



Open Archive TOULOUSE Archive Ouverte (OATAO)

OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible.

This is an author-deposited version published in : <http://oatao.univ-toulouse.fr/Eprints> ID : 14126

To cite this version :

Cheyssac, Johanna. *Etude comportementale et resocialisation des chimpanzés captifs : approche méthodologique et applications.*

Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT, 2015, 140 p.

Any correspondance concerning this service should be sent to the repository administrator: staff-oatao@inp-toulouse.fr.

ÉTUDE COMPORTEMENTALE ET RESOCIALISATION DES CHIMPANZÉS CAPTIFS : APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE ET APPLICATIONS

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

JOHANNA CHEYSSAC
Née le 15 Août 1989 à Bordeaux (33)

Directeur de thèse : M. Pierre SANS

JURY

PRESIDENT :
M. Gérard CAMPISTRON

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :
M. Pierre SANS
Mme Véronique GAYRARD-TROY

Professeur à l'École Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Professeur à l'École Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

**Ministère de l'Agriculture de l'Agroalimentaire et de la Forêt
ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE**

Directeur : M. Alain MILON

**PROFESSEURS CLASSE
EXCEPTIONNELLE**

- M. **AUTEFAGE André**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **CLAUW Martine**, *Pharmacie-Toxicologie*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie Pathologique*
- M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
- M. **FRANC Michel**, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
- M. **MARTINEAU Guy**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
- M. **PETIT Claude**, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **REGNIER Alain**, *Physiopathologie oculaire*
- M. **SAUTET Jean**, *Anatomie*
- M. **SHELCHER François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

**PROFESSEURS 1°
CLASSE**

- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BERTHELOT Xavier**, *Pathologie de la Reproduction*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Physiologie et Thérapeutique*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootéchnie*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
- Mme **HAGEN-PICARD, Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et Thérapeutique*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **SANS Pierre**, *Productions animales*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie Médicale Animale et Comparée*

**PROFESSEURS 2°
CLASSE**

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des aliments*
- Mme **BENARD Geneviève**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des aliments d'Origine animale*
- Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la Reproduction*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
- M. **LIGNEREUX Yves**, *Anatomie*
- M. **PICAVET Dominique**, *Pathologie infectieuse*

**PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT
AGRICOLE**

- Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
- M. **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

**MAITRES DE CONFERENCES HORS
CLASSE**

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
Mme **BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
Mlle **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
Mlle **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*

**MAITRES DE CONFERENCES (classe
normale)**

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
Mlle **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*
Mlle **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie*
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
M. **CUEVAS RAMOS Gabriel**, *Chirurgie Equine*
Mme **DANIELS Hélène**, *Microbiologie-Pathologie infectieuse*
Mlle **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
Mlle **FERRAN Aude**, *Physiologie*
M. **GUERIN Jean-Luc**, *Elevage et Santé avicoles et cunicoles*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mlle **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique des animaux de rente*
Mlle **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction (en disponibilité)*
Mlle **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mlle **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
Mme **PRADIER Sophie**, *Médecine interne des équidés*
M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales (ruminants)*
M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie*
M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*
Mme **WASET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

**MAITRES DE CONFERENCES et AGENTS
CONTRACTUELS**

- M. **BOURRET Vincent**, *Microbiologie et infectiologie*
M. **DAHAN Julien**, *Médecine Interne*
Mme **FERNANDEZ Laura**, *Pathologie de la reproduction*
M. **HERRY Vincent**, *Pathologie des ruminants*

**ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE
CONTRACTUELS**

- Mme **COSTES Laura**, *Hygiène et industrie des aliments*
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie*
Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des Equidés*

REMERCIEMENTS

A notre Président de thèse,

Monsieur le Professeur Gérard CAMPISTRON

Professeur des Universités

Praticien hospitalier

Physiologie-Hématologie

Pour m'avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury de thèse

Hommages respectueux.

A notre Jury de thèse,

Monsieur le Professeur Pierre SANS

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Productions Animales - Economie

Pour avoir accepté d'être mon directeur de thèse et pour le temps passé à corriger ce travail

Veillez trouver ici l'expression de ma sincère gratitude.

Madame le Professeur Véronique GAYRARD-TROY

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Physiologie de la Reproduction - Endocrinologie

Pour avoir accepté d'être l'assesseur de ma thèse

Veillez trouver ici l'expression de mes remerciements.

A Miquel LLORENTE,

Responsable de l'unité de recherche en éthologie de la Fondation Mona,

Qui a su me transmettre sa passion pour l'éthologie des primates, pour son accueil chaleureux et pour tout le temps qu'il m'a consacré.

A Olga FELIU,

Fondatrice du Centre de récupération de primates de la Fondation Mona,

Sans qui le centre ne pourrait exister, et dont le dévouement, le courage et la volonté sont le moteur de toutes ces recherches et avancées.

A Marco, Charly, Toni, Bongo, Juanito, Africa, Waty, Tom, Coco, Bea, Nico, Tico, Victor, Toto, et tous les autres primates non humains

Votre bien-être et survie sera la plus belle de nos récompenses.

A tous ceux qui se battent pour préserver la survie des chimpanzés et autres animaux dans le monde.

A Julien, alias petit cœur love you,

Un grand merci pour la force et l'optimisme que tu as su me transmettre, pour m'avoir soutenue dans tous les moments difficiles, mais également pour toutes les belles aventures vécues ensemble, pour nos beaux projets à venir, pour me supporter, me faire rire, pour être le seul à savoir sauter à pieds joints dans son boxer, pour me faire rêver, avoir confiance en moi, pour m'aimer... Avec tout mon amour et ma gratitude.

A Lucky, alias petit bébé, ti'bout, tite'crotte, ti'coquin, ti'coquinou, crotte de nez,...

Mon compagnon félin tant adoré

A mes parents,

Pour avoir cru en ma réussite.

Trouvez ici l'aboutissement de tous mes efforts, ainsi que le témoignage de toute mon affection. Soyez heureux et profitez de la vie au maximum, comme vous l'avez toujours fait.

A ma sœur Cassy,

Pour les bons moments passés et à venir. J'espère qu'on trouvera le temps de se retrouver régulièrement pour se faire les ongles (et surtout pour que tu me fasses des massages !) et papoter pendant des heures autour d'une bonne sangria. Je n'ai pas assez de place pour te dire à quel point je t'aime et je suis fière d'être ta grande sœur ma Cassy. Je te souhaite plein de bonheur dans ta vie !

A ma sœur Léa,

Pour la détermination dans tout ce que tu entreprends, sans oublier les couleurs de cheveux qui virent au roux, et les coupes de frange réussies... ou pas ! Il faudra qu'on se refasse toutes les saisons des Frères Scott, de Veronica Mars et de Vampire Diaries ! Je suis heureuse de te voir épanouie dans ta vie, profite de ta jeunesse ! Je t'aime et je suis fière de toi ma Lélé.
PS : arrête de hurler !

A mes grands-parents,

A Papy Lulu : il te reste encore 34 ans pour battre le record de Jeanne Calment !

A Mamie Henriette : merci pour les 15 jours passés avec vous pour les révisions de mon concours véto ! Je n'y serais certainement pas arrivée sans ça !

A Mamie Suzanne : désolée de ne pas venir te voir plus souvent...

Avec toute ma tendresse et ma reconnaissance.

Au reste de ma famille,

Vous êtes présents dans mon cœur où que je sois.

A Calou et sa famille,

Qui par leur gentillesse et leur énergie m'ont apporté tout leur soutien pendant ces cinq longues années. Merci pour cette légèreté, qui m'apporte beaucoup de bonheur à chaque fois que je passe du temps avec vous !

A Julie,

Déjà de nombreuses années de complicité et de partage ! A nos réussites, au rhum version Ti Punch ou Caïpirinha, à la bonne bouffe, aux soirées devant la télé en mode mamie sous le plaid avec une plaquette de chocolat, au fameux voyage en Guadeloupe... Beaucoup de souvenirs et encore beaucoup à venir. Reste comme tu es, je t'aime ma Jouly ! Que ta vie soit remplie de bonnes choses, tu le mérites entièrement !

A Damien,

Le collège et le lycée... ça paraît bien loin tout ça ! Aujourd'hui, déjà papa... ton petit bonhomme grandit tellement vite ! Plein de bonheur et d'amour avec ta belle et dévouée fiancée Elodie.

A Pauline,

Quelle galère les études véto ! Mais bon, on s'en tire pas mal au final. Et puis c'est quand même grâce à ça qu'on se connaît ! Merci encore de m'avoir fait l'honneur d'être mon invitée à la RDD. Pour la suite, ne lâche rien, tu es capable du meilleur, garde confiance et tu vas y arriver !

A Clara,

Trop cool ce stage en Espagne ! Viva el sol, viva el calor, viva la playa, vivan los helados de yogur con pepitas de chocolate y fresas! Merci aux chimpanzés sans qui nous ne nous serions certainement jamais connues ! Que la vie t'apporte ce que tu souhaites, j'espère qu'on se recroisera !

A tous les primates du monde,

Que leur connaissance nous aide à devenir plus humains

TABLE DES MATIERES

LISTE DES ANNEXES.....	5
TABLE DES ILLUSTRATIONS.....	7
INTRODUCTION.....	9
PREMIÈRE PARTIE : Données générales sur les chimpanzés.....	11
I. <u>Présentation des différentes sous-espèces de chimpanzés</u>	12
1. Classification.....	12
2. Répartition géographique.....	12
3. Statut de conservation.....	13
II. <u>Généralités</u>	15
1. Données générales.....	15
2. Reproduction.....	16
3. Alimentation.....	16
4. Complexité sociale.....	17
4.1 Structure sociale.....	17
4.2 Hiérarchie.....	18
4.3 Un besoin de communication important.....	18
4.4 Relations maternelles.....	19
4.5 Conduite ludique.....	19
4.6 Grooming.....	19
4.7 Stratégies d'apprentissage social et culturel.....	22
III. <u>Stress et troubles comportementaux</u>	24
1. Définitions.....	24
2. Facteurs de stress psychologique et comportemental.....	24
3. Étiologie des troubles du comportement.....	25
3.1 Séparation maternelle prématurée.....	25
3.2 Privation sensorielle / stimulation sensorielle pauvre.....	25
3.3 Confinement et isolement social.....	26
3.4 Humanisation.....	27
3.5 Alimentation pauvre.....	27
4. Conséquences comportementales.....	27
4.1 Impact sur le comportement maternel.....	27
4.2 Impact sur le comportement général.....	28
4.3 Impact sur le comportement individuel.....	28
4.3.1 Actes moteurs stéréotypés.....	28
a) Stéréotypies associées à la privation.....	29
b) Stéréotypies dues au confinement.....	30
4.3.2 Autres comportements anormaux.....	31
4.4 Impact sur la sociabilité.....	32

4.4.1 Déviation du comportement social	32
4.4.2 Déviation du comportement sexuel	34
4.5 Impact sur le bien-être physique et psychologique	35

DEUXIÈME PARTIE : Méthodes d'étude du comportement des chimpanzés37

I.	<u>L'étude du comportement</u>	38
II.	<u>Techniques d'observation</u>	40
	1. Observation systématique	40
	2. Unités de conduite et leur segmentation	41
	2.1 Unités de conduite	42
	2.2 Unités de temps	44
	2.3 Description des unités.....	45
	2.4 Elaboration de définitions.....	46
	2.5 Division et regroupement d'unités	47
III.	<u>Elaboration des définitions de conduites : l'éthogramme</u>	49
	1. Concept de l'éthogramme.....	49
	2. Catalogue de conduites	50
	3. Propriétés de l'éthogramme	51
	4. Types d'éthogramme	51
	5. Phases d'élaboration d'un éthogramme.....	52
IV.	<u>Quantification de la conduite</u>	53
	1. Mesures des unités de conduites.....	53
	2. Mesures du catalogue de conduites	56
V.	<u>Techniques d'enregistrement observatoire</u>	58
	1. Concepts basiques.....	58
	2. Sélection des sessions d'observation	60
	3. Règles d'échantillonnage.....	61
	4. Règles d'enregistrement	62
	5. Obtention des mesures de conduites.....	67
	6. Matériel et équipement pour l'enregistrement des données	68
VI.	<u>Concordance entre observateurs</u>	71
	1. Fiabilité, précision, validité	71
	2. Types de concordance entre observateurs	73
	3. Indices de concordance globale	75
	4. Indices de concordance locale	78
VII.	<u>L'observateur en tant que chercheur</u>	80
	1. Caractéristiques de l'observateur.....	80
	2. Problèmes provoqués par l'observateur.....	81
	3. Formation et entraînement des observateurs	81

VIII.	<u>Analyse de données</u>	81
	1. Dimensions basiques d'analyse	81
	2. Design séquentiel	82

TROISIÈME PARTIE : Procédés de réhabilitation et resocialisation des chimpanzés captifs..... 85

I.	<u>Préparation à la réhabilitation</u>	86
	1. Structures de réhabilitation	87
	1.1 Systèmes de cages	87
	1.2 Système des îles	87
	1.3 Système d'enclos électrifié	87
	2. Formation du personnel	88
	3. Préparation des chimpanzés à réhabiliter.....	88
	3.1 Introduction d'un primate importé	88
	3.2 Examen des animaux à la réception, avant introduction	89
	3.3 Quarantaine.....	89
	3.4 Préparation physique et psychologique à la réhabilitation	90
II.	<u>Réhabilitation et resocialisation</u>	92
	1. Socialisation et intégration d'un individu dans un groupe	92
	1.1 Définitions	92
	1.2 Etapes de socialisation.....	93
	1.3 Activités sociales	93
	1.4 Intégration d'un individu dans un groupe.....	94
	1.4.1 Etapes d'intégration	95
	1.4.2 Cas du jeune chimpanzé.....	97
	1.4.3 Cas de chimpanzés adolescents et adultes	98
	2. Enrichissement environnemental.....	99
	2.1 Enrichissement social	101
	2.2 Enrichissement physique	102
	2.2.1 Enrichissement inanimé « actif »	102
	a) Les jouets	102
	b) Les outils de fourragement	103
	c) Enrichissement structurel.....	105
	2.2.2 Enrichissement inanimé « passif »	106
	a) Enrichissement visuel	106
	b) Enrichissement avec un miroir	106
	c) Enrichissement auditif.....	107
	d) Enrichissement olfactif	107
	2.3 Enrichissement alimentaire.....	108
	3. Interventions humaines	109
	3.1 Programme « Animal Training ».....	110
	3.2 Contrôle de la pathologie.....	111

III.	<u>Suivi de la réhabilitation et de la resocialisation</u>	111
	1. Méthodes de suivi	112
	2. Evaluation du bien-être.....	114
	2.1 Bien-être physique, bien-être psychologique	114
	2.2 Approche théorique du bien-être des primates captifs	114
	2.3 Approche pratique du bien-être des primates captifs	116
	CONCLUSION	119
	BIBLIOGRAPHIE	121
	ANNEXES	133

LISTE DES ANNEXES

Annexe I – Cartes de répartition géographique des espèces de grands singes en Afrique et des différentes sous-espèces de chimpanzés

Annexe II - Ethogramme des troubles comportementaux les plus fréquemment observés chez les primates non humains de l'ancien monde en captivité

Annexe III – Exemple d'éthogramme utilisé à la Fondation Mona

TABLE DES ILLUSTRATIONS

LISTE DES GRAPHIQUES

- Graphique I.** Entropie basée sur la fréquence pour les unités de conduite du tableau 58
Graphique II. Entropie basée sur la durée pour les unités de conduite du tableau 58

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau I.** Classification taxonomique du chimpanzé commun 12
Tableau II. Catégorie de menaces pour chacune des sous-espèces de chimpanzé
(Pan troglodytes) 14
Tableau III. Description des comportements stéréotypés de privation les plus fréquents 29
Tableau IV. Exemple hypothétique de mesures d'un ensemble d'unités de conduite
dans une espèce de primates..... 56
Tableau V. Exemple d'enregistrement continu combiné avec l'enregistrement focal 63
Tableau VI. Exemple d'échantillon momentané combiné avec l'échantillonnage focal..... 64
Tableau VII. Exemple d'échantillon un-zéro combiné avec l'échantillonnage focal 65
Tableau VIII. Exemple de feuille d'enregistrement utilisée à la Fondation Mona 69
Tableau IX. Formules des variances utilisées pour le calcul du coefficient
intraclasse de Berk 76
Tableau X. Fréquences de la conduite « agression » obtenues par quatre
observateurs indépendants, en observant simultanément un groupe
de cinq individus 77
Tableau XI. Calcul des variances pour le coefficient de Berk,
appliqué aux données du tableau X..... 77
Tableau XII. Exemple d'un tableau de concordance point par point par
rapport à toutes les conduites 78
Tableau XIII. Exemple de tableau de concordance point par point vis-à-vis
de la conduite « agression » 80
Tableau XIV. Marqueurs comportementaux du bien-être psychologique
chez les primates captifs..... 115

LISTE DES CARTES

- Carte I.** Carte de répartition géographique des espèces de grands singes en Afrique 23

LISTE DES PHOTOS

- Photo I.** Utilisation de bâtons pour pêcher des termites dans la termitière artificielle..... 23
Photo II. Cages d'association pour chimpanzés de la Fondation Mona 96
Photo III. Tableau en toison de mouton permettant des activités de fourragement..... 104
Photo IV. Exemple de tuyaux utilisés pour l'enrichissement alimentaire 108
Photo V. Exemple d'utilisation du tuyau par un chimpanzé de la Fondation Mona..... 109

LISTE DES DOCUMENTS

- Document I.** Exemple de flux de conduite et sa segmentation 43
Document II. Schéma des périodes d'étude et des sessions d'observation 59
Document III. Session d'observation divisée en intervalles..... 64

LISTE DES FIGURES

- Figure I.** Hiérarchie des règles d'échantillonnage et des règles d'enregistrement..... 67

INTRODUCTION

Quand un chimpanzé est retiré de son environnement naturel et est placé en captivité, il fait l'expérience d'une variété de conditions « contre nature » qu'il ne rencontrerait pas dans la vie sauvage. En effet, l'environnement en captivité implique des regroupements sociaux gérés par l'homme, est restreint, relativement prévisible, situé dans un climat différent de celui d'origine, et est parfois dépourvu de stimuli environnementaux. Ces déviations par rapport à l'environnement naturel dans lequel l'animal a vécu peuvent avoir un impact négatif sur le bien-être physique et psychologique d'un animal.

Dans les sanctuaires pour chimpanzés, la plupart des animaux recueillis sont généralement victimes de troubles physiques et psychologiques et ne peuvent pas être relâchés directement dans leur milieu d'origine : ils sont asociaux, ce qui les rend incompatibles avec la vie en groupe. Le but pour ces centres est donc de les réhabiliter et les resocialiser, afin de permettre aux animaux de vivre une vie pleine et stable, en recevant les soins et stimuli dont ils ont besoin pour exprimer les comportements spécifiques de leur espèce (Farmer, 2002).

Lors de l'introduction d'un nouveau chimpanzé dans un groupe en vue de le réhabiliter et de le resocialiser, il convient d'étudier l'évolution de cet animal dans son nouveau groupe, afin d'observer s'il développe des comportements caractéristiques de bien-être, ou au contraire, si ce nouvel environnement ne lui convient pas, des troubles comportementaux.

Une bonne connaissance du comportement biologique des chimpanzés sauvages est indispensable pour évaluer quels éléments sont nécessaires à l'expression des comportements naturels, et donc au bien-être de ces individus. Il est également essentiel d'identifier les éléments qui causent des perturbations dans le comportement de l'animal, afin d'intervenir et d'offrir des conditions propices de réhabilitation et resocialisation.

Pour ce faire, il est fondamental de connaître les différentes méthodes d'observation afin de savoir comment observer ces animaux - Que faut-il regarder ? Qu'est-il important de noter ? Quand ? - et obtenir des données fiables et interprétables, les analyser, et pouvoir mettre en œuvre des solutions adaptées pour maintenir ces chimpanzés dans des conditions de vie optimales.

Dans ce travail, nous chercherons à expliquer en quoi consistent l'étude comportementale, et la réhabilitation et resocialisation des chimpanzés. Pour cela, nous présenterons tout d'abord des données générales concernant cette espèce en insistant sur le comportement social, et nous nous poserons la question des besoins et du bien-être du chimpanzé captif.

Comment reconnaître un chimpanzé « satisfait » des conditions qu'on lui impose ? Et comment reconnaître l'inverse ? Les troubles comportementaux constituent un gros problème dans les refuges de primates. Nous détaillerons ceux que rapporte la littérature relative au sujet.

Par la suite, nous développerons les méthodes d'observation du comportement des chimpanzés. En effet, l'étude de la conduite peut être abordée en recourant à divers procédés :

cette thèse vise donc à présenter un éventail des techniques, des termes et des problèmes propres au travail de l'observateur.

Nous terminerons ce travail en expliquant comment réhabiliter et resocialiser un chimpanzé, en présentant les différentes étapes à suivre.

Au cours de ma formation, j'ai eu la chance d'intégrer l'équipe de recherche du centre de récupération de primates de la Fondation Mona, en Espagne. Ce centre recueille des chimpanzés et macaques abandonnées et/ou maltraités, et participe à la réhabilitation, la resocialisation et la déshumanisation de ces primates, dans le but d'offrir à ces animaux une situation de bien-être optimale. J'intégrerai donc dans cette thèse des exemples tirés de mon stage à Mona.

PREMIÈRE PARTIE

Données générales sur les chimpanzés

I. Présentation des différentes sous-espèces de chimpanzés

1. Classification

Le chimpanzé, ou *Pan troglodytes*, est une espèce appartenant à l'ordre des primates, au sous-ordre des Simiens, à l'infra-ordre des Catarrhiniens, ou *Singes de l'Ancien Monde*, et à la famille des Hominidés. Les chimpanzés sont l'espèce de grands singes la plus apparentée à l'homme : les deux espèces partagent une grande partie de l'ADN (The Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium, 2005).

Historiquement, trois sous-espèces de chimpanzés ont été reconnues (Groves, 2001 ; Napier et Napier, 1967) : le chimpanzé d'Afrique occidentale (*Pan troglodytes verus*), le chimpanzé d'Afrique centrale (*Pan troglodytes troglodytes*), et le chimpanzé d'Afrique orientale (*Pan troglodytes schweinfurthii*). Cependant, de récentes études sur l'ADN soutiennent l'idée de considérer le chimpanzé du Nigeria comme une sous-espèce à part (*Pan troglodytes vellerosus*) (Gonder *et al.*, 1997 ; Vigilant, 2003). Actuellement, il a même été proposé de changer sa nomenclature en *Pan troglodytes ellioti* (Oates *et al.*, 2009a).

Enfin, il a été proposé récemment de subdiviser la sous-espèce *P.t. schweinfurthii* en deux populations : celle du Nord, qui correspondrait à l'actuelle *P.t. schweinfurthii*, et celle du Sud qui correspondrait à une cinquième sous-espèce de chimpanzé appelée *Pan troglodytes marungensis* (Groves, 2005a ; Woods Hole Research Center, 2009).

Tableau I. Classification taxonomique du chimpanzé commun (Groves, 2005a)

Règne	Animal
Embranchement	Chordés
Classe	Mammifère
Ordre	Primates
Sous-Ordre	Simiens
Infra-Ordre	Catarrhiniens
Famille	Hominidés
Genre	Pan
Espèce	troglodytes
Sous-espèce	<i>schweinfurthii</i> <i>vellerosus</i> / <i>ellioti</i> <i>verus</i> <i>troglodytes</i>

2. Répartition géographique

Le chimpanzé a une grande, bien que discontinue, distribution dans 25 pays de l'Afrique équatoriale, depuis l'Ouest du Sénégal jusqu'à l'Est de la Tanzanie. Il occupe actuellement 2.342.000 km² (Butynski, 2003). Il s'agit d'une espèce adaptée à vivre dans différents biotopes : forêts pluviales, forêts claires, bosquets en savane, savanes arborées, brousses, forêts de montagne.

On rencontre la sous-espèce *P.t. verus* en Afrique occidentale, depuis le Sénégal jusqu'au Nigeria. La sous-espèce *P.t. vellerosus* se trouve au Nigeria et au Cameroun. La sous-espèce *P.t. troglodytes* a un cercle de distribution depuis le Cameroun jusqu'en République Démocratique du Congo. Enfin, la sous-espèce *P.t. schweinfurthii* se trouve depuis la République Démocratique du Congo jusqu'à l'Ouest de l'Ouganda, le Rwanda et à l'Ouest de la Tanzanie.

L'annexe I présente les cartes de répartition géographique des espèces de grands singes en Afrique, ainsi que la répartition des différentes sous-espèces de chimpanzés.

3. Statut de conservation

Le chimpanzé est l'espèce de grands singes la plus abondante et avec la plus grande distribution, et de nombreuses populations se trouvent dans des aires protégées. Cependant, depuis 1976, il est inscrit dans le *U.S. Endangered Species Act* en tant que primate menacé.

Il est également inscrit en Annexe I et II de la liste CITES (*Convention on International Trade of Endangered Species of Wild Fauna and Flora*) des espèces menacées qui résulte des dispositions prises lors de la Convention de Washington en 1973, qui impose beaucoup de restrictions à son commerce. La majorité des pays africains offre légalement une aide partielle ou totale aux chimpanzés : l'espèce est classée Classe A dans la Convention Africaine de 1969.

Actuellement l'espèce est classée comme menacée d'extinction : ses populations reculent, et on s'attend à ce qu'elles continuent de le faire dans le futur (Oates *et al.*, 2009b). La disparition progressive du chimpanzé en Afrique s'inscrit dans un contexte global de déclin de la faune sauvage africaine et de son habitat.

Dans les trois dernières décennies, une diminution significative de ses populations s'est produite, due principalement à la réduction de la quantité et de la qualité des habitats, en raison de l'expansion des activités humaines.

Compte tenu de ses avancées technologiques et de sa prédominance actuelle sur les autres espèces, l'homme tend à la surexploitation des ressources et se retrouve en compétition avec d'autres espèces pour une même niche écologique.

Ainsi, la survie des populations sauvages de chimpanzés en Afrique est mise en péril par les actions directes de l'homme en tant que prédateur, et indirectes par l'exploitation du milieu dans lequel ce dernier vit.

La croissance rapide de la densité de population dans certaines aires, la propagation de maladies comme Ebola, et l'instabilité politique de certains pays obligent à penser que la réduction des populations de chimpanzés continuera dans les prochaines années.

Tableau II. Catégorie de menaces pour chacune des sous-espèces de chimpanzé (*Pan troglodytes*) (Butynski, 2003). VU : vulnérable ; EN : menacé d'extinction

Espèce et sous-espèce	1988	1996	2000-2002	Nombre total d'individus
Chimpanzé commun <i>Pan troglodytes</i>	VU	EN	EN	235 000
Chimpanzé occidental <i>P. t. verus</i>	EN	EN	EN	38 000
Chimpanzé du Nigeria <i>P.t. vellerosus</i>	-	-	EN	6 000
Chimpanzé central <i>P.t. troglodytes</i>	VU	EN	EN	93 000
Chimpanzé oriental <i>P.t. schweinfurthii</i>	VU	EN	EN	98 000

Le type de menaces est similaire pour les quatre sous-espèces, bien qu'avec de légères variations selon la région. Les experts ont établi les principales menaces en (Oates *et al.*, 2009b) :

- **Destruction et dégradation de l'habitat** causées principalement par le brûlis pour l'agriculture, et par le travail dans les mines de gaz, pétrole et combustible.

Les chimpanzés, de par leur régime alimentaire, sont dépendants des régions de forêt primaire dense où les fruits sont abondants. Par ailleurs, comme nous l'avons vu, les femelles se déplacent d'un groupe à l'autre augmentant ainsi le potentiel reproductif de l'espèce. Des communautés trop petites ou trop isolées peuvent donc souffrir de consanguinité, ce qui diminue le taux de reproduction pourtant déjà faible. De plus, les petites populations sont plus vulnérables aux perturbations de l'habitat, à la chasse, aux épidémies, ce qui conduit souvent rapidement à une extinction totale.

- **Chasse furtive.** Les principales raisons de chasse sont :
 - o Le besoin de nourriture pour l'Homme (« bushmeat » ou « viande de brousse ») : la viande de chimpanzé est plus ou moins prisée selon les coutumes et selon l'abondance d'autres sources de protéines (gibier, poisson). Le chimpanzé est l'une des viandes les plus prisées avec le gorille, d'autres espèces de primates, l'antilope de forêt et le phacochère. Un réseau commercial s'est progressivement créé autour de cette activité, accroissant la pression de chasse infligée à la faune de brousse. Les prélèvements surpassent le taux de renouvellement des ressources fauniques, risquant de faire disparaître de nombreuses espèces animales sauvages (Rose, 1997-1998).
 - o Le commerce d'animaux de compagnie : ce commerce reste une activité secondaire à la chasse mais ses conséquences n'en sont pas moins dramatiques (Donald, 1999). Le chimpanzé paie surtout un lourd tribut aux massacres organisés pour récupérer les jeunes chimpanzés qui sont ensuite soit gardés quelque temps afin d'être engraisés pour la consommation, soit conservés comme amusement pour les enfants du village, soit vendus comme animaux de compagnie à des particuliers ou exportés frauduleusement dans les pays occidentaux.

- Les intérêts médicaux et de recherche scientifique : avec moins de 1% de différence entre leur patrimoine génétique et celui de l'homme, les chimpanzés sont très prisés pour les expérimentations biomédicales. De nombreux médicaments ne peuvent obtenir d'Autorisation de Mise sur le Marché (A.M.M.) qu'après un test ultime chez le chimpanzé. Le chimpanzé reste également un outil recherché, particulièrement dans les études portant sur le VIH, les hépatites ou encore le paludisme.
 - La protection des récoltes dans les villages via des pièges, appâts empoisonnés, filets ou même des chiens.
- **Les maladies** : la principale cause de mort des chimpanzés de Gombe, Mahale et Taï sont les maladies infectieuses, fondamentalement celles qui affectent aussi les humains et qui ont pu être transmises par eux, à travers la recherche et le tourisme. Ces quinze dernières années, la fièvre hémorragique Ebola a causé de nombreuses morts de chimpanzés sur la Côte de Marfil, et des épidémies répétitives se sont produites, occasionnant d'importantes réductions de populations dans certaines régions protégées du Gabon et de la République du Congo.

La disparition des primates pourrait donc avoir de graves répercussions à court terme, compte tenu du fait qu'ils jouent un rôle majeur dans la dynamique des écosystèmes forestiers africains. Ainsi, des prédateurs comme le léopard, le chat doré, les serpents ou les oiseaux de proie sont voués à disparaître de la même manière. Certains spécialistes parlent de « Empty Forest Syndrom », c'est-à-dire d'une forêt où il ne resterait plus que des arbres mais manquant cruellement de grands mammifères. Or, ces mammifères permettent la dissémination des graines dans l'environnement. Ainsi, de nombreuses espèces d'arbres viendront à disparaître, ce qui accélérera encore l'extinction de certains animaux à la biologie très spécifique.

Actuellement, les chimpanzés sont légalement protégés dans la majorité des pays où ils vivent, et de nombreux parcs nationaux se sont créés, bien que de nombreuses populations restent en dehors de ces zones protégées.

II. Généralités

1. Données générales

Le chimpanzé a un développement ontogénétique similaire à celui de l'humain, divisé en plusieurs grandes périodes : enfance, jeunesse, adolescence, maturité. L'espérance de vie moyenne en liberté est de 35 à 40 ans, mais peut atteindre 60 ans en captivité.

Bien que la plupart des chimpanzés soient quadrupèdes, ils peuvent aussi exercer des postures de suspension et la brachiation. Les mâles sauvages pèsent entre 35-70 kg (100 kg en captivité) et les femelles entre 26-50 kg.

Leur taille respective est de 90-120 cm et 66-100 cm. La gestation du chimpanzé est de 8,5 à 9 mois, et la maturité sexuelle débute à partir de 12-13 ans. Les femelles ont une portée tous les cinq ans (Llorente, 2011).

2. Reproduction

Les programmes de conservation des espèces menacées sont largement fondées sur l'espoir de faire se reproduire des individus en captivité et de pouvoir éventuellement repeupler certaines zones avec des animaux « réhabilités » à vivre en milieu sauvage.

En captivité, c'est l'homme qui décide si la reproduction doit avoir lieu, quand et comment. Elle suppose des conditions particulièrement adéquates, des animaux en bonne santé physique et mentale, et logés dans un groupe socialement stable et adéquat. Il faut régler les problèmes sociaux avant de songer à la reproduction : les animaux doivent vivre dans une bonne ambiance sociale.

En captivité, les déviations du comportement sexuel et reproducteur sont observées chez des animaux qui ont subi une expérience de privation sociale (Davenport et Rogers, 1970 ; Capitanio, 1986).

La nature et la fréquence des interactions sociales influencent le comportement reproducteur chez les mâles comme chez les femelles. Les interactions mâle-mâle qui entrent en jeu dans les conflits pour l'établissement et le maintien de la dominance sociale sont essentielles au maintien de concentrations élevées d'androgènes dans le sang, qui sont corrélées avec une bonne performance du comportement sexuel. En l'absence de compétition intrasexuelle suffisante, la libido du mâle est diminuée (Rose *et al.*, 1971).

Les femelles peuvent être affectées de manière similaire. L'absence de comportements intrasexuels chez les mâles entraîne une diminution de la fonction reproductrice des femelles. Les cycles des femelles peuvent devenir irréguliers ou déprimés, ce qui entraîne une baisse globale de la reproduction (Kleiman, 1981).

Les conditions sociales entraînent donc une modification substantielle dans le succès reproducteur des chimpanzés (Wasser et Barash, 1983).

3. Alimentation

Le régime alimentaire des chimpanzés est fondamentalement de type omnivore, et leur diète varie significativement entre les différentes populations et selon les saisons climatiques. Les fruits représentent quasiment la moitié de leur alimentation, mais ils se nourrissent aussi de feuilles, de bourgeons, de la sève d'arbre, mais aussi d'insectes (fourmis, termites), d'oiseaux, d'œufs (Goodall, 1986).

Dans certaines populations, la chair de petits mammifères et autres primates fait partie de leur alimentation, comme par exemple des singes verts (*Cercopithecus aethiops*), des gazelles ou de jeunes antilopes (National Primate Research Center, 2011). L'aire moyenne d'activité est de 12,5km², selon le type d'habitat.

Goodall (1986) estime que les chimpanzés de Gombe en Tanzanie consomment plus de 90 espèces d'arbres et de plantes, plus de 5 types de fruits, et plus de 30 types de feuilles et de bourgeons.

L'alimentation des chimpanzés comprend plusieurs phases. La première est la phase de recherche de nourriture, c'est-à-dire la phase d'exploration active dans le milieu au cours de laquelle les éléments alimentaires sont sélectionnés. Succède à cette phase appétente une phase de consommation de la nourriture. Elle est en générale suivie par une phase de repos, pendant laquelle l'animal digère.

La fonction de nutrition fait partie des besoins primaires à assurer pour les animaux. En captivité, il est fondamental de respecter leur « menu » naturel au risque d'entraîner des troubles physiques (problèmes digestifs, problèmes métaboliques secondaires à des carences, ...) mais aussi des perturbations psychologiques si les singes n'ont pas la possibilité d'exprimer leurs comportements alimentaires naturels. Cela est d'autant plus vrai que l'alimentation et la recherche de nourriture sont les principales activités des singes dans la nature.

D'après Struck *et al.* (2007), les chimpanzés sauvages consacrent de 30 à 60% de leur budget temps journalier à se nourrir et à rechercher de la nourriture. Ils peuvent se déplacer sur de longues distances pour chercher des aliments.

Le confinement entraîne un déficit par rapport au répertoire comportemental normal. Le temps consacré à la recherche de nourriture dans la nature se transforme en temps « libre » pour les animaux captifs. Les primates inoccupés s'ennuient, des comportements stéréotypés peuvent apparaître et les agressions sont plus fréquentes.

Ainsi, l'alimentation considérée dans son ensemble est un facteur de stimulation sensorielle et intellectuelle, et surtout un facteur anti-ennui. La fonction d'alimentation ne doit pas être restreinte à la seule phase de consommation et à son aspect nutritionnel ; elle exige tout un processus qui met en jeu des comportements spécifiques qu'il faut au maximum respecter et tenter de reproduire en captivité.

4. Complexité sociale

Les chimpanzés vivent en communauté : leurs relations sociales sont importantes parce que l'équilibre individuel dépend non seulement des bénéfices qu'apporte la vie en groupe (Kappeler et van Schaik, 2002), mais aussi des bénéfices obtenus des relations sociales spécifiques avec d'autres individus (Aureli et Schaffner, 2002 ; Silk, 2007). Chaque individu tire alors profit de ces relations sociales (Silk *et al.*, 2010a).

L'identité sociale et les interactions affiliatives avec d'autres congénères sont fondamentales pour le bien-être de ces animaux grégaires. Les interactions interindividuelles mettent en jeu des contacts tactiles, des contacts visuels et chez les chimpanzés, une communication non verbale à base de mimiques faciales (utilisation du regard, position des paupières, gestuelle de la bouche, exposition des canines...).

4.1 Structure sociale

Les chimpanzés vivent en communauté de 15 à 150 individus, avec une moyenne de 35 individus, dans des groupes multi-mâles/multi-femelles. Ils vivent dans des structures flexibles de fission-fusion, dans lesquelles des sous-groupes se forment et se déforment continuellement, au gré de la disponibilité de la nourriture, des dangers, de la densité

démographique (Brent *et al.*, 1997). Ils sont assez sédentaires au sein d'un territoire stable, dont la superficie varie suivant le milieu et la nourriture disponible (40 à 60 km²) (Breuil *et al.*, 1993).

Les femelles atteignant la puberté quittent généralement leur groupe d'origine et rejoignent une autre communauté. Ces transferts de femelles permettent d'éviter la consanguinité. Les mâles adultes de communautés différentes s'évitent en général. Cependant, les relations entre communautés de chimpanzés peuvent être très violentes (Brent *et al.*, 1997). Les chimpanzés sont des animaux particulièrement territoriaux qui ne tolèrent pas l'intrusion d'étrangers. Goodall (1986) a rapporté des scènes de batailles sanglantes entre mâles de communautés différentes, allant jusqu'à l'extermination complète d'un groupe.

4.2 Hiérarchie

La plupart des primates sont réunis en groupes sociaux. A l'intérieur de ces groupes, les relations entre les individus sont définies selon des modalités précises, basées sur l'existence d'une hiérarchie sociale avec des relations dominant/dominé nettes. Cette subordination sociale fait partie de leur façon de vivre et ne représente en fait pas forcément un stress pour les subordonnés. Au contraire, avoir une identité sociale et une place précise dans une communauté semblent nécessaire à leur équilibre.

Les relations de dominance-subordination chez les chimpanzés sont exprimées par des halètements et des grognements chez les individus subordonnés dans chaque dyade (Muller et Wrangham, 2004).

L'individu alpha, le plus souvent un mâle, a la première place et jouit de nombreux privilèges (priorité alimentaire et choix des partenaires sexuel(le)s). Des conflits peuvent apparaître au sein du groupe. Le mâle ou femelle alpha autoritaire agit comme un véritable médiateur impartial et use de différentes stratégies pour maintenir la cohésion sociale, dans l'intérêt de la communauté.

Chez les chimpanzés, le support agonistique joue un rôle dans l'augmentation ou le maintien du rang de dominance sociale, et permet d'augmenter la probabilité de parvenir à la paternité, indépendamment des effets du rang social (Gilby *et al.*, 2013).

4.3 Un besoin de communication important

La communication est fondamentale pour vivre en société et est, par conséquent, très développée chez les chimpanzés. La communication peut se définir comme un processus dans lequel un émetteur utilise des signaux spécialement désignés ou des manifestations pour modifier le comportement d'un récepteur (Krebs et Davies, 1993). Elle n'est fonctionnelle que si elle génère une réponse de la part du récepteur.

Chez les chimpanzés, la communication visuelle est particulièrement développée. Les signaux visuels sont une composante importante du comportement des primates pour faire passer des messages aux congénères. La gestualité et les mimiques faciales représentent des modes de communicatifs essentiels.

Les signaux auditifs sont également utilisés fréquemment. Ces signaux sont intéressants pour la communication à distance. Cela permet la transmission d'une grande quantité d'informations selon la fréquence, le volume sonore, le ton ; le signal est modifiable très rapidement. Les chimpanzés peuvent utiliser des signaux vocaux et des signaux non vocaux (chimpanzé qui frappe le sol avec les mains ou des bâtons). Ils ont un appareil auditif bien développé pour une réception efficace de tous ces signaux.

La régulation de l'utilisation de l'espace se fait par le biais de vocalisations. Ces cris ont une bonne pénétration dans le milieu forestier (jusqu'à 1km) en raison de leur fréquence inférieure à 1kHz, de leur durée et de leur répétitivité. Les chimpanzés effectuent de la communication verbale en produisant des 30 cris différents (Whiten *et al.*, 1999).

4.4 Relations maternelles

Les chimpanzés sont « des espèces porteuses » : les petits restent en contact physique constant avec leurs parents pendant les premiers stades de développement infantile. Ils passent les cinq premières années de leur vie quasiment inséparables de leur mère (Brune *et al.*, 2006).

La majorité des primates a la capacité de former et de maintenir des liens sociaux de longue durée avec des individus connus. Dès la naissance, la relation mère-enfant est très forte et des troubles psychologiques et physiologiques apparaissent rapidement si ce lien particulier est rompu.

Certains adultes créent également des relations d'affinité particulières entre eux, proches de relations filiales ; là encore, toute perturbation de ces contacts a des conséquences sur l'équilibre et la santé des partenaires. La présence immédiate de leurs compagnons particuliers peut être un facteur déterminant pour leur bien-être.

4.5 Conduite ludique

Composante essentielle de la vie sociale des primates, le jeu a des fonctions multiples. La première expérience du jeu se fait avec la mère. Progressivement, le jeune s'éloigne de celle-ci et joue avec d'autres jeunes. Au cours des luttes, des poursuites et des sauts, le petit singe apprend à contrôler ses agressions, à respecter les rapports de dominance établis, à participer à la cohésion du groupe social. C'est un entraînement à la vie future.

Au cours du jeu, se fait également la découverte de l'univers dans lequel il évolue, par l'exploration et la manipulation des composantes du milieu. Il apprend à utiliser, à tester et à maîtriser ses capacités physiques. Chez les chimpanzés, c'est au cours du jeu que se créent des liens qui persistent toute la vie (Goodall, 1986).

4.6 Grooming

Le grooming, ou épouillage mutuel, est au cœur de la vie de relation des chimpanzés. Il a été particulièrement étudié car il reflète l'état social du groupe : il représente une activité importante pour entretenir les liens entre les chimpanzés d'un groupe.

Le grooming offre des avantages à la fois hygiénique (retrait d'ectoparasites : Akinyi *et al.*, 2013) et psychologique (diminution du stress : Shutt *et al.*, 2007 ; Kaburu *et al.*, 2012). Il peut cependant avoir des inconvénients pour celui qui épouille, incluant la diminution de la vigilance (Mooring et Hart, 1995), la diminution du temps de repos (Dunbar, 1992) et l'exposition aux maladies (Nunn et Altizer, 2006), bien que certains auteurs aient montré que ces inconvénients soient négligeables (Schino et Aureli, 2009).

Le grooming représente une forme de communication tactile marquée d'une importante fonction sociale. Plus une espèce est évoluée, plus elle consacre de temps au grooming, et moins elle enregistre de conflits internes. En effet, l'arrachage du poil produit une légère douleur qui déclenche la libération de beta-endorphines (Keverne *et al.*, 1989) qui inhibent les hormones du stress et entraîne une diminution de la fréquence cardiaque à la fois chez le toiletteur et chez celui qui est toiletté. Il permet donc l'évacuation des tensions au sein du groupe.

Entre deux mâles qui maintiennent de bonnes interactions sociales, le risque d'agression est bas. Néanmoins, après un conflit, l'agresseur et la victime tendent à être plus anxieux (Aureli et Smuçny, 2000), en particulier lorsqu'ils ont précédemment montré un haut niveau de conduite affiliative (Kutsukake et Castles, 2001).

Le subordonné peut approcher le dominant en adoptant des postures de soumission : le grooming sert alors à apaiser les deux parties (Koyama *et al.*, 2006). La tendance à la réconciliation chez les chimpanzés sauvages est faible : 12-16% contre 27-35% en captivité (Kutsukake et Castles, 2004).

Les chimpanzés de haut rang social peuvent demander du grooming de la part des individus moins haut placés, offrant alors de la tolérance en échange du grooming (Schino, 2001 ; Watts, 2002). Lors de compétition intra-groupe pour accéder à la dominance, les mâles ayant de fortes affinités utilisent plus fréquemment le grooming, permettant un réconfort mutuel lorsque les agressions se multiplient autour d'eux (de Waal, 1982).

La perte d'un individu clé (maladie, prédation, violence létale – Newton-Fisher et Thompson, 2012) peut briser des interactions sociales existantes ou déstabiliser les rangs hiérarchiques (Way *et al.*, 2008 ; Cheney et Seyfarth, 2009). Pendant la période d'étude de Kaburu *et al.* (2013), une phase de taux élevé d'agression et d'instabilité dans la hiérarchie des mâles a fait suite à la mort du mâle alpha.

Une relation négative significative a été démontrée entre le taux d'agression entre mâles adultes et la durée des épisodes de grooming (Kaburu et Newton-Fischer, 2013), ce qui suggère que la durée des épisodes de grooming est médiée par le risque d'agression. Les chimpanzés semblent capables de moduler le grooming dans le but de réduire le risque de devenir des victimes d'agression ; lorsque ces agressions diminuent, les chimpanzés émettent des épisodes de grooming plus longs (Kaburu et Newton-Fischer, 2013).

Les chimpanzés montrent une variété de comportements coopératifs, incluant le grooming, la chasse, le partage de viande, les alliances et coalitions. Une telle coopération entre les mâles est particulièrement intéressante, étant donné que la ressource primaire qu'ils convoitent tous

(les opportunités paternelles offertes par les femelles ovulantes) n'est pas celle qui peut être aisément partagée (Mitani, 2006). L'épouillage entre mâle et femelle chimpanzés est lié au cycle œstral des femelles. Celles-ci ont généralement tendance à épouiller un mâle de haut rang, qui sera alors son partenaire sexuel (Schino, 2001).

Des études ont montré que les chimpanzés tendent à émettre du grooming de façon réciproque, c'est-à-dire émettent du grooming pour en recevoir en retour (Gomes *et al.*, 2009 ; Newton-Fisher et Lee, 2011). De plus, ils ont tendance à diviser le grooming en plusieurs épisodes (Barrett *et al.*, 2000), dont la durée varie selon les épisodes.

La réciprocité du grooming joue un rôle important dans l'évolution des stratégies de grooming chez les primates (Schino et Aureli, 2010). Cette réciprocité est mise en évidence dans les groupes sociaux où les relations de dominance sont détendues et où les différences dans les parts de ressource sont faibles (Leinfelder *et al.*, 2001).

