Réciprocité séquentielle (altruisme réciproque)		X	X	X		X	X	X
Échange	X			X	X			X

alimentaire inter-groupe – telle que discutée plus haut – constituent autant d'exemples.

L'altruisme coopératif

Une forme spéciale de relation coopérative est celle où deux individus sont altruistes (phénotypiquement) envers le même bénéficiaire, e.g. leur progéniture commune. Les contributions de chaque individu peuvent être différentes, séquentielles et coordonnées : l'allaitement, le transport, la protection contre les prédateurs, la défense du territoire, etc. chez un couple monogame. Alors que les contributions sont différentes et séquentielles, les bénéfices, eux, sont identiques et simultanés car tout investissement par l'un profite à l'autre, qui partage le même intérêt.

La réciprocité séquentielle (altruisme réciproque)

Certains types de relations sociales semblent impliquer un échange non simultané de bénéfices entre individus non apparentés. Une séquence inter-individuelle de toilettage constitue un exemple simple. Le domaine des relations entre mâles et femelles en dehors du contexte sexuel immédiat fournit un certain nombre d'exemples pertinents. Chez les babouins par exemple, les mâles adultes et les femelles adultes non réceptives peuvent entretenir des relations affiliatives à long terme. Alors que les femelles bénéficient de l'aide reçue par les mâles lors de conflits avec d'autres individus, les mâles peuvent, d'une part, utiliser les femelles pour amortir les coûts subis lors de conflits avec des mâles plus dominants et, d'autre part, accroître leur probabilité de copuler avec ces femelles lorsqu'elles redeviennent réceptives (Strum, sous presse; Smuts, sous presse). Chez le macaque rhésus, des relations affiliatives sont maintenues entre les mâles les plus dominants et les femelles adultes pendant la saison des naissances. Contrairement à ce qui est observé chez les babouins cependant, ces relations ne sont pas liées à une probabilité accrue pour les mâles de copuler avec les femelles avec lesquelles ils ont interagi auparavant. Toutefois, de telles relations semblent déterminantes dans la capacité d'un mâle à maintenir son rang de dominance par rapport à de jeunes mâles individuellement plus forts. De leur côté, les femelles bénéficient de la protection des mâles dominants lorsqu'elles sont attaquées par des mâles subordonnés (Chapais 1983c). Cette forme d'altruisme réciproque (Trivers 1971) par services mutuels implique une disponibilité relativement continue des partenaires et, par conséquent, un maintien régulier de la proximité et de la familiarité.

L'échange

L'échange entre A et B implique que A cède à B un objet qu'il possède et que B valorise dans le but que B lui cède un objet qu'il possède et que A valorise. Une telle transaction requiert au moins quatre conditions :

1) que les individus *possèdent* les objets; 2) qu'ils les possèdent simultanément; 3) que les objets soient différents et nécessités par l'autre et 4) que chaque individu soit doté des capacités cognitives nécessaires pour saisir l'idée que l'obtention de l'objet convoité est conditionnelle au fait de se départir de l'objet possédé.

La possession par A d'un objet implique que A contrôle l'accès à cet objet, i.e. que B est inhibé de tenter de l'obtenir contre le gré de A. Un rapport de dominance satisfait à ces critères : si A domine B, il a priorité d'accès aux objets, au moins tant qu'il les garde à vue. A peut aussi avoir priorité d'accès à une ressource, en l'occurrence une femelle C, même s'il est subordonné à B, à la condition que la femelle marque une préférence pour A. De tels cas, observés chez le babouin hamadryas, ont été expliqués en termes d'asymétrie dans la valeur de la ressource (voir plus haut) pour les mâles (Bachmann & Kummer 1980). Selon cette hypothèse, le mâle non préféré par la femelle serait inhibé d'utiliser la force parce que les coûts d'obtention de la femelle sont plus élevés pour lui que pour l'autre mâle. Le même principe peut s'appliquer dans le cas d'une ressource physique.