Les groupes de chimpanzés dans lesquels il existe une différence importante entre les rangs sociaux effectuent moins de grooming de façon réciproque (Balasubramaniam *et al.*, 2012). Les séances d'épouillage sont d'autant plus longues qu'il y a réciprocité. Cette dernière a été démontrée dans des communautés de chimpanzés de l'Est Africain (*P. t. schweinfurthii*) et de l'Ouest Africain (*P. t. verus*) (Mitani, 2009 ; Gomes *et al.*, 2009).

Watts (2000) a mis en évidence que dans la communauté de chimpanzés mâles adultes du Ngogo (Parc National du Kibale, Uganda), la réciprocité de grooming était plus importante entre les individus de même rang social.

Cependant, les données récoltées dans la communauté de chimpanzés mâles de Sonso (Réserve de Budongo, Uganda) en 1994/1995 (Newton-Fisher) ont révélé que les mâles effectuaient du grooming envers les mâles de plus haut rang, mais que la réciprocité de grooming n'était pas plus élevée chez les mâles de même rang (Newton-Fisher et Lee, 2011).

De même, aucune relation n'a été démontrée entre le rang et la distribution de grooming chez les chimpanzés du Parc National de Mahale (Tanzanie) et ceux du Parc National Taï (Côte d'Ivoire) (Gomes et Boesch, 2011 ; Watts, 2000).

Toutefois, Henzi *et al.* (2003) suggèrent que le grooming suit le modèle suivant :

- les individus de haut rang peuvent offrir aux subordonnés une ou plusieurs commodités, autre que le grooming, que les subordonnés ne peuvent pas, ou peuvent dans une moindre mesure, offrir aux dominants (support lors de conflit, tolérance sociale,...) ;
- les individus épouillent principalement les individus plus haut placés dans la hiérarchie qu'eux ;
- les dominants reçoivent plus de grooming qu'ils n'en émettent ;
- les membres du groupe ayant un rang social équivalent effectuent plus de grooming de façon réciproque que ceux ayant des rangs sociaux plus éloignés, c'est-à-dire que la réciprocité de grooming est corrélée négativement avec la distance du rang.

4.7 Stratégies d'apprentissage social et culturel

L'apprentissage social est un procédé fondamental qui a été démontré dans de nombreuses espèces, et qui permet le développement des traditions comportementales (Dindo *et al.*, 2009 ; Perry, 2009). Des études suggèrent que leur maintien est permis par la stratégie d'apprentissage social dite « suivre la majorité » (Rendell *et al.*, 2011).

Ainsi, plus le nombre d'animaux qui réalisent des comportements spécifiques de l'espèce est élevé, plus les individus « naïfs » adoptent ces mêmes comportements, conduisant alors à la préservation de la tradition comportementale. Cet apprentissage présente un intérêt particulier, dans le sens où il se révèle être fructueux sans que les individus dépensent du temps et de l'énergie à des apprentissages de type essai-erreur (Hopper *et al.*, 2011).

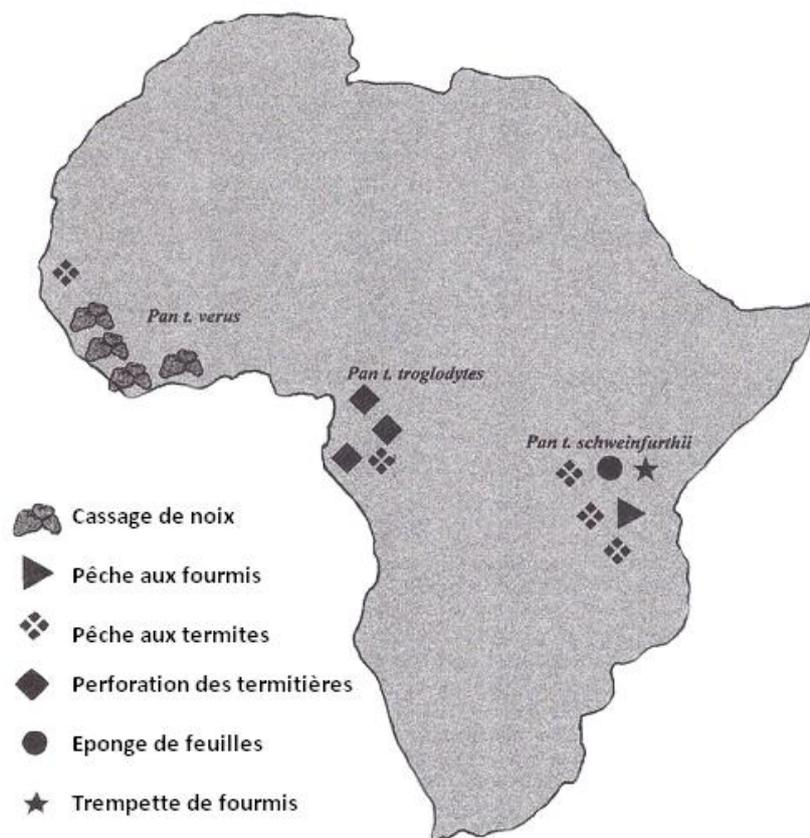
Les chimpanzés sont partisans de cette stratégie parce qu'ils prennent part à des comportements complexes, pour lesquels l'issue à long-terme n'est pas immédiatement évidente, et parce qu'ils vivent dans un système social qui leur offre de nombreuses opportunités d'observer les stratégies des autres (Hopper *et al.*, 2011).

Les chimpanzés montrent une forte tendance, à la fois en milieu sauvage et en captivité, à l'apprentissage social (Hopper *et al.*, 2008), indiquant qu'ils attachent de l'importance aux actions des autres individus du groupe. Hrubesch *et al.* (2009) suggèrent que les chimpanzés sont incapables d'apprendre une stratégie d'apprentissage alternative après en avoir maîtrisé une, et persistent donc à utiliser le comportement appris à l'origine.

Globalement, il a été mis en évidence une série de coutumes culturelles différentes, comme la communication, l'agression territoriale, les stratégies de chasse, les instruments utilisés et fabriqués, la consommation et recherche d'aliments, et l'ingestion de plantes médicinales (Sugiyama, 1997 ; Whiten, et al., 1999 ; Wrangham *et al.*, 1994).

En ce qui concerne les instruments, l'utilisation d'outils est propre à chaque communauté de chimpanzés. Certains auteurs arrivent à identifier jusqu'à 38 communautés de chimpanzés avec mise en évidence de 252 conduites technologiques (McGrew *et al.*, 2005; Sanz *et al.*, 2004) où s'utilisent différents types d'instruments, matières premières et finalités.

L'utilisation d'outils pour obtenir de la nourriture ou des récompenses est un comportement naturel dans cette espèce (Shumaker *et al.*, 2011). La carte I présente les outils utilisés par les chimpanzés selon leur région d'origine.



Carte 1. Outils utilisés par les chimpanzés selon leur région d'origine (Deputte, 1997)

Les chimpanzés modifient et créent même des instruments avec des branches ou des bâtons, qui sont ensuite utilisés pour dessiner, écraser, ramasser et déterrer de la nourriture ou des objets. Ce type de comportement complexe est également clairement documenté sur les chimpanzés captifs, montrant des similitudes dans l'utilisation et la modification des instruments (Sepúlveda *et al.*, 2009).

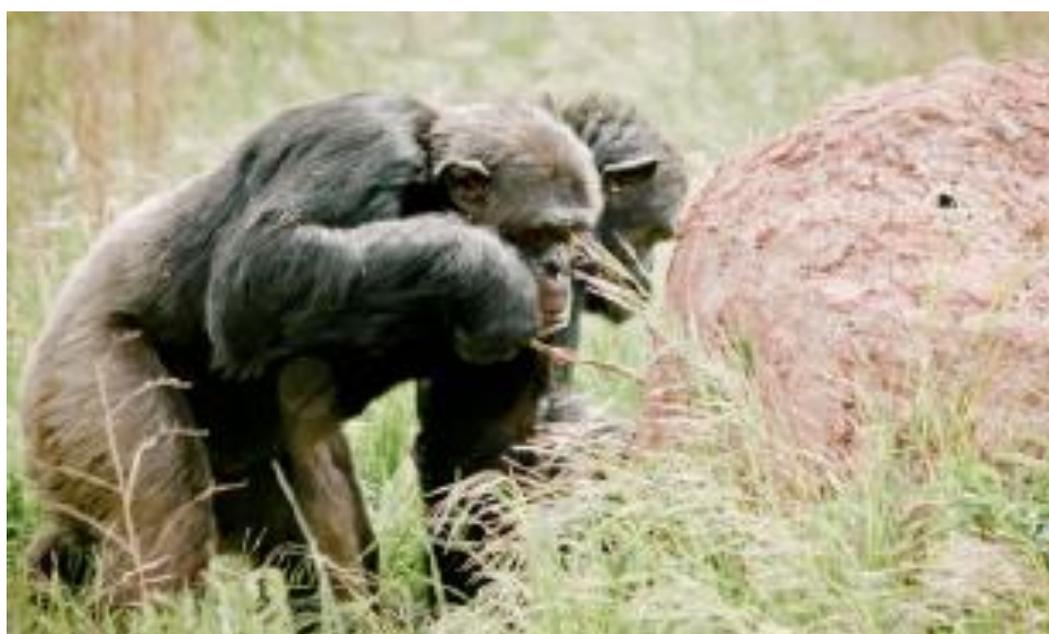


Photo 1. Utilisation de bâtons pour pêcher des termites dans la termitière artificielle. (Source : Fondation Mona)

III. Stress et troubles comportementaux

Les recherches sur le stress ont pris une part importante dans l'évaluation de l'impact des pratiques d'élevage, des protocoles expérimentaux et des conditions environnementales d'un animal maintenu en captivité pour la production agricole, la recherche, l'éducation, le divertissement ou encore en tant qu'animal de compagnie (Wolfensohn et Honess, 2005).

Les conditions de captivité sont connues pour favoriser l'apparition de comportements anormaux dans plusieurs espèces, y compris les primates non humains (Birkett et Newton-Fisher, 2011). Des expériences précoces négatives, comme la séparation maternelle, peuvent sérieusement compromettre l'ajustement comportemental et psychologique des chimpanzés, et mener à des déficiences comportementales liées au stress (Reimers *et al.*, 2007).

1. Définitions

Le stress, d'après Selye (1973), est le résultat d'une interaction de l'animal avec son environnement, par l'intermédiaire de récepteurs. Les réponses au stress sont médiées par la capacité de l'animal à contrôler ce stress, sa durée et son intensité (Weiss *et al.*, 2004). Une exposition répétée à un facteur de stress, et particulièrement à un stress imprévisible et inéluctable, peut conduire les primates non humains à l'impuissance, état caractérisé par l'anxiété, l'inactivité et la néophobie (Weiss *et al.*, 2004), et à des troubles du comportement, qui sont une réponse comportementale adaptative au stress.

Le degré de contrôle des facteurs de stress est influencé par la personnalité de l'individu, comme la hardiesse *versus* la timidité, à son tour influencée par l'historique de l'animal (Capitano, 2004 ; Cavigelli et McClintock, 2003 ; Weiss *et al.*, 2004). Par ailleurs, chez les chimpanzés, le stress peut être modulé efficacement par le support social et par le statut de dominance (Aureli et Schino, 2004 ; Sapolsky, 2005).

2. Facteurs de stress psychologique et comportemental

Le regroupement d'animaux non familiers, le surpeuplement des cages, les luttes pour le territoire ou la hiérarchie, le changement des rythmes biologiques, le manque de contact social (ou à l'inverse le manque de possibilité d'isolement), des changements de régime alimentaire, sont autant de facteurs de stress qui perturbent le comportement des primates.

D'autres facteurs de stress incluent la malnutrition, le parasitisme, les brûlures, la contention physique et chimique, l'agression des femelles par des mâles adultes lors des périodes d'œstrus (Thompson *et al.*, 2010). Un facteur de stress psychosocial est la réorganisation sociale (Clarke *et al.*, 1996 ; Line *et al.*, 1996).

Les troubles comportementaux sont des comportements dits anormaux, parce qu'ils sont anormaux par rapport aux comportements observés chez le chimpanzé sauvage, ou parce que ce sont des comportements normaux mais qui se manifestent à une fréquence anormale chez les chimpanzés captifs (Erwin et Deni, 1979 ; Brune *et al.*, 2006).

3. Étiologie des troubles du comportement

Le développement de troubles comportementaux est généralement associé à un environnement restrictif : environnement social inexistant ou incohérent, privation totale ou partielle de la mère pour un jeune, environnement physique trop simple et ne fournissant pas suffisamment de stimulations, manque d'activités... L'étiologie est multifactorielle (Latham *et al.*, 2008 ; Mason et Rushen, 2006). Ces troubles indiquent une souffrance psychologique (Bradshaw *et al.*, 2009). Ils peuvent être symptomatiques d'une maladie mentale.

3.1 Séparation maternelle prématurée

La déprivation sociale, et plus particulièrement la séparation maternelle, est un facteur de stress majeur chez les primates, ayant pour conséquence le développement de comportements anormaux chez les chimpanzés captifs (Martin, 2002) : de tels événements sont traumatisants psychologiquement, et empêchent les individus d'apprendre des comportements appropriés.

Une recherche récente réalisée dans un sanctuaire Africain a démontré que la majorité des chimpanzés y vivant ne développent pas de comportements anormaux, malgré des expériences négatives dans l'enfance (Wobber et Hare, 2011).

D'autres auteurs mettent en évidence que de nombreux comportements anormaux et signes de détresse psychologique sont irréversibles, et peuvent persister pendant des décennies après l'arrêt de la déprivation (Martin, 2002, 2005 ; Kalcher *et al.*, 2008). Ces troubles persistent à l'âge adulte, non seulement lorsque les animaux ont été privés de leur mère lorsqu'ils étaient très jeunes, mais aussi lorsqu'ils en ont été privés pendant leur adolescence (Kalcher *et al.*, 2008).

Chez des jeunes ayant été séparés de leur mère, les niveaux d'activité normale sont diminués, alors que ceux du répertoire de comportements anormaux sont élevés (Martin, 2005). Cependant, ces troubles comportementaux sont moins marqués lorsque les chimpanzés sont resocialisés et intégrés dans un groupe social (Martin, 2005). Ceci suggère que la vie en groupe, offrant des opportunités de développement de relations sociales appropriées, améliore les effets négatifs des expériences passées (Lutz et Novak (2005).

Le logement en groupe est ainsi le meilleur moyen de lutter contre l'apparition et le développement de comportements anormaux chez les primates (Lutz et Novak, 2005), en dépit du manque de consensus envers les raisons de ce type de comportement (Hosey, 2005).

3.2 Privation sensorielle / stimulation sensorielle pauvre

La mère, au cours des soins qu'elle procure à son enfant, lui apporte de nombreuses stimulations sensorielles. Les jeunes primates séparés de leur mère développent alors des comportements stéréotypés, qui semblent jouer un rôle dans l'auto-stimulation dans un contexte d'absence d'enrichissement adéquat, ou sont un moyen de faire face au stress (Brune *et al.*, 2006 ; Birkett et Newton-Fisher, 2011 ; Bradshaw *et al.*, 2008 ; Wobber et Hare, 2011 ;

Reimers *et al.*, 2007). Plus la séparation maternelle a lieu tôt et plus la vie en captivité est prolongée, et plus les aberrations comportementales sont élevées (Warniment et Brent, 1997).

Dans un environnement improductif, comme c'est souvent le cas en captivité, l'animal se trouve en manque de stimulations sensorielles par manque de complexité physique. Conséquence inéluctable : il s'ennuie. Il peut alors répondre au stress d'une manière complètement inhabituelle, par exemple par l'expression de comportements stéréotypés.

Ces comportements peuvent se développer comme une stratégie adaptative dont le rôle est de compenser les stimulations réduites. Ils semblent permettre le maintien d'un certain degré d'homéostasie et d'éthostasie en augmentant le niveau des stimulations par l'auto-stimulation dans l'isolement.

3.3 Confinement et isolement social

En captivité, les primates peuvent souffrir d'isolement de plusieurs façons : cela peut être un événement bref associé à l'élevage ou aux aspects pratiques vétérinaires, ou à plus long terme en étant logé individuellement, avec ou sans contact sensoriel avec des congénères (Honest et Marin, 2006a). L'isolement social à un jeune âge peut engendrer chez les chimpanzés le développement d'une variété de comportements anormaux qui peuvent par la suite persister (Brune *et al.*, 2006).

Les chimpanzés gardés en tant qu'« animaux de compagnie » ou utilisés pour des expériences traumatiques de recherche biomédicale dans des conditions de confinement et de relations sociales oppressives, peuvent développer un Complexe de PTSD (Post-Traumatic Stress Disorder), c'est-à-dire des troubles post-traumatiques dus au stress (Bradshaw *et al.*, 2008).

Il a été démontré que les individus qui développent ce type de complexe utilisent l'auto-blessure comme moyen d'auto-apaisement (Luxenberg *et al.*, 2001). En effet, des recherches ont révélé que l'auto-blessure, et notamment la morsure, chez les chimpanzés captifs est communément dirigée vers des points corporels associés à des points d'acupuncture analgésiques (Novak, 2001).

Les comportements anormaux dus au confinement sont la conséquence directe du confinement, par définition. Par exemple, la coprophagie est une conséquence secondaire du confinement : si la cage n'est pas construite de façon à évacuer immédiatement les excréments, ceux-ci deviennent une partie intégrante du milieu de vie et attirent l'attention de l'animal.

Plus la privation sociale est complète et prolongée, plus les effets sur le comportement sont dévastateurs (Harlow et Harlow, 1962). La possibilité de contacts visuels et auditifs avec des individus de même espèce, sans contact tactile, ne semble pas diminuer significativement le degré de troubles comportementaux chez les chimpanzés en cage individuelle (Walsh *et al.*, 1982). Un primate isolé dans une cage individuelle est privé de la possibilité de toilettage social qui joue un rôle anti-stress dans les groupes, après les moments d'intense excitation.

Enfin, le confinement solitaire et la privation maternelle précoce peut mener à des personnalités plus timides, à moins d'activité sociale, moins de dominance et plus de susceptibilité au stress chez les chimpanzés orphelins (Reimers *et al.*, 2007).

3.4 Humanisation

Les interactions avec l'homme sont parfois un substitut indispensable (élevage des animaux séparés de leur mère), mais peuvent être à l'origine de difficultés à interagir avec des primates de même espèce, et créer une dépendance importante vis-à-vis de l'homme. En effet, la dépendance vis-à-vis du contact humain après un certain âge peut potentiellement compromettre l'indépendance émotionnelle, nutritionnelle et sociale d'un individu, et faire obstacle à une intégration sociale appropriée avec des congénères (Riedler *et al.*, 2010).

Par ailleurs, dans le cas de zoos, les recherches ont démontré que de manière générale, le contact chronique avec les humains est stressant pour les animaux (Hosey, 2000). Pendant les visites, il a été mis en évidence que les niveaux d'agression envers les visiteurs sont élevés (Fa, 1992).

3.5 Alimentation pauvre

En captivité, les désordres alimentaires, comme la coprophagie et la régurgitation, sont associés avec le régime alimentaire : l'insuffisance de fibres dans la ration ou le manque d'opportunités de fourragement, incitent aux comportements alimentaires anormaux. Ces désordres sont également associés avec la privation sociale et le manque de stimulation adéquate (Walsh *et al.*, 1982).

4. Conséquences comportementales

Le stress peut se manifester à travers un éventail de symptômes allant du physiologique (fréquence cardiaque, pression artérielle et/ou taux de corticostéroïdes élevés) au comportemental (arrachement de poils, auto-lésion, ...) (Honest et Marin, 2006a).

Les troubles comportementaux des primates ne sont pas toujours pris en considération. Il faut observer régulièrement un animal pour voir s'il développe ce genre de comportements. En plus de ces stéréotypies, les chimpanzés captifs ont souvent des difficultés à se socialiser avec des congénères une fois réintroduits dans un groupe de chimpanzés (Brune *et al.*, 2006 ; Kalcher *et al.*, 2008 ; Martin, 2002). Cela conduit à une diminution du niveau de jeu et de grooming, et en l'absence ou développement de comportements sexuels anormaux.

4.1 Impact sur le comportement maternel

Il a été démontré que la privation sociale et plus particulièrement la séparation maternelle, sont des facteurs qui entrent dans le développement de comportement anormal chez les chimpanzés en captivité (Birkett et Newton-Fisher, 2011). Ils influent sur le développement psychologique et émotionnel de l'individu, provoquant des altérations du comportement et des difficultés lors d'établissement d'interactions sociales.

La réponse comportementale à la séparation physique d'avec la mère s'exprime chez le jeune selon plusieurs phases distinctes : c'est d'abord une réponse de protestation. Une phase d'hyperactivité, d'agitation est évidente chez la plupart des espèces de primates où les soins maternels continus sont la norme. Une période de désespoir, de dépression, est ensuite observée. C'est une phase d'hypoactivité qui se caractérise par une baisse de la locomotion et des jeux. Le jeune peut se tenir recroquevillé dans un coin, c'est-à-dire dans une position de retrait, ou pas. Cette période est variable selon l'espèce considérée, et selon le milieu de transfert après séparation.

La réponse à la séparation chez les jeunes élevés avec des substituts de mère est très différente (Capitano, 1986). Il semblerait que la réponse à la séparation soit très liée à la faculté pour le jeune de faire face à son nouvel environnement, c'est-à-dire qu'elle dépend de l'expérience antérieure.

La réponse de la mère à la séparation est souvent caractérisée par de l'agitation et de la détresse. La propre expérience de la mère quand elle était enfant a un effet important sur l'expression ultérieure d'un comportement maternel approprié.

Davenport (1979) montre que des femelles chimpanzés qui ont vécu plus de 18 mois avec leur mère sont plus compétentes que des femelles ayant passé moins de temps au contact maternel. Les « mauvaises mères » ne savent pas porter leur enfant : elles le tiennent souvent la tête en bas. Elles ne manifestent aucune inquiétude quand leur bébé crie. Elles ne le laissent pas téter, le repoussent sans précaution. Parfois, elles le laissent traîner sur le sol, malgré ses cris. Certaines mères font du mal à leur enfant, et il arrive qu'elles le tuent.

4.2 Impact sur le comportement général

L'élevage dans l'isolement social favorise le développement d'une attitude passive face à la nouveauté, ce que montrent la réduction de l'activité et de l'exploration et l'augmentation des comportements auto-dirigés dans les situations nouvelles. Une dépression et un repliement sur soi peuvent apparaître chez de jeunes singes après un isolement social. D'autres peuvent au contraire devenir hyperagressifs et difficiles à manipuler (Fox, 1986).

Les effets de la privation sociale sont néfastes sur tous les aspects du comportement. En l'absence de partenaires sociaux, un singe se trouve en situation de stress physiologique et psychologique. L'isolement social doit donc être à tout prix évité pour un primate en captivité. L'environnement de captivité doit être le plus complexe possible.

4.3 Impact sur le comportement individuel

4.3.1 Actes moteurs stéréotypés

Plus de 85 millions d'animaux captifs dans le monde réalisent des comportements stéréotypés, traditionnellement définis comme actes moteurs répétitifs, invariables et sans fonction apparente (Mason et Latham, 2004). Ces comportements sont éthiquement inquiétants, puisqu'ils sont statistiquement associés à un environnement, des traitements et/ou des régimes alimentaires inadaptés, causant du mal-être chez l'individu concerné (Mason et

Latham, 2004). Ils peuvent également indiquer un dysfonctionnement du prosencéphale basal (Lewis *et al.*, 2007).

Ces comportements apparaissent en général tôt et persistent à l'âge adulte. Ils se manifestent à une fréquence élevée pendant une période de temps relativement longue (au moins plusieurs mois). Elles engagent peu d'interactions avec les composantes de l'environnement.

L'étude menée par Davenport (1979) sur les chimpanzés a montré que le temps consacré aux stéréotypies diminue avec l'âge, alors que le nombre de façons de les exprimer augmente, ceci jusqu'au milieu de l'enfance. Chez les animaux élevés dans la privation, pendant la deuxième année de vie, les trois-quarts de l'emploi du temps de la journée sont consacrés aux stéréotypies.

D'après la classification de Capitanio (1986), on peut classer les stéréotypies en deux groupes : celles associées à la privation et celles dues au confinement.

a) Stéréotypies associées à la privation

Ce sont des comportements dirigés vers soi ou auto-dirigés. Ils sont clairement reconnus comme pathologiques s'ils se manifestent chez les animaux sujets à diverses formes de privation en phase précoce du développement, en particulier la privation sociale. Une description des stéréotypies les plus fréquemment observées est donnée dans le tableau III.

Tableau III. Description des comportements stéréotypés de privation les plus fréquents (Capitanio, 1986 ; Davenport, 1979 ; Walsh *et al.*, 1982)

Self claspng	Peut être traduit par « auto-agrippement ». L'animal empoigne une partie de son corps avec ses mains ou ses pieds (jambes, bras, poitrine, tête).
Self orality	Peut être traduit par « auto-succion ». Il s'agit de la succion des doigts ou du pénis.
Self agression	Comportements de nature agressive qui sont dirigés vers le primate lui-même. L'animal se mord (self-biting), se frappe (self-hitting) ou s'accroche à lui-même (self-claspng).
Rocking	Peut être traduit par « balancement ». Il s'agit d'un mouvement moteur en général effectué en position assise : balancements d'avant en arrière par rotation du buste sur les hanches, ou parfois en position quadrupède : tanguage de gauche à droite.
Crouching	Une position dans laquelle la surface ventrale est en contact total avec le substrat.
Saluting	Lever la main pour mettre ses doigts en position ipsi-latérale par rapport à l'œil, ce qui ressemble à un salut, ou comme si l'animal voulait se protéger du soleil. Il est parfois réalisé avec le poing qui s'appuie sur le globe oculaire.
Floating limbs	La jambe de l'animal, qui est assis et passif, se soulève soudain du sol et va finalement reposer sur une autre partie du corps, la tête ou les épaules par exemple.

Ces comportements se manifestent soit isolément, soit selon des combinaisons particulières à un individu donné. L'existence de ce type de comportement est l'héritage d'un manque total ou partiel de différentes composantes physiques ou sociales au cours du développement du

jeune primate, ou lors de l'isolement d'un individu dans des conditions restrictives : absence de la mère, de stimulations sensorielles, physiques ou sociales. Une fois installés chez le primate, ces comportements persistent dans le répertoire comportemental et s'expriment en général dans les situations de grande excitation.

Les comportements dits de « self clasping », « self orality », « rocking » et « crouching » se manifestent souvent chez des enfants à la fois isolés et soumis à des conditions de stress. Par ailleurs, le comportement de « self clasping » fournit une indication d'anxiété généralisée chez les chimpanzés (Ferdowsian *et al.*, 2012). De plus, il a été démontré que le « rocking » a une prévalence plus élevée chez les sujets qui ont été séparés de leur mère dans les premiers mois de vie (Spijkerman *et al.*, 1994).

Le comportement de « self-agression » est souvent rapporté chez les individus ayant eu une expérience sociale précoce négative, chez les individus exposés à un nombre répété d'événements modérément stressants (Novak, 2001), ou chez les chimpanzés élevés par l'homme.

b) Stéréotypies dues au confinement

Selon Berkson *et al.* (1963), ce sont des mouvements répétitifs du corps entier. Ils mettent en jeu la locomotion et se manifestent en réponse à la réduction de la taille de la cage, à la fois chez les animaux privés et des animaux élevés normalement.

La restriction spatiale entraîne une impossibilité de pratiquer une locomotion normale ; les stéréotypies peuvent apparaître comme l'expression d'une activité motrice de substitution (Draper et Bernstein, 1963).

La forme la plus commune des stéréotypies de cage est le « pacing » (« va-et-vient ») c'est-à-dire une locomotion sans direction et répétitive, quadrupède ou bipède, qui peut être accompagnée de mouvements de la tête (« head-tossing ») quand l'animal s'approche d'un obstacle et tourne autour. Le comportement dit de « twirling » (« toupie ») est réalisé dans la position quadrupède, en tournant latéralement autour d'un point fixe, en général un pied. Le « backward flip » (« saut périlleux arrière ») est aussi une stéréotypie due au confinement. Les sauts sur place avec les quatre pattes en même temps (souvent avec une ondulation qui va de la tête au milieu du dos) entrent également dans cette catégorie.

Chez les grands singes, les études faites sur les animaux isolés ont décrit des catégories composites de comportements combinant « rocking », « swaying » (tangage), « twirling » ; les comportements les plus fréquents étant le « rocking » et le « swaying » (Davenport et Menzel, 1963 ; Berkson *et al.*, 1963).

La manifestation de ces comportements stéréotypés de cage peut être associée à un changement de l'environnement s'il n'existe pas d'activité alternative possible. La capacité de l'animal à faire face à la nouveauté (i.e. l'expérience précoce) influencera sa réponse à une modification de l'environnement : les animaux privés socialement auront tendance à adopter une approche passive de leur environnement et répondront plutôt à la nouveauté par des

comportements « auto-dirigés », lesquels sont incompatibles avec des stéréotypes du corps tout entier.

Pour que les comportements stéréotypés de cage se manifestent, il faut que les animaux soient exposés à la restriction spatiale et/ou confinés en logement individuel avant leur maturité, mais après la période pendant laquelle des activités auto-dirigées contre soi persistantes peuvent se développer (« self-clasping », « rocking » et « self-orality »).

L'ennui, c'est-à-dire le manque de stimulations, influence également le développement de ce type de troubles. Le « pacing » serait indicateur d'ennui. Il existe cependant peu de données en ce qui concerne les grands singes.

4.3.2 Autres comportements anormaux

D'autres types de comportements anormaux sont décrits, comme l'automutilation. Il s'agit de l'autodépilation par suite d'un toilettage excessif.

Certains comportements auto-dirigés comme l'autogrooming, le grattage ou le baillement, sont interprétés comme des comportements déplacés indiquant la frustration de l'animal, ou même un état de stress survenant lors de tensions sociales (Kutsukake, 2003).

Des troubles du comportement alimentaire sont décrits : il s'agit d'ingestion d'éléments non alimentaires. Parmi ces troubles on note la trichophagie (ingestion de poils que l'animal arrache sur lui-même), la coprophagie (ingestion d'excréments), l'urophagie (ingestion d'urine). Il arrive que les chimpanzés consomment leurs excréments pendant la saison sèche, au cours de laquelle les denrées alimentaires se raréfient.

La coprophagie est également parfois observée chez les chimpanzés diarrhéiques (Goodall, 1986) : les femelles âgées recherchent de la nourriture non digérée dans les excréments lorsqu'elles n'ont plus la force de grimper aux arbres ou de marcher longtemps. La coprophagie chez le chimpanzé est donc associée dans la nature à des carences particulières et temporaires, au manque de nourriture, au goût d'un individu pour certains aliments (pour manger deux fois cet aliment) ou à un état pathologique (pathologie intestinale). En captivité, toutes ces causes sont également valables, en plus du confinement, qui facilite le contact avec les excréments, et de l'ennui. En captivité, la coprophagie est le comportement anormal le plus répandu (Payne *et al.*, 2008).

La copromanie relève d'un excès d'intérêt porté aux excréments. De nombreux chimpanzés en captivité jouent avec leurs excréments : ils les observent attentivement, les délitent en petits morceaux pour en extraire parfois quelques morceaux de nourriture non digérée qu'ils réingèrent (morceaux de noyaux de mangue, graines,...), les jettent sur l'observateur qui s'approche de la cage, les étalent sur les murs, entre les barreaux... Le « jeu » peut être collectif (peinture à deux sur une paroi de la cage).

Enfin, la régurgitation/réingestion est un comportement anormal observé chez les primates non humains captifs, et particulièrement les gorilles et chimpanzés (Struck *et al.*, 2007). Il

consiste à faire remonter volontairement de l'aliment partiellement digéré depuis l'estomac jusqu'à la bouche, puis à le réingérer. Des recherches sur la régurgitation chez les primates captifs ont révélé que ce comportement résulte de troubles psychologiques (ennui, stress), des conditions de logement (manque de matériel de fourrage, manque de stimulation sociale), ou encore de routine alimentaire (périodes d'alimentation limitée, diète pauvre en fibre, ...).

Il a été montré que les interactions positives avec l'Homme et la mise à disposition de pailles et matériel de forage réduisent le niveau de comportements anormaux de composante orale, tels que la coprophagie ou la régurgitation, mais n'améliorent pas les aberrations au niveau des comportements non-oraux tels que le rocking ou autres stéréotypies (Bloomsmith et Lambeth, 1995 ; Baker, 1997 ; 2004 ; Struck *et al.*, 2007).

L'urophagie est fréquemment observée chez les chimpanzés captifs. Les individus boivent leur propre urine ou celle d'un autre animal. Une mère peut boire l'urine de son enfant. Parfois, chez les chimpanzés, l'un se met bouche ouverte au-dessous de l'autre qui urine. De même que les excréments, l'urine est crachée par certains chimpanzés sur les passants.

Les troubles comportementaux les plus observés chez les chimpanzés en captivité incluent la coprophagie, la régurgitation/réingestion de nourriture, le « rocking » et le « self-clasping » (Birkett et Newton-Fisher, 2011 ; Wobber et Hare, 2011).

Un éthogramme des troubles comportementaux est présenté à l'annexe II.

4.4 Impact sur la sociabilité

4.4.1 Déviation du comportement social

Différentes études ont montré qu'il peut exister des déviations du comportement social chez les primates. La mère joue un rôle majeur dans le développement émotionnel et social de l'enfant. Les autres enfants, ainsi que d'autres membres du groupe (surtout ceux qui ont un lien de parenté avec l'enfant), avec lesquels le jeune entre en contact, jouent également un grand rôle au cours des jeux et des séquences de toilettage. Les modifications du comportement social sont rares chez les animaux ayant été élevés par leur mère. Elles se produisent en général à la suite de la séparation maternelle ou de l'isolement social.

Leurs manifestations sont les suivantes : comportement agonistique inadéquat, absence de relations sociales avec le reste du groupe, désintérêt pour les échanges sociaux... Les modifications du comportement social (en particulier du comportement agonistique) peuvent également être le fait de la surpopulation, selon l'espèce.

Les comportements agonistiques se définissent comme tout acte incluant l'agression (produisant normalement des blessures sur l'individu cible, par exemple attaque ou menace) ou le comportement craintif (réduisant normalement les blessures ou agression, par exemple expression ou posture de soumission) (Anderson, 2010). Au cours d'une agression, l'agresseur menace, vocalise, parade devant sa victime. L'individu agressé, s'il est peureux, signale sa soumission à son agresseur, en s'aplatissant sur le sol, en grimaçant et en émettant

des cris perçants. Quand ceci se produit de façon exagérée dans un groupe, c'est-à-dire s'il y a hyperagressivité ou peur excessive chez un ou plusieurs individus, on parle de troubles du comportement agonistique.

En captivité le groupe est stable : il n'y a pas d'entrée, ni de sortie, si ce n'est les naissances et les décès. Les conséquences en sont l'augmentation des interactions sociales, l'augmentation des risques de conflit et d'agression. L'intensification des interactions sociales est un effet de la captivité où le partenaire social est souvent une source continue et exclusive de stimulations (Fox *et al.*, 1984 ; Williams et Bernstein, 1995).

Les conséquences du confinement sur le comportement social sont majeures : les animaux qui atteignent l'âge de la maturité sexuelle ne peuvent pas migrer, comme le feraient des congénères vivant dans leur habitat naturel (migration des mâles et/ou des femelles), et les partenaires sexuels sont imposés par la sélection de l'homme. Les risques d'agression sont donc augmentés : les rivaux sociaux ne peuvent s'écarter bien loin les uns des autres comme ils le font à l'état sauvage.

De plus, chez ces animaux captifs, la recherche de nourriture a diminué et la migration est absente, le temps « libre » a été comblé par le toilettage, le jeu et des comportements agonistiques. Le comportement agressif est sur-stimulé et les modalités de transfert de l'agression finissent parfois par faire d'un des individus un souffre-douleur. Des modalités comportementales plus calmes et affiliatives peuvent être totalement absentes de certaines relations.

L'hyperagressivité se retrouve souvent chez des animaux adultes mâles qui ont été élevés dans des conditions restrictives. Une attaque sauvage est portée à un degré d'intensité injustifié. Même si l'animal agressé montre sa peur et sa soumission, l'agression continue. Un animal « normal » s'arrêterait.

Les troubles du comportement agonistique sont liés à des désordres de communication et de coordination (Capitaino, 1986). L'élevage dans des conditions restrictives entraîne un retard de maturation des comportements affectifs, ce qui modifierait les mécanismes du comportement agonistique : l'animal serait incapable de moduler son agonisme, parce qu'il est incapable de lire et de répondre de façon appropriée à un signal venant d'un autre animal.

Le problème de l'agression en captivité est l'obstacle majeur dans les tentatives de regroupement. A chaque fois que l'on réunit deux animaux ou plus ensemble, la possibilité d'un conflit violent est à envisager : une situation dans laquelle deux individus désirent la même « chose » en même temps quand cette chose est limitée dans le temps et dans l'espace ou en quantité, ou encore située de telle sorte que les deux n'y ont pas les mêmes possibilités d'accès, entraîne l'apparition d'une compétition qui demande à être résolue par l'établissement d'une dominance hiérarchique.

La possibilité d'agression ne doit pas empêcher le regroupement des primates. Il faut essayer de limiter l'incidence des conflits en organisant les groupes de façon cohérente, en s'inspirant des données récoltées sur le terrain concernant les habitudes sociales de chaque espèce, et en favorisant leur stabilité.

Des jeunes élevés dans l'isolement ne peuvent pas jouer avec d'autres jeunes. Des chimpanzés élevés dans l'isolement social et sensoriel se révèlent, une fois réunis avec des animaux normaux, socialement inaptes : ils jouent peu, ne participent pas au toilettage. Les échanges sociaux avec les autres animaux ne semblent pas les intéresser. Tout se passe comme s'ils perpétuaient leur expérience précoce par un isolement qu'ils s'imposent eux-mêmes (Turner *et al.*, 1969).

L'élevage dans des conditions restrictives produit une timidité et une appréhension profondes et persistantes (refus de participer aux jeux, non réciprocité des interactions sociales), attitude comparable à celle des enfants autistes (ceci dépend du degré de l'autisme), qui ne participent jamais quand on les attrape et ne se débattent pas pour pouvoir s'échapper.

Chez les chimpanzés, l'intégration dans un groupe d'individus normaux apporte souvent une amélioration chez des animaux perturbés (Pfeiffer et Koebner, 1978). L'utilisation d'individus thérapeutes a été préconisée. Les thérapeutes sont des primates ne présentant pas de troubles comportementaux qui sont susceptibles d'apprendre à des individus « perturbés » de même espèce les règles du comportement social spécifique. Cette forme de thérapie a été utilisée chez les macaques rhésus et chez les chimpanzés. Les diverses tentatives ont montré que les mécanismes du comportement social les plus simples sont les plus simples à récupérer (Harlow et Suomi, 1971). Certains troubles s'atténuent avec le temps et l'expérience.

Lors de l'intégration d'un chimpanzé présentant des comportements anormaux dans un nouveau groupe, la formation du groupe social peut augmenter le niveau de comportements anormaux, au moins à court-terme (Fritz, 1986), car les individus doivent s'adapter à une stimulation sociale inconnue.

4.4.2 Déviation du comportement sexuel

Un animal qui présente un comportement sexuel anormal est un animal qui est incapable d'exécuter la position de copulation spécifique à son espèce (Capitano, 1986). Soit le mâle est mal orienté (il monte la tête de la femelle), soit la femelle ne parvient pas à se tenir correctement pour recevoir le mâle (elle s'écroule sous son poids). La monte peut également être correctement réalisée mais incomplète. La femelle se présente et le mâle se masturbe, ou initie une copulation qu'il achève en se masturbant. Des comportements auto-érotiques bizarres peuvent également exister (pratiques bizarres et stéréotypées de masturbation).

Les conditions d'élevage ont une influence sur les troubles du comportement sexuel. Les plus grandes altérations se retrouvent chez ceux qui ont été séparés tôt de leur mère et été élevés dans des conditions de restriction sévère ensuite. Au début de l'âge adulte, les animaux qui ont eu de nombreux contacts avec l'homme sont moins enclins à copuler que les autres. Ils présentent une activité sexuelle encore inférieure à celle observée chez les animaux ayant subi une expérience de privation sociale.

Le sexe des animaux joue également un rôle dans l'apparition de troubles du comportement sexuel. Les mâles sont plus sujets aux déviations du comportement sexuel que les femelles ; il est plus difficile pour eux d'apprendre à l'âge adulte. Même si les types de comportements

moteurs adéquats existent, l'animal semble incapable de coordonner ces comportements dans une séquence normale.

4.5 Impact sur le bien-être physique et psychologique

Un primate qui a subi une privation sociale totale ou partielle pendant les phases précoces de son développement est très susceptible de développer des troubles du comportement. Le facteur majeur est la privation maternelle. Plus la privation est sévère, plus les déficits sont nets. Plus la période de restriction est longue, plus ils sont durables. Plus la privation est imposée tôt, plus les déficits sont grands (Capitaino, 1986). Ces troubles sont difficilement réversibles, mais la réhabilitation partielle reste possible, en particulier chez les chimpanzés.

La pathologie du comportement doit être prise au sérieux. L'existence de troubles comportementaux prouve l'inadéquation des conditions de captivité aux besoins sensoriels, physiologiques et psychologiques de l'animal. Elle suggère que ce dernier se trouve dans un état de mal-être. Une correction s'impose, au nom des principes élémentaires de l'éthique concernant le bien-être des animaux en captivité.

La santé des chimpanzés inclut la santé mentale, importante non seulement pour des raisons d'éthique et d'humanité, mais également pour l'évaluation correcte des protocoles expérimentaux.

DEUXIÈME PARTIE

Méthodes d'étude du comportement des chimpanzés

La science commence avec l'observation, qui peut être considérée comme la méthode la plus ancienne et moderne de saisie de données. Cette affirmation se justifie par la grande évolution de la méthode d'observation ces dernières années.

Le principal objectif de l'observation est la constatation du phénomène qui se tient face à nous, avec la préoccupation d'éviter et de prévenir les erreurs d'observation qui pourraient altérer la perception de ce phénomène ou son expression correcte. Ainsi, l'observation constitue un instrument basique pour arriver à nos objectifs, et reflète un des aspects importants de la méthode scientifique.

Elle est considérée comme une technique scientifique dans la mesure où elle remplit les objectifs de la recherche, elle est planifiée systématiquement (qu'est-ce que l'on observe ? quand et comment ?), elle est contrôlée et mise en relation avec des propositions plus générales, et elle est sujette à des vérifications de validité et fiabilité.

I. L'étude du comportement

Les objectifs de l'étude du comportement peuvent être synthétisés en quatre points (Tinbergen, 1963 ; Dawkins, 2007):

- Enquêter sur les *mécanismes responsables de la conduite* : on analyse les conditions stimulantes, les conditions sociales et environnementales et les mécanismes neurophysiologiques et endocrinologiques qui contrôlent la conduite.
- Connaître le développement de la conduite à travers *l'ontogenèse*, ce qui implique d'analyser les procédés de maturation et d'apprentissage.
- Comprendre la *fonction adaptative* de la conduite et sa relation avec le milieu de l'individu, c'est-à-dire déterminer comment la conduite contribue à sa survie. Pour cela, il est nécessaire de faire des recherches sur les conséquences sociales et écologiques de la conduite, en particulier celles qui sont responsables de la capacité de survie des individus, et d'étudier les conséquences de la conduite sur l'ajustement individuel et sa signification pour la population.
- Connaître le statut comparatif de la conduite, sa *signification évolutive ou phylogenèse*, et sa valeur actuelle pour l'espèce et l'individu. Pour atteindre cet objectif, il faut étudier les connexions de la conduite de l'espèce en question avec la conduite d'autres espèces, vivantes ou disparues.

L'obtention des connaissances nécessaires pour arriver à répondre à ces questions doit commencer par une description objective, détaillée et compréhensible de la nature et de la fréquence du répertoire de conduites de l'espèce animale étudiée, description qui requière la réalisation d'observations et d'enregistrements systématiques de la conduite des individus dans leur habitat naturel.

L'étude de la conduite peut être abordée à travers divers procédés, les plus importants étant *l'observation systématique et l'expérimentation*. Ce chapitre détaille les méthodes d'observation et vise à présenter un éventail des techniques, termes et problèmes propres au

travail de l'observateur. L'expérimentation en éthologie est traitée dans plusieurs études, parmi lesquelles on peut citer celle de Lehner (1998).

La différence basique entre l'observation et l'expérimentation est la provocation des phénomènes de conduites que l'on désire étudier. L'observateur scientifique enregistre la conduite sans manipuler les conditions dans lesquelles celle-ci se produit, précisément parce qu'il désire obtenir une information proche du comportement spontané des individus ou groupes d'individus dans les conditions les moins artificielles possibles ; de cette façon, on dit que l'observation systématique possède une validité externe, parce que les résultats peuvent être généralisés au comportement naturel ou habituel des sujets. D'un autre côté, l'expérimentateur modifie certaines variables dans le but de voir si en les changeant, certains comportements des sujets étudiés changent aussi ; il réussit alors à obtenir des résultats avec une validité interne.

L'observation et l'expérimentation sont deux formes complémentaires d'observer le comportement. En éthologie, l'observation est une méthode fondamentale. L'observateur peut seulement découvrir de nouveaux comportements en investissant un temps, parfois considérable, dans l'observation directe des individus qu'il étudie. Cette observation de « découverte » peut être parfois fortuite, mais en général, elle doit être complétée avec une phase d'observation systématique dont la finalité est l'obtention de données objectives qui servent à la description du comportement. Il faut tout de même prendre en compte que l'étude a une bonne validité externe, à défaut d'une faible validité interne.

En éthologie, la méthode expérimentale est également employée. Nous avons alors la possibilité de contrôler les facteurs qui influent sur le comportement, et pouvons ainsi être sûrs que nous connaissons ses conditions. Cependant, étant donné que nous soumettons les sujets de l'étude à une situation artificielle, nous ne savons pas quels seraient leurs comportements s'ils n'étaient pas modifiés : nous obtenons alors une bonne validité interne à défaut d'une faible validité externe.

Choisir l'une ou l'autre des méthodes dépend des objectifs de l'étude. Si par exemple nous sommes intéressés par la réalisation d'un éthogramme d'une espèce de primates, c'est-à-dire connaître le répertoire de tous les types de conduite, alors il est évident qu'il faut observer le comportement dans des conditions naturelles.

Néanmoins, si nous supposons que certaines couleurs du plumage de certains oiseaux déterminent leur statut social, alors il peut être intéressant d'altérer artificiellement la couleur des plumes de certains individus et d'enregistrer les comportements des autres face à chacun d'entre eux.

Il est important de préciser que l'observation systématique ne formule pas toujours préalablement d'hypothèse spécifique. De ce fait, les éthologues, et en général les psychologues, anthropologues et sociologues qui étudient le comportement à travers l'observation, procèdent de façon inductive, c'est-à-dire qu'ils récupèrent des données et recherchent certaines règles ou régularités.