Que la possession résulte d'une telle asymétrie ou d'un simple rapport de dominance, une dimension importante de la possession est sa durée. Bien que les primates non humains puissent posséder de la nourriture ou des outils (e.g. le chimpanzé utilise des sondes végétales pour obtenir des termites), le fait qu'ils ne les conservent pas – consommation immédiate ou abandon après usage – restreint considérablement les circonstances favorables à l'échange.

La deuxième condition définissant l'échange est la simultanéité du transfert. Si deux individus sont en possession d'objets à des moments différents, et que A partage avec B un jour et B partage avec A un autre jour, il s'agit d'altruisme réciproque et non d'échange.

La troisième condition spécifie que les objets possédés par les deux partenaires sont différents et nécessités par le futur bénéficiaire. Cette condition est très restrictive car elle implique que chaque individu ne peut pas obtenir plus tard et par lui-même ce qui est possédé maintenant et temporairement par l'autre. Par exemple, A pourrait avoir localisé une source de nourriture inconnue de B qui en aurait fait de même. Pour qu'il y ait échange cependant, il faudrait que A et B se rencontrent en possession de leur trouvaille respective, ce qui implique conservation et transport. Il est évidemment possible de concevoir théoriquement une telle possibilité dans le cas d'une entente inter-individuelle par laquelle chaque partenaire contrôle l'accès à un type d'objet nécessité par l'autre. Une telle entente correspond alors à un degré de spécialisation des membres du groupe dans la cueillette d'un type de nourriture (e.g. par la patrouille de régions différentes), la fabrication d'un type d'outils, etc. En résumé, en dehors d'un tel contexte, l'échange est peu probable car il est peu vraisemblable que

deux individus se retrouvent à proximité l'un de l'autre en possession d'objets différents que chacun ne peut obtenir par lui-même.

En ce qui regarde la quatrième condition, une expérience conduite en laboratoire sur un chimpanzé de 4 ans (Lefebvre 1982) suggère que cette espèce possède certaines des capacités cognitives impliquées dans l'échange, notamment la capacité de donner à l'expérimentateur une nourriture moins valorisée — un biscuit commercial — afin d'obtenir une nourriture plus valorisée — un biscuit sucré — et celle de céder une quantité de plus en plus petite d'une nourriture très valorisée afin d'obtenir de l'expérimentateur une quantité plus importante et constante de cette même nourriture. Il appert donc que lorsque les conditions nécessaires à l'échange sont réunies — possession simultanée par deux individus d'objets valorisés différenciellement —, le chimpanzé est capable de maîtriser une relation de transaction avec un expérimentateur. Ceci suggère que le fait que l'échange soit inexistant en nature résulte surtout du fait que les conditions contextuelles de ce phénomène ne sont pas réunies plutôt que de l'existence de limites dans les capacités intellectuelles du chimpanzé. D'autre part, le fait même que le chimpanzé possède ces capacités qu'il ne semble pas, à première vue, utiliser pose le problème de leur évolution. Cependant les capacités cognitives sous-tendant l'échange dans le cas cité relèvent en partie du conditionnement opérant et il est probable que les autres éléments cognitifs impliqués reflètent des facultés générales d'apprentissage utilisées dans plusieurs autres contextes sociaux, en particulier dans celui des relations mutualistes. L'intelligence sociale des primates constitue en effet un domaine de recherche très peu exploré et dont les premiers fruits révèlent l'existence de capacités intellectuelles plus poussées que prévu (Kummer 1982; Mason 1982).

☐ Discussion

De l'analyse précédente, il se dégage quatre aspects principaux concernant la vie sociale des primates non humains :

- a) Malgré l'existence d'une très grande variabilité intra et inter-spécifique dans la forme des interactions sociales chez ces espèces, il est possible de distinguer un nombre limité de principes explicatifs de la socialité : compétition, altruisme, coopération et réciprocité. Ces principes représentent des mécanismes sociaux d'acquisition des ressources nécessaires au maintien et à la reproduction de l'organisme. Il est de plus possible d'extraire de la distribution inter-individuelle des interactions sociales des règles générales, par exemple la corrélation entre la fréquence des interactions altruistes et mutualistes et le degré d'apparementement génétique.
- b) Certains types d'interactions peuvent découler d'autres types d'interactions (e.g. la coopération et l'affiliation à partir de la compétition), ce qui signifie que les diverses catégories ne sont pas indépendantes.

Il en découle qu'il est fallacieux de les opposer comme si elles reflétaient des entités autonomes. S'il est vrai que compétition et affiliation peuvent relever de causes proximales différentes, il ne s'ensuit pas pour autant qu'elles représentent deux forces sociales phylogénétiquement indépendantes. Par conséquent, on ne peut concevoir chaque force en dehors de l'existence de l'autre.

- c) Il n'est pas nécessaire de faire appel au principe de l'altruisme pour le groupe ou, pour être plus précis, à l'altruisme génétique (par opposition à l'altruisme phénotypique) pour expliquer l'origine du grégarisme et la cohésion sociale. La satisfaction des besoins de l'individu apparaît comme la source même de la vie sociale, et la structure sociale, considérée à tout moment, semble refléter un équilibre entre les compromis individuels de tous les membres du groupe à ce moment.
- d) Les rapports de pouvoir sont polyadiques de sorte que la nature d'une relation entre deux individus est influencée par la nature des relations de chacun d'eux avec d'autres membres du groupe. Comme ce facteur décuple la complexité sociale, il est possible que l'environnement social, par opposition à l'environnement physique, ait constitué une riche source de pressions sélectives pour l'évolution des capacités cognitives. Évolution sociale et évolution cognitive pourraient donc avoir procédé en parallèle (Humphrey 1976; Crook 1980).

Il est probable que ces aspects de la socialité des primates non humains caractérisaient la vie sociale des premières populations d'Hominidés, i.e. les populations suivant la divergence Pongidae-Hominidae. Dans ce sens précis, ces aspects constituent un premier ensemble de propriétés phylogénétiquement anciennes. Pendant l'évolution indépendante des Hominidés, de nouvelles propriétés furent acquises ou développées, e.g. la bipédie, l'échange, la fonction symbolique, etc. Cette période évolutive a donc produit un deuxième ensemble de propriétés qui ont modelé la vie sociale. Sur la base d'un tel schéma, il est possible de définir trois positions épistémologiques très différentes. La première correspond à un réductionnisme biologique par lequel on utilise seul le premier ensemble de propriétés pour expliquer la socialité humaine contemporaine. La deuxième position épistémologique relève d'un autre type de réductionnisme plus courant dans les sciences humaines : les propriétés acquises pendant l'hominisation auraient effacé et remplacé l'ensemble précédent de sorte que la socialité humaine contemporaine serait libérée des contraintes phylogénétiques antérieures. Enfin, une troisième position épistémologique, adoptée ici, propose que les acquisitions de l'hominisation se sont intimement *intégrées* aux propriétés de départ. D'une part, ces dernières auraient agi comme contraintes sur l'évolution de la vie sociale pendant l'hominisation et, d'autre part, les acquisitions de cette période auraient remodelé, jusqu'à un certain point, l'organisation cérébrale initiale.

Une problème intéressant est donc celui de la nature de l'influence réciproque entre ces ensembles de propriétés en ce qui regarde la psychologie