Au contraire, le chercheur hypothético-déductif émet certaines hypothèses déduites d'une théorie, et il récupère les données dans le but de trancher. Les chercheurs inductifs se donnent des objectifs aussi bien avant de récupérer les données que pendant qu'ils les récupèrent. Les chercheurs hypothético-déductifs émettent des hypothèses au sens strict, toujours avant de récupérer les données.

II. Techniques d'observation

1. Observation systématique

A la différence de l'observation informelle (ou non scientifique), l'observation systématique (Bakeman et Gottman, 1997 ; Bakeman et Quera, 2011) :

- doit être planifiée préalablement ;
- s'effectue avec la finalité d'apporter des réponses aux problèmes de l'étude ;
- requière la définition du catalogue de conduite ;
- nécessite des observateurs entraînés et fiables, d'où la nécessité d'évaluer le degré de concordance entre les enregistrements effectués par des observateurs indépendants utilisant les mêmes systèmes de codification et stratégies d'enregistrement de la conduite.

Par conséquent, la définition des unités de conduite, la planification de l'enregistrement (quand, comment et qui observer ?) et l'entraînement et l'évaluation des observateurs sont des aspects fondamentaux de l'observation systématique.

L'observation est systématique quand elle est publique et répétable, c'est-à-dire quand tous les comportements effectués sont détaillés, et quand d'autres observateurs peuvent obtenir des résultats similaires dans des circonstances également similaires (Bakeman, 1996). On peut considérer que l'instrument qui soumet les données est formé par l'observateur et par le catalogue de conduite, ou système de catégories, préalablement défini.

L'observateur applique le catalogue de conduite, c'est-à-dire qu'il enregistre les circonstances des unités de conduite qui le composent, en suivant les définitions de celles-ci. Comme pour tout instrument, la fiabilité de l'observateur et la validité du catalogue de conduite sont des facteurs fondamentaux qui doivent être évalués avant d'accepter que les données obtenues soient fiables.

Dans la recherche éthologique, des instruments comme l'analyseur de spectre ou la vidéo sont utilisés. Ils permettent d'obtenir des mesures physiques de la communication vocale, et de préserver l'image et le son ; cependant, ils ne classent pas la conduite en unité ou catégorie, il s'agit du travail de l'observateur humain.

À la Fondation Mona, lors de l'arrivée d'un nouvel individu, celui-ci est filmé en permanence dans sa cage d'adaptation afin que l'observateur puisse analyser *a posteriori* et en détail, chaque comportement. Il en est de même lors de sa mise en contact avec d'autres individus

d'un groupe préformé. Ensuite, une fois que l'animal est intégré à son nouveau groupe, les observations se font de manière classique (sans enregistrement vidéo).

Les études d'observation suivent certaines phases (Lehner, 1998; Martin et Bateson, 2009 ; Sackett *et al.*, 1978) :

- le chercheur pose un problème à résoudre : identification et formulation du problème, planification de l'étude, recherches bibliographiques ;
- il établit des objectifs et des hypothèses comme réponses au problème ;
- il définit un ensemble d'unités de conduite (catégorisation du comportement) ;
- il planifie comment réaliser le registre de conduite ;
- il entraîne des observateurs dans l'utilisation des unités de conduite et techniques d'enregistrement ;
- il évalue la qualité des données qu'obtiennent les observateurs ;
- il analyse les données pour vérifier qu'elles répondent aux hypothèses ou prévisions initiales. Au long de ce processus, les phases de catégorisations, l'enregistrement et l'évaluation de la qualité sont traitées.

Les variables que l'on peut mesurer dans l'observation systématique sont de trois types :

- **environnementales** : il s'agit des facteurs du milieu physique ou social des individus observés, qui peuvent affecter ou être affectés par leur comportement
- **de conduite** : il s'agit de propriétés observables de leur comportement (c'est-à-dire les unités de conduites, et n'importe quelles mesures qui peuvent dériver de celles-ci)
- **d'individu** : il s'agit d'attributs d'individus qui ne subissent pas de changements chez un individu concret (sexe, espèce, etc...)

L'hypothèse qui sera établie devra mettre en relation au minimum une variable de conduite avec une autre variable (environnementale, de conduite ou d'individu). Par exemple : « les mâles sont-ils plus agressifs que les femelles » (une variable de conduite et une variable d'individu).

Pour pouvoir répondre à une hypothèse donnée, il est nécessaire de pouvoir mesurer les variables impliquées. Pour cela, le chercheur doit les définir de façon objective. Par exemple, pour pouvoir trancher sur une hypothèse relative à la relation de l'agression avec un autre type de comportement, il est important de définir préalablement le concept de l'agression, et de détailler quelles actions concrètes sont les manifestations de l'agression.

Dans l'observation systématique, la mise en œuvre des variables de conduite nécessite de connaître quelles sont les unités de conduite, de les définir et les structurer, aspects qui sont traités dans la partie suivante.

2. Unités de conduite et leur segmentation

D'après Quera et Losada (2013), la conduite est un procédé constant qui se compose de règles ou régularités. Ces règles se déroulent dans le flux de temps continu, qui couvre la genèse jusqu'à la mort de l'individu, et elles sont intégrées dans un complexe fonctionnel. Toute l'activité de l'organisme peut être considérée comme une forme de comportement et, comme

tel, possède une fonction ou finalité en relation avec la survie de l'espèce : recherche de nourriture, reproduction sexuelle, agressions, évitement d'agressions, etc...

Les organismes produisent la conduite de façon continue et c'est ce phénomène que l'on nomme flux de conduite (flux continu de mouvements et successions). Pour pouvoir étudier ce flux quantitativement, il est nécessaire d'établir des unités basiques (unités discrètes ou catégories). Cette division du flux de conduites en unités discrètes est ce que l'on appelle segmentation de conduites, qui dépendra des objectifs et des hypothèses de la recherche. Dans l'étude du comportement, on peut utiliser l'unité de conduite ou l'unité de temps. Selon l'unité choisie, les règles d'enregistrement seront différentes.

2.1 Unités de conduite

Une unité de conduite est l'élément de la conduite observée qui est, pour le chercheur, le plus en accord avec les objectifs de sa recherche. Ainsi, dans une étude sur la manipulation des primates pendant le grooming, une des unités de conduite à considérer sera, par exemple, « fouiller avec l'index ». Au contraire, dans une autre étude sur la fonction sociale du grooming chez les primates, cette unité trop *moléculaire* ne sera pas adéquate ; dans ce cas, l'intérêt du chercheur réside dans la relation entre unités de conduite plus *molaires*, comme « faire du grooming », « agresser », etc... mais pas dans les différentes actions motrices qu'exécutent les animaux pendant cette conduite.

Les unités de conduite ont des durées variables, contrairement aux unités physiques de temps comme la seconde, la minute, etc... Dans l'étude du comportement, on utilise tant les unités de conduite que les unités de temps, selon le but recherché. Utiliser les unités de conduite implique segmenter le flux de conduite en certains points pendant lesquels une action se termine et une autre commence, alors qu'utiliser les unités de temps implique segmenter le flux temporel en portions égales et enregistrer pendant chacune d'elles les actions qui se produisent (Fassnacht, 1982). Chacune des façons de procéder requièrent des techniques d'enregistrement différentes, et permettent de répondre à des questions ou hypothèses de recherche également différentes.

Pour Barker et Wright (1951), les signaux de segmentation employés majoritairement par les observateurs non entraînés pour délimiter un segment sont :

- un changement de type d'activité : par exemple d'une vocalisation à un déplacement ;
- un changement de la partie du corps impliquée dans l'action : par exemple de la manipulation avec les deux mains à un contact buccal ;
- un changement dans la direction physique de la conduite : par exemple de locomotion quadrupède à brachiation ;
- un changement dans l'objet utilisé ou d'individu avec qui il y a une relation ;
- un changement dans l'environnement où se produit la conduite ;
- un changement dans la rapidité de la conduite ; par exemple de marcher à courir.

D'autre part, Rosenblum (1978) argumente que seulement deux dimensions de conduites sont utilisées par les observateurs entraînés pour segmenter le flux de conduite :

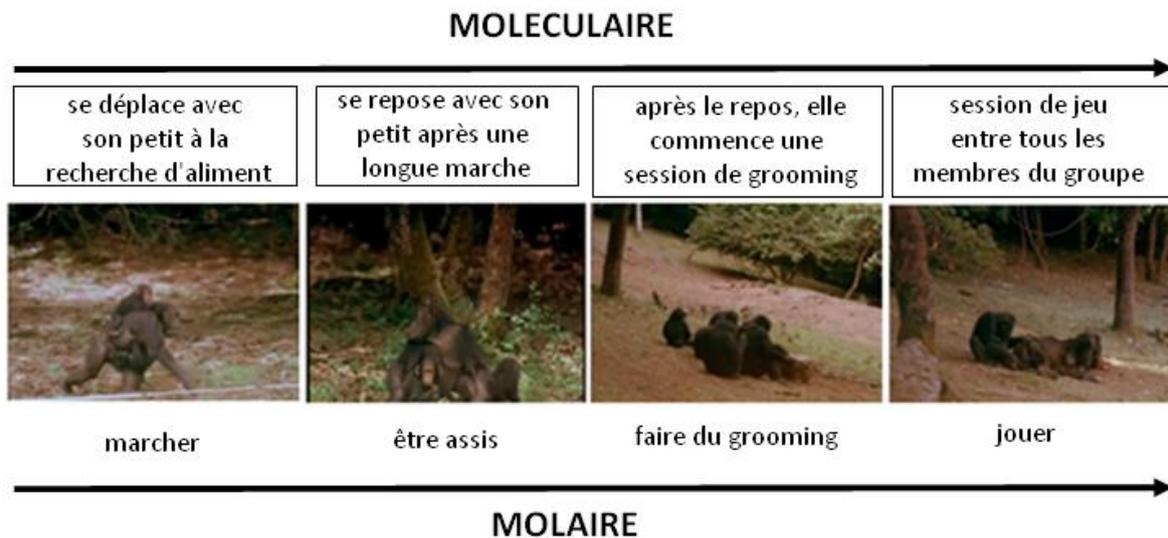
- un changement marqué dans l'intensité motrice : il ne se réfère pas seulement à la locomotion ou à la gestualité, mais aussi à des activités alimentaires par exemple.

Ainsi, la transition d'un contact buccal avec un aliment avec une mastication rapide de celui-ci signale la fin d'un segment et le début d'un autre ;

- un changement dans l'orientation de l'individu par rapport à des objets ou d'autres individus.

Selon le degré de segmentation des unités de conduite, on distingue deux types de segments de conduite (Quera et Losada, 2013) :

- *moléculaires* (ou « grain fin ») : il s'agit de portions définies le plus près possible des actions motrices spécifiques, postures, gestes, expressions faciales, et même l'objet et la direction de l'action ;
- *molaires* (ou « grain grossier ») : les portions sont définies de façon plus abstraite, et combinent les actions, les directions, et les objets de l'action de la conduite en classes génériques. Elles requièrent plus d'interprétation de la part de l'observateur que les segments moléculaires.



Document 1. Exemple de flux de conduite et sa segmentation

Par exemple, on pourrait considérer comme type de segment de conduite *molaire* la catégorie « acte agressif » (définie par exemple comme « donner des coups » ou « mordre ») et comme *moléculaire* « donner des coups » (défini par exemple comme « flexion du coude en levant le bras et en se dirigeant vers l'autre individu en frappant une partie de son corps »).

Evidemment, la molarité ou molécularité sont des concepts relatifs, puisque certains types de segments de conduite utilisés dans une étude peuvent être considérés comme plus molaires que ceux utilisés dans une autre, mais on ne peut pas parler de segmentation absolue. La décision du chercheur à propos du grade de segmentation à utiliser dépend des objectifs et des instruments de la recherche.

Dans certains cas, utiliser une segmentation très moléculaire peut être dénué d'intérêt car les relations entre variables de conduites sont parfois mises en évidence seulement si on utilise une segmentation très molaire. Par exemple, en utilisant des segmentations comme « grooming » et « acte agressif », il est possible de déterminer si la réception de grooming a

une relation avec la diminution d'actes agressifs, relation qu'il aurait été difficile ou impossible de mettre en avant en utilisant uniquement des segments comme « séparer le poil avec une main et pincer un poil avec l'autre » (parmi les actions propres au grooming) et « montrer les dents et grogner » (parmi les actions propres à l'agression).

2.2 Unités de temps

Selon la durée des segments de conduite, on distingue deux types fondamentaux de règles de conduite (Quera, 1993) :

- *des évènements* qui sont des segments de durée relativement courte. Il s'agit de tout segment transitoire ou de changement de conduite rapide, comme par exemple mouvements corporels, vocalisations. La principale caractéristique qui nous intéresse est sa fréquence d'apparition ;
- *des états* : il s'agit de segments de durée relativement longue (par exemple grooming, postures, ...). On considère comme état tout segment qui représente une permanence. La principale caractéristique qui nous intéresse est sa durée dans le temps.

Par exemple, « dormir » peut être considéré comme un état, alors que « jeter une pierre » peut être considéré comme un évènement. Tout segment de conduite a une durée strictement distincte de zéro, mais par commodité, le chercheur accepte que certains d'entre eux sont si fugaces qu'il n'y a aucun intérêt à connaître combien de temps ils durent, mais plutôt quand ils ont lieu (évènements).

Considérer les segments comme évènements ou états dépend en grande partie des objectifs de la recherche. Le terme évènement peut également parfois s'employer pour faire référence à un point temporel relatif à un état. Ainsi, si l'intérêt est de savoir dans quel ordre les comportements se produisent, il suffira alors d'enregistrer la succession des débuts des états, qui sont alors les évènements.

D'autre part, la transition entre deux états consécutifs occupe toujours un temps, c'est-à-dire que les transitions de conduite ne sont jamais instantanées. Cependant, pour simplifier, on considère que cette transition est très courte en comparaison avec la durée des états adjacents ; la transition sera donc considérée comme un évènement.

Il n'existe pas forcément d'équivalence entre évènements et moléularité d'une part, et états et molarité d'autre part. Il est possible, par exemple, de définir une variété d'états de façon à ce que certains soient plus moléculaires que d'autres, en combinant des segments comme « être à proximité d'un individu » (molaire et non spécifique) et « manger un aliment avec la bouche ouverte » (plus moléculaire et spécifique) ; les deux seront considérés comme des états dans la mesure où on l'on tient compte de leurs durées. La quantité d'unités de conduite définies doit être suffisamment grande pour les objectifs de l'étude, mais aussi indépendantes entre elles, avec un degré de molarité/moléularité homogène.

2.3 Description des unités

Une unité de conduite est une classe de segments qui isole un ensemble de caractéristiques communes à tous. Par exemple, si un ensemble de segments de conduite a en commun qu'ils se produisent dans un contexte de conflit, qu'ils consistent en des contacts physiques violents, en des vocalisations non amicales, etc... alors tous ces segments peuvent être considérés comme des cas concrets d'une unité de conduite appelée « agression ». Cette définition est moins restrictive que celle citée précédemment : définir une unité comme « agression » n'implique pas qu'elle soit indivisible, d'après la définition que nous venons de donner ; l'essentiel est qu'il s'agit d'une classe d'actes ou segments qui ont une fonctionnalité commune.

Il y a trois façons de définir les unités de conduite (Hawkins, 1982; Martin et Bateson, 2007 ; Quera et Losada, 2013 ; Rosenblum, 1978) :

- ***La définition structurelle, morphologique, topographique ou physique*** : ce sont des unités définies comme des règles spatio-temporelles de contraction musculaire, comme des positions de l'organisme pour se déplacer. La conduite se définira par rapport à la posture et aux mouvements des individus.

Par exemple, montrer les dents. Les unités structurelles sont des descriptions qui disent comment s'effectue la conduite. Selon Schleidt (1982), « la conduite est principalement un changement des caractéristiques spéciales d'un organisme à travers le temps, et on peut définir une règle ou unité de conduite comme une localisation concrète dans le domaine spatio-temporel ». Comme exemple d'unités structurelles, on peut citer celles utilisées par McGrew (1972) dans son étude sur le comportement infantile : « attraper : prendre un objet avec la flexion des mains et des doigts » ; « frapper : bouger un objet subitement et avec force jusqu'à le mettre en contact avec un autre grâce à l'extension du bras » ; etc... Dans la définition de l'unité structurelle, les mouvements à réaliser, pour que le segment observé puisse être classé comme la réalisation de telle unité, sont spécifiés.

- ***La définition fonctionnelle*** : ce sont des unités définies par les conséquences produites par la conduite de l'individu dans son milieu, dans son environnement social (autres individus) ou sur lui-même (conduites autodirigées). Elles ne font pas référence aux contractions musculaires et aux mouvements réalisés, mais aux résultats de ces derniers.

Par exemple, montrer les dents de façon menaçante. Ainsi, une unique unité fonctionnelle pourrait être décomposée en différentes unités structurelles ; différents mouvements peuvent avoir les mêmes conséquences. En général, une unité fonctionnelle est plus molaire qu'une unité structurelle.

Comme exemples de définitions fonctionnelles, on peut citer « se rapprocher : procédé par lequel des individus qui se trouvent à distance l'un de l'autre finissent par se trouver à portée de leurs extrémités respectives », « faire le nid : ensemble d'activités d'un animal destinées à élaborer une structure qui puisse héberger ses petits ou lui-même ».

Définir la conduite de manière structurelle ou fonctionnelle dépend des objectifs de l'étude. Il n'y a *a priori* pas d'arguments qui déterminent quelle classe de définition on doit employer. Cependant, il est possible de prendre en compte les considérations suivantes. Dans les études d'espèces phylogénétiquement éloignées de l'homme, il est préférable de recourir à des unités structurelles, alors que pour l'espèce humaine et les pongidés, il est plus fréquent d'utiliser les unités fonctionnelles. L'utilisation d'unités fonctionnelles permet d'effectuer des comparaisons interspécifiques, ou même des comparaisons entre individus de même espèce mais d'âge différent, ce qui serait difficile voire impossible de réaliser avec les unités structurelles, puisqu'un même résultat (par exemple, élaboration d'un nid) peut impliquer des actions motrices très distinctes entre espèces différentes.

- **La définition causale** : la conduite se définit en faisant référence aux causes hypothétiques qui la génèrent. On part du principe qu'il existe un mécanisme de motivation interne (faim, soif, impulsion sexuelle, joie, etc...) qui produit la manifestation de la conduite externe. La cause en découle à partir de sa prétendue manifestation externe : les unités définies de manière causale sont toujours interprétatives, et pour les doter d'objectivité, il faut définir la manifestation externe de manière structurelle, et apporter une base qui permettra d'attribuer la manifestation externe à la cause. On utilise généralement la définition causale dans l'étude de l'expression des émotions.

Par exemple, « visage agressif » : expression générée par un état émotionnel appelé agressivité ou colère. Il se produit dans un contexte agressif, avec possible contact physique violent, etc...

Finalement, le risque est d'assigner des significations causales à des unités dont le nom fait référence à des facteurs motivants. Par exemple, appeler une unité « appel de la faim » et la définir comme « vocalisations qui se réalisent pendant la recherche de nourriture avant de manger » peut porter à confusion. D'autre part, cette définition fait référence à des actions qui se produisent avant d'autres, mais le nom fait référence à un facteur inobservable, la faim, qui s'avère être le mécanisme motivateur qui cause ces dites vocalisations. Cette assignation causale n'est pas adéquate, et devrait être évitée.

2.4 Elaboration de définitions

Toutes les unités de conduite qui sont utilisées dans la recherche doivent être définies de manière objective, claire et complète. Une définition objective fait référence à des caractéristiques observables de la conduite et du milieu, c'est-à-dire qu'elle doit se passer de termes interprétatifs ou, s'ils sont employés, ceux-ci doivent être traduits par des termes objectifs et accessibles. Ceci signifie que, dans beaucoup de cas, la définition devra inclure des termes structurels ou morphologiques, de façon à ce que, malgré que l'unité soit considérée comme fonctionnelle (ex : « faire un nid »), la définition détaillera ou donnera des exemples de quelles actions motrices spécifiques peut réaliser l'animal pour que l'observateur assigne le code à sa conduite.

Certains auteurs argumentent que l'objectivité d'une définition d'une unité de conduite ne consiste pas seulement à faire référence à des caractéristiques observables, mais consiste aussi

à ce que différents observateurs entraînés aient des résultats concordants qui attribuent cette unité aux mêmes comportements (Bakeman et Gottman, 1997 ; Bakeman et Quera, 2011). De ce point de vue, c'est la concordance entre observateurs qui indique l'objectivité d'une définition.

Par ailleurs, une définition doit être claire, ce qui signifie qu'elle doit être facile à comprendre, dépourvue d'ambiguïté, et complète, c'est-à-dire que les limites de l'unité de conduite doivent être spécifiées, de façon à ce que l'observateur puisse bien différencier quand cette unité se produit, et quand d'autres se produisent. La définition est complète lorsque tous les cas possibles de segments de conduite peuvent être classés dans l'unité en question. Une définition d'unité de conduite se compose de :

- un nom, un code ou une phrase de description ;
- une définition générale de l'unité ;
- l'élaboration de la définition qui met l'accent sur les différences qui peuvent exister entre l'unité en question et d'autres potentiellement similaires ;
- s'il est nécessaire, des exemples ou cas particuliers doivent être inclus.

Par exemple, dans une étude sur le comportement de manipulation des chimpanzés, une unité de conduite appelée « prendre » pourrait être définie de cette façon : « le chimpanzé tend le bras et prend avec sa main un objet qui se trouve dans la main d'un autre chimpanzé ». Le premier ne fléchit pas le bras jusqu'à ce que le second ait lâché l'objet. Le second chimpanzé peut refuser de lâcher l'objet. S'il offre l'objet au premier chimpanzé, alors l'unité de conduite n'est pas « prendre » mais « recevoir ». Cette unité n'est pas applicable si l'objet est comestible (dans ce cas, l'unité serait « prendre de la nourriture »).

2.5 Division et regroupement d'unités

Dans la définition des unités de conduite, le chercheur opte, comme nous l'avons dit, pour un certain niveau de molarité/molécularité. Cette décision est guidée par des critères qui proviennent des hypothèses et objectifs définis, de son expérience passée, de travaux effectués par d'autres chercheurs, etc... Dans un premier temps, il peut réaliser une description qu'il jugera finalement trop moléculaire ; ou inversement, décrire initialement une conduite qu'il jugera comme étant trop molaire. Dans les deux cas, il devra effectuer des ajustements dans les définitions des unités pour atteindre le degré de molarité voulu.

Diviser une unité, c'est séparer en classes ou unités nouvelles des segments qui avant étaient classés dans la même unité. Chacune des nouvelles unités est une variété de l'originale. La division permet une augmentation de la molécularité, et en général, une augmentation de l'information.

Par exemple, dans une recherche sur le comportement social d'une espèce de primates, on définit une unité « grooming » comme « l'exploration du corps d'un autre individu avec les mains et/ou la bouche, avec la finalité immédiate de le nettoyer des ectoparasites et de la saleté ». *A posteriori*, le chercheur considère que c'est une unité trop molaire, puisqu'elle ne permet pas de différencier les différentes formes de grooming qui sont pertinentes pour l'étude. Il divise alors l'unité en « séparer le poil avec les mains », « séparer le poil avec les

mains et toucher avec la bouche », « séparer le poil avec une main et pincer un poil avec l'autre », etc...

Chacune d'entre elles est une variété de l'unité originale, et dans ce cas-là, une forme différente de grooming ; En employant l'unité originale, on obtient non seulement des résultats sur le temps investi par chacun des individus pour le grooming, la quantité de fois qu'il effectue du grooming, etc... mais aussi, grâce aux nouvelles unités, des données sur les formes de grooming les plus fréquemment observées.

Au contraire, regrouper des unités consiste à classer dans une nouvelle unité des segments qui avant étaient classés dans des unités différentes, mais avec certaines caractéristiques communes. Cela donne lieu à une perte d'information et à une augmentation de la molarité.

Par exemple, dans une étude de la locomotion des chimpanzés femelles avec enfants, on définit les unités suivantes : « locomotion quadrupède avec l'enfant agrippé frontalement », « locomotion quadrupède avec l'enfant agrippé sur un bras », « locomotion quadrupède avec l'enfant sur le dos », « locomotion tripède avec l'enfant agrippé frontalement », « locomotion tripède avec l'enfant agrippé sur un bras », « locomotion tripède avec la mère soutenant l'enfant agrippé frontalement », « locomotion bipède avec l'enfant agrippé frontalement », « locomotion bipède avec la mère soutenant l'enfant agrippé frontalement », etc....

A travers une première phase d'observation, le chercheur se rend compte que certaines formes de locomotion ne sont pas fréquentes, et que l'endroit exact où se situe l'enfant est hors de propos. Par contre, savoir si la mère soutient l'enfant est une information pertinente. Ainsi, il regroupe certaines unités non fréquentes en une seule, et regroupe en une nouvelle unité plusieurs unités originales qui partageaient un aspect considéré maintenant comme impertinent. Par exemple, certaines des nouvelles unités pourraient être « locomotion quadrupède sans que la mère soutienne l'enfant », « locomotion tripède avec la mère qui soutient l'enfant », « locomotion tripède sans que la mère soutienne l'enfant », etc...

Il est clair qu'avec les nouvelles unités, nous n'obtenons pas des résultats aussi détaillés, mais ils seront peut-être plus adéquats si dans la recherche, une description plus globale et moins minutieuse de la conduite de locomotion est requise.

Slater (1978) recommande que, si deux conduites sont très similaires mais qu'il existe des critères objectifs pour les considérer comme étant deux conduites différentes, alors il vaut mieux les maintenir séparées que regroupées. En général, avant de procéder à l'observation systématique, il est préférable de diviser plutôt que de regrouper des unités, c'est-à-dire de conserver toutes les distinctions possibles entre différentes variétés d'une même unité de conduite. Deux unités très similaires peuvent finir par se montrer très différentes de ce qui était supposé au départ.

Si un regroupement d'unités a été effectué et que l'on récupère les données prenant en compte les nouvelles unités regroupées, alors par la suite, elles ne pourront pas être séparées dans l'analyse de données, et, en conséquence, il sera impossible d'obtenir des résultats spécifiques

pour chacune d'entre elles. En revanche, des unités divisées pourront toujours être analysées séparément ou regroupées.

Toutefois, le nombre total d'unités doit être maniable, dans plusieurs sens : un nombre important d'unités impose une exigence de mémoire et de discrimination à l'observateur, ce qui peut entraîner une perte de qualité de l'enregistrement (Slater, 1978). En outre, plus le nombre d'unités est grand, plus le temps d'observation des individus sera grand pour obtenir une quantité de données suffisante qui permette une analyse de données solide et crédible.

III. Elaboration des définitions de conduites : l'éthogramme

Dans beaucoup de cas, le travail de l'éthologue tourne autour de l'obtention d'une liste d'unités de conduite propre à une espèce. Cette liste peut être générale, c'est-à-dire englober toutes les activités de l'espèce (conduite sociale, trophique, sexuelle, locomotion, etc...) ou restreinte à une aire de conduite concrète que l'on désire examiner.

1. Concept de l'éthogramme

L'éthogramme, ou répertoire de conduites, est l'ensemble de toutes les unités de conduite possibles d'un individu dans son environnement naturel, ou l'inventaire systématisé de toutes ses règles naturelles de conduite. Par définition, ce répertoire doit être exhaustif : il ne doit pas exister de conduites de l'individu qui ne soient pas prises en compte dans cet ensemble. Son obtention représente généralement un travail de dimension considérable qui exige beaucoup de temps et d'effort.

Idéalement, les unités de conduites qui composent l'éthogramme doivent être *naturelles*, c'est-à-dire avoir un sens pour les animaux observés dans leur propre univers ou *umwelt* (terme utilisé par le biologiste Von Uexküll, 1984). L'*umwelt* d'une espèce animale est le milieu dans lequel elle vit, tel qu'il est interprété par les individus de cette espèce en fonction de ses actions sur lui-même et de son système perceptif, lequel est le résultat d'une adaptation à cet environnement.

Chaque espèce animale a son propre *umwelt*, même si elle vit dans le même écosystème que d'autres espèces. C'est donc au chercheur de définir quelles sont les unités de conduite qui ont probablement un sens pour l'espèce en question, et pour cela, il aura besoin de connaître des aspects comme la fonction des conduites, leur séquençement temporel le plus probable, etc...

L'exhaustivité d'un répertoire est une propriété théorique ou conceptuelle, c'est-à-dire que le répertoire doit contenir toute conduite possible. Quand il existe une exhaustivité conceptuelle, alors il existe forcément une exhaustivité temporelle, puisque dans chaque unité de temps où l'on observe un individu, certaines unités de conduite qui font partie du répertoire seront en train de se produire. Cela est ainsi car les individus produisent constamment une conduite. Cependant, quand le répertoire est restreint à une aire de conduite concrète (par exemple, répertoire de séduction), il possède alors une exhaustivité conceptuelle parce qu'il contient toutes les règles de séduction possibles de l'espèce, mais ne possède cependant pas

d'exhaustivité temporelle puisque les membres de l'espèce passent du temps à des activités autres que la séduction.

Une autre des propriétés du catalogue de conduite est l'exclusivité mutuelle des unités qui le forment. Ceci signifie qu'un segment de conduite déterminé se classe dans une seule et même unité ; il ne peut apparaître dans aucune autre. Par exemple, une même action ne peut être classée à la fois comme « recevoir » et « attraper ». L'exhaustivité conceptuelle des unités s'obtient en élaborant des définitions complètes et non ambiguës, comme expliqué dans antérieurement.

Quand le catalogue se restreint à un niveau de conduite (par exemple, vocalisations, postures ou conduite sociale, etc...) les unités sont également exclusives, c'est-à-dire qu'aucune ne peut se réaliser en même temps qu'une autre.

En revanche, quand le répertoire englobe des unités qui correspondent à différents niveaux de comportement, alors certaines unités de l'un des niveaux peuvent se produire simultanément à d'autres unités d'autres niveaux ; par exemple, l'individu peut réaliser les unités « hurler », « à l'arrêt en position bipède » et « montrer les canines ». Ces unités sont conceptuellement distinctes parce qu'elles correspondent à des niveaux distincts, mais elles peuvent se produire en même temps.

Un ensemble d'unités de conduite exhaustives et mutuellement exclusives s'appelle *système de catégories de conduite*. Cette exhaustivité et exclusivité est souhaitable dans un catalogue de conduites non seulement parce que c'est un requis essentiel dans toute classification, mais aussi parce qu'il facilite le travail de l'observateur, et parce qu'il permet l'utilisation ultérieure de certaines techniques d'analyse de données qui exigent que les variables soient catégoriques.

2. Catalogue de conduites

L'éthogramme est un idéal à atteindre pour la simple raison que l'on ne pourra jamais affirmer que la liste élaborée contient toutes les possibles unités de conduite de l'espèce. On est forcé d'admettre qu'en observant d'autres membres de l'espèce, de nouvelles formes de comportement jamais vu jusqu'à maintenant pourraient se produire.

Etant donné que les individus sont observés pendant une période de temps limitée et que l'on observe seulement la conduite de certains individus, la liste des unités élaborée est en réalité un échantillon de l'éthogramme. Cet échantillon est appelé catalogue de conduite, et par définition, n'est pas exhaustif, mais se rapprochera de l'exhaustivité à mesure que les échantillons d'individus observés et les échantillons de temps d'observation augmenteront (Quera, 2013).

Il existe des techniques pour connaître la *complétude d'un catalogue de conduite*, ou le degré de rapprochement à l'éthogramme idéal. Une technique simple est celle proposée par Fagen et Goldman (1977) : il s'agit d'estimer la probabilité que, à mesure que l'on réalise de nouvelles observations dans le but d'élaborer l'éthogramme, les conduites observées soient déjà incluses dans le catalogue obtenu jusqu'à présent.

Cette probabilité s'estime ainsi :

$$\theta = 1 - (N_1 / N)$$

avec N_1 la quantité d'unités de conduite ayant seulement été observées une seule fois jusqu'à présent, et N la quantité totale d'occurrences de conduites enregistrées jusqu'à présent. Cette estimation est possible s'il y a au moins une unité de conduite observée une seule fois.

Par exemple, Altmann (1965) a observé la conduite des macaques rhésus en liberté, et a enregistré $N = 5507$ occurrences de conduites, et $N_1 = 32$ unités de conduites observées une seule fois. L'exhaustivité de son catalogue était donc de $\theta = 1 - (32 / 5507) = 0.9942 = 99.42\%$. Ainsi, avec les observations réalisées jusqu'à présent, son éthogramme était probablement quasi-complet.

3. Propriétés de l'éthogramme

Pour résumer, l'éthogramme, formé par un catalogue de conduites, doit respecter les propriétés suivantes :

- *précision* : la définition des catégories doit être claire et précise et les ambiguïtés doivent être évitées. N'importe quel observateur doit être capable d'identifier ce comportement ;
- *exhaustivité* : il doit englober l'éventail de conduites de l'espèce. Les catégories de conduites doivent être indépendantes l'une de l'autre et mutuellement exclusives ;
- *maniabilité* : il est impossible de réaliser des macro-éthogrammes non maniables ;
- *homogénéité* : dans chacun des niveaux, les conduites doivent être homogènes.

4. Types d'éthogramme (Quera, 2013)

Bien qu'en principe l'éthogramme d'une espèce animale doive contenir toutes les unités de conduite propres à l'espèce, les chercheurs élaborent fréquemment des éthogrammes qui se réfèrent à un domaine de conduite limité, en fonction des objectifs de leur étude. Une classification possible de ces domaines de conduite (certainement pas exhaustive) est la suivante :

- L'éthogramme global : il inclut toutes les conduites possibles et se divise en trois domaines.
 - o **Ethogramme individuel** : il contient des unités de conduites individuelles qui n'impliquent pas d'interactions avec d'autres individus
 - Posture
 - Locomotion
 - Conduite exploratoire
 - Conduite alimentaire ou trophique
 - Conduite d'élimination
 - Conduite sexuelle
 - Conduite ludique

- **Ethogramme social** : il contient des unités de conduites qui se réfèrent à des interactions entre membres d'une même espèce
 - Conduite sexuelle
 - Conduite ludique
 - Conduite agonistique ou conduite liée au conflit
 - Conduite affiliative ou liée à l'évitement de conflit
 - Conduite de soin vis-à-vis des petits et de sollicitation de soins
 - Conduite d'imitation
 - Coopération
 - **Ethogramme interspécifique** : il contient des unités de conduite dirigées ou reçues d'individus d'une autre espèce
 - Prédation
 - Compétition trophique
 - Commensalisme
 - Mutualisme
 - Parasitisme
- L'éthogramme partiel : il est centré sur un aspect de la conduite de l'individu (par exemple, préhension manuelle dans une conduite instrumentale).
- L'éthogramme spécial : il comprend des aspects très concrets de la conduite de l'individu (par exemple, conduite de vocalisation, mouvement facial, ...).

À la Fondation Mona, nous utilisons un éthogramme global pour les études sur la réhabilitation et la resocialisation des chimpanzés. Celui-ci est présenté en annexe III. Dans d'autres types de recherche, des éthogrammes plus spécifiques sont utilisés.

5. Phases d'élaboration d'un éthogramme

La première étape pour l'élaboration d'un éthogramme est la phase d'observation libre pendant laquelle on observe la conduite d'une espèce animale sans avoir établi d'hypothèse au préalable ; l'unique objectif est de découvrir quelles conduites peuvent être pertinentes pour apporter une réponse au problème de l'étude. Il s'agit une phase d'observation ouverte et non structurée pendant laquelle les chercheurs prennent des notes. Cette phase dure généralement longtemps, le temps nécessaire pour que l'on puisse penser que la variété de conduites observées et prises en note soit suffisamment représentative.

L'étape suivante consiste à élaborer une liste d'unités de conduite générales et pertinentes pour les objectifs de l'étude. A partir des notes prises sur le terrain, on isole les caractéristiques communes à différentes actions qui se répètent et on élabore une liste prévisionnelle d'unités de conduite, en les décrivant de façon objective.

Il est fréquent de commencer par définir les unités de conduite de façon structurelle ou morphologique, et *a posteriori* de réaliser une interprétation fonctionnelle de celles-ci. Pour

obtenir une définition fonctionnelle, il est nécessaire de déterminer la relation entre cette conduite et le contexte dans lequel elle a été observée.

Les observations continues peuvent indiquer qu'il existe certaines séquences de conduite, ou ordres d'apparition préférentiels des unités de conduite. Une séquence d'unités de conduite réitérée est un *schéma de conduite*. Ils ont un *ancrage empirique*, c'est-à-dire des unités concrètes qui expliquent l'union temporelle de toute la séquence et leur donnent un sens.

Par exemple, une séquence d'unités de conduite sexuelle débute avec une sous-séquence de conduites préliminaires, suivie de la copulation (ancrage empirique de la séquence), également suivie par une certaine sous-séquence de conduites ultérieures.

L'éthogramme fonctionnel est un type d'éthogramme particulier, dans lequel on spécifie une liste d'unités de conduite mais également les connexions ou transitions temporelles les plus probables entre elles.

IV. Quantification de la conduite (Quera, 2013)

1. Mesures des unités de conduite

Pour quantifier une conduite, il est nécessaire d'obtenir des mesures étendues, qui permettent d'établir des comparaisons entre les unités de conduite et les individus observés.

Le flux de conduite peut être segmenté de deux façons distinctes pour être quantifié :

- **segmentation de conduite** : l'observateur doit détecter les moments où commence et se termine chaque segment de conduite, le classer dans l'unité de conduite qui correspond (c'est-à-dire le codifier) et, si les objectifs de la recherche le requièrent, enregistrer ses temps de début et de fin ;
- **segmentation temporelle** : dans chaque unité ou intervalle de temps (de durée constante), l'observateur doit détecter quels types d'unités de conduite se produisent.

Quand on effectue une segmentation de conduite, il est possible d'obtenir différentes mesures de conduite pour chaque unité de conduite. Les mesures de conduites primaires ou basiques sont la fréquence et la durée ; il existe des mesures secondaires ou dérivées : taux, fréquence relative, prévalence, etc... (Martin et Bateson, 2009).

La **fréquence** d'une unité de conduite au cours d'une période d'observation est le nombre de segments de conduites qui ont été classés dans cette unité, ou le nombre de fois où cette unité a été commencée. Il est possible d'obtenir des fréquences tant pour les événements que pour les états. La fréquence est une mesure absolue pour laquelle l'interprétation requière de connaître la durée de la période d'observation ; par exemple, pour comparer la fréquence d'une conduite entre deux individus, il est nécessaire d'observer les deux individus pendant la même durée, ou de convertir leurs fréquences en d'autres mesures qui soient relatives aux durées de temps où chacun d'eux a été observé. On peut noter F_i la fréquence de l'unité de conduite i .

La **durée d'occurrence** est le temps occupé par une occurrence d'une unité de conduite. La durée d'occurrence se mesure dans les unités de temps pertinentes par rapport aux objectifs de l'étude (heure, minute, seconde, ...). Evidemment, il est possible de mesurer les durées des occurrences des états, mais pas des évènements. L'occurrence u de la conduite i peut se noter d_{iu} .

La **durée** est le temps total occupé par une unité de conduite tout au long de la période d'observation, c'est-à-dire l'addition des durées de ses occurrences :

$$D_i = \sum_{u=1}^{F_i} d_{iu}$$

Comme pour la fréquence, la durée est une mesure absolue ; ainsi, pour l'interpréter, il est nécessaire de connaître combien de temps a duré la période d'observation.

D'autres mesures temporelles en relation avec la durée sont la latence d'une unité de conduite, ou temps écoulé depuis qu'un certain évènement s'est produit jusqu'à que l'unité de conduite en question débute ; et le laps, ou temps écoulé entre deux évènements consécutifs d'une unité de conduite. Ces mesures de durée et les suivantes sont propres aux états.

Le **taux** est la densité temporelle d'une unité de conduite ; il s'obtient en divisant sa fréquence par la durée de la période d'observation (T) et s'exprime en cycles/unité de temps :

$$v_i = \frac{F_i}{T}$$

Par conséquent, c'est une mesure relative qui peut être interprétée directement, contrairement à la fréquence. Il peut être obtenu à la fois pour les évènements et les états, c'est pourquoi il est plus simple de l'utiliser en premier lieu (le taux d'un état est le nombre de fois où l'état débute par unité de temps). Le taux permet de comparer la fréquence de la conduite pour différents individus ou situations observés pendant des périodes de temps inégales. Par exemple, si les individus A et B ont réalisé respectivement 6 et 12 conduites de grooming dans une situation de conflit, et qu'ils ont été observés 2h et 1h respectivement, alors le taux de grooming est moindre chez l'individu A (3 occurrences / heure) que chez l'individu B (12 occurrences / heure).

La **fréquence relative** est la proportion de segments de conduite qui ont été classés dans la même unité ; elle s'obtient en divisant sa fréquence par l'addition des fréquences de toutes les unités de conduite pendant une période d'observation considérée (avec m = nombre d'unités de conduite) :

$$P_i = \frac{F_i}{\sum_{j=1}^m F_j}$$

La fréquence relative s'exprime en proportion ou pourcentage. C'est une estimation de la probabilité que, lorsqu'on sélectionne au hasard un des segments de conduite, celui-ci appartienne à l'unité de conduite en question. L'addition des fréquences relatives de toutes les unités de conduite est toujours égale à 1 (ou à 100%).

Elle est utile pour comparer l'incidence d'une certaine unité de conduite dans différentes situations ou individus, pour lesquelles la quantité totale d'occurrences de conduite est différente. Par exemple, imaginons que l'individu A réalise 10 fois une conduite agressive, et que la quantité totale de conduites effectuées soit 200 ; d'un autre côté, l'individu B a également effectué 10 conduites agressives, mais la quantité totale de conduites effectuées est 1000. Alors, par rapport au nombre total de leurs conduites, A est plus agressif que B, puisque les fréquences relatives de leur conduite agressive sont respectivement $10/200 = 5\%$ et $10/1000 = 1\%$.

La **durée relative** ou *prévalence* d'une unité de conduite est la proportion de temps occupé par celle-ci ; elle s'obtient en divisant sa durée par le temps total d'observation :

$$\pi_i = \frac{D_i}{\sum_{j=1}^m D_j}$$

Elle peut s'exprimer en proportion ou pourcentage. Il s'agit d'une estimation de la probabilité que, lorsqu'on observe un individu à un moment choisi au hasard, celui-ci soit en train d'effectuer l'unité de conduite en question. Si les unités de conduite sont temporellement exhaustives et mutuellement exclusives, alors l'addition de leurs durées relatives est toujours égale à 1 (ou 100%). Cependant, si cela n'est pas le cas, l'addition peut être plus ou moins grande que 1. Concrètement, si elles ne sont pas exhaustives mais qu'elles sont mutuellement exclusives, alors l'addition de leurs prévalences sera inférieure à 1. Si elles sont exhaustives mais pas mutuellement exclusives, alors l'addition sera supérieure à 1.

De façon analogue à la fréquence relative, la durée relative permet d'effectuer des comparaisons entre les durées des conduites des individus ou des situations observés pendant des durées inégales ; si l'individu A a réalisé du grooming pendant 30 minutes au total au cours d'un période d'observation de 4 heures, la durée relative de grooming est de $30/240 = 12.5\%$; si l'individu B a effectué du grooming pendant 30 minutes au cours d'une session d'observation d'1 heure, alors la durée relative est de 50%.

La **durée moyenne** d'une unité de conduite est le temps moyen que durent ses occurrences ; elle s'obtient en divisant sa durée totale par sa fréquence :

$$d_i = \frac{D_i}{F_i}$$

Elle s'exprime dans les mêmes unités que la durée d'occurrences et la durée totale (en unité de temps / cycle). La durée moyenne peut être calculée pour caractériser la durée

d'occurrence. La durée totale et la durée moyenne d'une unité de conduite ne sont pas nécessairement en relation : il peut exister des unités avec des durées totales élevées, mais avec des durées moyennes faibles, en raison du fait qu'elles ont une fréquence élevée.

Il faut également prendre en compte d'autres mesures qui peuvent s'avérer utiles quand il s'agit d'évaluer quelles sont les associations séquentielles entre des unités de conduite. La mesure fondamentale est la fréquence de transition F_{xy} entre deux conduites X et Y, qui se définit comme le nombre de fois où la conduite Y se produit immédiatement après la conduite X au cours de la période d'observation. Il est également possible de comptabiliser la fréquence de transition entre Y et X, F_{yx} , qui n'est pas nécessairement la même que précédemment. La fréquence de transition entre X et Y peut se transformer en fréquence relative de transition en la divisant par la fréquence de conduite X :

$$P_i = \frac{F_i}{\sum_{j=1}^m F_j}$$

Cette proportion est une estimation de la probabilité de transition entre X et Y, quantité qui décrit la transition d'une façon plus appropriée que la simple *fréquence*.

Tableau IV. Exemple hypothétique de mesures d'un ensemble d'unités de conduite dans une espèce de primates

	Fréquence	Durée (s)	Fréquence relative	Durée relative	Durée moyenne (s)	Taux (/heure)
Grooming	35	1546	0.19	0.38	44.17	31.27
Proximité	50	954	0.27	0.24	19.08	44.67
Agression	13	110	0.07	0.03	8.46	11.61
Acte sexuel	10	550	0.05	0.14	55.00	8.93
Jeu	79	870	0.42	0.22	11.01	70.57
Total	187	4030	1	1		

2. Mesures du catalogue des conduites

L'ensemble des unités de conduite, ou catalogue des conduites peut être quantifié de façons différentes et complémentaires. Comme mesure basique du catalogue, on peut citer le *mode*, qui correspond à l'unité de conduite la plus représentée.

Une autre mesure intéressante à envisager est le *taux de changement ou transition*, c'est-à-dire la densité temporelle des changements de conduite, en prenant en compte l'ensemble des unités ; ce taux s'obtient en divisant la somme des fréquences de toutes les unités par le temps total d'observation, ou alternativement, en additionnant les taux de toutes les unités de conduite. Il ne dépend pas du nombre d'unités de conduite définies, puisque des catalogues contenant plusieurs unités peuvent exister, et inversement. Les catalogues avec des unités moléculaires tendent à avoir un taux de changement élevé, mais l'inverse n'est pas toujours vrai ; dans certains cas, le *taux de changement* dépend de la relation entre la *durée totale* d'observation et la *durée moyenne* des unités de conduite.

Un autre aspect du catalogue de conduite à considérer est sa *variabilité, ou entropie*, c'est-à-dire le degré d'incertitude à propos de la production de l'unité de conduite à un moment sélectionné au hasard. Si toutes les unités de conduite étaient probables de façon similaire (c'est-à-dire si toutes les fréquences relatives étaient identiques) alors le degré d'incertitude serait maximal. Au contraire, si l'individu effectue fréquemment une des conduites au détriment des autres, alors l'*entropie* est très faible, puisqu'on peut prédire facilement quelle conduite il effectuera à n'importe quel moment.

Il existe plusieurs mesures complémentaires de l'incertitude ou entropie, comme l'*information* ou la *redondance* (Altmann, 1965). L'information se calcule de la façon suivante :

$$H = -\sum p_i \cdot \log_2 p_i$$

avec p_i la probabilité d'occurrence d'une unité de conduite i , \log_2 le logarithme de base 2, et l'addition se définissant par toutes les unités de conduite ayant une probabilité différente de 0. La probabilité d'une conduite peut s'estimer à partir de sa fréquence relative, ou bien de sa durée relative ; on a alors deux mesures différentes mais complémentaires de l'information. L'information s'exprime en *bits*, et il s'agit toujours d'une valeur positive.

L'information maximale que peut avoir un catalogue de N unités de conduite est $H_{max} = \log_2 N$, laquelle peut être possible uniquement lorsque les conduites sont équiprobables. Par exemple, si $N = 64$, l'information maximale vaut 6 bits, ce qui représente le nombre de décisions binaires qui devraient se réaliser pour prédire quelle unité se réalisera à un moment pris au hasard, si les conduites sont équiprobables. L'information minimal est atteinte lorsque une des unités de conduite a pour probabilité 1, et les autres 0 ; dans ce cas, $H = -1 \times \log_2 1 = 0$ bits. Par exemple, à partir des données du tableau 5 précédent, l'information du catalogue, basée sur des fréquences relatives, est :

$$H = -(0.19 \times \log_2 0.19) - (0.27 \times \log_2 0.27) - \dots = 1.97 \text{ bits.}$$

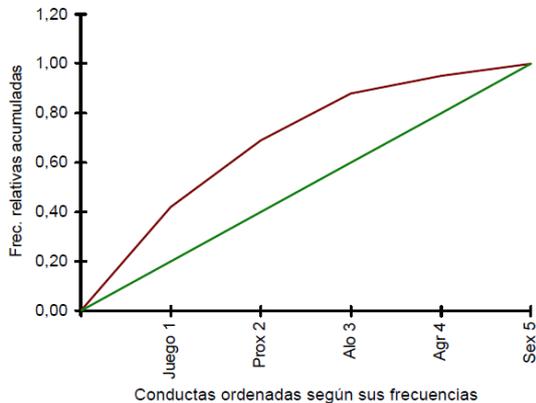
La **redondance** est le degré de rigidité du catalogue de conduites, c'est-à-dire la différence entre l'information maximale possible et l'information que le catalogue possède réellement, exprimée comme une proportion de l'information maximale, c'est-à-dire :

$$E = \frac{H_{max} - H}{H_{max}} = 1 - \frac{H}{H_{max}}$$

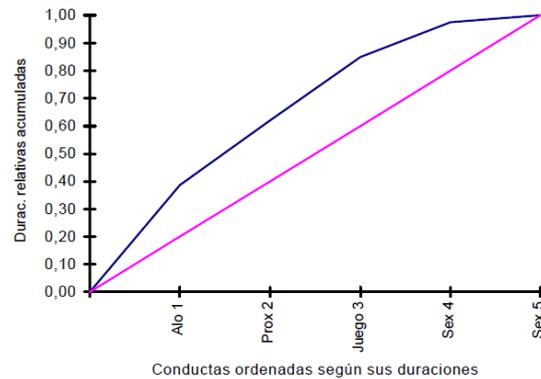
Il s'agit d'une mesure exprimée en proportion ou pourcentage. Un catalogue de conduite avec une information élevée a une redondance faible, et vice-versa. Une valeur de redondance proche de 100% indique qu'un petit nombre d'unités de conduite sont très fréquentes (ou durent longtemps) et que la majorité restante est peu fréquente ou, en d'autres termes, que la conduite de l'individu est assez prévisible. Les redondances du catalogue de conduites correspondant à des espèces différentes sont directement comparables, mais pas leurs informations car elles dépendent du nombre d'unités que compte le catalogue.

L'entropie d'un catalogue de conduites peut être représenté graphiquement de la façon suivante : en abscisse le rang des unités de conduite selon sa fréquence relative (ou selon sa prévalence), et en ordonnée, les fréquences relatives (ou prévalences) accumulées qui correspondent à chacune des conduites représentées en abscisse.

Les graphiques I et II représentent l'entropie pour les données du tableau.



Graphique I. Entropie basée sur la fréquence pour les unités de conduite du tableau.



Graphique II. Entropie basée sur la durée pour les unités de conduite du tableau.

La courbe droite représente la limite inférieure du graphique d'entropie que l'on obtiendrait si les conduites étaient équiprobables. Les graphiques d'entropie sont toujours courbes. Quand le catalogue de conduite possède une grande diversité, la courbe se rapproche de la droite, comme celles indiquées dans les figures précédentes. Ainsi, l'aire comprise entre la droite et la courbe est inversement proportionnelle avec la diversité : plus la diversité est grande, plus l'aire est petite et vice versa.

V. Techniques d'enregistrement observatoire

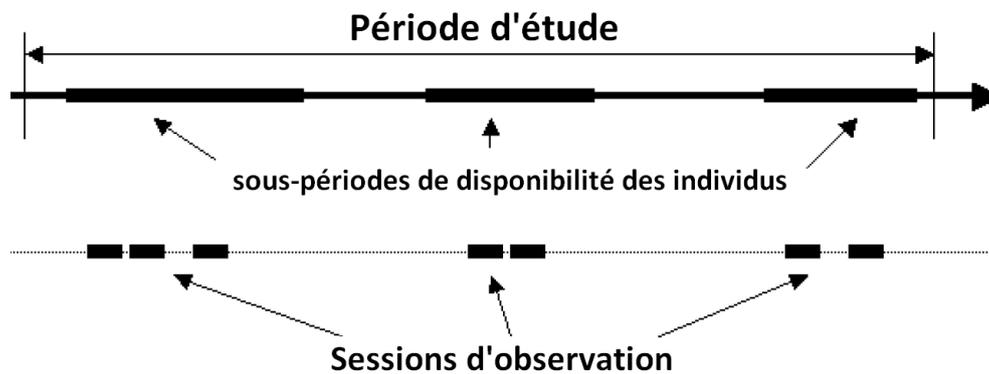
1. Concepts basiques

La finalité de l'enregistrement observatoire est d'obtenir une information quantitative de la conduite, de façon à ce que l'obtention des données respecte les contrôles qui garantissent leur objectivité ; en d'autres mots, que des observateurs indépendants utilisant le même procédé d'enregistrement obtiennent des données très similaires.

Habituellement, les résultats de l'étude sont normalement extrapolés à une certaine population d'individus (par exemple, « les gorilles de montagne ») et à certaines périodes concrètes de leur vie (par exemple, « socialisation des gorilles de montagne »). Etant donné que la plupart du temps il est impossible d'observer tous les individus d'une population (dû à son grand nombre ou à son inaccessibilité) et pendant tout le temps voulu, il est nécessaire de sélectionner des échantillons représentatifs des individus d'une population de référence et des échantillons de temps ; ces derniers s'appellent *sessions d'observation*.

La **période d'étude** est la période de la vie des individus pour laquelle on veut généraliser les résultats obtenus. Dans certains cas, elle peut être longue, par exemple l'enfance des chimpanzés ; dans d'autres cas, très courte, par exemple, les soins des enfants à une espèce de guêpe.

Les **sessions d'observation** sont des échantillons de la période d'étude, qui représentent des périodes de temps pendant lesquelles on observe et on enregistre la conduite d'individus de façon continue ; quand la période d'étude est trop longue, il est nécessaire d'extraire des échantillons car il est impossible d'observer des individus pendant des journées entières, puisque ni les individus, ni les observateurs ne sont disponibles 24h/24. Ainsi, les sessions d'observation devraient être considérées en réalité comme des échantillons de périodes disponibles, lesquels sont un ensemble de la période d'étude.



Document II. Schéma des périodes d'étude et des sessions d'observation (Quera, 2013)

En général, le type de conduites étudiées, les mesures que l'on souhaite obtenir et le fait de réaliser une observation *in vivo* à partir de vidéos enregistrées sont des facteurs qui déterminent combien de sessions d'observation doivent être réalisées et combien de temps chacune doit durer.

Les sessions doivent être suffisamment longues pour qu'une grande variété de comportements se produisent, c'est-à-dire pour qu'un grand nombre de transitions entre occurrences des unités de conduites puissent avoir lieu, ce qui dépendra du degré de molarité de celles-ci et de leurs durées moyennes ; par exemple, si une conduite comme le grooming a une durée moyenne très élevée (disons 30 minutes) et que le chercheur veut connaître quelles conduites le précèdent et le succèdent, alors les sessions d'observation devront durer plus que la durée moyenne du grooming pour qu'il soit possible d'enregistrer ces conduites.

Le nombre total de sessions à réaliser doit être suffisamment grand pour que le volume de données récupérées permette de trancher dans les hypothèses formulées ; par exemple, si l'on souhaite comparer les durées moyennes de certaines conduites de deux espèces différentes, les individus devront être observés le temps nécessaire pour que les fréquences des conduites respectent les conditions d'application des retranchements statistiques qui vont être réalisés.

Par ailleurs, s'il est nécessaire d'enregistrer la conduite *in vivo* (au moment où elle se produit), le fait de devoir prêter une attention constante a pour conséquence une augmentation de la fatigue et de la probabilité de commettre des erreurs ; par exemple, dans l'observation *in*

vivo de procédés d'interaction sociale dans des groupes moyennement grands et dont les conduites ont un taux élevé, on considère que les sessions d'une durée supérieure à 45 ou 60 minutes produisent une trop grande fatigue. Evidemment, dans ces cas-là, la meilleure solution est de filmer les individus et d'enregistrer leur conduite *a posteriori* à partir de la vidéo.

2. Sélection des sessions d'observation

Sélectionner une session d'observation, c'est déterminer à quel moment elle commence et se termine (Quera, 1991 ; Suen et Ary, 1989), ce qui peut se faire des façons suivantes :

- ***avec un échantillonnage aléatoire systématique*** : si pendant une période de l'étude on désire effectuer plusieurs sessions, on sélectionne au hasard le temps de début de la première session et on détermine les temps de début des suivantes une fois qu'un temps fixe s'est écoulé depuis le début, ou à la fin des précédentes. C'est façon idéale de sélectionner les sessions est sujette à des limites imposées par la disponibilité, la fatigue et les durées minimum et maximum acceptables pour une session ; en principe, un échantillon aléatoire des temps de début donnera lieu à des échantillons de conduite qui peuvent être considérés comme représentatifs du reste des conduites que l'on n'a pas réussi à observer ;
- ***avec un échantillonnage aléatoire stratifié*** : dans une période d'étude, on définit des segments de durée identique (dans les sous-périodes de disponibilité), et on sélectionne dans ceux-ci différentes sessions d'observation. Dans chaque segment, on note une série de niveaux (par exemple, heures, jours, etc...) et on sélectionne ensuite aléatoirement le moment de début de la session d'observation dans chacun de ces niveaux.

A titre d'exemple, une période d'étude d'une durée de sept jours et avec des sous-périodes de disponibilité qui commencent à huit heures le matin et se terminent à minuit, on peut établir les niveaux « matin » (de 8h à 14h), « après-midi » (de 14h à 20h) et « nuit » (de 20h à 00h) ; la sélection de début des sessions sera aléatoire dans chacun de ces niveaux. De cette manière, dans le niveau « matin », une session d'observation peut commencer à n'importe quel moment entre 8h et 11h (en supposant que chaque session doit durer au minimum une heure) ; dans le niveau « après-midi », à n'importe quel moment entre 16h et 19h, etc...

- ***avec une sélection fixe*** : l'observateur choisit que toutes les sessions d'observation commenceront toujours à une certaine heure. L'échantillon de conduites sera donc biaisé puisqu'il contiendra seulement des données représentatives de ces heures-là. Cette alternative est pratique pour l'observateur, mais peut être un inconvénient si l'on veut obtenir des données généralisables à d'autres moments de la journée. Cependant, cela peut tout à fait convenir pour certaines recherches où l'on souhaite étudier une conduite qui se produit dans une certaine tranche horaire (par exemple, la conduite alimentaire, l'élaboration de nids chez les chimpanzés, etc...) ;
- ***avec des critères de conduites*** : l'observateur choisit que la session d'observation commence lorsqu'une certaine unité de conduites se produit (par exemple, les individus entrent en proximité), et se termine quand une certaine autre unité de conduites se réalise (par exemple,

les individus s'éloignent) ou bien quand un certain temps fixe s'est écoulé depuis le début si jamais l'unité de conduites qui marque la fin de l'observation ne se produit pas.

Dans ce cas, les données seront représentatives uniquement des périodes de temps débutées et terminées par telles conduites (par exemple, de périodes de temps d'interaction sociale de proximité).

3. Règles d'échantillonnage

Quand on observe des groupes in vivo et qu'il est difficile pour l'observateur de prêter une attention simultanée à la conduite de tous les individus, il est nécessaire de s'en tenir à certaines règles qui garantissent l'obtention d'information la moins biaisée possible envers certains individus, au détriment d'autres individus. Par exemple, si dans un grand groupe de chimpanzés l'observateur doit prêter attention prioritairement à la conduite des mâles adultes, alors les données obtenues seront peu représentatives de la conduite des femelles et de leurs petits.

Ainsi, dans une situation comme celle-ci, il est plus pratique de filmer tous les individus du groupe, et d'enregistrer la conduite de chacun d'entre eux ultérieurement en repassant la vidéo plusieurs fois, ou bien, si l'enregistrement doit se faire in vivo, de suivre une règle qui permette d'obtenir une information équilibrée de chaque individu. Ces règles précisent quels individus doivent être observés et quand (Quera, 1997 ; Martin et Bateson, 2009), dans une session d'observation :

- ***Echantillonnage focal*** : l'observateur focalise son attention sur le comportement d'un seul individu (« individu focal ») tout au long de la session d'observation, indépendamment des autres individus du groupe ; si on étudie la conduite d'un groupe, alors l'observateur focalise son attention sur différents individus au cours de sessions successives, pour obtenir une information non biaisée de la conduite de tous.

Quand les individus du groupe sont identifiés préalablement (ce qui est conseillé), alors on planifie préalablement également qui sera observé à chaque session. Dans des études sur les interactions mère-enfant, l'individu « focal » peut en réalité être une « interaction focale » ; en général, quand on étudie l'interaction, il est conseillé d'enregistrer aussi bien les actions que l'individu observé dirige vers les autres, que les actions qu'il reçoit des autres (qui eux ne sont pas observés à ce moment-là). Par exemple, aussi bien les menaces qu'il réalise que celles qu'il reçoit, et quels individus il menace et quels individus le menacent.

Il est nécessaire de déterminer la conduite à tenir si l'individu focal abandonne le lieu d'observation ou est invisible pendant une période de temps ; par exemple, une possibilité est de considérer la session comme terminée ; une autre est de se focaliser sur un autre sujet. Evidemment, si l'individu observé se trouve toujours seul (étude de la conduite individuelle), l'échantillon est toujours focal.

- ***Echantillonnage multifocal*** : l'observateur focalise son attention sur chacun des individus pendant un intervalle de temps court (par exemple 15 secondes), les uns après les autres dans un sens rotatoire bien défini, et de façon répétée au cours d'une session d'observation. En

général, des intervalles de temps très courts sont utilisés en comparaison avec la durée de la session, et chaque individu est focalisé de nombreuses fois pendant la même session. Le temps qui s'écoule entre deux focalisations successives d'un même individu est constant.

A la fin de la session, chaque individu du groupe aura été observé la même quantité de temps. De cette façon, on évite d'obtenir une information biaisée de la conduite de certains par rapport à d'autres. Pour l'échantillonnage multifocal, il est indispensable que les individus aient été identifiés préalablement pour planifier l'ordre d'observation pendant chaque session. Comme pour l'échantillonnage focal, il est conseillé, pour l'étude des interactions, d'enregistrer aussi bien les actions que l'individu dirige envers d'autres, que les actions qu'il reçoit des autres.

Un inconvénient de ce type d'échantillonnage est que les périodes de temps où chaque individu n'est pas observé sont nombreuses : cette discontinuité dans l'enregistrement des données peut rendre impossible l'analyse des séquences de conduites de chaque individu.

Cependant, si les occurrences des unités de conduites durent plus longtemps que le temps dédié à observer le reste du groupe, alors la perte d'information n'est pas importante. Dans de grands groupes, il est possible que plusieurs observateurs réalisent simultanément des échantillons multifocaux dans des sous-groupes d'individus : ceci réduit donc le temps où chaque individu n'est pas observé.

- ***Echantillonnage Ad libitum*** : il s'agit d'une alternative aux règles d'échantillonnage décrites précédemment. C'est une technique d'échantillonnage où il n'existe aucune limitation sur qui et quoi est enregistré, ni quand ou comment cela est enregistré. L'observateur enregistre tout ce qui l'interpelle et qui lui paraît important à un moment donné, même si cela peut ne pas l'être.

Observer « *ad libitum* » peut être utile dans les premières phases d'observation, quand le catalogue de conduites n'a pas encore été défini, quand les sessions d'observation n'ont pas encore été planifiées, ou quand les hypothèses et objectifs n'ont pas encore été établis avec précision.

Cette forme d'observation peut être une aide pour ces prises de décisions, mais les données fournies ne peuvent pas être considérées comme objectives, et leur utilisation à posteriori est donc discutable (Altmann, 1974).

4. Règles d'enregistrement

De la même façon que les règles d'échantillonnage des individus indiquent qui doit être observé et quand, les règles d'enregistrement déterminent quels les aspects du comportement l'observateur doit enregistrer, et comment il doit le faire.

Une session d'observation est donc une période de temps pendant laquelle l'observateur observe et enregistre la conduite conformément à une règle d'échantillonnage et à une règle d'enregistrement.

En général, dans toutes les sessions d'observation réalisées au cours d'une étude, les mêmes règles sont utilisées en permanence. Le terme enregistrement a deux significations : c'est à la fois l'action à travers laquelle l'observateur note ou stocke l'information concernant la conduite pendant qu'il l'observe, mais aussi le résultat de cette action, c'est-à-dire les données qu'il produit.

Il existe deux types d'enregistrement différents (Martin et Bateson, 2009 ; Quera, 1991) :

- **Enregistrement continu :**

L'observateur note toutes les occurrences des unités de conduite du/des individu/s, dans l'ordre dans lequel elles sont produites par l'individu observé. Il peut également noter quand une catégorie se termine et quand une autre commence. Il enregistre uniquement les moments où se produit une transition entre occurrences de catégories. Cependant, il doit continuer d'observer sans interruption, précisément pour détecter ces changements. Le terme « enregistrement continu » est donc un abus de langage, puisque l'observation est bien continue mais l'enregistrement intermittent. La finalité de cette forme d'enregistrement est d'obtenir une information complète sur la fréquence et le séquençement des conduites, mais également sur leur durée et leur distribution temporelle ; c'est pour cela que, par rapport à l'enregistrement intermittent (décrit ci-après), c'est la règle d'enregistrement préférable.

Cependant, l'enregistrement continu a également des inconvénients : il requière que l'observateur prête une attention constante sur la conduite (à la différence de l'enregistrement intermittent), il rend difficile l'enregistrement des conduites produites simultanément, et requière l'utilisation d'un chronomètre pour obtenir les temps de début et de fin des conduites (si l'observation est réalisée in vivo). De plus, il est difficile d'apprendre à utiliser cette technique dans l'observation in vivo de façon fiable.

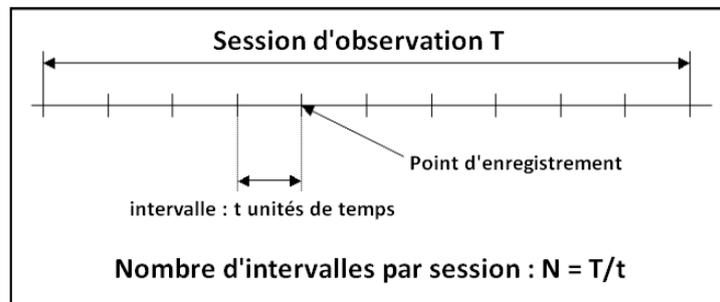
Tableau V. Exemple d'enregistrement continu combiné avec l'enregistrement focal, dans lequel on note les transitions des conduites de grooming, les postures, la locomotion, et les temps de début et fin en minute et seconde

Temps	Grooming	Posture
0 – 0 :45	Fait à la femelle	Assis
0:45 – 0:49		Marche
0:49		Assis
0:50 – 0:57	Auto-grooming	Assis
0:57 – 1		Marche
1 – 1:03	Fait au mâle	Assis
1:04 – 1:13	Reçoit du mâle	Assis
1:16 – 1:55	Fait au mâle	Assis
1:57	Fin	Assis

- **Enregistrement intermittent :**

L'observateur note les occurrences des conduites de chacun des individus par unités de temps, c'est-à-dire pendant un intervalle de temps préétabli, régulier, court (par exemple, toutes les minutes ou toutes les deux minutes) et par roulements, de façon rotatoire. Comme dit précédemment, l'ordre dans lequel les individus sont observés est toujours le même, et s'établit préalablement.

Alors que dans l'enregistrement continu c'est le changement de conduite qui détermine l'enregistrement, ici, c'est la fin de chaque intervalle, indiqué par une montre ou un chronomètre. L'observateur peut se dispenser de maintenir son attention constante, et se limiter à observer les individus uniquement quand la montre ou le chronomètre le prévient. La durée de chaque intervalle ou unité de temps doit être constante tout au long de la session, et doit être préétablie.



Document III. Session d'observation divisée en intervalles. T = durée de la session ; N = nombre d'intervalles ; t = durée de chaque intervalle. Les points d'enregistrement indiquent les fins des intervalles

Il existe différentes classes d'enregistrement intermittent. Les suivantes sont les plus utilisées :

- **Echantillon momentané ou instantané** : l'observateur enregistre la conduite seulement au moment où l'intervalle se termine (point d'enregistrement). Si les unités de conduite forment un ensemble exhaustif et mutuellement exclusif, alors à chaque moment d'échantillonnage, une et une seule d'entre elles sera enregistrée.

Quand ce type d'échantillon est utilisé, on part du principe que toutes les unités de conduites sont des états, puisqu'il est peu probable que les événements puissent être enregistrés avec ce type d'échantillonnage. Cependant, comme nous l'expliquerons plus tard, ni cette technique d'échantillonnage ni une autre ne fournissent de vraies durées. Parmi les enregistrements intermittents, l'échantillon momentané est le seul échantillon de temps au sens strict.

Tableau VI. Exemple d'échantillon momentané combiné avec l'échantillonnage focal d'un chimpanzé, pour lequel on a noté les conduites de grooming qu'il a effectuées ou reçues, le sexe de son compagnon de grooming et les conduites posturales et de locomotion, à chaque fin d'intervalle consécutif. Durée de chaque intervalle : 10s. Nombre d'intervalle : 6.

Intervalle	Temps	Grooming	Autre	Posture
1	0:10	Fait	Femelle	Assis
2	0:20	Fait	Femelle	Assis
3	0:30	Auto	-	Assis
4	0:40	Auto	-	Assis
5	0:50	Reçoit	Mâle	Assis
6	1			Assis

- **Echantillon un-zéro, ou partiel** : l'observateur enregistre les conduites produites pendant un intervalle, en tenant compte de l'ordre dans lequel elles se sont réalisées, du nombre de fois où elles se sont répétées, et de leur durée. On l'appelle échantillon un-zéro parce qu'il s'intéresse seulement à si chaque unité de conduite s'est produite ou non dans cet intervalle.

Cet échantillon n'est pas restrictif parce qu'il suffit que la conduite se soit produite ne serait-ce qu'un court instant dans l'intervalle pour qu'elle soit enregistrée. L'observateur, bien qu'il s'en tienne aux intervalles pour effectuer l'enregistrement, doit tout de même demeurer attentif à la conduite des individus, c'est pourquoi on considère cette règle d'enregistrement comme hybride. A la différence de l'échantillon momentané, l'échantillon partiel s'utilise autant pour les événements que pour les états. De ce fait, si les intervalles sont très courts, on a tendance à obtenir la même information qu'avec l'échantillon momentané.

Tableau VII. Exemple d'échantillon un-zéro combiné avec l'échantillonnage focal d'un chimpanzé, pour lequel on a noté les conduites de grooming qu'il a effectuées ou reçues, le sexe de son compagnon de grooming et les conduites posturales et de locomotion, produites dans chaque intervalle consécutif. Durée de chaque intervalle : 10s. Nombre d'intervalle : 6.

Intervalle	Temps	Grooming	Autre	Posture
1	0 – 0:09	Fait	Femelle	Assis
2	0:10 – 0:19	Fait	Femelle	Assis
3	0:20 – 0:29	Fait	Femelle	Assis
4	0:30 – 0:39	Auto	-	Assis
5	0:40 – 0:49	Reçoit	Mâle	Assis
6	0:50 – 0:59	Reçoit	Mâle	Assis

- **Echantillon total** : cette troisième classe est beaucoup moins utilisée que les précédentes. L'observateur enregistre uniquement les conduites qui se sont produites dans la totalité de l'intervalle. C'est donc un échantillon totalement restrictif, qui ne peut pas être utilisé pour enregistrer des événements, puisque par définition, ces derniers n'occuperont jamais un intervalle du début à la fin et ne seront donc pas enregistrés. Dans ce cas également, l'observateur doit maintenir son attention de façon constante : c'est un autre type d'enregistrement temporel hybride.

Aucun des enregistrements intermittents ne fournit des mesures de conduites exactes ou complètes. Si la durée de l'intervalle est petite par rapport aux durées moyennes des conduites et à leurs laps moyens, alors l'échantillon momentané permet d'estimer les durées relatives, en divisant le nombre d'intervalles pendant lesquels chaque conduite a été enregistrée, par la quantité totale d'intervalles employés. Il s'agit d'une estimation objective, plus exacte encore quand les intervalles utilisés sont nombreux et quand leur durée est petite. Dans l'échantillon un-zéro, ce quotient donne un résultat biaisé car il surestime les durées relatives des conduites.

Par ailleurs, la quantité d'intervalles consécutifs pour lesquels une conduite a été enregistrée, est une estimation de sa fréquence ; il s'agit toujours d'une sous-estimation, dans n'importe quel type d'enregistrement intermittent.

Différentes techniques ont été développées pour estimer de façon correcte et non biaisée les fréquences et durées des mesures de conduites à partir des enregistrements produits par les enregistrements temporels (Quera, 1990, 1991 ; Suen et Ary, 1989).

Quant au séquençement des conduites, il y aura toujours une perte d'information en utilisant les enregistrements temporels, qui peut être réduite si l'intervalle est petit.

L'enregistrement intermittent, et en particulier l'échantillon momentané, est moins fatigant pour l'observateur que l'enregistrement continu, ce qui se répercute en une production d'erreurs moindre.

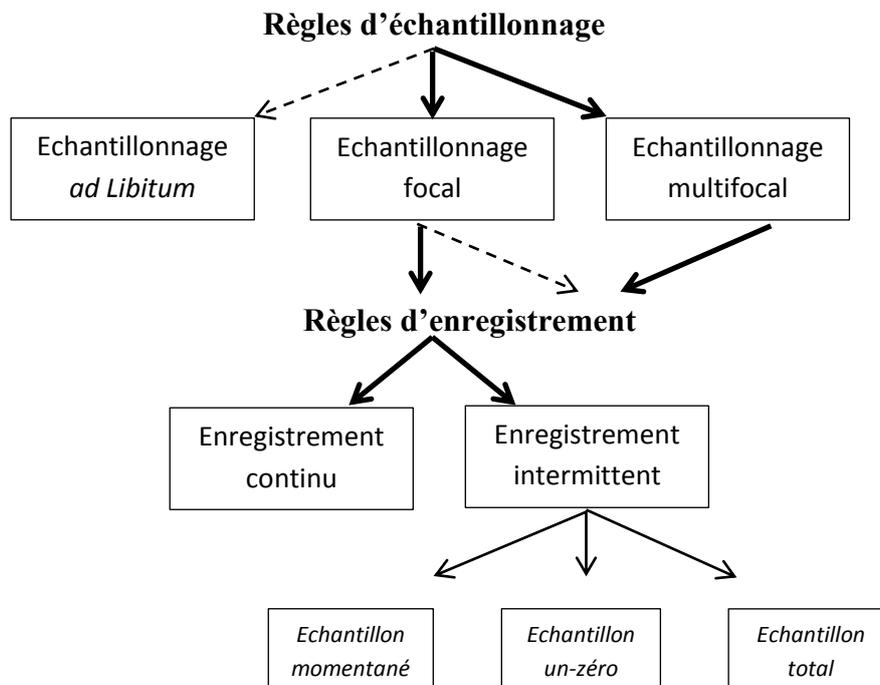
Ainsi, il est en général plus rapide et moins coûteux d'entraîner les observateurs dans l'enregistrement intermittent plutôt que dans l'enregistrement continu, puisqu'ils se limitent à enregistrer les conduites à intervalles réguliers, au lieu de devoir choisir à quel moment se produit une transition dans les conduites.

L'inconvénient de l'enregistrement intermittent est qu'il ne fournit pas une représentation fidèle de la conduite si jamais l'intervalle de temps utilisé est trop grand. L'utilisation de l'enregistrement temporel est justifiable lorsque :

- l'observation doit être effectuée *in vivo* (c'est-à-dire qu'il n'est pas possible de filmer les individus et d'observer l'enregistrement à posteriori) et que les changements de conduites sont si rapides qu'il n'est pas possible de recourir à l'enregistrement continu ;
- les changements de conduites sont si rapides qu'il n'est pas faisable d'enregistrer de façon continue ;
- les changements de conduites sont tellement longs qu'il est possible d'utiliser des intervalles de temps très grands sans que cela représente une perte d'information importante.

Comme nous l'avons dit précédemment, dans une session d'observation, on combine une règle d'échantillonnage et une règle d'enregistrement. Nous avons donc plusieurs possibilités (figure 1) :

- se focaliser sur un seul individu pendant toute la session et enregistrer toutes les transitions de conduites ;
- se focaliser sur tous les individus d'un groupe par roulement et, à chacun leur tour, enregistrer les transitions de conduite de l'individu observé ;
- se focaliser sur un seul individu et enregistrer sa conduite seulement à des intervalles réguliers ;
- se focaliser sur tous les individus d'un groupe par roulement, et à chacun leur tour, enregistrer à intervalles réguliers la conduite de l'individu observé (dans ce cas, chaque tour pourrait correspondre à un intervalle de temps).



*Figure 1. Hiérarchie des règles d'échantillonnage et des règles d'enregistrement
(Martin et Bateson, 2009)*

À la Fondation Mona, j'observais chacun des individus pendant un intervalle de temps court (10 secondes), les uns après les autres, toujours dans le même sens et de façon répétée (échantillonnage multifocal) au cours de sessions d'observations de 20 minutes au total ; j'enregistrais les conduites de façon intermittente (intervalles réguliers de 2 minutes), et l'échantillon était momentané. La première session coïncidait avec la sortie des animaux dans les installations extérieures, puis les suivantes à 12h00, 13h00, 14h00, 16h00 et 17h00, ceci permettant d'avoir des données couvrant l'ensemble de la journée.

Cependant, étant donné les températures élevées pendant l'été, notamment l'après-midi, les animaux restaient la majeure partie du temps cachés à l'ombre dans les cylindres en béton, ce qui rendait les observations impossibles et non valables. Le choix des heures d'observations et du temps total journalier pour la prise de données se faisait en fonction des horaires des animaux et de la disponibilité des observateurs.

5. Obtention des mesures de conduites (Quera, 2013)

Quand on réalise un enregistrement continu, il est possible d'obtenir directement les fréquences et les fréquences relatives des unités de conduite, de même que les fréquences de transition entre les conduites qui nous intéressent, et les taux de conduites (si l'on a enregistré la durée totale des sessions d'observation). De plus, si l'observateur a précisé les temps de début et de fin des conduites, alors il est possible d'obtenir directement les durées d'occurrence et, à partir de celles-ci, les durées totales, relatives et moyennes.

Cependant, comme dit précédemment, l'enregistrement intermittent ne permet pas l'obtention directe des mesures de conduites et, si la durée des intervalles est grande, alors l'information

obtenue tend à être faussée. Néanmoins, si la durée des intervalles n'est pas trop grande par rapport aux durées moyennes et aux laps des conduites, alors il est possible d'estimer leurs durées et fréquences de façon approximative à partir de l'enregistrement des données.

L'enregistrement intermittent fournit deux mesures de conduites directes pour chaque unité de conduite :

- la **fréquence modifiée** (FM) : il s'agit de la quantité totale d'intervalles dans lesquels l'unité de conduite a été enregistrée ;
- la **pseudofréquence** (PF) : il s'agit de la quantité de blocs d'intervalles consécutifs dans lesquels l'unité de conduite a été enregistrée.

Si on a réalisé un échantillon momentané, alors la durée totale de l'unité de conduite peut s'estimer ainsi (avec τ la durée de chaque intervalle) :

$$\hat{D}_i = FM_i \cdot \tau$$

Dans le cas d'un échantillon un-zéro, la durée totale de l'unité de conduite peut s'estimer ainsi (Suen et Ary, 1989) :

$$\hat{D}_i = (FM_i - PF_i) \cdot \tau$$

Dans les deux cas, la pseudofréquence d'une unité de conduite est une estimation de sa fréquence ; de ce fait, PF_i est toujours inférieur, ou égal, à la fréquence vraie F_i . A partir de ces estimations, on peut obtenir des valeurs approximatives du taux, de la durée moyenne, etc... des conduites.

6. Matériel et équipement pour l'enregistrement des données

Il existe des outils qui facilitent l'enregistrement et le stockage des données de façon optimale, efficace et simple. L'avancée technologique des dernières années a permis la création d'une grande variété d'instruments d'enregistrement, présentant une grande flexibilité dans sa gestion et application. La différence entre les instruments mécaniques et technologiques (Losada, 1993) est aujourd'hui obsolète, car nous vivons dans un siècle de numérisation, de haute définition, de 3D, ce qui a généré des instruments d'enregistrement d'une haute précision, qui permet leur utilisation dans différentes situations.

Les outils et matériel basique utilisés dans la recherche éthologique sur les primates, aussi bien en liberté qu'en captivité, sont les suivants :

- **abris et tours d'observation** : dans le cas où l'étude porte sur des animaux en captivité et que ces derniers se trouvent dans des installations naturalisées de grande extension, il est recommandé de disposer de tours d'observation depuis lesquelles l'observation du comportement du groupe est meilleure, et d'interférer le moins possible avec les animaux ;
- **jumelles** : recommandées autant pour les études en liberté qu'en captivité. S'il est impossible d'identifier de manière adéquate chacun des individus de l'étude, les données obtenues n'auront aucune validité ;

- **chronomètre** : chacune des feuilles d'enregistrement utilisée a un temps d'observation assigné qui doit être chronométré. Par ailleurs, l'enregistrement des données de type « état » (cf. 5.2.b) requière un contrôle exact des durées de temps de certaines conduites ;
- **appareil photographique** : l'illustration du catalogue de conduite par des photographies est une pratique utilisée et recommandée, notamment lorsqu'il est nécessaire de donner des exemples de définitions du catalogue de conduite. Il est conseillé d'utiliser des appareils photographiques de type reflex avec des objectifs zoom, bien que des appareils photographiques digitaux confèrent une qualité de photographie acceptable ;
- **support matériel pour l'enregistrement et la conservation des données** :
 - *bloc-notes et stylo* sont utilisés dans les premières étapes de l'étude et pendant les étapes d'observation et d'identification des individus. Il est conseillé de noter toutes les observations qui nous viennent à l'esprit, et qui pourront nous être utiles pour l'étude. Il s'agit de l'instrument le plus rudimentaire, mais le préférable dans beaucoup de situation où une intrusion minimale chez les sujets observés est requise, et où la maintenance des appareils électriques et électroniques est problématique. Dans la plupart des études de terrain, on utilise en général des feuilles d'enregistrement standardisées, ce qui facilite les annotations ;
 - *feuilles d'enregistrement standardisées* : elles doivent être claires et facilement manipulables par l'observateur. Plus son *design* sera compliqué, plus l'entraînement des observateurs et l'obtention d'un indice de fiabilité acceptable entre observateurs sera difficile. Le tableau VIII présente un exemple de feuille d'enregistrement ;

Tableau VIII. Exemple de feuille d'enregistrement utilisée à la Fondation Mona. La première ligne correspond à la date de la session, au numéro de la session (dans la même journée), à l'heure de la session et à la température relevée juste avant le début de la session. La deuxième ligne correspond aux noms des individus observés. La première colonne correspond aux intervalles de temps en minutes (ici toutes les 2 minutes). Au cours de la session, on note dans la case correspondant à l'individu observé le code correspondant à la conduite effectuée et le code du secteur dans lequel se trouve l'individu au moment où il réalise cette conduite ; dans le cas d'une conduite sociale, on note également l'émetteur et le récepteur.

Date :	Session n°	Heure :	T° :		
	MARCO	CHARLY	TONI	BONGO	JUANITO
0					
2					
4					
...					

Les feuilles d'enregistrement peuvent s'adapter à n'importe quelles règles d'enregistrement indiquées précédemment. Selon la règle d'enregistrement utilisée, les annotations temporelles peuvent être les débuts et fins de conduites, les intervalles de temps, ou bien l'ordre de succession des conduites.

- *magnétophone* : il peut remplacer le bloc note et le stylo. Dans ce cas, l'observateur dicte les conduites qui se produisent et à quel moment. Ce qui a été enregistré devra ensuite être transcrit sur le papier ou de préférence introduit dans une archive sur l'ordinateur. Entre chaque « dictée », l'observateur peut mettre pause sur l'enregistrement, ce qui facilitera ensuite la transcription ;
- *ordinateur portable* : il permet de stocker directement les informations, sans nécessité de transcription ultérieure. Les données peuvent donc être analysées directement ;
- *système codifié de conduites* : lors des observations, il convient d'avoir à portée de main l'éthogramme, au cas où un doute survienne pendant l'enregistrement des données ;
- *outils et programmes informatiques* : il existe des programmes informatiques dans lesquels les données sont directement introduites pendant l'observation. De cette façon, il est possible d'obtenir une analyse instantanée de chacune d'elles ;
- *caméra vidéo* : dans certaines études, il est nécessaire de pouvoir enregistrer en vidéo les individus, pour réaliser ultérieurement une analyse exhaustive des aspects qui nous intéressent le plus. De cette façon, il est possible d'observer plusieurs fois le même enregistrement, jusqu'à obtenir des données que l'on considère sans erreurs. Cependant, même si l'on obtient une grande quantité d'informations, l'étude est plus chère et moins dynamique, car il faut beaucoup de temps pour analyser les vidéos.

L'avantage de ces instruments technologiques est qu'ils permettent de stocker les images de façon permanente ; il est donc possible de répéter l'observation et l'enregistrement plusieurs fois, afin d'évaluer la fiabilité des observateurs, par exemple. De plus, ils peuvent de contrôler la vitesse de reproduction de l'image, ce qui permet d'effectuer un enregistrement et une codification plus précis, en sélectionnant et organisant les conduites en séquences spécifiques.

La programmation informatique a généré un *software* spécifique des instruments d'enregistrement permanent, sur plusieurs plateformes (Windows, Linux, MacOS X, etc...), qui, d'une manière rapide, visuelle et directe, facilite l'observation et l'enregistrement de la conduite. La majorité de ces programmes contiennent des applications d'enregistrement, d'édition, de conversion en plusieurs formats, et dans certains cas, d'analyse de données. Actuellement, les programmes les plus utilisés sont *The Observer* (www.noldus.com) et *Interact* (www.mangold.de) ; d'autres programmes non commerciaux existent, comme *Match Vision Estudio* ou *ThèmeCoder* qui, bien qu'ayant des possibilités plus limitées, sont faciles d'accès.

Ces programmes facilitent énormément l'enregistrement continu, raison pour laquelle les enregistrements intermittents peuvent être considérés chaque fois plus obsolètes (excepté pour les études où il est impossible de filmer ou d'utiliser l'enregistrement continu). De plus, ils facilitent l'enregistrement avec beaucoup de précision, puisque l'observateur peut vérifier son enregistrement en réalisant des visionnages répétés.

VI. Concordance entre observateurs

Les résultats obtenus sont fiables s'il est possible de garantir que les données sont objectives et cohérentes (Quera et Losada, 2013). Bien que les analyses de données soient complètes et sophistiquées, les résultats obtenus seront équivoques si les données sont erronées. C'est pourquoi il est nécessaire de démontrer que celles-ci ne le sont pas. En d'autres mots, les données obtenues par des observateurs entraînés sont fiables s'il est possible de démontrer que les observateurs sont interchangeables, c'est-à-dire qu'elles ne dépendent pas de l'observateur qui les a générées.

La concordance entre observateurs est le sine qua non de l'observation systématique (Bakeman et Quera, 2011), c'est-à-dire qu'on ne peut pas considérer que l'observation est scientifique à moins d'avoir démontré que les données des observateurs concordent lorsqu'ils enregistrent la même situation, en utilisant les mêmes unités de conduite et la même technique d'enregistrement. Ainsi, il est indispensable de déterminer le degré de concordance des observateurs pour savoir jusqu'à quel point ils sont interchangeables.

La qualité des données produites dépend de trois aspects complémentaires : la fiabilité, la précision et la validité.

1. Fiabilité, précision, validité

La **fiabilité** se définit comme degré de concordance entre les enregistrements obtenus dans des observations indépendantes et simultanées de la conduite du/des même(s) individu(s), réalisées par deux (ou plus) observateurs faillibles ou imparfaits. Si les deux observations sont réalisées par le même observateur (par exemple, en visionnant deux fois la même vidéo), cela s'appelle *fiabilité ou concordance intra-observateur*.

Si elles sont réalisées par deux observateurs différents, cela s'appelle *fiabilité ou concordance entre observateurs*. Une concordance élevée n'indique pas nécessairement que les enregistrements obtenus soient exempts d'erreurs, puisqu'il est possible que les observateurs aient commis les mêmes erreurs dans deux observations indépendantes. La fiabilité peut s'exprimer par l'indice de pourcentage de concordance, s'exprimant de la façon suivante :

$$\text{Indice de pourcentage de concordance} = \frac{\text{N}^\circ \text{ d'intervalles concordants (IC)}}{\text{N}^\circ \text{ IC} + \text{N}^\circ \text{ intervalles non concordants}}$$

Cet indice a été très discuté. Il ne prend pas en compte la non-occurrence de la conduite. On considère qu'un intervalle est concordant lorsque les deux observateurs coïncident dans l'enregistrement (ou le non-enregistrement). Pour comprendre cela, un exemple est donné ci-dessous.

Intervalle	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Observateur 1			x					x		
Observateur 2		x		x			x			x

Ici, seulement 4 intervalles coïncident, donc l'indice de fiabilité est $F = (4/10) \times 100 = 40\%$. Les observateurs n'ont enregistré aucune coïncidence par rapport à l'apparition de la conduite, mais leur fiabilité est tout de même de 40%. C'est pourquoi un nouvel indice a été créé par Hopknis y Herm ; il s'agit de l'indice de fiabilité globale qui se calcule ainsi :

$$F \text{ globale} = (O_{1y2} + N_{1y2} / T) \times 100$$

O_{1y2} : nombre d'intervalles concordants entre les observateurs 1 et 2 pour les occurrences

N_{1y2} : nombre d'intervalles concordants entre les observateurs 1 et 2 pour les non occurrences

T : nombre total d'intervalles

Par exemple, les deux observateurs enregistrent 5 intervalles concordants pour les occurrences et 3 intervalles concordants pour les non-occurrences. On a alors : $F \text{ global} = (5 + 3 / 10) \times 100 = 80\%$

Intervalle	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Observateur 1		x	x			x	x	x		x
Observateur 2		x	x	x			x	x		x

La **précision** d'un observateur faillible ou imparfait est le degré de concordance entre les enregistrements de conduites qu'il obtient et ceux qu'obtient un autre observateur supposé infaillible ou imparfait, en observant de façon simultanée et indépendante le comportement du/des même(s) individu(s) dans la même situation. Etant donné qu'il est difficile voire impossible d'avoir des observateurs parfaits, dans la pratique, la précision entre observateurs faillibles s'estime en les comparant avec des observateurs experts et plus entraînés qu'eux. La précision est une meilleure mesure que la fiabilité parce qu'elle indique le degré de similitude entre les enregistrements de l'observateur et les enregistrements « parfaits ».

La **validité** est une caractéristique des unités de conduite (à la différence de la précision et la fiabilité qui sont des caractéristiques des observateurs). On distingue différents types de validité de l'observation de conduite (pour une vue détaillée de ces concepts, voir Yoder et Symons, 2010).

Le catalogue de conduites aura une *validité de construction* si les unités de conduite définies reflètent et respectent de façon adéquate les concepts (ou variables non directement observables) qu'elles représentent.

Par exemple, on définit l'unité de conduite « agression légère » comme « montrer les dents, poursuivre sans établir de contact physique, ou hérissier le poil » en gardant à l'esprit que cette occurrence représente un degré faible du concept « agressivité », celui-ci mettant en jeu d'autres manifestations d'un grade plus élevé.

La validité d'un concept est un problème que l'observateur doit résoudre lorsqu'il définit des unités de conduites complexes ou très molaires. Cependant, quand les conduites ne reflètent ou ne respectent pas des variables inobservables, la validité de construction n'a pas lieu d'être.

On peut également parler de *validité de contenu* d'un catalogue de conduites qui représente le degré des unités de conduite à répondre correctement au problème de l'étude : si ce dernier est éloigné du répertoire de conduites idéal, on peut alors considérer qu'il a peu de validité de contenu.

Il faut tenir compte du fait que la terminologie relative à la qualité des données n'est pas similaire pour tous. Certains auteurs définissent la *précision* comme le degré de ressemblance entre la mesure et la véritable représentation de ce qui est observé (Hollenbeck, 1978 ; Uebersax, 1988). Si par « véritable représentation » on entend une valeur obtenue par un observateur expérimenté et entraîné, alors cette définition concorde avec celle exprimée précédemment ; mais si l'on comprend ceci comme le concept abstrait que l'on est sensé mesurer, alors il s'agit plutôt d'une définition de la validité.

2. Types de concordance entre observateurs

La fiabilité (ou la précision) doivent être évaluées en utilisant le même type de mesures de conduites que l'on utilisera pour l'analyse des données. C'est-à-dire que si le chercheur est intéressé par déterminer si certaines unités de conduite sont plus fréquentes à certaines saisons de l'année, alors il suffira qu'il garantisse que les fréquences obtenues par les observateurs ont une certaine fiabilité (ou précision).

Il ne sera pas nécessaire que les enregistrements des observateurs que l'on compare coïncident parfaitement, mais seulement que les fréquences totales de chacune des conduites soient similaires pour les deux observateurs. Au contraire, si le chercheur désire connaître si certaines conduites d'un individu tendent à survenir en même temps que certaines conduites d'un autre individu, alors il devra montrer que les enregistrements des observateurs coïncident parfaitement.