sociale humaine : jusqu'à quel point les structures phylogénétiquement anciennes ont-elles agi comme contraintes sur les plus récentes et, réciproquement, jusqu'à quel point les plus récentes ont-elles remodelé les anciennes ? Le domaine de la fonction symbolique servira à illustrer la nature d'une telle interaction. D'une part, l'utilisation généralisée de symboles, i.e. de signes arbitraires pour désigner divers types de référents, a permis de nommer et de différencier symboliquement des relations de parenté (Fox 1979) ou des rapports de force qui jusque-là étaient différenciés et exprimés à un niveau comportemental (e.g. agression verbale vs agression non verbale). Dans ce sens précis, la symbolisation correspond à un mode d'expression supplémentaire dans un système de relations sociales régi par des règles s'exprimant déjà à un niveau non symbolique. D'autre part, l'utilisation des symboles peut être à l'origine de nouvelles dimensions dans, par exemple, le domaine des rapports de pouvoir. En effet, de tels rapports sont chez l'être humain définis sur la base de plusieurs critères dont certains doivent leur existence à la dimension symbolique, e.g. le critère d'expertise (French et Raven 1959). Il apparaît donc illusoire de penser pouvoir comprendre la socialité humaine dans le contexte restreint d'un réductionnisme affirmant la primauté des propriétés communes à l'espèce humaine et aux primates non humains, ou encore dans celui d'un réductionnisme affirmant la suprématie des propriétés originales de l'espèce humaine.

Dans un autre ordre d'idées, parce que la comparaison de la socialité des primates non humains à celle de l'espèce humaine permet de mieux cerner l'originalité humaine, il devient possible de définir des questions précises quant aux pressions sélectives qui sont à l'origine des aspects spécifiques à l'être humain. Dans cette perspective, les relations mutualistes, et en particulier l'échange et la réciprocité séquentielle, sont clairement mises en relief. Leur importance dans l'hominisation a été abordée à différents niveaux : archéologique (Isaac 1978), paléontologique (Lovejoy 1981) et théorique (Alexander 1979; Crook 1980). La contribution de la primatologie comportementale se situe au niveau de l'identification précise des conditions (écologiques, démographiques, psychologiques) nécessaires à l'évolution de tels rapports sociaux.

BIBLIOGRAPHIE

ALEXANDER R.D.

1974 « The Evolution of Social Behaviour », *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 325-383.

1979 *Darwinism and Human Affairs*. Seattle: University of Washington Press.

ALTMANN S.A.

1962 « A Field Study of the Sociobiology of Rhesus Monkeys, *Macaca Mulatta* », *Annals of the New York Academy of Sciences* 102: 338-435.

- AXELROD R. et W.D. Hamilton
1981 « The Evolution of Cooperation », *Science* 211: 1390-1396.
- BACHMANN C. et H. Kummer
1980 « Male Assessment of Female Choice in Hamadryas Baboons », *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6: 315-321.
- BATEMAN A.J.
1948 « Intra-sexual Selection in *Drosophila* », *Heredity* 2: 349-368.
- BAXTER M.J. et L.M. Fedigan
1979 « Grooming and Consort Partner Selection in a Troop of Japanese Monkeys (*Macaca fuscata*) », *Archives of Sexual Behavior*, 8: 445-458.
- BERMAN C.M.
1980 « Early Agonistic Experience and Rank Acquisition among Free-Ranging Infant Rhesus Monkeys », *International Journal of Primatology* 1: 153-170.
- BERTRAM B.C.R.
1978 « Living in Groups : Predators and Preys »: 64-96, in J.R. Krebs et N.B. Davies (éds), *Behaviour Ecology : an Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- BIXLER R.H.
1981 « Incest Avoidance as a Function of Environment and Heredity », *Current Anthropology* 22: 639-654.
- BOURLIERE F.
1979 « Significant Parameters of Environmental Quality for Nonhuman Primates », in I. Bernstein et E.O. Smith (éds), *Primate Ecology and Human Origins*. New York: Garland.
- BRAMBLETT C.A.
1983 « Incest Avoidance in Socially Living Vervet Monkeys », *American Journal of Physical Anthropology* 60: 176 (résumé).
- BRAMBLETT C.A., S.S. Bramblett, D. Bishop et A.M. Coelho Jr
1982 « Longitudinal Stability in Adult Status Hierarchies among Vervet Monkeys (*Cercopithecus aethiops*) », *American Journal of Primatology* 2: 10-19.
- CHAPPAIS B.
1983a « Reproductive Activity in Relation to Male Dominance and the Likelihood of Ovulation in Rhesus Monkeys », *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12: 215-228.
1983b « Dominance, Relatedness and the Structure of Social Relationships among Adult Female Rhesus Monkeys »: 209-220, in R.A. Hinde (éd.), *Primate Social Relationships : an Integrated Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
1983c « Structure of the Birth Season Relationships among Adult Male and Female Rhesus Monkeys »: 200-208, in R.A. Hinde (éd.), *Primate Social Relationships : an Integrated Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- CHENEY D.L.
1977 « The Acquisition of Rank and the Development of Reciprocal Alliances among Free-Ranging Immature Baboons », *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2: 303-318.