Etant donné que pour évaluer la fiabilité ou la précision on compare les observateurs, les techniques utilisées sont en général les mêmes dans les deux cas. C'est pourquoi, dans les paragraphes suivants, on ne réalise pas de distinction entre les deux, mais il faut tout de même prendre en compte que si les observateurs observés sont faillibles, alors le coefficient obtenu est sa fiabilité, alors que si l'un est faillible et l'autre « parfait » alors le coefficient obtenu est la précision du premier observateur.

En fonction des objectifs de l'étude et du type de questions auxquelles on veut répondre, on distingue deux types de concordance qu'il est possible d'évaluer :

- *Concordance globale* : c'est la concordance entre les moyennes globales de la conduites, comme la fréquence, la durée, le taux, la fréquence relative, etc... Ce type de concordance est celui que l'on doit évaluer lorsque le problème de l'étude requière de comparer les fréquences, les durées ou les taux entre individus, groupes ou situations différentes.

Par exemple, si le chercheur se demande « le taux de conflits est-il plus important lorsqu'il y a plus de femelles dans le groupe ? » alors son objectif sera d'obtenir des taux de conflits dans différents groupes ou situations, dans lesquels le nombre de femelles varie, et de les comparer. Pour cela, il devra d'abord s'assurer qu'il existe une concordance entre les taux qu'obtiennent différents observateurs lors d'un enregistrement indépendant et simultané d'une conduite de plusieurs groupes.

- *Concordance locale ou point par point* : il y a concordance locale quand les observateurs enregistrent les mêmes données à chaque moment d'une session d'observation. Par exemple, si (en utilisant l'échantillon momentané) à chaque point d'enregistrement ils enregistrent les mêmes unités de conduite ; ou, si (en utilisant l'enregistrement continu où ils notent seulement la séquence de conduites) ils détectent de façon égale chaque transition et notent la même unité de conduite à ce moment-là.

Pour savoir si cette concordance existe, il ne suffit pas de connaître les mesures globales des sessions (comme la fréquence ou la durée) mais il est indispensable d'analyser en interne les enregistrements. Ce type de concordance doit être évalué lorsqu'on veut trancher sur des hypothèses relatives à la co-occurrence, la simultanéité ou le séquençement des unités de conduite.

Par exemple, si le chercheur se demande « l'agression a-t-elle tendance à se produire après que l'individu ait reçu du grooming d'un autre individu ? », alors son objectif sera d'obtenir les séquences de conduites sociales d'un groupe, en utilisant des unités comme le grooming et l'agression, entre autres, et de déterminer si la fréquence relative de transition entre « recevoir du grooming » et « agresser » est significativement plus grande que celle à laquelle on pourrait s'attendre s'il n'existait pas de relation entre ces conduites, c'est-à-dire si elle était égale à la fréquence relative de « agresser », indépendamment de la conduite effectuée avant (Bakeman et Quera, 2011).

Avant de mener à bien cette analyse, le chercheur devra s'assurer que les séquences de conduite obtenues par différents observateurs lors d'un enregistrement indépendant et simultané d'une conduite des mêmes individus sont concordantes.

Si des observateurs ont un haut niveau de concordance point par point, alors leurs résultats concorderont également de manière globale ; si, à chaque moment de l'observation, les enregistrements tendent à coïncider, alors les mesures globales (comme la fréquence) qui dérivent de ces enregistrements coïncideront également.

Ainsi, si la concordance locale est élevée, il n'est pas nécessaire d'évaluer la concordance globale, puisqu'elle le sera aussi. L'inverse n'est pas vrai : les moyennes globales obtenues peuvent être très similaires, même si les séquences ou les enregistrements point par point ne concordent pas.

Cependant, si les objectifs de la recherche requièrent d'analyser des données uniquement globales, alors il suffira de démontrer que la concordance globale est élevée.

3. Indices de concordance globale

La concordance globale peut être évaluée grâce à la *corrélation linéaire de Pearson* :

$$r_{12} = \frac{S_{12}}{S_1 \cdot S_2}$$

où S_{12} représente la covariance entre les mesures globales obtenues par l'observateur 1 et celles obtenues par l'observateur 2 (par exemple, les taux d'une certaine unité de conduite obtenus par l'un et l'autre pour différents individus), et S_1 et S_2 les déviations type de ces mesures selon l'un et l'autre des observateurs.

Si la corrélation est haute et positive (proche de 1) alors il existe une bonne concordance entre les mesures globales obtenues par les deux observateurs. Toutefois, il est nécessaire de déterminer si un des deux observateurs obtient des mesures systématiquement plus élevées que l'autre, car dans ce cas, le coefficient de corrélation peut également avoir une valeur proche de 1 en raison du décalage systématique entre les mesures obtenues par l'un et l'autre. A lui seul, le coefficient de corrélation de Pearson n'est pas un indicateur adéquat de la concordance, et on doit obtenir la droite de régression. La droite de régression de l'observateur 2 en fonction de l'observateur 1 est :

$$X_2 = a + b \cdot x_1$$

où x_1 et x_2 représentent les mesures obtenues par les observateurs, a étant l'ordonnée à l'origine et b la pente de la droite :

$$b = s_{12} / s_1^2$$

$$a = \bar{x}_2 - b\bar{x}_1$$

avec \bar{x}_1 et \bar{x}_2 les moyennes des mesures respectives. Si l'ordonnée à l'origine est nulle, alors aucun observateur « sur-enregistre » par rapport à l'autre. Si l'ordonnée à l'origine est supérieure à 0 et statistiquement significative, alors l'observateur 1 « sur-enregistre » par rapport à l'observateur 2 ; si elle est inférieure à 0 significativement, alors l'observateur 2 « sur-enregistre » par rapport à l'observateur 1.

Un procédé plus général existe pour évaluer la concordance globale : il s'agit du calcul du *coefficient de corrélation intraclasse* (Bakeman y Quera, 2011; Yoder et Symons, 2010) dont le plus utile est le *coefficient de Berk (1979)*. Ce coefficient intraclasse permet de comparer deux observateurs ou plus simultanément. Il est sensible à l'absence de corrélation entre les mesures des observateurs et au décalage systématique entre certains observateurs.

En d'autres mots, le coefficient est égal à 1 seulement lorsqu'il existe une corrélation entre les mesures obtenues par les différents observateurs et qu'il n'y a pas de « sur-enregistrement ». Il est inférieur à 1 lorsque les mesures de certains observateurs ne concordent pas avec celles des autres, ou quand, bien qu'elles concordent, elles sont systématiquement décalées, ou bien les deux choses à la fois.

Le *coefficient de corrélation de Berk* est une proportion de variances (à la différence de la corrélation de Pearson, il ne peut prendre des valeurs comprises qu'entre 0 et 1) et se définit comme :

$$\rho_c^2 = \frac{\sigma_s^2}{\sigma_s^2 + \sigma_o^2 + \sigma_e^2}$$

avec :

σ_s^2 = la variance due à la variable « individus » : elle indique le degré de différences entre les valeurs de la variable « individu », ou variabilité « vraie »

σ_o^2 = la variance due aux observateurs : elle indique le degré d'incohérences entre observateurs, c'est-à-dire les biais systématiques de l'observateur

σ_e^2 = la variabilité résiduelle ou d'erreur ; sa racine carrée est l'erreur type, ou erreur standard de la mesure globale par rapport à celle de la concordance.

Tableau IX. Formules des variances utilisées pour le calcul du coefficient intraclasse de Berk.

Source de variation	Somme des carrés	Carrés moyens	Variances
Individus	$SC_s = k \sum (S_i - M)^2$	$CM_s = SC_s / (n-1)$	$\sigma_s = (CM_s - CM_e) / k$
Observateurs	$SC_o = n \sum (O_j - M)^2$	$CM_o = SC_o / (k-1)$	$\sigma_o = (CM_o - CM_e) / n$
Erreur	$SC_e = SC_t - SC_s - SC_o$	$CM_e = SC_e / [(n-1)(k-1)]$	$\sigma_e = CM_e$
Total	$SC_t = \sum (X_{ij} - M)^2$		

Avec k = nombre d'observateurs, n = nombre d'individus, S_i = moyenne des sujets,
 O_j = moyenne de l'observateur, M = moyenne générale

Il existe une concordance globale quand la variance due aux individus (σ_s^2) est élevée en comparaison aux deux autres variances. Si la variance due aux observateurs (σ_o^2) est élevée par rapport aux deux autres, alors il existe un biais systématique entre les observateurs.

Par exemple, on suppose que quatre observateurs ont observé simultanément et indépendamment cinq individus, et ont obtenu les fréquences présentées dans le tableau X pour la conduite « agression » au cours de plusieurs sessions d'observation. Les résultats du calcul des variances sont détaillés dans le tableau XI.

Tableau X. Fréquences de la conduite « agression » obtenues par quatre observateurs indépendants, en observant simultanément un groupe de cinq individus.

	Observateur 1	Observateur 2	Observateur 3	Observateur 4	Moyennes
Individu 1	5	6	3	5	4.75
Individu 2	9	10	7	7	8.25
Individu 3	6	10	3	7	6.5
Individu 4	1	2	0	1	1
Individu 5	4	5	2	5	4
Moyennes	5	6.6	3	5	4.9

Tableau XI. Calcul des variances pour le coefficient de Berk, appliqué aux données du tableau XI

Source de variation	Somme des carrés	Carrés moyens	Variances
Individus	119.3	29.82	7.21
Observateurs	32.6	10.87	1.97
Erreur	11.9	0.99	0.99
Total	163.8		10.17

Si les observateurs avaient une concordance parfaite, alors dans le tableau (X) nous trouverions des fréquences identiques dans chacune des colonnes de la même ligne, et σ_o^2 vaudrait 0. Dans la mesure où cela n'est pas le cas, cette variance est différente de 0. Si on lit n'importe quelle colonne du tableau (X) de haut en bas, on s'aperçoit qu'il existe une variabilité : chaque individu réalise la conduite « agression » avec une fréquence différente. Cette variabilité est « vraie » puisque c'est précisément celle que l'on souhaite détecter quand on observe les individus ; en d'autres termes, l'existence de variabilité due aux individus est attendue, et est de plus nécessaire pour évaluer la concordance entre observateurs.

Comme on peut le voir, le *coefficient de Berk* exprime la proportion de variabilité totale due aux différences entre individus (σ_e^2 est généralement petite). Plus cette proportion est élevée, plus la proportion de variabilité due aux discordances entre observateurs est faible, et donc plus les mesures obtenues par n'importe lequel d'entre eux peuvent être considérées comme fiables.

A partir des résultats des tableaux XI, on obtient $\rho_c^2 = 7.21/10.17 = 0.71$, ce qui indique que la fiabilité entre les quatre observateurs concernant la fréquence de la conduite « agression » n'est pas optimale (on considère 0.80 la valeur minimale acceptable). Attention, ce résultat ne veut pas dire que les observateurs ne sont pas fiables dans l'enregistrement d'autres conduites.

Si on avait fait correspondre chaque ligne du tableau X avec une unité de conduite du catalogue, et que l'on avait indiqué dans chaque case les fréquences obtenues pour chaque observateur lors de l'observation de tous les individus simultanément, alors le coefficient de

Berk aurait indiqué la fiabilité des observateurs par rapport aux fréquences de toutes et chacune des conduites.

4. Indices de concordance locale

Le meilleur indice de concordance locale entre observateurs est le *coefficient kappa de Cohen* (1960). *Kappa* indique le degré de concordance locale entre deux observateurs par rapport à un ensemble d'unités de conduite exhaustives et mutuellement exclusives. Dans le calcul du coefficient *kappa*, on prend en compte la possibilité que les observateurs puissent concorder au hasard, et la valeur estimée de cette concordance aléatoire est décomptée.

Le *coefficient kappa* se calcule ainsi (Bakeman et Gottman, 1997 ; Hollenbeck, 1978) :

$$k = \frac{O - E}{1 - E}$$

avec *O* la proportion de concordance obtenue et *E* la proportion de concordance attendue si les observateurs enregistreraient les conduites au hasard (concordance aléatoire). Le coefficient *kappa* peut valoir au maximum 1 (concordance point par point parfaite) ou au minimum -1 (manque total de concordance) ; des valeurs proches de 0 signalent que les observateurs peuvent avoir enregistré au hasard.

Pour calculer ce coefficient, il est nécessaire de connaître en combien d'unités ou intervalles de temps les deux observateurs ont coïncidé dans l'enregistrement de chacune des unités de conduite, et en combien d'unité ou intervalles de temps chaque observateur a enregistré chacune des unités de conduite. Ces données peuvent être disponibles dans un tableau de concordance, comme le montre le tableau XII.

Tableau XII. Exemple d'un tableau de concordance point par point par rapport à toutes les conduites.

Observateur 2						
Observateur 1	Grooming	Proximité	Agression	Sexe	Jeu	Total
Grooming	1120	198	121	66	41	1546
Proximité	62	867	10	4	11	954
Agression	0	3	101	1	5	110
Sexe	17	5	3	523	2	550
Jeu	68	15	7	26	754	870
Total	1267	1088	242	620	813	4030

Dans un tableau de concordance point par point, les lignes correspondent à un des observateurs, et les colonnes à un autre. A chaque ligne est attribuée une unité de conduite que l'observateur 1 a enregistrée, et à chaque colonne est attribuée une unité de conduite enregistrée par l'observateur 2. L'ordre d'attribution des unités de conduites dans les lignes et les colonnes est sans importance, mais il doit être le même dans les lignes et les colonnes.

La case (*ij*) du tableau représente le nombre d'unité ou intervalles de temps où la conduite de la ligne *i* a été enregistrée par l'observateur 1, alors que l'observateur 2 a enregistré celle de la colonne *j*. De cette façon, dans la diagonale principale du tableau apparaissent les

concordances entre observateurs, et dans les autres cases, les discordances. Les totaux des lignes et des colonnes indiquent les durées totales de chaque conduite, selon si elle a été enregistrée par les observateurs 1 ou 2 respectivement.

Ainsi, dans le tableau 13, on peut voir que les observateurs concordent dans les résultats de la conduite « grooming » : elle s'est produite dans 1120 unités de temps, que l'observateur 1 a enregistré parmi 1546 unités de temps au total, et l'observateur 2 parmi 1267 au total.

Cependant, il y a également des discordances ; par exemple, sur 198 unités de temps, l'observateur 1 note qu'il s'agit de « grooming » alors que l'observateur 2 note des conduites de « proximité ». Un des prérequis indispensable est que les unités de conduite des lignes et des colonnes du tableau soient temporellement exhaustives et mutuellement exclusives, pour que l'addition totale du tableau coïncide avec le temps total d'observation, et que chacune des unités de temps soit comptabilisée une et une seule fois dans le tableau.

Les proportions de concordance se calculent de la façon suivante :

$$O = [\sum diagonal] / total$$

$$E = [\sum f_i \times c_i] / total^2$$

avec f_i et c_i représentant respectivement l'addition de la ligne i et celle de la colonne i du tableau. Par exemple, à partir du tableau 13, on obtient $O = 3365/4030 = 0.835$ et $E = 1010.337/4030 = 0.251$; Ainsi, le coefficient *kappa* vaut $k = (0.835 - 0.251) / (1 - 0.251) = 0.78$. Cette valeur est donc proche du minimum conseillé, 0.80. La concordance n'est pas élevée dans ce cas, dû évidemment à la grande quantité de discordances.

L'utilité de la table de concordance va plus loin que le simple calcul de *kappa* (pour cela, il suffit de connaître les valeurs de la diagonale et des totaux) : elle permet en effet d'indiquer entre quelles catégories de conduites il existe une discordance majeure. Bien sûr, le travail du chercheur consistera donc à déterminer si la confusion est due à une mauvaise définition des unités de conduites ou à un mauvais entraînement des observateurs, et auquel cas, à remédier au problème.

Par ailleurs, le coefficient *kappa* n'est pas seulement une proportion de concordance, mais prend aussi en compte dans son calcul la concordance aléatoire possible ; ainsi, dans l'exemple précédent, les résultats des observateurs concordent dans 83.5% des unités de temps, mais cette quantité n'est pas un bon indicateur de concordance puisqu'elle contient la concordance aléatoire, laquelle s'estime à 25.1%.

Le coefficient *kappa* calculé à partir du tableau de concordance dans lequel toutes les catégories de conduites sont représentées, indique le degré de concordance par rapport à toutes les catégories à la fois. Dans certains cas, il peut être plus utile de déterminer quelle est la concordance point par point vis-à-vis d'une seule catégorie, ou bien d'obtenir un coefficient par catégorie avec des objectifs comparables. Pour cela, le tableau de concordance peut se condenser en un tableau 2x2 dans lequel est représentée uniquement la catégorie en question.

Par exemple, le tableau XIII représente un tableau de ce type pour la conduite « agression » ; dans ce cas, $k = 0.56$, une valeur trop basse dû au fait que l'observateur 1 n'enregistre pas comme « agression » une grande quantité d'unités de temps, qui elles sont enregistrées comme tel par l'observateur 2.

Tableau XIII. Exemple de tableau de concordance point par point vis-à-vis de la conduite « agression ».

Observateur 2			
Observateur 1	Agression	Reste des conduites	Total
Agression	101	9	110
Reste des conduites	141	3779	3920
Total	242	3788	4030

Plusieurs facteurs influent sur la qualité des données, dues autant par l'observateur lui-même (erreurs, interprétation idiosyncratique des définitions des unités de conduite, etc...) qu'à des défauts dans les définitions et dans les instruments d'enregistrement. L'entraînement de l'observateur dans l'utilisation des définitions des unités est fondamental ; ainsi, il est souhaitable de tester la qualité des données qu'ils obtiennent, dans le but de les ré-entraîner si nécessaire (Quera, 1993).

L'évaluation de la fiabilité, ou préférentiellement de la précision, le fait de donner le résultat aux observateurs sur la valeur atteinte, et le contrôle répété de l'application correcte des définitions sont les moyens pour maintenir une qualité de donnée adéquate.

VII. L'observateur en tant que chercheur

Le principal problème de l'observation est l'observateur lui-même : il doit comprendre l'information tirée de ses observations et plus tard, émettre les conclusions correspondantes. Cependant, l'observateur peut mettre en relation la conduite observée avec les variables d'une étude, mais en contrepartie, tirer des conclusions incorrectes de l'observation. Pour ces raisons, il faut déterminer l'impact de l'observateur sur les événements si l'on veut que l'étude soit correcte.

1. Caractéristiques de l'observateur

En tant que chercheur, l'observateur doit réunir une série de conditions qui permettent d'éviter ou de diminuer les inconvénients de la propre méthode d'observation :

- orientation et connaissance de ce qu'il veut voir ;
- objectivité et scepticisme ;
- maturité mentale, discrétion et imagination contrôlée ;
- libre de toute fatigue, attitude alerte et active ;
- habilité pour passer inaperçu, ne pas attirer l'attention ;
- capacité pour écouter et entendre, voir et percevoir ;
- capacité pour faire des calculs raisonnables et exacts, sans l'aide d'instruments de mesure.

2. Problèmes provoqués par l'observateur

Dans l'observation, des interférences de n'importe quel type entre observateurs et observateur existent. Il faut alors éliminer ou diminuer le degré de ces interférences, par exemple en se cachant pour que les individus observés ne s'aperçoivent pas de la présence de l'observateur.

L'observateur est extrêmement sujet à l'erreur. Même avec les meilleures intentions, l'observateur humain se trouve limité par la sensibilité de son appareil perceptif et par les aspects motivants et psychologiques qui le conduisent à l'auto-aveuglement. De là, on peut en déduire son inaptitude pour répéter une observation exactement de la même façon, et en obtenant les mêmes résultats (variabilité).

Le parti pris fait également partie des problèmes liés à l'observateur. Le parti pris se définit comme la tendance à observer un phénomène d'une façon qui diffère systématiquement de l'observation « vraie ». On distingue deux types d'erreurs :

- **le parti pris lié à l'observation** : on réalise un effort pour produire un résultat cohérent, mais on supprime des détails enregistrés qui ne paraissent pas adéquats. Dans la reconstruction réalisée ultérieurement, il y a alors introduction de détails inexacts ;
- **la transcription d'une information complexe en un langage excessivement simple** : il y a alors perte d'une partie de l'information.

3. Formation et entraînement des observateurs

Heyns et Zander (1972) suggèrent différentes phases d'entraînement. Il faut commencer par expliquer aux futurs observateurs les bases théoriques et le but de l'étude. Il est préférable que les observateurs s'entraînent au début à effectuer des observations sans protocole précis d'observation. Ensuite, il faut réaliser des observations plus précises, en utilisant cette fois le protocole d'observation qu'ils devront suivre. Quand ils sont sur le point de pouvoir mettre à l'épreuve leurs capacités, on réalise alors des essais d'observation. Cet entraînement est suivi par une longue discussion de l'expérience vécue par les observateurs, lesquels tomberont sur une série de difficultés. Il est recommandé de leur donner l'occasion de se tester sur un groupe comparable à celui qu'ils devront observer. Grâce à cela, on pourra évaluer le travail effectué par les observateurs.

VIII. Analyse de données

Dans cette dernière partie, nous allons traiter sommairement les différentes façons d'analyser les données obtenues à travers l'observation systématique du comportement, et allons donner un aperçu des techniques d'analyses des séquences de conduites. Le lecteur trouvera plus d'informations dans Bakeman et Gottman (1997), Bakeman et Quera (1996), Gottman (1995), Haccou et Meelis (1992), Martin et Bateson (2009), Quera (1993) et Suen et Ary (1989).

1. Dimensions basiques d'analyse

Analyser signifie subdiviser un tout en différents éléments, ou découvrir de quels éléments il est composé et comment ils sont interconnectés. Par conséquent, analyser des données

d'observation c'est trouver quelles relations existent entre les variables de conduites, et déterminer les relations entre elles et d'autres variables environnementales et individuelles.

L'analyse est *exploratoire* quand aucune hypothèse concrète n'a été définie et que l'on veut savoir s'il existe des relations entre les variables, et elle est *confirmatoire* quand des hypothèses ont été émises à propos des relations entre certaines variables et que l'on souhaite démontrer.

D'autre part, l'analyse peut être *synchronique* lorsque l'on détermine quelles relations existent entre des variables mesurées pendant le même point temporel, ou *diachronique* quand on détermine les relations entre des variables mesurées dans plusieurs points temporels. Par exemple, si l'on désire connaître si la fréquence d'activité ludique entre jeunes chimpanzés permet de prédire les alliances dans la résolution de conflits agressifs à leur âge adulte, alors l'analyse est diachronique. Un autre exemple de même type serait de savoir quelles conduites (par exemple montrer les dents, fermer les poings, etc...) tendent à précéder d'autres conduites (par exemple, montrer l'arrière train, etc...).

Comme pour le premier exemple, les variables ont été mesurées à différents moments, mais à différence de celui-ci, l'échelle de temps est beaucoup plus petite ; le premier est un exemple de *macro-analyse*, car les variables utilisées sont globales et résument ce qui s'est produit dans une ou plusieurs sessions d'observation (fréquence, etc...) alors que le deuxième est un exemple de *micro-analyse*, puisque les variables se mesurent comme l'occurrence ou l'absence de chaque conduite à chaque moment d'une session d'observation (information de laquelle on peut déduire les fréquences de transition entre conduites).

2. Design séquentiel

La micro-analyse diachronique se connaît mieux sous le terme d'*analyse séquentielle*, et constitue une des techniques d'analyse la plus utilisée lorsque l'on récupère des données sur le comportement à travers l'observation. Ce n'est pas la nature des données qui détermine comment elles doivent être analysées, mais les objectifs ou hypothèses de l'étude. La finalité de l'analyse séquentielle est de dévoiler les règles à partir desquelles se régissent les séquences de comportement, et donc la structure temporelle des actes des individus ou groupes.

Il existe de nombreux exemples de l'application de l'analyse séquentielle en éthologie, desquels on peut mettre en avant ceux d'Altmann (1965), Chatfield et Lemon (1970), Dawkins et Dawkins (1976) et Van Hooff (1982). Les séquences de conduite sont probabilistes, c'est-à-dire qu'en connaissant le comportement d'un individu à un moment donné, il n'est pas possible de connaître avec exactitude quel comportement il réalisera ensuite, mais en général, il est possible de le prédire avec un certain degré de probabilité. C'est pour cela que l'analyse séquentielle recourt à des modèles probabilistes générateurs des séquences observées.

Le degré de prédiction des actes futurs de la séquence en ayant connaissance des actes passés s'appelle *ordre séquentiel*. Ainsi, une séquence dépourvue d'ordre est aléatoire, ou dit d'une

autre façon, la probabilité qu'une conduite se réalise à un moment donné est indépendante de la conduite précédente. La séquence a un ordre égal à 1 lorsque la probabilité qu'une conduite se réalise à un moment donné dépend de la conduite qui vient de se produire ; il existe donc, dans une séquence, des règles ou irrégularités séquentielles, c'est-à-dire que certaines conduites tendent à « activer » ou « potentialiser » l'occurrence de certaines conduites, et à « inhiber » l'occurrence d'autres. Il peut exister des séquences avec des ordres plus élevés (2, 3, etc...) : la probabilité qu'une conduite se réalise dépend alors de quelles deux, trois, etc... conduites se sont réalisées juste avant.

Les séquences d'ordre 1 se nomment *chaînes de Markov* si la probabilité de transition entre chaque paire de conduites est toujours la même quel que soit le moment considéré. En général, on peut dire que l'ordre de la séquence indique aussi de degré de rigidité de conduite. Ainsi, la séquence de mouvements de toilettage des antennes chez les insectes a souvent un ordre élevé (Dawkins et Dawkins, 1976) ; au contraire, les séquences d'interactions sociales chez les primates, humains et non humains, sont d'habitude caractérisées par un ordre plus petit (1 ou 2) (Dienske *et al.*, 1977 ; Pruscha et Maurus, 1979).

Pour savoir si la séquence de conduite est aléatoire ou a au minimum un ordre égal à 1, il est nécessaire de connaître les fréquences de transition entre les unités de conduite. Pour savoir si les fréquences observées diffèrent de celles attendues de façon assez significative pour pouvoir rejeter l'hypothèse nulle, et donc accepter que la séquence a un certain ordre, il faut calculer le X^2 (chi-carré) (Quera, 1993). Si la valeur est hautement significative ($p < 0.000001$) alors l'hypothèse de séquence de conduite aléatoire est rejetée.

Les données obtenues à travers l'observation peuvent être soumises à une grande variété de types d'analyses, toujours en accord avec les objectifs fixés dans l'étude. Parmi elles, on peut citer l'analyse de séries temporelles appliquée à l'étude du rythme des conduites, analyse factorielle appliquée à l'étude des composants motivants de la conduite, analyse de séquences en temps continu appliquée à l'étude de la structure temporelle des séquences, etc... Cependant, la description de ces analyses serait beaucoup trop longue ici. Le lecteur intéressé trouvera de plus amples informations dans les travaux de Van Hooff (1982), et Colgan (1978).

Ainsi, pour obtenir une information sur le comportement des chimpanzés, les éthologues observent et enregistrent les différentes unités de conduite des individus ou groupes, préalablement définies dans l'éthogramme. Les observateurs doivent être entraînés dans les techniques d'observation et les définitions des unités de conduite, et respecter certains règles d'enregistrement pour que les données soient de qualité. Finalement, ces dernières sont soumises à des analyses qui s'appliquent en fonction du type de mesures analysées et des objectifs concrets.

La connaissance des différentes techniques d'observation du comportement permet, dans le cas des chimpanzés captifs, d'adapter chaque observation en fonction des objectifs. Les données récoltées permettent alors de définir les besoins des primates et de se faire une idée de l'état de bien être dans lequel ils se trouvent. Nous allons maintenant détailler les procédés de réhabilitation et resocialisation des chimpanzés captifs, en insistant sur les façons d'améliorer leur bien-être.

TROISIÈME PARTIE

Procédés de réhabilitation et
resocialisation des chimpanzés captifs

L'introduction d'un nouvel animal dans un groupe peut être stressante et même dangereuse pour l'individu introduit. Les individus étrangers sont souvent accueillis avec hostilité, et la rencontre peut être violente voire mortelle (Goodall, 1986). En captivité, le potentiel d'agression et de blessure est expliqué par le fait que l'environnement est plus confiné, offrant moins d'opportunité pour les individus d'échapper à l'agression et d'éviter le conflit (Brent *et al.* 1997). Les facteurs clés de réussite d'introduction d'un chimpanzé dans un nouveau groupe sont difficiles à déterminer, compte tenu de la fluidité de la structure sociale et du statut de dominance de chaque chimpanzé dans le groupe, qui dépend de la présence d'autres individus (Brent *et al.* 1997). Ainsi, il est important de connaître la nature des liens qui unissent les membres du groupe et le rôle de chacun dans les systèmes sociaux.

Le facteur le plus important à prendre en compte est le sexe des animaux. Les introductions impliquant des chimpanzés mâles sont caractérisées par un haut niveau de soumission de la part de l'animal introduit et d'un haut niveau d'agression de la part des individus du groupe pendant les toutes premières minutes, et sont beaucoup moins fructueuses que celles impliquant des femelles (Brent *et al.* 1997). Ceci est logique si l'on considère l'organisation sociale des chimpanzés, dans laquelle les mâles ne se séparent pas de leur groupe et exprime un comportement territorial plus important que les femelles.

Le risque d'agression augmente avec l'âge de l'animal introduit et avec l'expérience sociale des mâles qui composent le groupe d'accueil (Alford *et al.*, 1995). Les relations de dominance sont en effet plus fortes chez les mâles adultes expérimentés socialement et ayant une position hiérarchique établie, que chez les jeunes mâles qui ont des relations beaucoup plus souples, et une hiérarchie beaucoup moins rigide.

Les mâles chimpanzés adultes captifs sont capables de développer des relations affiliatives avec des congénères immatures : jeu, contact, toilettage en particulier. Les mâles adultes ont plus d'interactions avec les jeunes mâles immatures qu'avec le reste du groupe. Plus l'âge augmente, moins il y a de jeux et de toilettage, et plus l'agression augmente en quantité et en intensité. Il existe des différences individuelles dans le comportement des adultes face aux jeunes (Bloomsith, 1989).

Bien que les groupes multimâles soient moins fréquents en captivité en raison des difficultés précédemment énoncées, la compatibilité n'est cependant pas impossible. Les mâles peuvent former des groupes stables en captivité (Brent *et al.*, 1997).

I. Préparation à la réhabilitation

On peut diviser le processus de réhabilitation en trois étapes (Vial, 2002) :

- une période de pré-réhabilitation : préparation des structures, du personnel et des animaux ;
- une période de réhabilitation : réunion des chimpanzés dans un environnement le plus naturel possible ;
- une période de post-réhabilitation : mise en œuvre des méthodes de suivi afin de juger de l'adaptation des chimpanzés à leurs nouvelles conditions de vie, et donc du succès de la réhabilitation.

1. Structures de réhabilitation

1.1 Systèmes de cages

Souvent, l'animal captif peut se contenter d'un espace réduit à condition que cet espace réponde à ses besoins par ses caractéristiques qualitatives (Maple et Stine, 1982 ; Markowitz et Gavazzi, 1995).

Pour loger des primates en cage individuelle, il faut choisir des structures adaptées à la taille de l'espèce considérée. Les particularités locomotrices doivent être prises en considération : pour des primates arboricoles ou pratiquant la brachiation, la dimension verticale doit être la plus grande.

Le logement doit être assez vaste pour permettre la liberté de mouvement et les ajustements posturaux élémentaires (Directives de la Société Internationale de Primatologie, 1996). Il doit être conçu avec soin pour répondre aux besoins physiques, psychologiques et comportementaux des primates (Vial, 2002).

Lorsque l'espace est insuffisant, non seulement cela gêne l'expression des comportements naturels, mais cela entretient également des comportements anormaux, qui sont exacerbés en cas de situation stressante. De plus, un niveau plus élevé d'agression et de comportements stéréotypés est rapporté dans des conditions d'espace réduit par rapport au logement dans des cages plus grandes (Honest et Marin, 2006b).

1.2 Système des îles

L'eau entourant l'île constitue un moyen économique de maintenir les chimpanzés sur un territoire circonscrit. L'habitat entièrement naturel permet aux animaux de développer des comportements sociaux, territoriaux et alimentaires naturels. Enfin, l'absence de présence humaine reste un facteur favorable à la socialisation des chimpanzés entre eux et à leur indépendance vis-à-vis de l'homme.

Cependant, cette méthode présente quelques limites, comme par exemple les risques de noyades, de fuite, de surpopulation si aucune politique de contrôle de la reproduction n'est appliquée, etc... (Vial, 2002).

1.3 Système d'enclos électrifié

La clôture électrifiée est une technique novatrice de plus en plus utilisée dans les sanctuaires pour chimpanzés. Elle est un moyen non violent (contrairement aux barrières de fils barbelés) de maintenir les animaux en semi-captivité. Son installation est peu coûteuse, facile, rapide et modulable (Vial, 2002).

Généralement attenantes à l'enclos électrifié, une ou plusieurs cages satellites sont installées. Elles remplissent plusieurs fonctions (Vial, 2002) :

- **un lieu de couchage** pour la nuit. Le couchage régulier des chimpanzés en cage satellite limite leur apprentissage face au milieu naturel, en particulier en ce qui concerne la construction de nids pour la nuit. De plus, il faut prévoir l'aménagement de nids artificiels

sous forme de hamacs ou couvertures à l'intérieur des cages. Cependant, l'habitude prise par les chimpanzés de se rendre en cage satellite permet de l'utiliser pour l'isolement de certains individus si nécessaire ;

- **une cage d'adaptation** lors de l'intégration d'un individu dans un groupe. Les chimpanzés sont tout d'abord mis en contact visuel, olfactif et auditif, sans risquer d'attaques physiques ;
- **une cage de contention** permettant d'isoler un individu lorsque des soins sont à prodiguer.

Lorsque les chimpanzés sont logés dans des enclos, l'activité, la manipulation d'objets et les comportements typiques de l'espèce (fourragement, construction de nid, locomotion, utilisation d'outils) sont augmentées, ceci étant couplé à une diminution des comportements anormaux et auto-dirigés (Honest et Marin, 2006b).

2. Formation du personnel

La façon de se comporter, l'expérience et les connaissances des soigneurs sont les trois critères humains essentiels à la réussite du programme de réhabilitation. Il est important que ces personnes comprennent les enjeux du projet, et qu'elles soient préparées aux diverses responsabilités qu'elles auront à assumer (Vial, 2002).

En raison du risque de transmission de zoonoses, les employés au contact des chimpanzés doivent être en bonne santé et doivent se soumettre à certains tests (tuberculination, examen sanguin pour détection des hépatites,...). Ils doivent automatiquement et régulièrement (environ tous les 3 mois) se vermifuger et être vaccinés contre la poliomyélite, le tétanos et l'hépatite B (Vial, 2002). A ces vaccins indispensables, Jenkins (2000) rajoute la tuberculose, la rougeole, la rubéole, l'hépatite A, la rage, la fièvre typhoïde et les oreillons.

Le personnel doit être formé sur la biologie de l'espèce, l'éthologie, les règles d'hygiène (corporelle, du matériel, des locaux, des aliments, ...), le sens de l'observation (relation privilégiée avec les chimpanzés qui leur permet de remarquer les moindres changements physiques ou comportementaux) et enfin sur l'environnement (sensibilisation aux problématiques de conservation) (Vial, 2002).

3. Préparation des chimpanzés à réhabiliter

3.1 Introduction d'un primate importé

L'introduction de nouveaux animaux peut entraîner l'introduction de pathologies infectieuses. Ces derniers sont porteurs de germes variés, provenant de leur pays d'origine, et parfois dangereux pour les primates d'une colonie établie et pour le personnel de l'établissement. Un programme rigoureux de médecine préventive doit être mis en place pour limiter l'introduction et la propagation de germes infectieux dans une colonie. Ces mesures doivent être mises en place dans tout lieu où des primates sont maintenus captifs (Vial, 2002).

Dans le cas de la tuberculose, la rougeole, la rubéole, c'est l'homme qui contamine le singe à son arrivée en captivité. Ces maladies n'existent pas chez les primates vivant dans leur milieu

naturel, à moins qu'ils ne vivent près de populations humaines. Les primates sont normalement soumis, à leur arrivée, à des tests de tuberculination. Il faut rester extrêmement prudent en ce qui concerne les animaux importés de pays où il n'existe pas de législation rigoureuse pour assurer des conditions d'élevage et un suivi sanitaire adéquats (Vial, 2002).

3.2 Examen des animaux à la réception, avant introduction

Quand ils sont recueillis, un peu plus de la moitié des chimpanzés pris en charge arrivent dans un état de santé grave. De nombreux chimpanzés présentent des signes de malnutrition et de déshydratation, d'où l'apparition de maladies opportunistes telles que les infestations parasitaires ou le paludisme, devenant pathologiques voire mortelles chez les animaux affaiblis (Vial, 2002).

Les pathologies comportementales sont fréquentes chez les chimpanzés recueillis dans les sanctuaires. Les effets du stress sont divers : « syndrome de stress » avec expressions physiques et comportementales, modifications du métabolisme (exemple : diarrhées profuses) et de certains paramètres biologiques, et dépression immunitaire augmentant la sensibilité de l'individu aux maladies intercurrentes (Bonnotte, 1997).

Une période d'adaptation est nécessaire à un animal récemment capturé ou que l'on a changé de cage pour qu'il s'habitue à son nouvel environnement : une semaine en général suffit. Les animaux doivent être extraits de leur container de transport le plus tôt possible après leur arrivée. Ceux qui sont le plus déshydratés, malades ou blessés doivent recevoir immédiatement des soins appropriés de la part du vétérinaire. Si un animal meurt pendant le transport, les causes de décès seront obligatoirement recherchées. Les cages de transport seront nettoyées et désinfectées avec soin. Il est recommandé de les détruire (Vial, 2002).

3.3 Quarantaine

La quarantaine peut se définir comme un isolement préalable du nouvel arrivant, jusqu'à ce que son état de santé ait été évalué et ne représente plus de risque épidémiologique pour les autres pensionnaires du sanctuaire. Le programme de quarantaine a pour objectifs essentiels la protection de la santé du personnel animalier et la sécurité des primates de la colonie établie. Les animaux nouvellement arrivés sont isolés dans un bâtiment prévu à cet effet. Deux espèces différentes ou des singes de même espèce mais d'origines différentes ne doivent pas être logés dans la même pièce. La quarantaine doit être systématique pour des animaux d'importation, même si le fournisseur assure qu'une période de quarantaine a déjà été effectuée avant le départ de l'animal (Vial, 2002).

Pendant la quarantaine, un suivi médical rigoureux (examen physique complet, détermination de la formule dentaire) et certains tests sont réalisés (tuberculination par intradermo-réaction, prise de sang, coprologies, ...). Un protocole vétérinaire a été mis en place pour les chimpanzés qui arrivent en quarantaine (Fowler, 1993 ; Lambersky, 1997) :

- isolement en quarantaine ;
- 3 tuberculinations à un mois d'intervalle en Intra Dermo Réaction à une paupière supérieure ;

- prise de sang et sérologie pour la recherche des virus HIV1 et 2, hépatite B, HTLV ;
- coprologie renouvelable tous les ans et vermifugation à l'arrivée ;
- vaccinations éventuelles ;
- observations quotidiennes de l'état de santé.

Les locaux de la quarantaine doivent être séparés des autres installations. Idéalement, une distance d'au moins vingt mètres devrait être respectée entre les animaux en quarantaine et les individus résidents (Vial, 2002). La structure doit être placée en seconde position après les structures principales, dans le sens des vents dominants et des cours d'eau. Les bâtiments doivent être facilement nettoyables et facilement accessibles pour les interventions médicales humaines. Outre le nettoyage quotidien, une attention particulière doit être portée au contrôle des nuisibles, réservoirs pour de nombreuses maladies (Jenkins, 2000).

Les vêtements de protection, les gants et les masques sont indispensables. Ils seront revêtus à l'entrée du bâtiment de quarantaine, dans une salle prévue à cet effet. Tout le matériel ayant été en contact avec les animaux doit être considéré comme contaminé et doit être détruit ou stérilisé. Il faut privilégier le matériel à usage unique (Vial, 2002).

Une période de quarantaine stricte d'au moins trente jours après l'arrivée de l'animal est officiellement recommandée (Loomis, 2000). Cependant, selon les origines de l'animal et son historique médical, les sanctuaires ont pour habitude d'étendre la quarantaine à 90 jours, voire à 6 mois s'il a été prouvé que le chimpanzé a été en contact avec un foyer infectieux tel qu'un individu tuberculeux.

Le risque n'est évidemment pas le même pour un singe importé de son pays d'origine que pour un singe qui vient d'un établissement français. Cependant, la durée de la période de quarantaine doit permettre la réalisation d'au moins un test de tuberculination et les animaux ne doivent pas sortir de la quarantaine tant que les résultats des différentes autres analyses ne sont pas connus (Vial, 2002).

Des examens coprologiques et sérologiques seront également réalisés. La recherche de germes se focalise sur certains organismes en particulier : shigella, salmonella, infections virales latentes, etc... Certains traitements (anthelminthiques, antibiotiques) seront administrés. Selon la politique de l'établissement en matière de prophylaxie, diverses vaccinations et l'administration d'antibiotiques peuvent être pratiquées.

Toutes les informations relatives aux animaux (pendant et après la quarantaine) seront stockées dans une banque de donnée écrite ou informatisée. Dans ce registre, les informations relatives aux primates de la colonie seront toutes soigneusement consignées. Le vétérinaire doit en plus tenir à jour un livre de soins (Vial, 2002).

3.4 Préparation physique et psychologique à la réhabilitation

Le processus de réintégration dans un groupe constitue une période de stress, avant que les animaux retrouvent des comportements sociaux naturels. Ainsi, il est important de préparer physiquement et psychologiquement les chimpanzés à réhabiliter. L'alimentation doit

permettre de combler les carences nutritives passées, en particulier chez les jeunes pour leurs besoins de développement. Lorsqu'ils ne sont pas encore sevrés, l'utilisation de lait maternisé humain est idéale. Il est important de ne pas distribuer trop de nourriture à un nouvel arrivant qui a souffert de malnutrition. Il risque en effet de déclarer une diarrhée osmotique (Vial, 2002).

L'éducation des jeunes chimpanzés vise à développer tout le répertoire de comportements sociaux et de flexibilité intellectuelle inhérents à l'espèce. C'est pourquoi l'éducation par les humains est très fortement controversée, compte tenu du risque d'imprégnation des chimpanzés par l'homme (Vial, 2002).

La rééducation psychologique et physique des jeunes arrivants nécessite une attention permanente et des soins intensifs de la part du personnel du refuge. Maple et Stine (1982) proposent que les soins intensifs prodigués par l'homme soient contrebalancés par une exposition dès que possible des jeunes à des congénères adultes, ce qui peut être réalisé dès la fin de la quarantaine.

Etant donné la tendance naturelle des chimpanzés à « l'allo-parentage », c'est-à-dire des comportements parentaux exprimés par des individus autres que les parents biologiques (Goodall, 1986), on peut proposer de mettre en commun les jeunes individus recueillis avec une femelle expérimentée, qui leur enseignera les gestes naturels de l'espèce et les règles sociales (Porton, 2000).

La rééducation de chimpanzés stressés socialement est essentiellement fondée sur l'imitation et sur le conditionnement des comportements. Ce dernier semble particulièrement efficace chez le chimpanzé, compte tenu de sa capacité de mémorisation et de réflexion, et constitue l'outil de référence utilisé depuis plusieurs années dans les zoos pour réaliser les tâches quotidiennes (nettoyage, alimentation, transfert de cages, ...) (Vial, 2002).

L'objectif visé lors de l'utilisation du conditionnement dans le processus de réhabilitation de chimpanzés est donc d'encourager, ou au contraire de dissuader, un certain comportement en influant sur le contexte environnemental par l'utilisation de renforçateurs positifs, c'est-à-dire des récompenses (généralement la nourriture), ou négatifs, c'est-à-dire soit une punition (un stimulus négatif est infligé, mais a le défaut d'associer la punition à un objet ou une personne) soit l'extinction (on ne récompense pas un comportement inapproprié). En captivité, le conditionnement est inévitable. Tout stimulus extérieur, matériel ou vivant, est un renforçateur d'un comportement chez un individu (Vial, 2002).

Ainsi, si le conditionnement est correctement compris et utilisé, il peut intervenir quotidiennement dans le processus de rééducation pour différentes situations : apprentissage de gestes naturels (construction de nids, recherche de l'alimentation, stimulation des interactions sociales), élimination de comportements anormaux dus aux mauvaises conditions de captivité, apprentissage de comportements facilitant les interventions humaines futures sur les animaux (Vial, 2002).

II. Réhabilitation et resocialisation

L'élément clé de la réhabilitation est la réunion de plusieurs chimpanzés afin de créer une communauté suffisamment homogène et structurée pour qu'ils puissent y développer des comportements les plus naturels possibles. Dans ce cas, il est nécessaire de limiter les interventions humaines au strict minimum pour donner toute l'ampleur au phénomène de socialisation entre chimpanzés (Vial, 2002).

1. Socialisation et intégration d'un individu dans un groupe

1.1 Définitions

La réhabilitation peut être définie comme « le procédé par lequel un primate captif est traité pour son handicap physique et mental jusqu'à ce qu'il retrouve la santé, est aidé pour acquérir des compétences naturelles sociales et écologiques, et est sevré du contact et de la dépendance de l'homme, jusqu'à ce qu'il soit capable de survivre dans la vie sauvage » (Beck *et al.*, 2007).

La resocialisation est le procédé utilisé pour ramener les chimpanzés déficients d'un point de vue comportemental à un stade plus normal de vie sociale. En général, cela signifie éliminer tout comportement qui empêche un individu d'interagir avec les membres d'un groupe (Fritz et Fritz, 1979).

Quand des individus ont été isolés ou privés socialement et qu'ils sont ensuite transférés dans un groupe social, ce procédé est appelé « resocialisation », même s'ils ont été isolés depuis leur naissance. En général, les programmes de resocialisation sont extrêmement chronophages et dépendants des ressources humaines. Chez des individus profondément perturbés, cela peut prendre des années jusqu'à ce qu'ils tolèrent la présence et la proximité de congénères (Brüne *et al.*, 2006).

La socialisation permet la transmission de traditions sociales de générations en générations. Elle implique un apprentissage à la fois du juvénile et des autres membres du groupe. Le développement d'un juvénile en tant que membre du groupe à part entière peut être considéré au niveau individuel, au niveau du groupe ou au niveau de l'espèce. Au niveau du groupe, les primates ont généralement un modèle d'interaction stable et organisé. Ce modèle s'instaure par le biais de la socialisation (Altmann, 1967 ; Fragaszy et Mitchell, 1974).

Au niveau individuel, la socialisation permet de former et de maintenir des affiliations au sein des membres d'un groupe, et de préparer le répertoire comportemental de l'enfant. Chacun des membres du groupe a un rôle à jouer dans la socialisation de l'enfant, déterminé par la motivation des individus pour un enfant en particulier. Cette motivation change au cours du temps, au fur et à mesure que l'enfant développe de nouvelles compétences physiques et cognitives (Vial, 2002).

1.2 Etapes de socialisation

La socialisation implique plusieurs étapes de développement. La première étape, depuis la naissance jusqu'à environ un mois d'âge (chez le macaque *rhesus*), peut être dite « étape réflexe ». Il existe de nombreuses raisons pour expliquer la précocité de cette période dans le développement des primates : ces réflexes permettent la proximité et le contact entre la mère et le jeune, ce qui assure à celui-ci nourriture et réconfort. Il met en place un attachement émotionnel profond et durable envers sa mère (ou mère de substitution), et cet attachement est crucial pour ses futures expériences de socialisation (Vial, 2002). La période réflexe de socialisation est limitée puisque le petit n'interagit pas avec sa mère sur une base volontaire.

Une certaine flexibilité se développe ensuite dans le couple mère-petit, ce qui permet des relations sociales avec les autres membres du groupe. Quand le jeune est prêt pour des stimulations sociales, il se tourne alors vers l'environnement non-maternel : l'exploration indépendante commence (Vial, 2002). Il fait l'effort d'explorer l'environnement de lui-même, devient capable de reconnaître les autres individus, et développe des réponses appropriées envers chacun des individus rencontrés. Il développe un réseau social complet, c'est-à-dire des interactions avec tous les membres du groupe (Simonds, 1974).

Bien que les expériences sociales soient toujours influencées par les contacts maternels, le jeune peut interagir volontairement : il est alors un membre participant du groupe, et non plus membre d'un « couple fermé ». Le contact physique direct n'est plus essentiel pour maintenir un niveau de réconfort satisfaisant (Vial, 2002). Il évolue dans un environnement qu'il considère comme une base sécurité, celui où il sait sa mère disponible en cas de besoin : il effectue de petits trajets à l'écart de sa mère, puis retourne auprès d'elle lorsqu'elle se déplace (Okamoto-Barth *et al.* 2007). Il recherche toujours cette sécurité émotionnelle de sa mère, à un âge où il pourrait s'en sortir seul, physiquement parlant : en effet, les chimpanzés sont dépendants de leur mère pendant plus de six ans (Goodall, 1986).

En ce qui concerne son réseau social, le jeune préfère interagir avec des individus de même âge (voir de même sexe). De nouvelles réponses sociales se développent, y compris les comportements sexuels, les gestes d'apaisement et les comportements agressifs. Cette période d'intense interaction sociale permet la répétition de nombreux éléments du répertoire de comportements sociaux. Le développement d'une communication sociale est un élément nécessaire dans le procédé de socialisation (Vial, 2002).

1.3 Activités sociales

La socialisation a des attributs cognitifs, comme la motivation émotionnelle. Tôt dans sa vie, l'enfant développe un ensemble de réponses caractéristiques pour faire face aux niveaux d'excitation excessifs, ou au contraire, à des niveaux de stimulation inadéquats. Un enfant qui a eu des relations satisfaisantes avec sa mère continuera d'avoir un contexte social positif dans ses nouvelles relations sociales. Ce genre d'enfant aura plus tendance à avoir des réponses positives envers les autres, qu'un enfant qui a dû se battre pour maintenir un niveau acceptable de contact (Vial, 2002).

Ainsi, l'enfant isolé peut avoir des réactions anormales lors de contacts sociaux non seulement à cause de la peur de la nouveauté et de son inaptitude à communiquer, mais également parce qu'il n'a pas développé d'activités sociales satisfaisantes (Vial, 2002). Une mère qui ne fournit pas d'opportunités adéquates pour la satisfaction des besoins basiques de son enfant, pousse celui-ci à faire n'importe quoi (self-stimulation) pour satisfaire ces besoins. Mason (1968) a montré que les petits élevés dans un environnement varié et changeant non seulement ne développent pas de mouvements stéréotypés ou de postures anormales, mais sont également plus explorateurs et joueurs lorsqu'on leur permet des contacts sociaux.

Ainsi, la socialisation est un concept vaste qui inclut des procédés par lesquels un individu devient un membre à part d'un groupe. L'organisation sociale complexe d'un groupe est une des caractéristiques qui distinguent les primates.

Il arrive parfois que les chimpanzés nouveau-nés soient rejetés par leur mère, ce qui arrive en captivité mais aussi dans la vie sauvage (Thunström *et al.*, 2012). En captivité, cela arrive surtout dans le cas de mères ayant leur première portée, et n'ayant donc aucune expérience antérieure vis-à-vis des soins de l'enfant (Bloomsmith *et al.*, 2003).

Ainsi, l'adoption contrôlée des chimpanzés orphelins et l'introduction de chimpanzés plus âgés dans de nouveaux groupes sont fréquents dans les zoos ou refuges, d'où l'importance de la recherche sur les procédures d'introduction et sur l'acceptation de l'enfant par les mères adoptives.

En captivité, les femelles adultes sont capables d'adopter de jeunes orphelins (Pazol *et al.* 1998 ; Bashaw *et al.* 2009), mais ceci est également connu dans la nature (Nishida *et al.*, 2003 ; Wroblewski, 2008).

Il a été également documenté que les chimpanzés mâles peuvent aussi adopter des enfants orphelins dans la nature (Boesch *et al.*, 2010). Ces relations incluent le partage du nid, le transport du petit, et l'intervention pour réduire les risques vis-à-vis de lui (de Waal, 1982 ; Thierry et Anderson, 1986).

En ce qui concerne les jeunes chimpanzés élevés par l'homme, ils utilisent les soigneurs comme « base de sécurité » lorsqu'ils se mettent à explorer leur nouvel environnement (Miller *et al.* 1986), puis basculent progressivement vers les chimpanzés du groupe.

1.4 Intégration d'un individu dans un groupe

La socialisation implique la réunion des individus entre eux afin de permettre des échanges, sources de bien-être psychosocial. Ce processus peut aller du rassemblement de chimpanzés n'ayant jamais eu de relations avec d'autres congénères, à l'intégration d'un individu unique dans un groupe préformé. La taille du groupe est un des facteurs les plus importants, influençant la formation et la maintenance d'un groupe social en captivité (Price et Stoinski, 2007).

Ainsi, l'intégration d'un animal dans un nouveau groupe constitue une période de stress intense, mais temporaire, et ce jusqu'à obtention d'une nouvelle stabilité sociale dans le

groupe. L'anxiété est en effet un sentiment prédominant chez les individus introduits, qui présentent souvent des difficultés à ajuster leurs comportements à la nouveauté de la situation (Bloomsith *et al.*, 1999 ; McNary, 2000).

Certains chimpanzés vont même jusqu'à chercher à se rassurer auprès de l'homme plutôt que vers un individu de même espèce, d'où le rôle extrêmement important des soigneurs au moment de la socialisation, et donc du sevrage des chimpanzés envers l'homme.

Comme dit précédemment, la première réaction des chimpanzés résidents est généralement agressive, en particulier chez les mâles qui essaient de soumettre le nouvel arrivant. Cependant, peu de comportements agressifs se poursuivent par des attaques, car ils constituent plutôt des moyens d'intimidation, sauf si l'intégré entre en compétition (Alford *et al.*, 1995).

Des relations affiliatives entre intégrés et résidents ne sont visibles qu'après plusieurs jours d'intégration et signeront alors la réussite de l'intégration. Par contre, on remarque que le taux d'agressivité chez les résidents peut parfois évoluer en parallèle avec le taux d'affiliation entre eux. Ce phénomène doit être mis en relation avec le caractère naturel des chimpanzés à créer des coalitions, à la fois pour affirmer leur dominance sexuelle, mais aussi pour se rassurer face à une situation angoissante (Alford *et al.*, 1995).

1.4.1 Etapes d'intégration

Grâce aux observations des chimpanzés sauvages et aux expériences passées d'intégration en captivité, il est possible de définir certaines grandes lignes pouvant être appliquées dans un protocole d'intégration afin de limiter stress et agression (Vial, 2002).

Il faut tout d'abord décider préalablement de la composition du groupe de réhabilitation. Les regroupements doivent être cohérents : il est préférable de réunir des individus de sexe et d'âge différents afin de recréer une communauté homogène et hiérarchisée permettant d'exprimer les comportements les plus naturels possibles (Pazol *et al.*, 1998).

Il est nécessaire de permettre aux chimpanzés arrivants d'explorer et de se familiariser avec leur nouvel environnement en l'absence des chimpanzés résidents (McNary, 2000). Quand la situation le permet, il est préférable de relâcher tous les individus du groupe en même temps dans un endroit inconnu de tous, afin que certains ne présentent pas d'ores et déjà d'instinct territorial stimulant l'agressivité.

Cependant, pour les sanctuaires qui recueillent progressivement des individus qu'ils doivent réintégrer aux groupes préexistants, il est impossible de suivre ce modèle. La politique la plus souvent adoptée est de placer les nouveaux arrivants en cage satellite, pendant la journée, lorsque les résidents sont dans l'enclos. Ceci leur permet de prendre leurs repères dans une des structures qu'ils occuperont par la suite (Vial, 2002).

L'étape suivante consiste en une association, c'est-à-dire à mettre progressivement les individus en contact mais en autorisant au départ un accès uniquement visuel et auditif. En

effet, comme nous l'avons vu, les animaux qui ne se connaissent pas ne se tolèrent pas, dans la plupart des espèces. Il faut une exposition visuelle et auditive préalable avant la réunion des animaux dans la même cage (Vial, 2002).

D'après Reinhardt *et al.* (1988), une relation de dominance peut souvent s'établir entre deux individus sans aucun contact physique, par simple contact visuel. Cette méthode n'empêche donc pas la possibilité de conflits après réunion des animaux (Williams et Bernstein, 1995). Le taux d'agression et de blessure est plus faible lorsque les introductions sont réalisées de manière très progressive, c'est-à-dire en permettant tout d'abord un contact visuel mais un contact tactile limité, avant de permettre le contact total (Brent *et al.* 1997).

Ensuite, il est possible de permettre des contacts olfactifs et physiques protégés, c'est-à-dire empêchant toute possibilité de morsure ou griffure (Alford *et al.*, 1995 ; Fritz et Fritz, 1979 ; McDonald, 1994 ; McNary, 2000), en plaçant deux animaux dans des cages attenantes, séparées par des barreaux ou un quadrillage serré, ou encore par une trappe que l'on peut légèrement ouvrir pour permettre un contact physique entre les deux animaux sans risque d'agression violente (ouverture qui permet d'introduire un bras). A ce stade, il est alors possible de détecter les affinités ou les répulsions entre deux individus et donc d'évaluer les chances d'intégration.

Puis, les contacts physiques sont permis mais au départ seulement par groupe de deux individus (McNary, 2000). Pour cela, un individu du groupe résident et le nouvel arrivant sont placés ensemble dans la cage satellite, ou alors la trappe entre les deux cages attenantes est ouverte entièrement : les cages sont alors totalement communicantes.

Cette étape est décisive puisque c'est à ce moment que des agressions peuvent survenir et engendrer des blessures graves. Néanmoins, lorsqu'aucune vie n'est mise en danger, il est recommandé de laisser se battre les deux individus afin que la réconciliation, étape cruciale, puisse avoir lieu (de Waal, 1982).



Photo II. Cages d'association pour chimpanzés de la Fondation Mona

Les protocoles graduels sont controversés. En effet, il n'a pas été démontré que les introductions progressives étaient plus fructueuses que les introductions directes. Au contraire, Brent (1995) montre un plus fort taux d'agressivité lorsque l'arrivant est mis en contact avec un seul individu qu'avec le groupe entier, ceci pouvant s'expliquer par un comportement plus méfiant chez le chimpanzé résident lorsqu'il est seul et qu'il ne peut aller chercher un support social.

De plus, le taux de blessures lors d'introductions directes dans un groupe est le même que celui lors d'introductions progressives (Alford *et al.*, 1995 ; McDonald, 1994). Ainsi, les meilleurs résultats obtenus par méthodes graduelles s'expliqueraient plutôt par le fait qu'un contact limité permet d'identifier la compatibilité entre individus et donc de prévoir les attaques.

Enfin, la dernière étape consiste à réunir tout le groupe. Le nouvel arrivant se socialisera avec chaque membre du groupe tout d'abord séparément, puis en duo ou trio, jusqu'à réussir à le réunir avec tous les membres du groupe à la fois (McNary, 2000).

1.4.2 Cas du jeune chimpanzé

L'intégration d'un très jeune chimpanzé est particulièrement difficile du fait des besoins importants qu'il requiert, de son inexpérience sociale et de sa fragilité. Un jeune élevé par l'homme devrait être réintégré dès qu'il a atteint l'âge de 18 mois, afin qu'il puisse apprendre les comportements sociaux normaux auprès de ses congénères (McNary, 2000).

Cependant, comme expliqué précédemment, il est à craindre qu'il ne soit attaqué par des adultes, car il ne présente pas forcément les réactions sociales adéquates pour réduire les comportements agressifs et ne pourra bénéficier de la protection d'une mère (Bashaw *et al.* 2009). C'est pourquoi il est préférable que le jeune ait préalablement entretenu des contacts avec une femelle adulte du groupe qui engagera alors une relation d'aloparentage avec lui (Pazol *et al.*, 1998 ; Bashaw *et al.*, 2009).

Le phénomène d'adoption a déjà été montré dans divers sanctuaires, d'autant que la majorité d'entre eux n'autorisent pas la reproduction au sein de leurs effectifs. Cependant, les résultats quant à l'adoption dépendent aussi de la stabilité et de l'ancienneté du groupe, de l'historique de l'intégré, de la position sociale de la mère adoptive, et surtout de sa capacité à jouer le rôle de la mère (Vial, 2002).

Enfin, même lorsque l'introduction d'un jeune semble réussie, il est nécessaire de constamment vérifier son état de santé, qui peut rapidement se dégrader dans une situation stressante. Certaines personnes conseillent, quel que soit le degré d'intégration du jeune dans le groupe, des pauses dans ce processus (McNary, 2000).

Le stade juvénile (de la naissance à l'âge de 8 ans) est *a priori* un âge assez inopportun, pour les mâles comme pour les femelles, pour prévoir une réintégration. C'est pourtant l'âge auquel beaucoup de chimpanzés sont recueillis par les sanctuaires. Contrairement aux conditions sauvages où la mère garde son rôle de surveillante et de protectrice, les juvéniles

réhabilités risquent de souffrir d'abus physiques de la part des adultes non familiaux (McNary, 2000). L'aloparentage semble là encore être une solution appropriée.

Pazol *et al.* (1998) et Bashaw *et al.* (2009) ont montré que les interactions sociales positives entre l'enfant et les autres membres du groupe, le jeu social avec tous les membres du groupe et plus particulièrement avec le mâle dominant, et le désintéressement de l'enfant pour l'homme sont des critères importants pour évaluer la réussite du processus d'intégration. L'aloparentage faciliterait également l'acceptation de l'enfant.

Dans le cas d'un mauvais ajustement de la réintroduction, l'enfant peut potentiellement développer des signes de dépression due à une privation de comportements maternels, se manifestant par le manque de jeu, l'augmentation d'activités autodirigées, l'isolation, et l'indifférence envers une mère adoptive (Dolhinow et DeMay, 1982).

1.4.3 Cas de chimpanzés adolescents et adultes

L'introduction de chimpanzés adolescents dépend du sexe de l'animal. En effet, les femelles adolescentes ont naturellement tendance à réaliser des transferts entre communautés. En captivité, il semble donc plus aisé d'introduire une jeune femelle dans un nouveau groupe. À l'inverse, l'introduction d'un mâle adolescent est problématique car celui-ci est à l'âge où il essaie d'expérimenter ses capacités sexuelles sur les femelles coopérantes et constitue donc un rival pour les mâles dominants du groupe (McNary, 2000).

Concernant l'introduction d'une femelle adulte, il est donc préférable qu'elle soit réalisée en dehors de ses périodes d'œstrus, à cause de la rivalité avec les autres femelles. Il est possible de procéder à une intégration progressive : la femelle peut d'abord être isolée avec le mâle dominant, afin qu'il lie une relation affiliative avec celle-ci, qui bénéficiera alors de sa protection lorsqu'elle sera en contact avec le reste du groupe (Vial, 2002).

Quant à l'intégration d'un mâle adulte, elle constitue probablement le cas le plus difficile. Pour ce type d'introduction, McNary (2000) conseille de prévoir beaucoup d'espace, afin que les mâles puissent s'éviter et fuir. De nombreux objets, naturels ou artificiels, doivent être disponibles pour qu'ils les utilisent lors des manœuvres d'intimidation qui précèdent parfois les conflits.

Il a été prouvé que, passé les troubles d'introduction, les groupes multi-mâles pouvaient être « viables » en captivité comme à l'état sauvage, ceci grâce au comportement naturellement social des mâles d'une communauté entre eux (Alford *et al.*, 1995 ; de Waal, 1982 ; Goodall, 1986). Certains scientifiques ont même démontré que des mâles adultes captifs pouvaient développer des relations d'affiliation avec des congénères immatures (Bloomsmithe *et al.*, 1994b).

Ainsi, il n'existe pas de protocole strict concernant les méthodes de socialisation des chimpanzés. Ce processus dépend des comportements intrinsèques à l'espèce, de l'historique et du caractère de chaque animal, de son âge et de son sexe, des structures de réhabilitation, de la composition et de la stabilité du groupe résident (Vial, 2002).

Il semble pourtant essentiel de maintenir une certaine flexibilité dans la création d'un groupe, c'est-à-dire de réunir suffisamment d'individus d'âge et de sexe différents dans un espace suffisamment étendu pour autoriser les associations et les isolements, selon les désirs individuels. La réunion de plusieurs individus ne représente qu'une partie de la réhabilitation. En effet, il est impossible de recréer toutes les conditions sauvages dans un environnement artificiel, même en semi-captivité. C'est pourquoi le suivi de réhabilitation fait souvent appel à des méthodes d'enrichissement du milieu (Vial, 2002).

2. Enrichissement environnemental

L'enrichissement environnemental est un concept qui décrit les manières de modifier et d'améliorer l'environnement au profit des animaux captifs vivant dans ce milieu, dans un contexte de biologie comportementale et d'histoire naturelle. C'est un processus dynamique permettant d'améliorer l'expression de comportements naturels spécifiques de l'espèce, signe de bien-être chez les individus captifs, par la manipulation des caractéristiques sociales et physiques de leur environnement (Mellen et Shepherdson, 2000 ; Young, 2008).

L'enrichissement tente, par différentes techniques basées sur la nouveauté et la complexité, d'apporter au chimpanzé captif des stimulations et de promouvoir une activité journalière qui se rapproche le plus possible de l'activité naturelle (Young, 2008). Dans le cas des primates, cela est d'autant plus important en raison de leur capacité d'exploration de l'environnement et leur répertoire de comportement complexe (Zaragoza *et al.*, 2011).

Les systèmes d'enrichissement environnemental sont conçus dans le but de réduire les effets de l'ennui, du manque de stimulation et du stress, propres à la vie en captivité. L'absence de zones d'isolement, la disparition presque complète de la phase appétitive du comportement alimentaire, des stimuli externes réduits et peu variés, entraînent une frustration importante chez les chimpanzés (Hannier, 1995), d'où l'importance de l'enrichissement environnemental.

Cette méthode permet également de diminuer l'occurrence des comportements stéréotypiques aberrants (Fritz *et al.*, 1992 ; Zaragoza *et al.*, 2011) en offrant des stimuli tels que des objets ou substrats, qui déclenchent une interaction et des comportements naturels (Young, 2008 ; Swaisgood et Shepherdson, 2006). Comparé à d'autres moyens de prévention ou diminution des comportements stéréotypés (punition, prévention physique, traitement pharmacologique), l'enrichissement est l'approche préférée en raison de son potentiel pour soulager le mal-être sous-jacent des individus, et pas seulement leurs comportements indésirables (Mason *et al.*, 2007).

L'intégration d'enrichissements environnementaux pendant les stades précoces de la vie est supposé diminuer les niveaux de comportements stéréotypés chez les animaux captifs (Malik *et al.*, 2014). Latham et Mason (2010) ont confirmé que les animaux élevés dans des environnements enrichis sont prédisposés à développer des comportements stéréotypés plus sévères et chronophages dans des milieux dépourvus d'enrichissement que les individus élevés depuis la naissance dans de telles conditions. Enfin, dans un environnement hautement enrichi, Wobber et Hare (2011) ont montré que les bonobos captifs (*Pan paniscus*) montrent un niveau de cognition plus élevé et un niveau de comportements anormaux plus faibles.

L'amélioration est généralement évaluée en termes de niveaux relatifs de comportements positifs (exploration du milieu, jeu, grooming, fourragement, ...) et de comportements inappropriés (coprophagie, dépilations, automutilation, mouvements stéréotypés,...).

Le programme d'enrichissement comprend plusieurs étapes. Le point de départ doit être une connaissance adéquate des conditions de vie naturelle de l'espèce. Par exemple, certains primates sont plutôt arboricoles alors que d'autres plutôt terrestres. Les informations typiques concernant l'espèce peuvent ensuite être utilisées pour sélectionner les stratégies d'enrichissement environnemental réalisables vis-à-vis de la morphologie et pertinentes vis-à-vis du comportement de l'animal pris en considération (Lutz et Novak, 2005).

La deuxième étape est d'évaluer l'efficacité de l'enrichissement environnemental. Tout d'abord, une étude préalable des animaux dans leur milieu avant le changement fournit des données de références pour une comparaison ultérieure objective. Il faut également définir les besoins de l'animal et les paramètres qui donnent la meilleure estimation du bien être psychologique et physiologique de l'espèce.

Les chimpanzés sont extrêmement variables, particulièrement par rapport à leur milieu de vie, leur alimentation, et l'organisation sociale : toute modification de l'environnement captif sera donc associée à des changements de comportement (Lutz et Novak, 2005). Après chaque changement, il faut donc évaluer les effets sur l'animal, par une comparaison des individus ou du groupe avant et après en se basant sur les critères de bien-être précédemment définis. L'enrichissement approprié varie en fonction de l'espèce, de l'âge, du sexe, du comportement du groupe et des tempéraments individuels (Bayne, 1994) ; c'est pourquoi un suivi à long terme est obligatoire. Enfin, la réévaluation des procédures établies est l'étape finale pour fournir « l'enrichissement optimal » pour une installation.

Zaragoza *et al.*, (2011) ont montré que le comportement social diminue pendant la phase d'enrichissement environnemental. Ceci s'explique par le fait que lorsqu'un animal n'est pas stimulé par son environnement, il peut se concentrer sur l'environnement social. Par conséquent, lorsque des nouveautés sont introduites et des modifications stimulantes sont effectuées dans l'environnement, les chimpanzés abandonnent temporairement leurs activités sociales à la faveur de comportements dirigés envers ces nouveaux objets ou ces nouvelles modifications.

Cependant, chez certains animaux, et ce malgré l'enrichissement environnemental, les comportements stéréotypés persistent. Mason et Latham (2004) suggèrent que l'enrichissement qui ne réduit pas immédiatement les stéréotypies ne devrait pas être considéré comme un échec par rapport au bien-être.

Une possible explication des comportements stéréotypés résistants à l'enrichissement est que les animaux trouvent ces enrichissements peu gratifiants ou même aversifs (Di Giovanni et Valente, 2001). Par ailleurs, les animaux âgés montrent souvent peu d'intérêt à l'enrichissement environnemental, particulièrement s'ils ont longtemps été logés dans des conditions pauvres (Vickery, 2003). Cette aversion ou indifférence peut être expliquée par une préférence pour la similitude et la routine, comme démontré chez les humains autistes.

Cette néophobie - peur pour la nouveauté - et anhédonie - incapacité à ressentir du plaisir - augmentent avec le stress chronique (Bondi *et al.*, 2008), avec l'âge (Herrera-Pérez *et al.*, 2008) et avec le logement dans des conditions défavorables (Novak *et al.*, 1993).

Les stratégies d'enrichissement peuvent être divisées en plusieurs catégories : l'enrichissement social, qui procure aux animaux un contact social, l'enrichissement physique, qui procure aux animaux des formes d'enrichissement inanimées (Lutz et Novak, 2005) et l'enrichissement alimentaire. Dans l'enrichissement physique, on distingue l'enrichissement qui requière une activité physique de la part de l'animal (enrichissement actif) et celui qui procure uniquement des stimulations passives.

Les formes actives d'enrichissement incluent des jouets, des outils de fourragement, des balançoires (liste non exhaustive). Les formes passives d'enrichissement comprennent le visionnage d'images, de diapositives, de vidéos ou de sons : elles peuvent se transformer en formes actives si l'animal peut contrôler le début et la fin du visionnage. Par ailleurs, les formes actives d'enrichissement ne procure qu'une stimulation passive si l'animal ne les utilise pas (Lutz et Novak, 2005).

2.1 Enrichissement social

Etant donné que la socialisation est la caractéristique clé de la plupart des espèces de primates, la stimulation sociale est considérée comme étant le moyen d'enrichissement le plus efficace pour les primates captifs (Lutz et Novak, 2005). Elle a des propriétés uniques et dynamiques ; elle est rarement constante ou complètement prévisible. Elle stimule tout le système sensoriel basique et est moins susceptible de produire une habitude, contrairement aux autres formes d'enrichissement environnemental (Novak et Suomi, 1991).

Des décennies de recherches indiquent que le logement en groupe social est une stratégie d'enrichissement puissante et efficace pour les primates captifs, évaluable à travers des indicateurs comportementaux, physiologiques, immunologiques et cliniques (Lutz et Novak, 2005 ; DiVincenti et Wyatt, 2011).

Par ailleurs, le logement en groupe social offre de meilleures opportunités d'expression de comportements typiques de l'espèce puisque de nombreuses formes d'interaction sociale sont possibles (Spring *et al.* 1997). Ces interactions incluent des contacts corporels passifs, des comportements de jeu, du grooming, des comportements reproducteurs et parentaux. Quand les primates sont logés par deux, ils s'assoient à proximité l'un de l'autre, émettent et reçoivent du grooming, jouent (Schapiro et Bloomsmith, 1994), activités qui ne pouvaient pas être exprimées en logement individuel. L'association avec un congénère est aussi associée à des niveaux d'activité élevés (Eaton *et al.*, 1994).

Le logement en groupe social semble réduire l'incidence des comportements anormaux. Plusieurs études ont montré que les individus vivant en groupe réalisent moins de comportements stéréotypiques que ceux logés seuls (Spring *et al.*, 1997). D'autres auteurs ont montré que les chimpanzés à la base logés en groupe et déplacés dans des cages individuelles

développent des comportements stéréotypés tels que le « rocking » ou le « pacing » mais pas de comportements auto-dirigés comme le « self-orality » par exemple (Brent *et al.*, 1989).

Le logement en groupe a pour but d'améliorer les comportements anormaux, ce qui est globalement confirmé par les études (Lutz et Novak, 2005 ; Weed *et al.*, 2003). Cependant, il ne permet pas d'éliminer les comportements d'auto-blessure chez tous les animaux (Crockett et Gough, 2002).

Le maintien d'une cohésion stimulante au sein du groupe formé est essentiel. En effet, il ne faut pas se laisser tromper par l'absence de conflits ou de comportements agonistiques qui peuvent donner l'impression de compatibilité entre les individus. Dans ce cas, la compatibilité manifeste l'absence de sociabilité, ce qui est en contradiction avec les objectifs des programmes de réhabilitation (Fritz et Howell, 1993).

Ainsi, il faut constamment réévaluer les relations entre les chimpanzés réhabilités, même s'il faut pratiquer certaines modifications dans la composition du groupe. Fritz et Howell (2001) ont montré une diminution des interactions affiliatives chez les chimpanzés réhabilités, et proposent de varier la composition du groupe social après un à trois ans, pour de nouveau stimuler l'activité sociale. Des substituts peuvent être utilisés (morceau de tissu ou poupée). Des primates isolés peuvent tirer un bénéfice en termes de « confort par le contact » même avec des objets inanimés.

2.2 Enrichissement physique

Les comportements spécifiques d'une espèce tels que l'exploration, la manipulation, les réactions posturales, le jeu et la locomotion peuvent être encouragés en augmentant la complexité de l'environnement à travers la mise à disposition d'objets ou autres améliorations telles que des aires d'escalade, de repos ou de construction de nid (Eichberg *et al.*, 1991 ; O'Neill *et al.*, 1991).

2.2.1 Enrichissement inanimé « actif »

Les chimpanzés sauvages sont naturellement curieux ; ils explorent et manipulent différents objets qu'ils trouvent dans leur environnement naturel. La majorité de cette exploration et manipulation se déroule dans un contexte de recherche de nourriture, et inclut des activités comme casser des noix par exemple (Ottoni et Mannu, 2001).

En captivité, les opportunités d'exploration et de manipulation peuvent être sévèrement limitées. Pour compenser cela, différents jouets ou objets peuvent être apportés aux chimpanzés captifs pour leur offrir la possibilité de manipuler, jouer et explorer (Lutz et Novak, 2005).

a) Les jouets

Différents types de jouets sont utilisés : des objets indestructibles (tuyau de polyvinyle, os à mâcher, balles résistantes), ou destructibles (papier cadeau, annuaire téléphonique). En général, plus l'objet est destructible, plus il est manipulé. Par exemple, les chimpanzés captifs

manipulent des feuilles de papier 27% du temps, contre 10% pour des jouets moins destructibles (Lutz et Novak, 2005).

En général, les primates explorent et manipulent ces nouveaux objets. Cependant, l'âge, le sexe et les conditions de logement, peuvent influencer le degré d'interactions avec ces objets inanimés.

Par exemple, l'utilisation de jouets KONG[®] par les chimpanzés est corrélée négativement avec l'âge (Bloomsmith *et al.*, 1990a). L'utilisation des jouets varie également selon le sexe. Brent *et al.* (1989) ont montré que les jouets KONG[®] réduisent les comportements pathologiques chez les chimpanzés logés seuls.

La femelle macaque crabier (*Macaca fascicularis*) manipule plus d'objets que le mâle (Turner et Grantham, 2002). Cette différence de manipulation d'objet selon le sexe est due en partie à des différences de préférence selon le sexe.

Par exemple, le mâle vervet (*Chlorocebus pygerythrus*) préfère des jouets plus « masculins » (par exemple, des camions) alors que la femelle préfère des jouets plus « féminins » (comme une poupée) (Alexander et Hines, 2002). Cependant, chez les chimpanzés, aucune différence de sexe n'a été identifiée en ce qui concerne la manipulation d'objet (Bloomsmith *et al.*, 1990a).

Chez les chimpanzés logés individuellement, la mise à disposition de jouets apporte une diminution significative des comportements anormaux (Kessel et Brent, 1998). Très peu d'études démontrent que les jouets peuvent prévenir le développement de comportements anormaux.

Dans une étude, un jeune macaque *rhesus* élevé dans un environnement enrichi avec une balançoire et des cordes suspendues a développé moins de comportements stéréotypés et de self-clasping sans enrichissement (Champoux *et al.* 1990).

b) Les outils de fourragement

Les chimpanzés captifs sont nourris avec de la nourriture facilement accessible, placée dans des distributeurs de nourriture, une ou deux fois par jour. Cette procédure élimine tout comportement de fourragement, source majeure d'activité chez les primates sauvages (Lutz et Novak, 2005).

Etant donné la différence des budgets temps entre les chimpanzés sauvages et captifs, offrir des opportunités de fourragement peut substantiellement promouvoir le comportement typique de l'espèce, et donc améliorer le bien-être des chimpanzés captifs.

De nombreux dispositifs et méthodes ont été développés pour prolonger le temps d'alimentation et augmenter la complexité chez les primates captifs. Les outils de fourragement peuvent varier en complexité.

Certains nécessitent la simple extraction de petits bouts de nourriture d'une surface. Des gazons artificiels ou des tableaux en toison de mouton (photo 2) contiennent des miettes de nourriture que l'animal peut récupérer (Bayne *et al.* 1991; Lam *et al.* 1991).



Photo III. Tableau en toison de mouton permettant des activités de fourragement (Lutz et Novak, 2005)

Un simple outil de fourragement est une balle creuse contenant des trous par lesquels l'animal peut dégager de la nourriture (Crockett *et al.* 2001). Il existe également des dispositifs plus spécialisés, comme par exemple les termitières pour chimpanzés, permettant de simuler la pêche à la fourmi (Maki *et al.* 1989). Le temps de fourragement peut aussi simplement être augmenté en dispersant de la nourriture au sol dans des copeaux de bois ou de la paille (Baker, 1997).

L'utilisation d'outils de fourragement semble modifier d'autres comportements typiques de l'espèce. En effet, chez les Saïmiris ayant accès à des gazons synthétiques, l'activité de locomotion augmente alors que l'inactivité diminue (Fekete *et al.*, 2000). L'exposition à des outils de fourragement est également associée à une diminution des comportements agressifs chez de nombreuses espèces de primates logés en groupes sociaux (Chamove *et al.*, 1982). Cependant, chez les chimpanzés, il a été mis en évidence que le grooming diminue en même temps que les comportements agressifs, lorsque les animaux ont accès à une combinaison de méthodes de fourragement (Bloomsmith *et al.*, 1988).

L'efficacité des outils de fourragement pour diminuer les comportements anormaux n'a pas été démontrée. Les résultats semblent varier selon l'espèce et les caractéristiques individuelles (Lutz et Novak, 2005).

Alors que la mise à disposition de nourriture dans un substrat ras réduit la fréquence des comportements anormaux chez les chimpanzés (Baker, 1997), cela ne les diminue pas chez les macaques rhesus (Byrne et Suomi, 1991).

Lorsqu'un grand nombre d'outils de fourragement est distribué en alternance aux chimpanzés, les comportements anormaux (coprophagie, arrachage de poils,...) sont diminués (Bloomsmith *et al.*, 1988).

Au jour d'aujourd'hui, l'utilisation d'outils de fourragement semble avoir un effet imprévisible sur les comportements anormaux préexistants. Leur efficacité dépend de l'espèce, du type d'outils et de l'individu (Lutz et Novak, 2005).

c) Enrichissement structurel

Pour augmenter la complexité du milieu, il faut multiplier les possibilités d'utilisation de l'environnement physique de façon horizontale et verticale, favoriser l'activité et susciter des stimuli nouveaux (Bonnotte, 1997).

Pour ce faire, il est possible d'installer des barrières, des perchoirs, des cordes, des pneus et des plates-formes, ou toute sorte de structure permettant l'activité physique de l'animal. Les tubes en PVC constituent un matériel pratique et peu coûteux : ils sont très faciles à découper pour en faire des perchoirs, des barreaux d'échelle, des balançoires,...

La composante verticale de l'espace et son accessibilité ont une grande importance pour les primates. La mise à disposition de structures permettant l'usage de la dimension verticale est l'un des objectifs lors d'introduction de matériel d'escalade. Ces structures peuvent être fixes ou amovibles, rigides ou flexibles (Honest et Marin, 2006).

Les barrières visuelles aident à réduire le contact lors de comportement agonistique en offrant la possibilité pour l'animal menacé de se cacher de son agresseur, et peut améliorer la qualité des relations lorsqu'un animal décide d'être seul.

Ces barrières peuvent être de simples panneaux, des cylindres ou encore des sections de tuyaux en PVC suspendues. Il a été rapporté que pour les primates vivant en groupe, on observe une diminution de l'agression associée avec la mise en place de barrières visuelles (Honest et Marin, 2006).

Par ailleurs, lorsque l'espace le permet, l'enrichissement de l'environnement biotique est intéressant : les plantes fournissent à la fois de la nourriture, un support pour grimper et se reposer, du confort, des outils, ... (Maple et Stine, 1982).

Les arbres sont un moyen de stimuler les jeux acrobatiques, en plus de fournir à la fois le site et les matériaux pour la construction de nids pour dormir. Ils constituent un type d'enrichissement très intéressant pour les enclos de chimpanzés.

Ils permettent la réalisation de comportements typiques de l'espèce, comme le secouage et le balancement des branches par les mâles adultes, observé dans la nature (Goodall, 1986). L'utilisation de branches ou bâtons réduit les comportements auto-dirigés (incluant l'auto-agression) chez les primates logés seuls (Honest et Marin, 2006).

Des troncs sans racines peuvent être installés dans de grands enclos artificiels et présenter des avantages semblables (Maki et Bloomsmith, 1989).

Enfin, les piscines peu profondes favorisent l'usage d'outils et la transformation des aliments (trempage) chez les primates captifs. Elles sont également un élément structurel supplémentaire favorisant le comportement de jeu, particulièrement chez les espèces aimant nager (Honest et Marin, 2006).

2.2.2 Enrichissement inanimé « passif »

a) Enrichissement visuel

Dans les conditions naturelles, les chimpanzés sont continuellement exposés à des scènes visuelles complexes et changeantes. Ainsi, on peut dire que la stimulation visuelle peut être une forme importante d'enrichissement pour les primates captifs (Lutz et Novak, 2005).

Les types d'enrichissement visuel sont divers et variés : photos sur un mur, visionnage de diapositives et de vidéos, jeu sur ordinateur. Les animaux logés en cage individuelle ont plus tendance à regarder les stimuli visuels (74% du temps) que les animaux logés en groupes sociaux (20% du temps) (Bloomsmith *et al.*, 1990b). Les chimpanzés en groupe regardent les vidéos 25% du temps quand elles sont diffusées (Platt et Novak, 1997).

Le temps de visionnage est plus élevé (25-42%) lorsque les vidéos présentées sont de courte durée (20-60min par jour), à la fois pour les chimpanzés logés individuellement et en groupe (Platt et Novak, 1997). Brannon *et al.* (2004) ont montré que les primates préfèrent clairement regarder une vidéo d'un nouveau groupe social plutôt que d'un groupe familial.

Comme pour toute forme d'enrichissement, les effets du visionnage de la télévision sur le comportement varient selon le sexe, l'âge et l'espèce. Chez les chimpanzés ayant à disposition la télévision pendant six heures par jour, aucun changement significatif de comportement n'a été observé (Brent *et al.*, 1989).

b) Enrichissement avec un miroir

Bien que les miroirs soient considérés comme une forme de stimulation visuelle, nous avons créé une section séparée pour cette forme d'enrichissement en raison de l'unique propriété des miroirs. Ils peuvent uniquement varier en taille ou par rapport au lieu où ils sont placés (Lutz et Novak, 2005).

Lorsque les chimpanzés ont accès aux miroirs, ils les utilisent pendant 30% des sessions, pendant des périodes de 12 minutes (Lambeth et Bloomsmith, 1992). Cependant, comme beaucoup d'outils d'enrichissement, les primates peuvent s'habituer aux miroirs. Néanmoins, il a été rapporté que l'intérêt peut être restauré en changeant simplement le miroir de place, ou en le retirant pendant un certain temps puis en le réinstallant (Gallup et Suarez, 1991).

La stimulation par les miroirs permet d'augmenter les comportements affiliatifs et agonistiques (Lutz et Novak, 2005). Quand les chimpanzés sont capables d'utiliser les miroirs pour voir des congénères voisins, les comportements sexuels, agonistiques et les expressions faciales sont intensifiés, alors que le jeu diminue (Lambeth et Bloomsmith, 1992).

Bien que peu de recherches aient été conduites pour démontrer les effets des miroirs sur le comportement anormal, dans une étude, l'exposition à un miroir ne réduit pas significativement les comportements anormaux (Lambeth et Bloomsmith, 1992).

c) Enrichissement auditif

Dans leur milieu naturel, les primates sont exposés à une variété de sons : signaux auditifs produits par d'autres espèces (insectes, oiseaux,...) et bruits liés au temps météorologique (vent, pluie, ...). Le premier type d'enrichissement auditif utilisé chez les primates captifs est la diffusion de musique. Ceci est basé en partie sur les bénéfices de la musique pour les humains ; par exemple, chez les patients humains, écouter de la musique avant une procédure clinique est associé à une baisse significative de stress (Hayes *et al.*, 2003).

Etant donné que peu de recherches ont été réalisées pour déterminer les préférences musicales des primates, le choix se base typiquement sur les préférences des soigneurs ou des techniciens (Lutz et Novak, 2005). Cependant, il a été montré que certains types de musique et sons sont bénéfiques pour les chimpanzés, réduisant les comportements agressifs et agités (Alworth et Buerkle, 2013 ; Videan *et al.*, 2007). La musique classique semble influencer le comportement et/ou la physiologie des animaux captifs de manière à améliorer le bien-être (Wells, 2009). Plusieurs études montrent également que s'ils en ont l'opportunité, les primates captifs choisissent d'appuyer sur un levier pour écouter des sons musicaux (Lutz et Novak, 2005).

La musique semble avoir une influence sur le comportement des primates captifs. En effet, quand des chimpanzés logés en groupe sont exposés à de la musique, les comportements agonistiques et d'exploration individuelle diminuent, et ces changements persistent même lorsque la musique s'arrête (Howell *et al.*, 2003). De plus, un lien entre le rythme de la musique et l'activité a été démontré chez les chimpanzés : l'activité augmente lorsque le rythme de la musique est rapide comparé à lorsque le rythme est lent (Harvey *et al.*, 2000).

d) Enrichissement olfactif

L'enrichissement sensoriel stimule les chimpanzés en leur offrant plus de variété dans ce qu'ils peuvent entendre, sentir, toucher ou voir. Ajouter des odeurs à des objets peut non seulement augmenter le temps de manipulation mais aussi encourager les comportements typiques de l'espèce, comme le marquage olfactif (Truelove et Perlman, 2006).

Les odeurs sont utilisées comme enrichissement environnemental dans le but de réduire les comportements dus au stress. Cependant, pour beaucoup d'animaux vivant en captivité, les odeurs auxquelles ils sont exposés peuvent être source de souffrance chronique (odeurs de congénères par exemple) (Morgan et Tromborg, 2007).

Cependant, Wells *et al.* (2007) ont montré que la stimulation olfactive sous forme de vêtements imprégnés d'odeurs (orange, vanille, amande, menthe poivrée) n'a pas d'effet significatif sur le comportement des primates non humains. Les signaux olfactifs ne sont donc pas importants chez les chimpanzés, du moins en captivité. Des stratégies d'enrichissement qui facilitent les comportements tels que le fourragement ou la manipulation d'objets sont plus appropriées pour ces animaux.

2.3 Enrichissement alimentaire

En captivité, les repas sont généralement distribués à heures fixes et présentés sous forme d'aliments « prêts à manger » : ce manque de variété dans le mode de distribution des aliments contribue à la diminution d'expression de comportements tels que le fourragement, à la diminution de durée des repas (Britt, 1998), et donc au développement de troubles comportementaux de composante orale principalement : automutilation, coprophagie, urophagie (Bloomsmith *et al.*, 1988). Enfin, le régime alimentaire en captivité peut conduire à l'obésité, avec des animaux plus lourds que leurs congénères sauvages (Schwitzer et Kaumanns, 2001), ce qui peut également avoir des conséquences comportementales.

Le but de l'enrichissement alimentaire est d'offrir des repas variés - que cela soit en quantité, en méthode de présentation ou en complexité - incluant une augmentation de leur fréquence et la possibilité de réaliser du fourragement (qui requière manipulation et périodes de temps prolongées pour rassembler de la nourriture) pour susciter les comportements alimentaires naturels chez les chimpanzés (Bloomsmith, 1989 ; Baker, 1997).

Il faut apporter de la difficulté et de l'originalité afin d'encourager les activités de recherche de la nourriture et d'exploration du territoire. L'augmentation du temps passé à l'exploration et à la recherche de nourriture stimule l'activité générale des chimpanzés et limite l'ennui inhérent à la captivité (Fulk *et al.*, 2000b).

Plusieurs moyens existent pour encourager les chimpanzés à passer plus de temps dans des activités telles que le fourragement. Cela inclut par exemple la pêche à la termite. Un éventail d'enrichissements alimentaires est décrit par Röder et Timmermans (2002).

À la Fondation Mona, l'enrichissement alimentaire est effectué tous les jours. Si cela n'est pas possible, surtout pour des raisons de logistique (il faut une heure de préparation), il est effectué un jour sur deux. Pour éviter l'ennui, le type d'enrichissement alimentaire est changé régulièrement. Ils utilisent des termitières artificielles dans lesquelles ils mettent du miel ou de la confiture, des tuyaux qu'ils remplissent avec de la banane, des céréales, etc... ou encore ils colorent le riz avec un colorant alimentaire bleu ou rouge.



Photo IV. Exemple de tuyaux utilisés pour l'enrichissement alimentaire (Fondation Mona)



Photo V. Exemple d'utilisation du tuyau par un chimpanzé de la Fondation Mona

L'enrichissement alimentaire a des conséquences positives sur le comportement. Il permet souvent une augmentation de l'activité des animaux en substituant aux comportements anormaux induits par l'ennui des comportements alimentaires typiques de l'espèce. Chez les chimpanzés, l'enrichissement alimentaire peut également entraîner une diminution des comportements agonistiques (Bloomsmith *et al.*, 1988).

Ainsi, de manière générale, l'enrichissement du milieu, qu'il soit social, physique ou alimentaire, apporte des modifications comportementales favorables au bien-être physiologique et psychologique des primates captifs. Il peut recouvrir de nombreuses facettes et requiert une certaine flexibilité en fonction des objectifs de réhabilitation, des individus réhabilités et des moyens du sanctuaire considéré. Parce que l'enrichissement implique parfois l'intervention humaine, il est nécessaire de voir dans quelle mesure l'interaction homme/chimpanzé ne met pas en danger la réussite de la réhabilitation.

3. Interventions humaines

L'homme fait partie de l'environnement extrinsèque des primates captifs. Ainsi, dans un sanctuaire, l'homme, qu'il soit soigneur, observateur ou touriste, agit comme un renforçateur de certains comportements, parfois négatifs, chez les chimpanzés pensionnaires (Vial, 2002). Par exemple, la présence de visiteurs étrangers est un facteur qui favorise l'augmentation de l'agression et des comportements anormaux chez les chimpanzés. De même, les activités routinières comme l'administration de soins par les animaliers et le vétérinaire pourraient également influencer l'agression dans les groupes de chimpanzés (Alford *et al.*, 1995).

C'est pourquoi l'attention humaine prodiguée aux chimpanzés à leur arrivée au centre est progressivement substituée à l'enrichissement social par l'interaction avec des individus de la même espèce. Les décisions de réhabilitation prises par la suite doivent respecter les objectifs de celle-ci, entre autres de ne pas créer de dépendance des chimpanzés orphelins vis-à-vis de

l'homme, bien que les individus maintenus en captivité restent sous la tutelle humaine (Vial, 2002).

Une fois dans le Centre de Récupération de primates de la Fondation Mona, l'unique contact qu'ont les chimpanzés avec l'être humain est celui avec les soigneurs. Les animaux ont la possibilité de voir et chercher une interaction avec les visites organisées dans le Centre, ou avec les groupes de chercheurs qui y travaillent. Cependant, dans la mesure du possible, le contact avec les humains est réduit au minimum nécessaire. Cette décision a un double objectif : faciliter les procédés de resocialisation en motivant la recherche de stimulation sociale interspécifique, et promouvoir les conduites propres à l'espèce et l'abandon progressif de celles qui ont été acquises à travers le contact humain (Llorente, 2011).