- CHENEY D.L., P.C. Lee et R.M. Seyfarth
 1981 « Behavioral Correlates of Non-Random Mortality among Free-Ranging Female Vervet Monkeys », *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9: 153-161.
- CHOMSKY N.
 1975 *Reflections on Language*. New York: Pantheon.
- CLUTTON-BROCK T.H. (éd.)
 1977 *Primate Ecology : Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*. London: Academic Press.
- CLUTTON-BROCK T.H. et P.H. Harvey
 1977 « Primate Ecology and Social Organization », *Journal of Zoology* (London) 183: 1-39.
 1978 « Mammals, Resources and Reproductive Strategies », *Nature* 273: 191-195.
- CROOK J.H.
 1970 « The Socio-Ecology of Primates », in J.H. Crook (éd.), *Social Behaviour in Birds and Mammals*. London: Academic Press.
 1980 *The Evolution of Human Consciousness*. Oxford: Clarendon Press.
- CROOK J.H. et J.C. Gartlan
 1966 « Evolution and Primate Societies », *Nature* 210: 1200-1203.
- DARWIN C.
 1871 *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Princeton: Princeton University Press.
- DURHAM W.H.
 1982 « Interactions of Genetic and Cultural Evolution : Models and Examples », *Human Ecology* 10: 289-323.
- EISENBERG J.F., R. Muckenhirn et R. Rudran
 1972 « The Relation between Ecology and Social Structure in Primates », *Science* 176: 863-874.
- EMLEN S.T. et L.W. Oring
 1977 « Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems », *Science* 197: 215-223.
- FOX R.
 1979 « Kinship Categories as Natural Categories »: 132-144, in N.A. Chagnon et W. Irons (éds), *Evolutionary Biology and Human Social Behaviour : an Anthropological Perspective*. North Scituate: Duxbury Press.
- FRENCH J.R.P. et B.H. Raven
 1959 « The Basis of Social Power », in D. Cartwright (éd.), *Studies in Social Power*. Ann Arbor: University of Michigan Press.
- GALDIKAS B.M.F. et G. Teleki
 1981 « Variations in Subsistence Activities of Female and Male Pongids : New Perspective on the Origins of Hominid Labor Division », *Current Anthropology* 22: 241-256, 316-320.
- GALLUP G.G.
 1982 « Self-Awareness and the Emergence of Mind in Primates », *American Journal of Primatology* 2: 237-248.

HAMILTON W.D.

1964 « The Genetical Evolution of Social Behaviour », *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-52.

HAUSFATER G., J. Altmann et S. Altmann

1982 « Long-Term Consistency of Dominance Relations among Female Baboons (*Papio cynocephalus*) », *Science* 217: 752-755.

HUMPHREY N.K.

1976 « The Social Function of Intellect »: 303-317, in P.P.G. Bateson et R.A. Hinde (éds), *Growing Points in Ethology*. Cambridge: Cambridge University Press.

ISAAC G.

1978 « The Food-Sharing Behavior of Proto-Human Hominids », *Scientific American* 238: 90-109.

JARMAN P.J.

1974 « The Social Organization of Antelope in Relation to their Ecology », *Behaviour* 48: 215-267.

JOHNSTON T.P.