3.1 Programme « Animal Training »

L'« animal training » ou entraînement médical est défini par certains auteurs comme un entraînement de renforcement positif (Melfi et Thomas, 2005). Il a pour but d'entraîner les animaux à des renforcements positifs afin de faciliter les soins. Cela permet de diminuer le stress en récompensant la coopération volontaire des animaux, caractérisée par des comportements cibles nécessaires pour les activités d'élevage, vétérinaire et de recherche (Perlman *et al.*, 2012 ; Veeder *et al.*, 2009).

Ce programme permet d'améliorer les relations sociales, de réduire les comportements anormaux et de réduire le stress (Bloomsmith *et al.*, 2007 ; Coleman et Maier, 2010 ; Lambeth *et al.*, 2006). Cet entraînement apporte donc de nombreux bénéfices sur le bien-être, notamment en diminuant la peur associée aux interventions humaines. Il représente un bon compromis pour améliorer le bien-être des chimpanzés captifs et les problèmes de comportements que l'enrichissement environnemental conventionnel ne peut résoudre (Brando, 2012).

L'« animal training » offre au chimpanzé du contrôle, des choix, et lui apprend à gérer les challenges de l'environnement ainsi que les comportements stimulants appropriés à son espèce. L'enrichissement environnemental conventionnel est très varié, tout comme l'« animal training ». Cependant, ce dernier ne couvre pas toutes les facettes de l'enrichissement environnemental (Westlund, 2014).

Par ailleurs, l'enrichissement environnemental cible d'autres motivations (comportement social et comportement ludique qui déclenchent certains types de comportements) et est donc nécessaire en complément de l'entraînement médical pour obtenir le maximum de bénéfices concernant le bien-être. Et vice versa, certains effets de l'« animal training » ne peuvent pas être obtenus avec l'enrichissement environnemental (Westlund, 2014).

L'entraînement médical implique des comportements qui vont de mouvements tels que changer de pièce ou entrer dans des cages de transport, à des comportements d'examen corporel et de coopération dans la prise de médicaments vétérinaires, à la récolte d'échantillon biologique volontaire (par exemple sang, urine) et à la coopération sous contrainte. Le

personnel d'entraînement inclut les soigneurs, les vétérinaires, le personnel de recherche et de gestion du comportement (Adams, 2006).

3.2 Contrôle de la pathologie

Les chimpanzés captifs étant sous la responsabilité de l'homme, celui-ci doit veiller à leur bonne santé physique et mentale. L'homme est présent pour rectifier la composition d'un groupe s'il s'avère que les individus sont incompatibles, pour isoler un animal que les autres ne laissent pas avoir sa part de nourriture... Il intervient à tout moment dans la vie de l'animal captif (Vial, 2002).

Cependant, toute action curative de l'homme entraîne une interaction avec les chimpanzés et interfère dans le processus de réhabilitation. Ainsi, deux écoles existent pour la gestion à long terme des maladies potentielles ou confirmées (Vial, 2002).

La politique dite « interventionniste » consiste à traiter toutes les affections individuelles apparues et à pratiquer une prophylaxie régulière contre les maladies virales et parasitaires. Cette méthode présente l'avantage d'assurer correctement la sécurité des chimpanzés et du personnel, mais elle est coûteuse et multiplie les contacts homme/chimpanzés.

La politique dite « peu interventionniste » propose un contrôle sanitaire strict à l'arrivée mais par la suite, se fonde sur l'idée que les chimpanzés doivent se créer leurs propres défenses immunitaires contre les divers affections auxquelles ils seront confrontés. Le principe d'indépendance vis-à-vis de l'homme est alors respecté, mais cette méthode ne peut s'appliquer à toutes les maladies et augmente la difficulté d'intervention lorsqu'elle s'avère nécessaire. Ces deux méthodes sont défendables. Leur application dépend en fait des objectifs de réhabilitation.

Même lorsqu'un sanctuaire adopte une politique dite « peu interventionniste », il doit nécessairement agir dans des situations extrêmes telles que des combats à mort entre mâles ou encore une fuite. Dans les deux cas, il est nécessaire de neutraliser l'animal concerné le plus rapidement possible et d'éviter les réactions collectives de stress au sein de l'effectif de chimpanzés.

Ainsi, même dans le cas où la volonté du sanctuaire est de privilégier la réhabilitation des chimpanzés en ayant une influence minimale sur leurs comportements, il existe une dépendance incompressible des chimpanzés vis-à-vis de l'homme. Dans certaines situations d'urgence, cette relation devient parfois bénéfique (Vial, 2002).

III. Suivi de la réhabilitation et de la resocialisation

Ce suivi fait partie intégrante du processus de réhabilitation/resocialisation car il permet d'évaluer l'adaptation des chimpanzés à leur nouveau milieu et de juger des affiliations mises en place au sein de la communauté, d'ajuster les méthodes de réhabilitation au cours du temps selon les problèmes rencontrés, d'apporter une expérience dans la pratique de la réhabilitation

pour les prochaines introductions d'individus au sein du groupe, ou pour d'autres projets commençant un programme de réhabilitation, et enfin de constituer une base de données interprétable et utilisable dans diverses études comportementales (Vial, 2002).

1. Méthodes de suivi

Le suivi de réhabilitation peut se fonder sur plusieurs sources d'information (Vial, 2002) :

- **les rapports journaliers des soigneurs** : ils sont essentiels car ils donnent le cadre général rythmant la journée des chimpanzés. Les informations disponibles sont de plusieurs types : date et météo, traitements prodigués, rythme et composition des repas, travaux d'entretien et nettoyage des structures, commentaires (partie libre réservée aux soigneurs pour retranscrire les diverses observations qu'ils peuvent faire au cours de la journée) ;
- **les rapports médicaux** : à chaque chimpanzé est attribué un dossier médical où sont répertoriées toutes les interventions médicales. Ainsi, il est possible d'avoir un historique de chaque individu et de comprendre certaines interactions entre les individus et certains comportements observés ;
- **les suivis comportementaux** : ils sont basés sur l'observation des différents individus d'un groupe, comme nous l'avons détaillé dans la deuxième partie. Les différentes observations comportementales permettent de retracer les activités quotidiennes des chimpanzés, leur utilisation du milieu, les affiliations créées au sein de la communauté et la structuration du groupe.

Les critères à prendre en compte pour l'évaluation du succès de réhabilitation et resocialisation sont (Vial, 2002) :

- **l'alimentation** : la répartition temporelle des activités des chimpanzés étudiés sera différente de celle de chimpanzés sauvages, dont une des principales tâches est d'accroître leur territoire afin de trouver de nouvelles ressources alimentaires. Cependant, il est intéressant d'étudier les périodes de nutrition car elles constituent des moments clés où s'expriment les affiliations et les dominances. De plus, il est important de noter si les animaux expriment des comportements alimentaires anormaux ;
- **la conduite sociale** : les interactions sociales entre chimpanzés permettent de juger de la cohésion du groupe, de la hiérarchie mise en place, des adaptations individuelles et de l'éventuelle existence de phénomènes d'adoption. Ainsi, plusieurs types de comportements sont à répertorier, tels que les comportements agonistiques (display, agressions, coalition,...), les expressions de peur, de frustration ou de colère, les comportements affiliatifs (jeu, *grooming*, embrassade,...), les activités d'exploration du milieu (utilisation d'outils, fourrage,...) et les interactions avec l'homme ; il faut également noter la direction de ces comportements (unidirectionnels ou réciproques).

Un groupe social indemne de comportements agonistiques n'est pas synonyme de resocialisation réussie. En effet, les conflits peuvent être évités par l'apathie, l'évitement spatial des membres du groupe ou encore le manque total d'interactions sociales (Brüne *et al.*, 2006).

Les conduites sociales sont un très bon indicateur de l'adaptation de l'animal à son nouvel environnement et son nouveau groupe. Par rapport au groupe que j'ai étudié à la Fondation Mona, un changement dans la hiérarchie était en train de se produire. Marco était le mâle dominant, et il semblait que Bongo, un des plus jeunes chimpanzés mâles du groupe, commençait à supplanter cette position : pour étudier comment les relations sociales s'établissent dans un groupe, le *grooming* est un bon indicateur ;

- **les comportements anormaux** : si les taux de comportements anormaux dépassent un certain seuil, l'animal doit être évalué pour déterminer l'étendue du problème. Un monitoring et un système référentiel sont mis en place pour détecter les primates développant des signes de détresse, comme l'expression de comportements d'auto-lésion, de comportements stéréotypés prolongés, etc...

Les données sont ensuite analysées pour déterminer le niveau de soin que l'animal devra recevoir selon la sévérité et la fréquence du problème comportemental (Adams, 2006). Les traitements du comportement seront mis en place, et incluent des dispositifs supplémentaires d'enrichissement, l'évaluation de la situation de logement en groupe, et le renforcement du programme « animal training ». Une intervention thérapeutique peut être nécessaire dans certains cas (Adams, 2006) ;

- **l'exploitation du milieu** : les indicateurs d'exploitation du milieu sont le temps passé aux déplacements, la hauteur des déplacements, des stations de repos et des diverses activités, le sens et la trajectoire des déplacements. Comme expliqué dans la première partie, dans la nature, les chimpanzés passent leurs journées à explorer l'environnement pour trouver leur nourriture, un endroit pour dormir, etc... Ainsi, en captivité, plus un animal explore son environnement, plus il se rapproche des comportements naturels en milieu sauvage. Un individu nouvellement introduit a tendance à beaucoup explorer son nouvel environnement. Cela va en s'inversant avec le temps.

La tendance à rester au sol peut s'expliquer de différentes manières : l'enclos constitue un milieu excluant tout danger extérieur tel que les prédateurs. Ainsi, les chimpanzés ne se sentent pas plus en sécurité en hauteur qu'au sol. Tout comme pour l'exploitation horizontale du milieu, les interventions humaines répétées autour de l'enclos peuvent influencer sur les réactions des chimpanzés (Vial, 2002).

Il faut prendre en compte que la majorité des déplacements effectués par les chimpanzés sauvages a pour motivation la recherche de nourriture ou de congénères. En captivité, la nourriture est fournie par l'homme et les possibilités de fusion/fission sont limitées, d'où le fait que les chimpanzés captifs soient plus statiques : la durée de déplacements est souvent inférieure à 5minutes/déplacement, et leur direction est souvent le long de la clôture. Enfin, la

classe non vu est susceptible de modifier les résultats, puisqu'il est alors impossible de connaître le type d'activité réalisée (Vial, 2002).

En général, les programmes de resocialisation sont réussis pour plus de 90% des chimpanzés désocialisés, si l'interaction sociale avec tous les membres du groupe est satisfaisante. Cependant les objectifs d'accouplement ou de maternage ne sont généralement pas atteints dans la plupart des cas, suggérant que la sexualité et les soins maternels sont des tâches trop complexes à accomplir pour des individus profondément perturbés ayant d'éventuels dommages comportementaux irréversibles (Brüne *et al.*, 2006).

2. Evaluation du bien-être

Maintenir leurs animaux dans une situation de bien-être psychologique et physique est d'une importance primordiale pour les sanctuaires pour chimpanzés (Hosey, 2005). Des avancées considérables ont été réalisées concernant la compréhension du bien-être et son évaluation (Appleby et Sande, 2002). Cependant, l'interprétation des observations et des résultats expérimentaux reste difficile. C'est pourquoi il est important de réaliser des études objectives et de bien connaître les comportements animaux pour pouvoir les interpréter, comme nous l'avons expliqué précédemment.

2.1 Bien-être physique, bien-être psychologique

Les définitions générales du bien-être évoquent ses composantes physique et psychologique. Le bien-être se définit par des interactions harmonieuses entre l'être vivant et son environnement vivant ou non vivant. L'Organisation Mondiale de la Santé définit le bien-être comme « un état parfait de bien-être physique, mental et social ». L'animal en état de bien-être vit en parfaite harmonie avec son environnement.

Concernant le bien-être animal, il est difficile de dissocier les aspects physiques et psychologiques. Lorsque les besoins physiologiques ne sont pas couverts, il est fort probable que les besoins psychologiques ne le soient pas non plus, et vice versa (Maple, 2007). Un primate qui n'est pas malade *a priori* n'est pas nécessairement dans un état de bien-être psychologique.

2.2 Approche théorique du bien-être des primates captifs

Le bien-être d'un animal peut être évalué à partir de certains critères physiques ou par l'intermédiaire de procédures expérimentales simples. Le vétérinaire évalue l'état de santé général de l'animal par des critères physiques variés. Il apprécie l'état général, l'état de la peau, du pelage, des yeux, ... pour conclure à l'absence de maladie.

Des données générales concernant l'ensemble de la colonie ou un groupe en particulier peuvent apporter des informations utiles : taux de natalité et mortalité, types de pathologies et fréquence, statut infectieux des différents individus, ... qui sont autant d'indicateurs partiels d'une bonne ou d'une mauvaise santé de la colonie.

L'éthologiste aborde le problème du bien-être par l'observation et l'analyse du comportement des primates. On définit des marqueurs du bien-être psychologique, que sont les comportements « positifs » pour l'animal. La référence est le primate de même espèce qui vit dans le milieu naturel.

Un primate qui présente un répertoire comportemental proche de celui de l'espèce à laquelle il appartient et exprimé par ses congénères sauvages, est un être dont les besoins sont satisfaits. Un primate ne se trouve pas dans un état de bien-être s'il présente des troubles comportementaux.

Le bien-être psychologique des primates est basé sur les facteurs suivants : absence de stress et de comportements stéréotypés, compétence d'adaptation à un changement environnemental et social, présence d'un répertoire comportemental large (Anderson et Visalberghi, 1991).

Tableau XIV. Marqueurs comportementaux du bien-être chez les primates captifs

Comportements « positifs »	Comportements « négatifs »
Activité Jeu (jeunes) Exploration du milieu Locomotion Utilisation de structures disponibles	Activité Ennui Prostration Aucune interaction avec le milieu
Compétence Intérêt pour la nouveauté	Compétence Néophobie Détresse, prostration Désintérêt
Interactions sociales Comportements affiliatifs (toiletage, comportement sexuel)	Interactions sociales Absence d'interactions sociales Excès de comportements agonistiques Comportements dirigés vers l'animal lui-même
Vocalisations (Mulligan <i>et al.</i> , 1994) Spécifiques, peu de cris de détresse	Vocalisations Non spécifiques, cris de détresse nombreux
Comportements spécifiques Nombreux	Comportements spécifiques Rares
Troubles comportementaux Absents	Troubles comportementaux Comportements anormaux

Le caractère « positif » ou « négatif » d'un comportement est indémontrable. On a des raisons de penser que les modalités associées à l'agression sont plus stressantes que celles associées avec des formes plus affiliatives de comportements sociaux. Il existe néanmoins des individus qui seront de toute façon plus « heureux » s'ils sont logés seuls plutôt que si on leur impose d'interagir socialement. Certains primates sont incapables d'avoir des interactions sociales avec d'autres individus, par exemple à la suite d'une expérience d'isolement social précoce.

L'observateur peut également influencer spontanément les résultats de l'analyse, en attribuant un caractère positif à certains comportements que d'autres considéreraient comme plutôt négatifs, ou en donnant plus d'importance à certains comportements qu'à d'autres.

2.3 Approche pratique du bien-être des primates captifs

À la Fondation Mona, pour savoir si un chimpanzé est en situation de bien-être, et si la réhabilitation et resocialisation sont réussies, on évalue plusieurs paramètres :

- **le comportement global des individus** : on regarde le budget temps pour chaque catégorie de conduites de l'éthogramme (conduites individuelles, conduites sociales et autres conduites) pour chaque individu, et on les compare à celui des autres membres du groupe. Ainsi, on peut voir quel animal effectue le plus ou le moins de conduites sociales, individuelles ou autres. On peut également regarder l'évolution de ces conduites sur plusieurs années, pour noter d'éventuels changements.

Normalement, lorsqu'on introduit un chimpanzé dans un nouveau groupe, il a tendance à réaliser plus de conduites individuelles et moins de conduites sociales. Cette tendance s'inverse au fur et à mesure du temps, d'où l'importance d'effectuer des observations en continu ;

- **les conduites individuelles des individus** : d'après l'éthogramme utilisé (annexe III) il s'agit de l'alimentation, la locomotion, la manipulation, des conduites auto-dirigées, de l'inactivité, des conduites anormales et d'autres conduites individuelles. On regarde le budget temps par conduites individuelles pour chaque membre du groupe. Ainsi, on peut apprécier le type de comportement majoritairement effectué chez chacun des chimpanzés, et se faire une idée de leur bien-être en fonction des conduites « positives » ou « négatives » observées (tableau XIV).

On peut également comparer chaque conduite individuelle d'un animal donné avec celles du reste du groupe. Cela donne une idée d'où se situe cet animal par rapport au reste du groupe. Enfin, il est important de suivre l'évolution des conduites individuelles d'un individu sur plusieurs années, pour noter les améliorations ou dégradations éventuelles.

- **les conduites sociales des individus** : il s'agit du *grooming*, des conduites affiliatives (jeu social, interactions à proximité, autres), agonistiques (dominance, soumission, autres) et socio-sexuelles.

De la même façon que pour les deux conduites précédemment énoncées, on évalue le budget temps par conduites sociales pour chaque membre du groupe, on les compare avec celles du reste du groupe et on surveille leur évolution au cours du temps. On note également vers qui l'individu émet des comportements sociaux et de qui il les reçoit, afin d'avoir une idée de la relation qu'ont les individus entre eux.

- **l'indice de bien-être comportemental** : celui-ci s'évalue grâce aux indices de resocialisation (RS) et de réhabilitation (RH). Ces derniers se calculent de la manière suivante (Llorente *et al.*, 2012) :

$$RS = \frac{\sum (CS) - \sum (CNS)}{\sum (CS) + \sum (CNS)}$$

$$RH = \frac{\sum(CNS\ positives) - \sum(CNS\ négatives)}{\sum(CNS\ positives) + \sum(CNS\ négatives)}$$

avec:

CS les conduites sociales

CNS les conduites non-sociales

L'indice de resocialisation prend en compte les conduites sociales et individuelles (non sociales), alors que l'indice de réhabilitation ne prend en compte que les conduites individuelles. Parmi ces conduites individuelles, le RH les classe en conduites « positives » ou « négatives » comme détaillé dans le tableau XIV.

Le premier nous informe de l'importance de la vie sociale de l'individu, alors que le second nous indique le réajustement de l'individu lorsqu'il est seul. Ainsi, les indices de bien-être sont un bon résumé du budget temps des activités d'un individu.

Ces indices ont des valeurs comprises entre -1 et 1. Plus la valeur s'approche de 1, plus on peut considérer que l'animal est en situation de bien-être. Là encore, il est essentiel de contrôler l'évolution de ces indices au cours du temps, et de les comparer avec ceux des autres membres du groupe.

Lors de l'intégration d'un nouvel arrivant dans un groupe, son RS est habituellement bas, puisqu'il réalise en général plus de conduites individuelles que de conduites sociales. En revanche, son RH peut être bon puisque le chimpanzé va avoir tendance à explorer son nouvel environnement, rechercher sa nourriture, manipuler les nouveaux objets, aura de l'intérêt pour la nouveauté, etc...

Ainsi, tout changement dans la structure sociale d'un groupe (composition démographique par exemple) perturbe la dynamique sociale. Ce changement implique alors une adaptation et un réajustement social des individus, ce qui est un procédé long dans le temps (des années), et encore plus pour des animaux ayant un profil tel que celui des chimpanzés de Mona (passé souvent difficile, aucun contact avec d'autres chimpanzés, ...).

CONCLUSION

Pour obtenir une information sur le comportement des individus, les éthologues utilisent la méthode d'observation systématique qui consiste à observer et enregistrer les différentes unités de conduite des individus ou groupes, préalablement définies de façon objective, claire et précise. Elles peuvent être quantifiées par différents moyens, toujours en accord avec les objectifs de la recherche. Ces mesures de conduites sont utilisées à posteriori pour décrire l'éthogramme.

Les observateurs doivent être entraînés dans les techniques d'observation et dans les définitions des unités de conduite. Certaines règles d'enregistrement doivent être suivies pour que les données récoltées soient de qualité. Finalement, ces dernières se soumettent à des analyses, qui s'appliquent en fonction du type de mesures analysées et des objectifs concrets.

La connaissance des différentes techniques d'observation du comportement permet, dans le cas des chimpanzés captifs, d'adapter chaque observation en fonction de l'objectif prédéfini. Les données récoltées permettent alors de définir les besoins des primates, et de se faire une idée de l'état de bien être dans lequel ils se trouvent. Ceci permet par exemple d'évaluer les différents facteurs associés à une réintroduction réussie de chimpanzés, les progrès individuels et éventuellement des succès de relâchement des individus.

L'apparition de comportements anormaux et leur persistance malgré un milieu enrichissant et une vie en groupe social, souligne de possibles troubles psychologiques (Bradshaw *et al.*, 2008). Il serait alors intéressant de comprendre comment l'esprit du chimpanzé fait face à la captivité, résultat d'implications à la fois scientifiques et de bien-être (Garner, 2005).

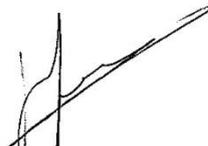
Comprendre la psychopathologie des chimpanzés serait bénéfique non seulement pour les individus affectés, mais également pour nous éclairer sur la nature de la psychopathologie humaine (Brüne *et al.*, 2006).

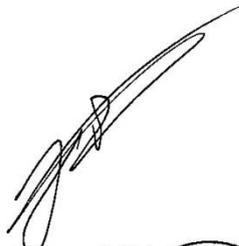
De plus, si la captivité diminue significativement la santé psychologique des chimpanzés, cela soulève des questions concernant la validité des expériences cognitives et comportementales, et représente un défi pour les domaines qui se basent sur les populations captives pour étudier l'esprit d'autres espèces (Rosati *et al.*, 2011).

AGREMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussigné, Pierre SANS, Enseignant-chercheur, de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de **CHEYSSAC Johanna** intitulée « **Etude comportementale et resocialisation des chimpanzés captifs : Approche méthodologique et applications** » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.


Fait à Toulouse, le 13 mai 2015
Professeur Pierre SANS
Enseignant chercheur
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse


Vu :
Le Directeur par intérim de l'Ecole
Nationale Vétérinaire de Toulouse
Jean-Claude BRETHES



Vu :
Le Président du jury :
Professeur Gérard CAMPISTRON

Vu et autorisation de l'impression :
Le Président de l'Université
Paul Sabatier
Professeur Bertrand MONTHUBERT
Par délégation, la Vice-Présidente du CEVU
Madame Régine ANDRÉ OBRECHT

Conformément à l'Arrêté du 20 avril 2007, article 6, la soutenance de la thèse ne peut être autorisée qu'après validation de l'année d'approfondissement.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMS KM (2006).** Environmental Enrichment for Nonhuman Primates Resource Guide., U.S. Dept. of Agriculture, Agricultural Research Service, National Agricultural Library, Animal Welfare Information Center: Beltsville, MD, 261 p.
- AKINYI MY ; TUNG J ; JENEBY M ; PATEL NB ; ALTMANN J ; ALBERTS SC (2013).** Role of grooming in reducing tick load in wild baboons (*Papio cynocephalus*). *Animal Behaviour*, 85, 559e568.
- ALEXANDER GM ; HINES M (2002).** Sex differences in response to children's toys in nonhuman primates (*Cercopithecus aethiops sabaues*). *Evolution Hum Behav* 23:467-479.
- ALFORD PL ; BLOOMSMITH MA ; KEELING ME ; BECK TF (1995).** Wounding aggression during the formation and maintenance of captive, multimale chimpanzee groups. *Zoo Biology*, 1995, 14, 347-359.
- ALTMANN J (1974).** Observational study of behavior: Sampling methods», *Behaviour*, 49, 227-267.
- ALTMANN SA (1965).** Sociobiology of rhesus monkeys: II. Stochastics of social communication, *Journal of Theoretical Biology*, 8, 490-522.
- ALTMANN SA (1967).** *Communication Among Primates*. Chicago: University of Chicago Press.
- ALWORTH LC ; BUERKLE SC (2013).** The effects of music on animal physiology, behavior and welfare. *Lab Animal* 42(2): 54-61.
- ANDERSON JR (2010).** Behavioral Pathologies in Nonhuman Primates, *Encyclopedia of Behavioral Neuroscience*, Vol. 1, 139-144.
- ANDERSON JR ; VISALBERGHI E (1991).** Primate psychological well-being: a comparative approach to environmental enrichment for captive primates. *Applied Animal Behaviour Science*, 30: 1-2, 195.
- APPLEBY MC ; SANDE P (2002).** Philosophical debate on the nature of well-being: implications for animal welfare. *Anim. Welf.* 11, 283–294.
- AURELI F ; SCHAFFNER C (2002).** Relationship assessment through emotional mediation. *Behaviour*, 139, 393–420.
- AURELI F ; SCHINO G (2004).** The role of emotions in social relationships. In: Thierry, B., Singh, M., Kaumanns, W. (Eds.), *Macaque Societies*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 38–60.
- AURELI F ; SMUČNY D (2000).** The role of emotion in conflict and conflict resolution. In: *Natural Conflict Resolution* (Ed. by F. Aureli & F. B. M. de Waal), pp. 199e224. Berkeley, California: University of California Press.
- BAKEMAN R (1996).** Behavioral observations and coding, *Handbook of Research Methods in Social Psychology*. New York: Cambridge University Press.
- BAKEMAN R ; GOTTMAN JM (1997):** *Observing Interaction. An Introduction to Sequential Analysis* (2nd. ed). Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- BAKEMAN R ; QUERA V (1996).** *Análisis de la Interacción: Análisis Secuencial con SDIS y GSEQ*. Madrid: Ra-Ma.
- BAKEMAN R ; QUERA V (2011).** *Sequential Analysis and Observational Methods for the Behavioral Sciences*. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- BAKEMAN V (1997).** Los métodos observacionales en la etología. *Etología: bases biológicas de la conducta animal y humana*. F. Peláez and J. Veà. Madrid, Pirámide: 43-83.
- BAKER KC (1997).** Straw and forage material ameliorate abnormal behaviors in adult chimpanzees. *Zoo Biol* 16:225-236.
- BAKER KC (2004).** Benefits of positive human interaction for socially-housed chimpanzees. *Animal Welfare* 13, 239–245.
- BALASUBRAMANIAM K ; DITTMAR K ; BERMAN C ; BUTOVSKAYA M ; COOPER M ; MAJOLO B ; OGAWA H ; SCHINO G ; THIERRY B ; DE WAA FBM (2012).** Hierarchical Steepness, Counter-Aggression, and Macaque Social Style Scale. *Am. J. Primatol.* 74:915-925.
- BARKER RG ; WRIGHT HF (1951).** *One Boy's Day*. New York: Harper.
- BARRETT L ; HENZI SP ; WEINGRILL T ; LYCETT JE ; HILL RA (2000).** Female baboons do not raise the stakes but they give as good as they get. *Animal Behaviour*, 59, 763e770.
- BASHAW M ; GULLOTT R ; GILL E (2009).** What defines successful integration into a social group for hand-reared chimpanzee infants? *Primates* 51:139–147.

BAYNE K (1994). Resolving issues of psychological well-being and management of laboratory nonhuman primates. Housing, Care and Psychological Well-being of captive and laboratory primates, Noyes Publications, Eds E.F. Segal, 1994, 27-38.

BAYNE K ; MAINZER H ; DEXTER S ; CAMPBELL G ; YAMADA F ; SUOMI S (1991). The reduction of abnormal behaviors in individually housed rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) with a foraging/grooming board. *Am J Primatol* 23:23-35.

BECK B ; WALKUP K ; RODRIGUES M ; UNWIN S ; TARA STOINSKI DT (2007). *Best Practice Guidelines for the Reintroduction of Great Apes*; IUCN: Abu Dhabi, UAE.

BERK RA (1979). Generalizability of behavioral observations: A clarification of interobserver agreement and interobserver reliability. *American Journal of Mental Deficiency*, 83, 460-472.

BERKSON G ; MASON WA ; SAXON SV (1963). Situation and stimulus effects on stereotyped behaviors of chimpanzees. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1963, 56, n°4, 786-792.

BIRKETT LP ; NEWTON-FISHER NE (2011): How abnormal is the behaviour of captive, zoo-living chimpanzees? *PloS one*. Vol. 6, n° 6, pp. e20101.

BLOOMSMITH MA (1989). Interactions between adult male and immature captive chimpanzees: implications for housing chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 1989, Supp 1 , 93-99.

BLOOMSMITH MA ; ALFORD PL ; MAPLE TL (1988). Successful feeding enrichment for captive chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 1988, 16, 155-164.

BLOOMSMITH MA ; BAKER KC ; ROSS SK ; LAMBETH SP (1999). Chimpanzee behavior during the process of social introductions. *Aza Conference (American Zoo & Aquarium Association)*, Cleveland Metroparks Zoo.

BLOOMSMITH MA ; KEELING ME ; LAMBETH SP (1990b). Videotapes: Environmental enrichment for singly housed chimpanzees. *Lab Anim* 19:42-46.

BLOOMSMITH MA ; KUCHAR C ; BAKER K ; LAMBETH S ; BRENT L ; ROSS SR ; FRITZ J (2003). Primiparous chimpanzee mothers: behavior and success in a short-term assessment of infant rearing. *Appl Animal Behaviour Science* 84:235–250.

BLOOMSMITH MA ; FINLAY TW ; MERHALSKI JJ ; MAPLE TL (1990a). Rigid plastic balls as enrichment devices for captive chimpanzees. *Lab Anim Sci* 40:319-322.

BLOOMSMITH MA ; LAMBETH SP (1995): Effects of predictable versus unpredictable feeding schedules on chimpanzee behavior. *Appl. Animal. Behaviour Science*. **44**, 65–74.

BLOOMSMITH MA ; MARR MJ ; MAPLE TL (2007). Addressing nonhuman primate behavioral problems through the application of operant conditioning: is the human treatment approach a useful model? *Applied Animal Behaviour Science* 102: 205-222.

BLOOMSMITH MA ; PAZOL KA ; ALFORD PL (1994b). Juvenile and adolescent chimpanzee behavioral development in complex groups. *Applied Animal Behavior Science* **39**, 73-87.

BOESCH C ; BOLÉ C ; ECKHARDT N ; BOESCH H (2010). Altruism in forest chimpanzees: the case of adoption. *PLoS One* 5:e8901.

BONDI CO ; RODRIGUEZ G ; GOULD GG ; FRAZER A ; MORILAK DA (2008). Chronic unpredictable stress induces a cognitive deficit and anxiety-like behavior in rats that is prevented by chronic antidepressant drug treatment. *Neuropsychopharmacology*, 33, 320e331.

BONNOTTE S (1997). Maintien en captivité des primates simiens de l’ancien monde : problématique et proposition de solutions, Thèse pour le Doctorat vétérinaire, Toulouse.

BRADSHAW GA ; CAPALDO T ; LINDNER L ; GROW G (2008). Building an inner sanctuary: complex PTSD in chimpanzees. *Journal of Trauma and Dissociation* 9: 9–34.

BRADSHAW GA ; CAPALDO T ; LINDNER L ; GROW G (2009). Developmental context effects on bicultural posttrauma self-repair in chimpanzees. *Developmental Psychology* 45: 1376–1388.

BRANDO S (2012). Animal learning and training: implications for animal welfare. *Vet. Clin. North Am. Exot. Anim. Pract.* 15 (3), 387–398.

BRANNON EM ; ANDREWS MW ; ROSENBLUM LA (2004). Effectiveness of video of conspecifics as a reward for socially housed bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Percept Mot Skills* 98:849-858.

BRENT L (1995). Feeding enrichment and body weight in captive chimpanzees. *Journal of Medical Primatology*, 1995, 24, 12-16.

BRENT L ; KESSEL AL ; BARRERA H (1997). Evaluation of Introduction Procedures in Captive Chimpanzees. *Zoo Biology* 16:335–342 (1997).

BRENT L ; LEE DR ; EICHBERG JW (1989). The effects of single caging on chimpanzee behavior. *Lab*

BREUIL M (1993). Animaux du Kenya et de la Tanzanie. Editions le Harmattan, Paris, 287p.

BRITT A (1998). Encouraging natural feeding behavior in captive-bred black and white ruffed lemurs (*Varecia variegata variegata*). *Zoo Biol.* 17:379–392.

BRÜNE M ; BRÜNE-COHRNS U ; MCGREW WC ; PREUSCHOFT S (2006). Psychopathology in great apes: concepts, treatment options and possible homologies to human psychiatric disorders. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 30: 1246–1259.

BUTYNSKI TM (2003). The robust chimpanzee *Pan troglodytes*: taxonomy, distribution, abundance, and conservation status. En R. Kormos, C. Boesch, M. I. Bakarr & T. M. Butynski (Eds.), *West african chimpanzees Status survey and conservation action plan* (pp. 21-23). IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN/SSC Primate Specialist Group.

CAPITANIO JP (1986). Behavioral pathology. *Comportemental primate biology*, vol 2A: behavior, conservation and ecology, Alan R. Liss, 1986, 411-454.

CAPITANIO JP (2004). Personality factors between and within species. In: Thierry, B., Singh, M., Kaumanns, W. (Eds.), *Macaque Societies*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 13–33.

CAVIGELLI SA ; MCCLINTOCK MK (2003). Fear of novelty in infant rats predicts adult corticosterone dynamics and an early death. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100, 16131–16136.

CHAMOVE AS ; ANDERSON JR ; MORGAN-JONES SC ; JONES SP (1982). Deep woodchip litter: Hygiene, feeding, and behavioral enhancement in eight primate species. *Int J Stud Anim Prob* 3:308-318.

CHAMPOUX M ; DIGREGORIO G ; SCHNEIDER ML ; SUOMI SJ (1990). Inanimate environmental enrichment for group-housed rhesus macaque infants. *Am J Primatol* 22:61-67.

CHATFIELD C ; LEMON RE (1970). Analysing sequences of behavioural events. *Journal of Theoretical Biology*, 29, 427-445.

CLARKE MR ; HARRISON RM ; DIDIER AS (1996). Behavioral, immunological, and hormonal responses associated with social change in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology*, 1996, 39, 223-233.

COHEN J (1960). A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, 20, 37-46.

COLEMAN K ; MAIER A (2010). The use of positive reinforcement training to reduce stereotypic behavior in rhesus macaques. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 124: 142-148.

COLGAN PW (1978). *Quantitative Ethology*. New York: Wiley.

CROCKETT CM ; BELLANCA RU ; HEFFERNAN KS ; RONAN DA ; BONN WF (2001). Puzzle ball foraging device for laboratory monkeys. *Lab Prim Newsltr* 40:4-7.

CROCKETT CM ; GOUGH GM (2002). Onset of aggressive toy biting by a laboratory baboon coincides with cessation of self-injurious behavior. *Am J Primatol Suppl* 1:57:39.

DAVENPORT RK (1979). Some behavioral disturbances of great apes in captivity. *The great Apes*, D.A. Hamburg; E.R. Mc Cown, Eds Menlo Park, CA, Benjamin/Cummings, 1979, 341-357.

DAVENPORT RK ; MENZEL EW (1963). Stereotyped behavior of the infant chimpanzee. *Archives of General Psychiatry*, 1963, 3, 337-360.

DAVENPORT RK ; ROGERS CM (1970). Differential rearing of the chimpanzee, a project survey. *The chimpanzee*, GH Bourne, Atlanta, GA-S. Karger-Basel (Switzerland) – NewYork, 1970, 3, 337-360.

DAWKINS MS (2007). *Observing animal behaviour. Design and analysis of quantitative data*. Oxford: Oxford University Press.

DAWKINS R ; DAWKINS M (1976). Hierarchical organization and postural facilitation: rules for grooming in flies. *Animal Behaviour*, 24, 739-755.

DINDO M ; WHITEN A ; DE WAAL FBM (2009). In-group conformity sustains different foraging traditions in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *PLoS ONE*, 4, e7858.

DIRECTIVES DE LA SOCIETE INTERNATIONALE DE PRIMATOLOGIE (1996) relatives à l'acquisition, aux soins et à l'élevage de primates non humains, préparées par le Comité des Soins aux primates non humains en captivité, éditées par Anh Galat-Luong.

DEPUTTE B (1997). Existe-t-il d'autres cultures qu'humaines ? *Science et Vie*, 200 (suppl), 70-77.

DIENSKJE J ; METZ JAJ ; VAN LUXEMBURG EA ; DE JONGE G (1980). Motherinfant body contact in macaques. II: Further steps toward a representation as a continuous time Markov chain. *Biology of Behaviour*, 5, 61-94.

- DI GIOVANNI M ; VALENTE M (2001).** Trial and error: attempting to change the lives of socially and environmentally deprived primates. In: Proceedings of the 4th International Conference on Environmental Enrichment (Ed. by VJ Hare, KE Worley, K Myers), pp. 358e363. San Diego: The Shape of Enrichment.
- DIVINCENTI JRL ; WYATT JD (2011).** Pair housing of macaques in research facilities: a science-based review of benefits and risk. *J Am Assoc Lab Anim Science*; 50(6): 856–863.
- DOLHINOW P ; DEMAY MG (1982).** Adoption: the importance of infant choice. *Journal of Human Evolution* 11:391–420.
- DONALD G (1999).** The great ape massacre. *New York Times Magazine* May, 54-57.
- DRAPER WA ; BERNSTEIN IS (1963).** Stereotyped behavior and cage size. *Perceptual and Motor Skills*: Volume 16, Issue , pp. 231-234.
- DUNBAR RIM (1992).** Neocortex size as a constraint on group-size in primates. *Journal of Human Evolution*, 22, 469e493.
- EATON GG ; KELLEY ST ; AXTHELM MK ; ILIFF-SIZEMORE SA ; SHIIGI SM (1994).** Psychological well-being in paired adult female rhesus (*Macaca mulatta*). *Am J Primatol* 33:89-99.
- EICHBERG JW ; LEE DR ; BUTLER TM ; KELLEY J ; BRENT L (1991).** Construction of playgrounds for chimpanzees in biomedical research. *Journal of Medical Primatology* 20:12-16.
- ERWIN J ; DENI R (1979).** Strangers in a strange lnd. Abnormal behaviors or abnormal environments ? *Captivity and Behavior*. J. Erwin, T.L. Maple, G. Mitchell, Eds New York, Van Nostrand Reinhold, 1979, 1-28
- FA J (1992).** Visitor-directed aggression among the Gibraltar macaques. *Zoo Biol.* 11, 43–52.
- FAGEN RM ; GOLDMAN RN (1977).** Behavioral catalogue analysis methods. *Animal Behaviour*, 25, 261-274.
- FARMER KH (2002).** Pan-African Sanctuary Alliance: Status and range of activities for great ape conservation. *Am. J. Primatol.* 58, 117–132.
- FASSNACHT G (1982).** Theory and practice of observing behaviour. London: Academic Press.
- FEKETE JM ; NORCROSS JL ; NEWMAN JD (2000).** Artificial turf foraging boards as environmental enrichment for pair-housed female squirrel monkeys. *Contemp Top Lab Anim Science*; 39(2):22-6.
- FERDOWSIAN HR ; DURHAM DL ; JOHNSON CM ; BRÜNE M ; KIMWELE C ; KRANENDONK G ; OTALI E ; AKUGIZIBWE T ; MULCAHY J.B ; AJAROVA L (2012).** Signs of generalized anxiety and compulsive disorders in chimpanzees. *J. Vet. Behav.* 7, 353–361.
- FOWLER ME (1993).** *Zoo and wild animal medicine therapy*, volume 1 et 3, W.B. Saunders Compagny, Philadelphia.
- FOX MW (1986).** Laboratory animal husbandry. Ethology, welfare and experimental variables, State University of New York Press, 1986, 261p.
- FOX JG ; COHEN BJ ; LOEW FM (1984).** Laboratory animal medicine. Partie A: Biology and diseases of old world primates, Academic Press, NY, 1984, 308-319.
- FRAGASZY DM ; MITCHELL G (1974):** Infant Socialization in Primates. *Journal of Human Evolution*, 3, 563-574.
- FRITZ J (1986):** Resocialization of asocial chimpanzees. *Primates, the road o self-sustaining populations*. Benirschke, K., Ed.; Springer: New York, USA, pp. 351–59.
- FRITZ J ; FRITZ P (1979).** Resocialization of chimpanzees: Ten years of experience at the Primate Foundation of Arizona. *Journal of Medical Primatology*, 8, 202–21.
- FRITZ J ; HOWELL SM (1993).** Psychological wellness for captive chimpanzees: an evaluative program. *Human Innovations and Alternatives* 7, 426-433.
- FRITZ, J ; HOWELL SM (2001):** Captive chimpanzee social group formation. In *The Care and Management of Captive Chimpanzees*; Brent, L., Ed.; The American Society of Primatologists: San Antonio, TX, USA, pp. 173–203.
- FRITZ J ; MAKI S ; NASH L ; MARTIN T ; MATEVIA M (1992).** The Relationship Between Forage Material and Levels of Coprophagy in Captive Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Zoo Biology*, 11, 313–318.
- FULK R ; LOOMIS M ; GARTLAND C (2000b).** Nutrition. *Chimpanzee Care and Management Workshop*, January, pp. 113-121.
- GALLUP GG JR ; SUAREZ SD (1991).** Social responding to mirrors in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*): Effects of temporary mirror removal. *J Comp Psychol* 105:376-379.
- GARNER JP (2005).** Stereotypies and other abnormal repetitive behaviors: Potential impact on validity, reliability, and replicability of scientific outcomes *ILAR Journal* 46: 106–117.
- GILBY IC ; BRENT LJ ; WROBLEWSKI EE ; RUDICELL RS ; HAHN BH ; GOODALL J (2013).**

Fitness benefits of coalitionary aggression in male chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67, 373e381.

- GOMES CM ; BOESCH C (2011).** Reciprocity and trades in wild West African chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 2183e2196.
- GOMES CM ; BOESCH C ; MUNDY R (2009).** Long-term reciprocation of grooming in wild West African chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 699e706.
- GONDER MK ; OATES JF ; DISOTELL TR ; FORSTNER MRJ ; MORALES JC ; MELNICK DJ (1997).** A new west African chimpanzee subspecies? *Nature*, 388, 337.
- GOODALL J (1986).** The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior. Harvard University Press, Cambridge.
- GOTTMAN JM (1995).** *The Analysis of Change*. Mahwah, NJ: Erlbaum.
- GROVES CP (2001).** *Primate taxonomy*. Washington DC, USA: Smithsonian Institution Press.
- GROVES CP (2005a).** Geographic variation within Eastern Chimpanzees (*Pan troglodytes cf schweinfurthii* Giglioli, 1872). *Australasian Primatology*, 17(2), 19-46.
- HACCOU P ; MEELIS E (1992).** *Statistical Analysis of Behavioural Data: An Approach Based on Time-structured Models*. Oxford: Oxford University Press.
- HANNIER I (1995).** Le bien-être des animaux en parc zoologique: influence de l'enrichissement du milieu. *Le Point Vétérinaire*, 1995, 26.
- HARLOW HF ; HARLOW MK (1962).** The effects of rearing conditions on behavior. *Bulletin of the Menninger Clinic*, 1962, 26, 213-224.
- HARLOW HF ; SUOMI SJ (1971).** Social recovery by isolation-reared monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA, 1971, 68, 1534-1538.
- HARVEY H ; RICE T ; KAYHART R ; TORRES C (2000).** The effects of specific types of music on the activity levels of singly housed chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am J Primatol (Suppl 1)* 51:60.
- HAWKINS RP (1982).** Developing a behavior code, In D.P. Hartmann (ed.), *Using Observers to Study Behavior*, pp. 21-35. San Francisco: Jossey-Bass.
- HAYES A ; BUFFUM M ; LANIER E ; RODAHL E ; SASSO C (2003).** A music intervention to reduce anxiety prior to gastrointestinal procedures. *Gastroenterol Nurs* 26:145-149.
- HENZI SP ; BARRETT L ; GAYNOR D ; GREEFF J ; WEINGRILL T ; HILL RA (2003).** Effect of resource competition on the long-term allocation of grooming by female baboons: evaluating Seyfarth's model. *Animal Behaviour*, 66, 931e938.
- HERRERA-PÉREZ JJ ; MARTÍNEZ-MOTA L ; FERNÁNDEZ-GUASTI A (2008).** Aging increases the susceptibility to develop anhedonia in male rats. *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry*, 32, 1798e1803.
- HEYNS R ; ZANDER AF (1972).** Observación de la conducta de grupo. En FESTINGER L et KATZ D (eds.). *Los métodos de investigación en las ciencias sociales*. Buenos Aires: Paidós.
- HOLLENBECK AR (1978).** Problems of reliability in observational research. *Observing Behavior, Vol. 2, Data Collection and Analysis Methods*, pp. 79-98. Baltimore: University Park Press.
- HONESS PE ; MARIN CM (2006a).** Behavioural and physiological aspects of stress and aggression in nonhuman primates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 30 : 390–412.
- HONESS PE ; MARIN CM (2006b).** Enrichment and aggression in primates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 30 (2006) 413–436.
- HOPPER LM ; LAMBETH SP ; SCHAPIRO SJ ; WHITEN A (2008).** Observational learning in chimpanzees and children studied through “ghost” conditions. *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 835e840
- HOPPER LM ; LAMBETH SP ; SCHAPIRO SJ ; BROSANAN SF (2011).** Chimpanzees' socially maintained food preferences indicate both conservatism and conformity. *Animal Behaviour* 81, 1195e1202.
- HOSEY GR (2000).** Zoo animals and their human audiences: what is the visitor effect? *Anim. Welf.* 9, 343–357.
- HOSEY GR (2005).** How does the zoo environment affect the behaviour of captive primates? *Applied Animal Behaviour Science* 90: 107–129.
- HOWELL S ; SCHWANDT M ; FRITZ J ; ROEDER E ; NELSON C (2003).** A stereo music system as environmental enrichment for captive chimpanzees. *Lab Anim* 32:31-36.
- HRUBESCH C ; PREUSCHOFT S ; VAN SCHAİK CP (2009).** Skill mastery inhibits adoption of observed alternative solutions among chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Animal Cognition*, 12, 209e216.
- JENKINS P (2000).** Recommendations for primates and staff health screening. *A.C.S. Workshop* (Ed.).

KABURU SSK ; MACLARNON A ; MAJOLO B ; QARRO M ; SEMPLE S (2012). Dominance rank and self-scratching among wild female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *African Zoology*, 47.

KABURU SSK ; INOUE S ; NEWTON-FISHER NE (2013). Death of the alpha: within-community lethal violence among chimpanzees of Mahale Mountains National Park. *American Journal of Primatology*, 75, 789e797.

KABURU SSK ; NEWTON-FISHER NE (2013). Social instability raises the stakes during social grooming among wild male chimpanzees. *Animal Behaviour* 86, 519e527.