1981 « Contrasting Approaches to a Theory of Learning », *The Behavioral and Brain Sciences* 4: 125-173.

KAWAI M.

1958 « On the System of Social Ranks in a Natural Troop of Japanese Monkeys (I, II) », *Primates* 1: 111-148.

KAWAMURA S.

1958 « The Matriarchal Social Orders in the Minco-B Group: a Study on the Rank System of Japanese Macaques », *Primates* 1: 149-156.

KOYAMA N.

1967 « On Dominance Rank and Kinship of a Wild Japanese Monkey Troop in Arashiyama », *Primates* 8: 189-216.

KUMMER H.

1968 *Social Organization of Hamadryas Baboons*. Chicago: The University of Chicago Press.

1982 « Social Knowledge in Free-Ranging Primates », in D.R. Griffin (éd.), *Animal Mind-Human Mind*. Berlin: Springer-Verlag.

LEE P.C. et I.I. Oliver

1979 « Competition, Dominance and Acquisition of Rank in Juvenile Yellow Baboons », *Animal behaviour* 47: 576-585.

LEFEBVRE L.

1982 « Food Exchange in an Infant Chimpanzee », *Journal of Human Evolution* 11: 195-204.

LOVEJOY C.O.

1981 « The Origin of Man », *Science* 211: 341-350.

LUMSDEN C.J. et E.O. Wilson

1981 *Genes, Mind and Culture: the Coevolutionary Process*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

MASON W.A.

- 1982 « Primate Social Intelligence : Contributions from the Laboratory », in D.R. Griffin (éd.), *Animal Mind-Human Mind*. Berlin: Springer-Verlag.

MAYNARD SMITH J. et G.A. Parker

- 1976 « The Logic of Asymmetric Context », *Animal Behaviour* 24: 159-175.

McGREW W.C. et C.E.G. Tutin

- 1979 « Evidence for a Social Custom in Wild Chimpanzees ? », *Man (N.S.)* 13: 234-251.

MISSAKIAN E.A.

- 1972 « Genealogical and Cross-Genealogical Dominance Relations in a Group of Free-Ranging Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago », *Primates* 13: 169-180.
- 1973 « Genealogical Mating Activity in Free-Ranging Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago », *Behaviour* 45: 224-241.

MURRAY R.D.

- 1983 « Inbreeding Avoidance in a Captive Group of Stumptail Macaques », *American Journal of Physical Anthropology* 60: 230 (résumé).

PACKER C.

- 1977 « Reciprocal Altruism in *Papio anubis* », *Nature (London)* 265: 441-443.
- 1979a « Intertroop Transfer and Inbreeding Avoidance in *Papio Anubis* », *Animal Behaviour* 27: 1-36.
- 1979b « Male Dominance and Reproductive Activity in *Papio Anubis* », *Animal Behaviour* 27: 37-45.

PARKER S.T. et K.R. Gibson

- 1979 « A Developmental Model for the Evolution of Language and Intelligence in Early Hominids », *The Behavioral and Brain Sciences* 2: 367-408.

PETERSEN M.R.

- 1982 « The Perception of Species-Specific Vocalizations by Primates : a Conceptual Framework », 171-211 in C.T. Snowdon, C.H. Brown et M.R. Petersen (éds), *Primate communication*. Cambridge: Cambridge University Press.

PIAGET

- 1967 *Biologie et connaissance*. Paris: Gallimard.

PULLIAM H.R. et C. Dunford

- 1979 *Programmed to Learn : an Essay on the Evolution of Culture*. New York: Columbia University Press.

PUSEY A.E.

- 1980 « Inbreeding Avoidance in Chimpanzees », *Animal Behaviour* 28: 543-552.

REITE M. et R. Short

Maternal Separation Studies : Rationale and Methodological Considerations. *Ethopharmacology : Primate Models of Neuropsychiatry*. New York: Alan R. Liss Inc. (Sous presse).

RISTAU C.A. et D. Robbins

- 1981 « Language in the Great Apes : a Critical Review », in J. Rosenblatt, R.A. Hinde, C. Beer et M.C. Busnel (éds), *Advances in the Study of Behavior*, vol. 12. New York: Academic Press.

SADE D.S.

- 1967 « Determinants of Dominance in a Group of Free-Ranging Rhesus Monkeys »: 99-114, in S.A. Altmann (éd.), *Social Communication among Primates*. Chicago: The University of Chicago Press.
- 1968 « Inhibition of Mother-Son Mating among Free-Ranging Rhesus Monkeys », *Science and Psychoanalysis* 12: 18-38.
- 1972 « Sociometrics of *Macaca mulatta* I. Linkages and Cliques in Grooming Matrices », *Folia Primatologica* 18: 196-223.

SEYFARTH R.M.

- 1976 « Social Relationships among Adult Female Baboons », *Animal Behaviour* 24: 917-938.
- 1977 « A Model of Social Grooming among Adult Female Monkeys », *Journal of Theoretical Biology* 65: 671-698.
- 1980 « The Distribution of Grooming and Related Behaviours among Adult Female Vervet Monkeys », *Animal Behaviour* 28: 798-813.

SEYFARTH R.M. et D.L. Cheney

- 1982 « How Monkeys See the World: a Review of Recent Research on East African Vervet Monkeys »: 239-252, in C.T. Snowdon, C.H. Brown et M.R. Petersen (éds), *Primate communication*. Cambridge: Cambridge University Press.

SILK J.B.

- 1978 « Patterns of Food-Sharing among Mother and Infant Chimpanzees at Gombe National Park, Tanzania », *Folia Primatologica* 29: 129-141.
- 1982 « Altruism among Female *Macaca Radiata*: Explanations and Analysis of Grooming and Coalition Formation », *Behaviour* 79: 162-188.

SMUTS B.B.

- « Special Relationships Between Adult Male and Female Olive Baboons: Selective Advantages », in R.A. Hinde (éd.), *Primate Social Relationships: an Integrated Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications (sous presse).

SNOWDON C.T.

- 1982 « Linguistic and Psycholinguistic Approaches to Primate Communication »: 212-238, in C.T. Snowdon, C.H. Brown et M.R. Petersen (éds), *Primate Communication*. Cambridge: Cambridge University Press.

STRUM S.C.

- 1982 « Agonistic Dominance in Male Baboons: an Alternative View », *International Journal of Primatology* 3: 175-202.
- « Why Males Use Females Among Olive Baboons », *International Journal of Primatology* (sous presse).

TAUB D.M.

- 1980 « Female Choice and Mating Strategies among Wild Barbary Macaques (*Macaca sylvanus* L.) », in D.G. Lindburg (éd.), *The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution*. New York: Van Nostrand Reinhold Company.

TRIVERS R.L.

- 1971 « The Evolution of Reciprocal Altruism », *Quarterly Review of Biology* 46: 35-57.
- 1972 « Parental Investment and Sexual Selection »: 136-179, in B.H. Campbell (éd.), *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*. Chicago: Aldine.

TUTIN C.E.G.

1979 « Mating Patterns and Reproductive Strategies in a Community of Wild Chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) », *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6: 29-38.

VAUCLAIR J.

1982 « Sensorimotor Intelligence in Human and Non-Human Primates », *Journal of Human Evolution* 11: 257-264.

WALTERS J.

1980 « Interventions and the Development of Dominance Relationships in Female Baboons », *Folia Primatologica* 34: 61-89.

WRANGHAM R.W.

1979 « On the Evolution of Ape Social Systems », *Social Science Information* 18: 335-368.

1980 « An Ecological Model of Female Bonded Primate Groups », *Behaviour* 75: 262-300.

1982 « Mutualism, Kinship and Social Evolution »: 269-290, in King's College Sociobiology Group (éds), *Current Problems in Sociobiology*. Cambridge: Cambridge University Press.