KALCHER E ; FRANZ C ; PREUSCHOFT S ; CRAILSHEIM K (2008). Differential onset of infantile deprivation produces distinctive long-term effects in adult ex-laboratory chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Dev. Psychobiol.* 50, 777–788.

KALCHER E ; FRANZ C ; PREUSCHOFT S ; CRAILSHEIM K (2013). Long-Term Evaluation of Abnormal Behavior in Adult Ex-laboratory Chimpanzees (*Pan troglodytes*) Following Re-socialization, *Behavioral Science*, 3, 99–119.

KAPPELER P ; VAN SCHAİK C (2002). Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*, 23, 707–740.

KESSEL L ; BRENT L (1998). Cage toys reduce abnormal behavior in individually housed pigtail macaques. *J Appl Anim Welf Sci* 1:227-234.

KESSEL L ; BRENT L ; WALLJASPER T (1994). Shredded paper as enrichment for infant chimpanzees. Southwest Foundation for Biomedical Research, USA, *Laboratory Primate Newsletter*.

KEVERNE EB ; MARTENSZ ND ; TUIE B (1989). Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. *Psychoneuroendocrinology* 14, 155–161.

KLEIMAN D (1981). The evolution of male parental investment in mammals. Gubernik D.J.; Knopfer. *Parental care in mammals*. Plenum, NY, 1981, 347-387.

KORMOS R ; BOESCH, C (2003). Regional Action Plan for Chimpanzees in West Africa. Washington: Conservation International.

KOYAMA NF ; CAWS C ; AURELI F (2006) Interchange of grooming and agonistic support in chimpanzees. *Int J Primatol* 27:1293–1309 .

KREBS JR ; DAVIES NB (1993). An introduction to behavioural ecology. Third edition. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, Massachusetts. XII + 420 p., ISBN: 0-632-03546-3.

KUTSUKAKE N (2003). Assessing relationship quality and social anxiety among wild chimpanzees using self-directed behaviour. *Behaviour* 140, 1153–1171.

KUTSUKAKE N ; CASTLES DL (2001). Reconciliation and variation in post-conflict stress in Japanese macaques (*Macaca fuscata fuscata*): testing the integrated hypothesis. *Animal Cognition*, 4, 259e268.

KUTSUKAKE N ; CASTLES DL (2004). Reconciliation and post-conflict third-party affiliation among wild chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania. *Primates*, 45, 157e165.

LAM K ; RUPNIAK NMJ ; IVERSEN SD (1991). Use of a grooming and foraging substrate to reduce cage stereotypies in macaques. *J Med Primatol* 20:104-109.

LAMBERSKY N (1997). Preventive health care for non-human primates, Proceedings of the North American Veterinary Conference, Orlando, Florida, January 11-15, 824-825.

LAMBETH SP ; BLOOMSMITH MA (1992). Mirrors as enrichment for captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Lab Anim Sci* 42:261-266.

LAMBETH SP ; HAU J ; PERLMAN JE ; MARTINO M ; SCHAPIRO SJ (2006). Positive reinforcement training affects hematologic and serum chemistry values in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am. J. Primatol.* 68, 245-256.

LATHAM NR ; MASON GJ (2008). Maternal deprivation and the development of stereotypic behaviour. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 110, 84–108.

LATHAM NR ; MASON GJ (2010). Frustration and perseveration in stereotypic captive animals: Is a taste of enrichment worse than none at all? *Behavioural Brain Research* 211, 96–104.

LEHNER PN (1998). *Handbook of ethological methods* (2nd ed). Cambridge (UK): Cambridge University Press.

LEINFELDER I ; DE VRIES H ; DELEU R ; NELISSEN M (2001). Rank and grooming reciprocity among females in a mixed-sex group of captive hamadryas baboons. *American Journal of Primatology*, 55, 25e42.

LEWIS MH ; TANIMURA Y ; LEE LW ; BODFISH JW (2007). Animal models of restricted repetitive behavior in autism. *Behavioural Brain Research*, 176, 66e74.

LINE SW ; KAPLAN JR ; HEISE ER ; HILLIARD JL ; COEHN S ; RABIN BS ; MANUCK SB (1996). Effects of social reorganization on cellular immunity in male cynomolgus monkeys. *American Journal of Primatology*, 1996, 39, 235-249.

LLORENTE M (2011). Lateralidad Manual y Especialización Hemisférica en Chimpancés (*Pan troglodytes*). Evaluación Observacional y Experimental. Tesis Doctoral. Universitat Ramon Llull, Barcelona, España.

LOOMIS MR (2000). Health. *Chimpanzee care and management workshop*, 133-141 (Cleveland Metroparks Zoo – AZA, 170 pages).

LOSADA JL (1993). Instrumentos de la observación. *Metodología observacional en la investigación psicológica* (vol. 2, pp. 263-340). Barcelona: PPU. Bloomsmith *et al.*, 1995.

LUTZ CK ; NOVAK MA (2005). Environmental enrichment for nonhuman primates: theory and application. *ILAR Journal* 46: 178–191.

LUXENBERG T ; SPINAZZOLA J ; VAN DER KOLK B (2001). Complex trauma and disorders of extreme stress (DESNOS). Diagnosis, part one: Assessment. *Dir. Psychiat*, 21, 373–415.

MAKI S ; ALFORD PL ; BLOOMSMITH MA ; FRANKLIN J (1989). Food puzzle device simulating termite fishing for captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am J Primatol Suppl* 1:71-78.

MAKI S ; BLOOMSMITH MA (1989). Uprooted trees facilitate the psychological well-being of captive chimpanzees. *Zoo Biology*, 1989, 8, 79-87.

MALIK S ; BUDKI P ; RANI S ; KUMAR V (2014). Optimization of circadian adaptation to physical enrichment: effects on activity behavior in a subtropical songbird. *J. Ornithol.* 155, 283–290.

MAPLE TL (2007). Toward a Science of Welfare for Animals in the Zoo. *J. Appl. Anim. Welf. Sci.* 10: 63-70.

MAPLE TL ; STINE WMW (1982). Environmental variables and great ape husbandry. *American Journal of Primatology*, 1982, sup.1, 67-76.

MARKOWITZ H ; GAVAZZI A (1995). Eleven principles for improving the quality of captive animal life. *Laboratory Animals*, 1995, n°30.

MARTIN DP (1978). Primates. Fowler, *Zoo and Wild animals medicine*. Eds Saunders, 1978.

MARTIN JE (2002). Early life experiences: Activity levels and abnormal behaviours in resocialised chimpanzees. *Anim. Welf.*, 11, 419–436.

MARTIN JE (2005). The influence of rearing on personality ratings of captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Applied Animal Behaviour Science* 90: 167–181.

MARTIN P ; BATESON P (2009). *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*, 3rd ed.; Cambridge University Press: Cambridge, UK.

MASON G ; CLUBB R ; LATHAM N ; VICKERY S (2007). Why and how should we use environmental enrichment to tackle stereotypic behaviour? *Applied Animal Behaviour Science*, 102, 163e188.

MASON G ; RUSHEN J (2006): *Stereotypic Animal Behaviour*, 2nd ed.; CAB International: Wallingford, UK

MASON GJ ; LATHAM NR (2004). Can't stop, won't stop: is stereotypy a reliable animal welfare indicator? *Animal Welfare*, 13, S57eS69.

MASON WA (1968). Early social deprivation in the nonhuman primates: Implications for human behavior. In (D.C. Glass, Ed.), *Environmental Influences*. Pp. 70-100. New York: Rockefeller University and Russell Sage Foundation.

MASON WA (1989). Primatology and primate well-being. *American Journal of Primatology*, suppl. 1, 1-4.

McGREW WC (1972). *An Ethological Study of Children's Behaviour*. New York: Academic Press.

McGREW WC ; PRUETZ JD ; FULTON SJ (2005). Chimpanzees use tools to harvest social insects at Fongoli, Senegal. *Folia Primatologica*, 76(4), 222-226.

McNARY JK (2000). Integration of chimpanzees (*Pan troglodytes*) in captivity. *Chimpanzee Care and Management Workshop*, 88-99, Cleveland Metroparks Zoo.

MELFI VA ; THOMAS S (2005). Can training zoo-housed primates compromise their conservation? A case study using Abyssinian colobus monkeys (*Colobus guereza*). *Anthozoos: Multidiscip. J. Interact. People Anim.* 18 (3), 304–317.

MELLEN JD ; SHEPHERDSON J (2000). Environmental enrichment for zoo chimpanzees. *Chimpanzee Care and Management Workshop*, 64-70.

MILLER LC ; BARD KA ; JUNO CJ ; NADLER RD (1986). Behavioral responsiveness of young chimpanzees (*Pan troglodytes*) to a novel environment. *Folia Primatology (Basel)* 47:128–142.

MITANI JC (2006). Reciprocal exchange in chimpanzees and other primates. In: *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution* (Ed. By P.M. Kappeler & C.P. van Schaik), pp. 107e119. New York: Springer.

MITANI JC (2009). Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds. *Animal Behaviour*, 77, 633e640.

MOORING MS ; HART BL (1995). Costs of allogrooming in impala: distraction from vigilance. *Animal Behaviour*, 49, 1414e1416.

MORGAN KN ; TROMBORG CT (2007). Sources of stress in captivity. *Applied Animal Behaviour Science* 102, 262–302.

MULLER MN ; WRANGHAM RW (2004). Dominance, aggression and testosterone in wild chimpanzees: a test of the “challenge hypothesis”. *Anim. Behav.* 67, 113–123.

MULLIGAN BE ; BAKER SC ; MURPHY MR (1994). Vocalizations as indicators of emotional state and psychological well-being in animals. *AWIC Newsletter*, 1994, 5.

NAPIER JR ; NAPIER H (1967). *A handbook of living primates*. New York, USA: Academic Press.

NEWTON-FISHER NE (1994-1995). Social interactions of the Sonso (Budongo) chimpanzees. Unpublished raw data.

NEWTON-FISHER NE ; LEE PC (2011). Grooming reciprocity in wild male chimpanzees. *Animal Behaviour*, 81, 439e446.

NISHIDA T ; CORP N ; HAMAI M ; HASEGAWA T ; HIRAIWA-HASEGAWA M ; HOSAKA K ; ZAMMA K (2003). Demography, female life history, and reproductive profiles among the chimpanzees of Mahale. *American Journal of Primatology* 59:99–121.

NOVAK MA (2001). Primate psychopathology: New insights on etiology and physiology. *Am. J. Primatol.* 54, 111.

NOVAK MA ; MUSANTE A ; MUNROE H ; O’NEILL PL ; PRICE C ; SUOMI SJ (1993). Old, socially housed rhesus monkeys manipulate objects. *Zoo Biology*, 12, 285e298.

NOVAK MA ; SUOMI SJ (1991). Social interaction in nonhuman primates: An underlying theme for primate research. *Lab Anim Sci* 41:308-314.

NUNN CL ; ALTIZER SM (2006). *Infectious Diseases in Primates: Behavior, Ecology and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.

OATES JF ; GROVES CP ; JENKINS PD (2009a). The type locality of *Pan troglodytes vellerosus* (Gray, 1862), and implications for the nomenclature of West African chimpanzees. *Primates*, 50(1), 78-80.

OATES JF ; TUTIN CEG ; HUMLE T ; WILSON ML ; BAILLIE JEM ; BALMFORTH Z ; BLOM A ; BOESCH C ; COX D ; DAVENPORT T ; DUNN A ; DUPAIN J ; DUVAL C ; ELLIS CM ; FARMER KH ; GATTI S ; GREENGRASS E ; HART J ; HERBINGER I ; HICKS C ; HUNT KD ; KAMENYA S ; MAISELS F ; MITANI JC ; MOORE J ; MORGAN BJ ; MORGAN DB ; NAKAMURA M ; NIXON S ; PLUMPTRE AJ ; REYNOLDS V ; STOKES EJ ; WALSH PD (2009b). IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1, from <http://www.iucnredlist.org>.

OKAMOTO-BARTH S ; TANAKA M ; KAWAI N ; TOMONAGA M (2007). Looking compensates for the distance between mother and infant chimpanzee. *Dev Sci* 7:172–182.

O’NEILL P ; NOVAK MA ; SUOMI SJ (1991). Normalizing laboratory-reared rhesus macaque (*Macaca mulatta*) behavior with exposure to complex outdoor enclosures. *Zoo Biology* 10:237-245.

OTTONI EB ; MANNU M (2001). Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack open nuts. *Int J Primatol* 22:347-358.

PAYNE CLR ; WEBSTER TH ; HUNT KD (2008). Coprophagy by the semi-habituated Chimpanzees of Semliki, Uganda. *Pan Africa News*, 15: 29–32.

PAZOL K ; MCDONALD S ; BAKER K ; SMUTS B (1998). Placing hand-reared chimpanzees (*Pan troglodytes*) into adult social group: a technique for facilitating group integration. *Laboratory Primate Newsl* 37, 11-13.

PERLMAN JE ; BLOOMSMITH MA ; WHITTAKER MA ; MCMILLAN JL ; MINIER DE ; MCCOWAN B (2012). Implementing positive reinforcement animal training programs at primate laboratories. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 137: 114-126.

PERRY S (2009). Conformism in the food processing techniques of white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Animal Cognition*, 12, 705e716.

PFEIFFER AJ ; KOEBNER LJ (1978). The resocialisation of single-caged chimpanzees and the establishment of an island colony. *Journal of Medical Primatology*, 1978, 7, 70-81.

PLATT DM ; NOVAK MA (1997). Videostimulation as enrichment for captive rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Appl Anim Behav Sci* 52:139-155.

- PORTON I (2000).** Hand-rearing of captive chimpanzees. *Chimpanzee care and management workshop*, 77-87, Cleveland Metroparks Zoo.
- PRICE EE ; STOINSKI TS (2007).** Group size: Determinants in the wild and implications for the captive housing of wild mammals in zoos. *Applied Animal Behaviour Science* 103, 255–264.
- PRUSCHA H ; MAURUS M (1979).** Analysis of temporal structure of primate communication. *Behaviour*, 69, 118-134.
- QUERA V (1990).** A generalized technique to estimate frequency and duration in time sampling, *Behavioral Assessment*, 12, 409-424.
- QUERA V (1991).** Muestreo y registro observacional, *Metodología Observacional en la Investigación Psicológica*, Vol. 1, pp. 241-329. Barcelona: PPU.
- QUERA V (1993).** Análisis secuencial, *Metodología Observacional en la Investigación Psicológica*, Vol. 2, pp. 339-586. Barcelona: PPU.
- QUERA V ; LOSADA JL (2013).** Los métodos de observación de la conducta en la etología. In S. Sánchez (Ed.), *Etología* (pp. 41-107). Barcelona: UOC.
- REIMERS M ; SCHWARZENBERGER F ; PREUSCHOFT S (2007).** Rehabilitation of research chimpanzees: Stress and coping after long-term isolation. *Hormones and Behavior*, 51, 428–435.
- REINHARDT V ; HOUSER D ; EISELE S ; COWLEY D ; VERTEIN R (1988).** Behavioral responses of unrelated rhesus monkey females paired for the purpose of environmental enrichment. *American Journal of Primatology* 14, 135-140.
- RENDELL L ; FOGARTY L ; HOPPITT WJE ; MORGAN TJH ; WEBSTER MM ; LALAND KN (2011).** Cognitive culture: theoretical and empirical insights into social learning strategies. *Trends in Cognitive Sciences*, 15, 68e76.
- RIEDLER B ; MILLESI E ; PRATJE P (2010).** Adaptation to Forest Life During the Reintroduction Process of Immature *Pongo abelii*. *Int. J. Primatology*, 31, 647–663.
- RÖDER EL ; TIMMERMANS PJA (2002).** Housing and care of monkeys and apes in laboratories: adaptations allowing essential species-specific behaviour. *Laboratory Animals* 36 (3), 221–242.
- ROSATI AG ; HERRMANN E ; KRUPENYE C ; MELIS AP ; SCHROEPFER K ; TAN J ; WARNEKEN F ; WOBBER V ; HARE B (2012).** Assessing the Psychological Health of Captive and Wild Apes: A Response to Ferdowsian *et al.* *Journal of Comparative Psychology*. Advance online publication.
- ROSE AL (1997-1998).** Growing commerce in bushmeat destroys great apes and threatens humanity. *African Primates* 3, 6-11.
- ROSE RM ; HOLADAY JW ; BERNSTEIN IS (1971).** Plasma testosterone, dominance rank and aggressive behavior in male rhesus monkeys. *Nature*, 1971, 231, 366-368.
- ROSENBLUM LA (1978).** The creation of a behavioral taxonomy. *Observing Behavior, Vol. 2, Data Collection and Analysis Methods*, pp. 15-24. Baltimore: University Park Press.
- SACKETT GP ; RUPPENTHAL GC ; GLUCK J (1978).** An overview of methodological and statistical problems in observational research. *Observing Behavior, Vol. 2, Data Collection and Analysis Methods*, pp. 1-14. Baltimore: University Park Press.
- SANZ C ; MORGAN D ; GULICK S (2004).** New insights into chimpanzees, tools, and termites from the Congo basin. *American Naturalist*, 164, 567-581.
- SAPOLSKY RM (2005).** The influence of social hierarchy on primate health. *Science* 308, 648–652.
- SCHAPIRO SJ ; BLOOMSMITH MA (1994).** Behavioral effects of enrichment on pair-housed juvenile rhesus monkeys. *Am J Primatol* 32:159-170.
- SCHINO G (2001).** Grooming, competition, and social rank among female primates: a metaanalysis. *Animal Behaviour*, 62, 265e271.
- SCHINO G ; AURELI F (2009).** Reciprocal altruism in primates: partner choice, cognition, and emotions. *Advances in the Study of Behavior*, 39, 45e69.
- SCHINO G ; AURELI F (2010).** The relative roles of kinship and reciprocity in explaining primate altruism. *Ecology Letters*, 13, 45e50.
- SCHLEIDT WM (1982).** Stereotyped feature variables are essential constituents of behavior patterns, *Behaviour*, 79, 231-238.
- SCHWITZER C ; KAUMANN W (2001).** Body weights of ruffed lemurs (*Varecia variegata*) in European zoos with reference to the problem of obesity. *Zoo Biol* 20:261–269.
- SELYE H (1973).** The evolution of stress concept. *American Scientist*, 1973, 61, 692.

- SEPÚLVEDA Z ; LLORENTE M ; RIBA D ; FELIU O ; GÓMARA A ; SANDOVAL A ; VALSERA C (2009).** *Tool use and tool making in rehabilitated and resocialized chimpanzees: patterns of standardization in two artificial termite fishing activities.* Communication présentée à Iberian Primatological Conference, Miraflores de la Sierra, Madrid (Spain).
- SHUMAKER RW ; WALKUP KR ; BECK BB ; BURGHARDT GM (2011).** Tool use in great apes and other animals. *Animal Tool Behavior: The Use and Manufacture of Tools by Animals.* New York: Garland Press. 304 pp.
- SHUTT K ; MACLARNON A ; HEISTERMANN M ; SEMPLE S (2007).** Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? *Biology Letters*, 3, 231e233.
- SILK JB (2007).** The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362, 539–559.
- SILK JB ; BEEHNER JC ; BERGMAN TJ ; CROCKFORD C ; ENGH AL ; MOSCOVICE LR ; WITTIG RM ; SEYFARTH RM ; CHENEY DL (2010a).** Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. *Current Biology*, 20, 1359–1361.
- SIMONDS PE (1974).** Sex differences in bonnet macaque networks and social structure. *Archives of Sexual Behaviour* 3(2), 151-166.
- SLATER PJB (1978).** Data collection, *Quantitative Ethology*, pp. 7-24. New York: Wiley.
- SPIJKERMAN RP ; DIENSKE H ; VAN HOOFF JARAM ; JENS W (1994).** Causes of body rocking in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Animal Welfare*, 3, 193–211.
- SPRING SE ; CLIFFORD JO ; TOMKO DL (1997).** Effect of environmental enrichment devices on behaviors of single- and group-housed squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Contemp Top* 36:72-75.
- STRUCK K ; VIDEAN EN ; FRITZ J ; MURPHY J (2007).** Attempting to reduce regurgitation and reingestion in a captive chimpanzee through increased feeding opportunities: a case study. *Lab Anim (NY)*. Jan;36(1):35-8 .
- SUEN HK ; ARY D (1989).** *Analyzing Quantitative Behavioral Observation Data*, Hillsdale, N.J.: Erlbaum.
- SUGIYAMA Y (1997).** Social tradition and the use of tool-composites by wild chimpanzees. *Evolutionary Anthropology*, 6(1), 23-27.
- SWAISGOOD R ; SHEPHERDSON D (2006).** Environmental enrichment as a strategy for mitigating stereotypies in zoo animals: a literature review and metaanalysis. In: *Stereotypic Animal Behaviour: Fundamentals and Applications to Welfare* (Ed. by G. Mason & J. Rushen), pp. 256e285, 2nd edn. Wallingford: CABI.
- THE CHIMPANZEE SEQUENCING AND ANALYSIS CONSORTIUM. (2005).** Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome. *Nature*, 437, 69-87.
- THIERRY B ; ANDERSON J (1986):** Adoption in anthropoid primates. *Int Journal of Primatology* 7:191–216
- THOMPSON ME ; MULLER MN ; KAHLENBERG SM ; WRANGHAM RW (2010).** Dynamics of social and energetic stress in wild female chimpanzees. *Hormones and Behavior* 58, 440–449.
- THUNSTRÖM M ; PERSSON T ; BJÖRKLUND M (2012).** Integration of a hand-reared chimpanzee (*Pan troglodytes*) infant into a social group of conspecifics. In: *News and perspectives.*
- TINBERGEN N (1963).** On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 410-433.
- TRUELOVE MA ; PERLMAN JE (2006).** Flavor Spray™: enrichment for the senses. *The Shape of Enrichment* 15(4).
- TURNER CH ; DAVENPORT RK ; ROGERS CM (1969).** The effects of early deprivation on the social behavior of adolescent chimpanzees. *American Journal of Psychiatry*, 1969, 125, 11.
- TURNER PV ; GRANTHAM LE II (2002).** Short-term effects of an environmental enrichment program for adult cynomolgus monkeys. *Contemp Top Lab Anim Science*; 41(5):13-7.
- TUTIN C ; STOKES E ; BOESCH C ; KORMOS R (2005).** *Regional Action Plan for Chimpanzees and Gorillas in West Equatorial Africa.* Washington: Conservation International.
- UEBERSAX JS (1988).** Validity inferences from interobserver agreement. *Psychological Bulletin*, 104, 405-416.
- UNEP-GRASP. GREAT APES SURVIVAL PARTNERSHIP.** <http://www.un-grasp.org> Disponible sur <http://www.un-grasp.org/great-apes/chimpanzees> (consulté le 20/03/2015).
- VAN HOOFF JARAM (1982).** Categories and sequences of behavior: Methods of description and analysis. *Handbook of Methods in Nonverbal Behavior Research*, pp. 362-439, Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- VEEDER CL ; BLOOMSMITH MA ; MCMILLAN JL ; PERLMAN JE ; MARTIN AL (2009).** Positive

reinforcement training to enhance the voluntary movement of group-housed sooty mangabeys (*Cercocebus atys atys*). *J. Am. Assoc. Lab. Anim. Sci.* 48:192-195.

VIAL LDB (2002). La réhabilitation des chimpanzés (*Pan troglodytes*) en Afrique. Synthèse bibliographique et synthèse d'observations réalisées dans les centres. Thèse de doctorat vétérinaire, Alfort, 297p.

VICKERY SS (2003). Stereotypic behaviour in caged bears: individual and husbandry factors. Ph.D. thesis, University of Oxford.

VIDEAN EN ; FRITZ J ; HOWELL S ; MURPHY J (2007). Effects of two types and two genre of music on social behavior in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science* 46(1):66-70.

VIGILANT L (2003). Genetic perspectives on *Pan troglodytes verus*. En R. Kormos, C. Boesch, M. I. Bakarr & T. M. Butynski (Eds.), *West african chimpanzees. Status survey and conservation action plan* (pp. 21-23). IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN/SSC Primate Specialist Group.

VON UEXKÜLL T (1984). Semiotics and the problem of the observer. *Semiotica* 48(3/4): 187–195.

de WAAL FBM (1982). Chimpanzee politics: power and sex among apes. Harper & Row, New York, 223p.

WALSH S ; BRAMBLETT CA ; ALFORD PL (1982). A vocabulary of abnormal behaviors in restrictively reared chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 1982, 3, 315-319.

WARNIMENT A ; BRENT L (1997): Abnormal behavior in a captive chimpanzee colony. *Newsletter (Primate FDN Arizona)* 8, 1–3.

WASSER SK ; BARASH DF (1983). Reproductive suppression among females mammals: implications for biomedicine and sexual selection theory. *Quarterly Review of Biology*, 1983, 58, 513-537.

WATTS DP (2000). Grooming between male chimpanzees at Ngongo, Kibale. II. Influence of male rank and possible competition for partners. *International Journal of Primatology*, 21, 211e238.

WATTS DP (2002). Reciprocity and interchange in the social relationships of wild male chimpanzees. *Behaviour*, 139, 343e370.

WEED JL ; WAGNER PO ; BYRUM R ; PARRISH S ; KNEZEVICH M ; POWELL DA (2003). Treatment of persistent self-injurious behavior in rhesus monkeys through socialization: A preliminary report. *Contemp Top* 42:21-23.

WEISS IC ; PRYCE CP ; JONGEN-RELO AL ; NANZ-BAHR NI ; FELDON J (2004). Effect of social isolation on stress-related behavioural and neuroendocrine state in the rat. *Behav. Brain Res.* 152, 279–295.

WELLS DL (2009). Sensory stimulation as environmental enrichment for captive animals: A review. *Applied Animal Behaviour Science* 118, 1–11.

WELLS DL ; HEPPEL PG ; COLEMAN D ; CHALLIS MG (2007). A note on the effect of olfactory stimulation on the behaviour and welfare of zoo-housed gorillas. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 106, 155–160.

WESTLUND K (2014). Training is enrichment - And beyond. *Applied Animal Behaviour Science* 152, 1-6.

WHITEN A ; GOODALL JWC ; MCGREW T ; NISHIDA V ; REYNOLDS V ; SUGIYAMA Y ; TUTIN CEG ; WRANGHAM RW (1999). Cultures in Chimpanzees. *Boesch in Nature*, 399: 682-685.

WILLIAMS LE ; BERNSTEIN IS (1995). Study of primate social behavior. *Nonhuman primates in biomedical research. Biology and Management*. Ed. par B.T. Bennett et al., Academic Press, 1995, chap 5.

WOBBER V ; HARE B (2011). Psychological health of orphan bonobos and chimpanzees in African sanctuaries. *PLoSone*. Vol 6, e1714.

WOLFENSOHN SE ; HONESS PE (2005). *Handbook of Primate Husbandry and Welfare*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford. 168pp.

WOODS HOLE RESEARCH CENTER (2009). The Great Apes Survival Project.

WRANGHAM RW ; MCGREW WC ; DE WAAL FBM ; HELTNE PG (1994). *Chimpanzee cultures*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

WROBLEWSKI EE (2008). An unusual incident of adoption in a wild chimpanzee (*Pan troglodytes*) population at Gombe National Park. *American Journal of Primatology* 70:995–998.

YODER P ; SYMONS F (2010). *Observational measurement of behavior*. New York: Springer.

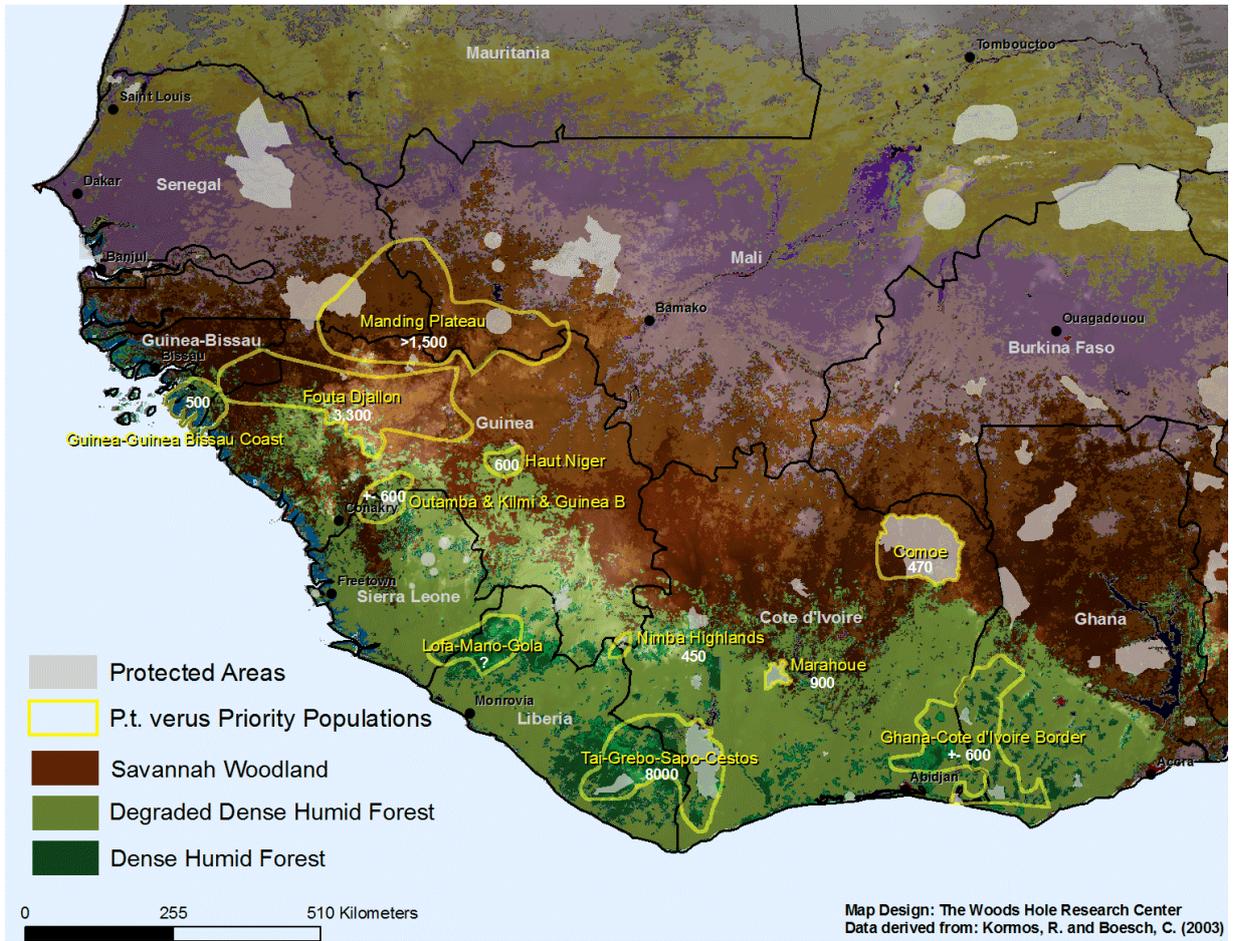
YOUNG RJ (2008). *Environmental Enrichment for Captive Animals*. Blackwell Publishing, Oxford.

ZARAGOZA F ; IBÁÑEZ M ; MAS B ; LAIGLESIA S ; ANZOLA B (2011). Influence of environmental enrichment in captive chimpanzees (*Pan troglodytes spp.*) and gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*): behavior and faecal cortisol levels. *Revista Científica, FCV-LUZ / Vol. XXI, N° 5, 447 – 456*.

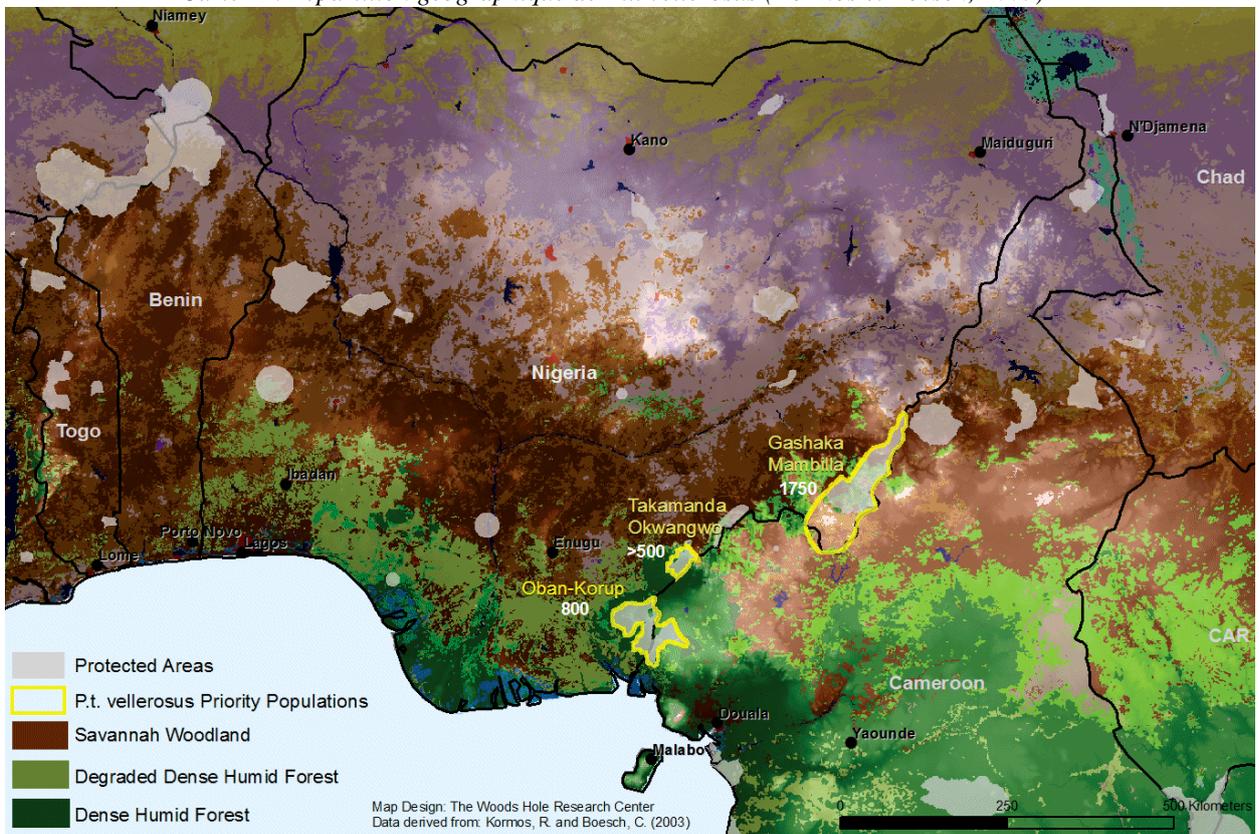
ANNEXES

Annexe I – Cartes de répartition géographique des espèces de grands singes en Afrique et des différentes sous-espèces de chimpanzés.

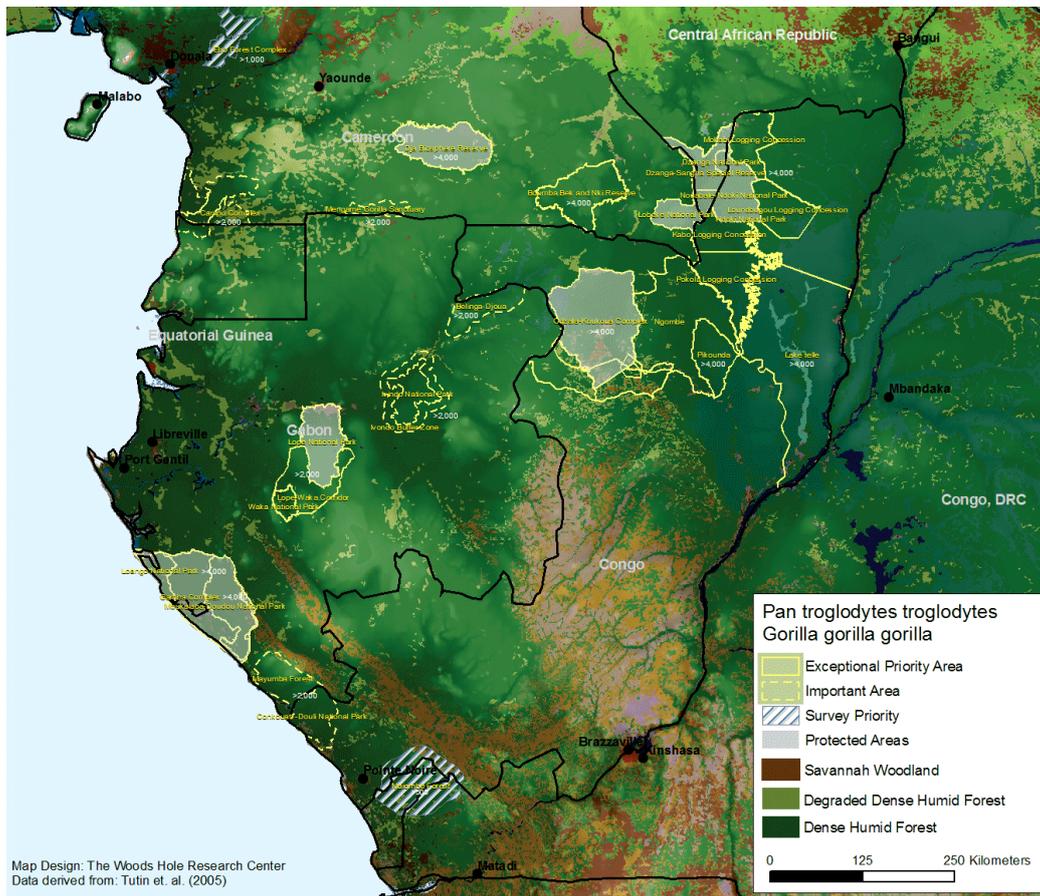
Carte I. Répartition géographique des espèces de grands singes en Afrique (UNEP-GRASP)



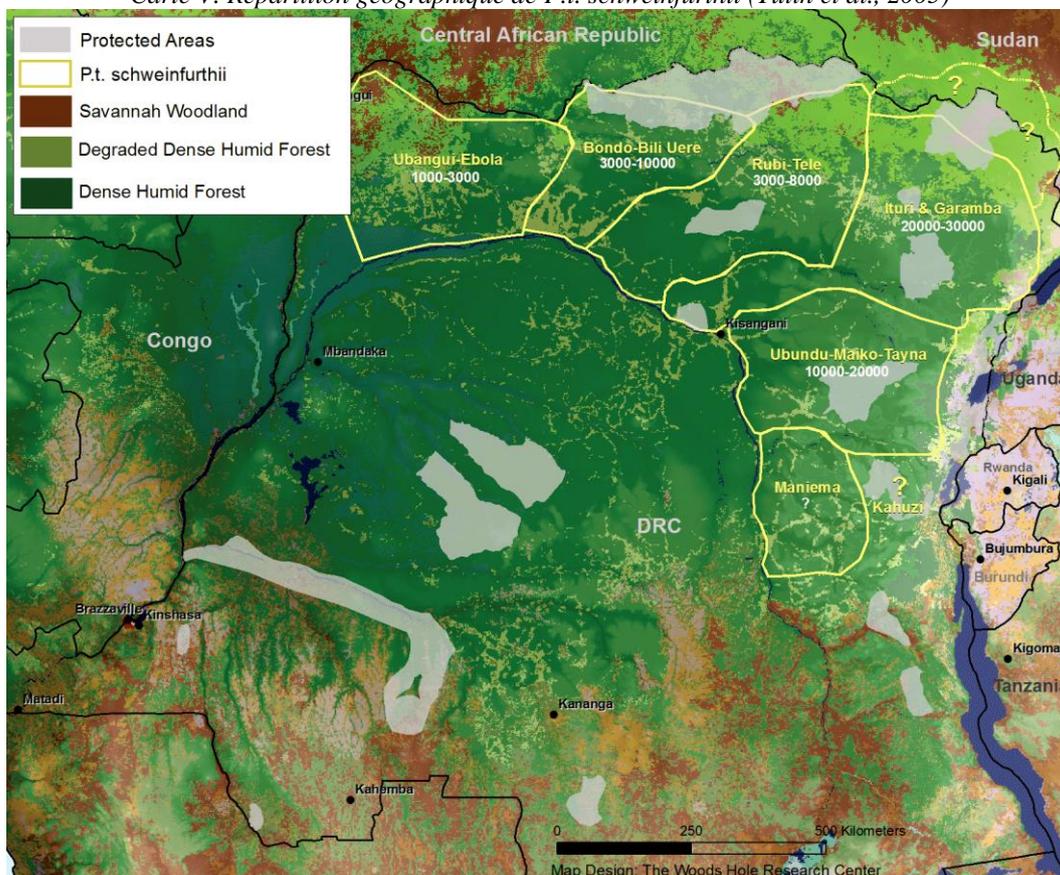
Carte III. Répartition géographique de *P.t. vellerosus* (Kormos et Boesch, 2003)



Carte IV. Répartition géographique de *P.t. troglodytes* (Tutin et al., 2005)



Carte V. Répartition géographique de *P.t. schweinfurthii* (Tutin et al., 2005)



Annexe II - Ethogramme des troubles comportementaux les plus fréquemment observés chez les primates non humains de l'ancien monde en captivité

(Davenport, 1979 ; Capitanio, 1986 ; Kessel *et al.*, 1994 ; Mulligan *et al.*, 1994)

Mouvements répétitifs du corps tout entier

Pacing : Locomotion stéréotypée sans direction, va-et-vient répétitif, description de figures (cercle, huit,...) le long d'un mur par exemple

Rocking / Swaying : Balancement en position bipède, quadrupède ou assise

Twirling : Faire la toupie autour d'un point fixe (un pied en général)

Somersaulting : Faire la culbute

Cage charging : Charge de la cage

Marche en tandem (à deux) : Observée en nurserie, chez les jeunes chimpanzés

Postures

Crouching : Position allongée dans laquelle le ventre est en contact total avec le substrat, les jambes fléchies et ouvertes, intérieur des cuisses contre le sol

Floating limbs : membres flottants

Postures bizarres diverses : Ex : l'animal est assis, un bras érigé au-dessus de sa tête

Huddled, slouched or curled postures : Recroquevillement. Typique chez un enfant précocément séparé de sa mère

Mouvements mettant en jeu une ou plusieurs parties du corps

- Actes moteurs dirigés contre l'animal lui-même (peut aller jusqu'à l'auto-mutilation)

Self-hitting : L'animal se frappe

Self-biting : L'animal se mord

Self-threatening : L'animal menace une partie de son corps (ex : une jambe)

Self-clasping : L'animal serre son propre corps

Self-slapping : L'animal s'inflige des tapes répétitives, sur la tête ou les cuisses

Self-grasping : L'animal empoigne une partie de son propre corps

Self-grooming : Auto-toilettage. Pathologique si excessif

Flapping genitals : L'animal s'inflige des tapes répétitives sur les parties génitales

- Actes moteurs mettant en jeu la bouche (orality)

° *Self-orality* : comportements auto-dirigés mettant en jeu la bouche

Suck-self : L'animal se suce la peau, surtout celle du ventre

Suck-penis : Succion du pénis

Suck-tongue : Succion de la langue, produit un bruit

Suck-digit, suck-thumb or toe : Succion des doigts, du pouce ou des orteils

Arrachage et consommation de poils : L'animal arrache et ingère ses propres poils ou ceux d'un autre individu

° *Autres comportements mettant en jeu la bouche*

Contorsion des lèvres : L'animal met les lèvres en avant et garde les yeux fixés sur l'extrémité de sa bouche

Raspberry vocalization : Passage d'air bruyant entre les lèvres réunies, en dégonflant les joues

Lip flip : Retournement de la lèvre supérieure au-dessus du nez

- Actes moteurs mettant en jeu la tête

Head banging : L'animal cogne sa tête contre la paroi de sa cage

Wet head : Humidification stéréotypique de la tête avec l'eau qui coule du dispositif de distribution de la boisson. Associée au secouement de la tête

Head wipping : Secouement de la tête

Head nodding, head tossing : L'animal remue la tête de façon répétitive

- Actes moteurs mettant en jeu les mains

Mouvements complexes des mains, associés au regard fixé sur celles-ci

Saluting (eye poking) : voir tableau III

Clap hands : L'animal frappe des mains de façon répétitive

Désordres alimentaires

Urophagie : Consommation d'urine

Coprophagie : Consommation d'excréments

Régurgitation/Réingestion : Phénomène décrit chez les gorilles

Hyperphagie et polydipsie : Décrit chez les macaques rhésus

Divers

Copromanie : diverses formes de manipulation des excréments

Vocalisations non spécifiques

Masturbation excessive ou modalités bizarres de masturbation

Copulation sur un élément du décor physique (pour un adulte, si systématique)

Hyperagressivité : Agressivité excessive

Hyperfearfulness : Peur excessive des autres individus ou des événements

Maternal abuse : mal fait par une mère à son enfant

Annexe III – Exemple d'éthogramme utilisé à la Fondation Mona

Catalogue de conduite de resocialisation					
N° groupe	Catégorie	Conduite	N°	Code	Définition
1. Individuel	Conduite anormale		1	11	Comportements reconnus comme inadaptés tels que les stéréotypies, le « rocking », le « pacing », l'autolésion, la coprophagie, la régurgitation-réingestion, la trichotillomanie-trichotillofacie, l' « ear-poke », l' « eye-poke », etc...
	Locomotion		2	12	Déplacement d'un point A à un point B sur une superficie horizontale ou verticale, sans réaliser en même temps aucune autre conduite
	Alimentation		3	13	Action de recherche, localisation, manipulation, ingestion et transport d'aliment. L'ingestion de liquides est également incluse. Si l'aliment ingéré ou manipulé est associé à une activité d'enrichissement, on codifiera « manipulation »
	Manipulation		4	14	Action d'inspecter avec les extrémités supérieures ou inférieures des éléments de l'environnement ou d'enrichissement qui ne soient pas alimentaires. Le transport est également inclus.
	Inactivité		5	15	Se reposer, dormir. L'individu ne réalise aucune autre conduite de l'éthogramme. L'action d'observer de façon non focalisée se considère aussi comme « inactivité »
	Conduite autodirigée		6	16	Conduites dirigées vers l'individu lui-même comme l'auto-propreté, l'auto-grooming, la masturbation, le grattage, le frottage, l'inspection corporelle, etc...
	Autres		7	17	Autres comportements individuels qui ne soient pas mieux définis dans aucune des autres catégories du groupe 1
2. Social	Grooming		1	21	Conduite de nettoyage corporel d'un individu à un autre, réalisé avec les extrémités supérieures ou avec la bouche
	Agonistiques	Dominance	2	22	Comportements liés à la menace agonistique / display, l'agression et la supplantation des ressources sociales, objets ou lieux. Cela peut être associé à des vocalisations comme le pant-hoot.
		Soumission	3	23	Comportements comme la soumission générale, la soumission trophique (olfactobucal), hand-to-mouth, finger-to-mouth, qui peuvent être accompagnés de vocalisations comme le pant-grunt. Fuir un individu en situation de conflit est également considéré comme "soumission"
		Autres	4	24	Autres comportements comme éviter, se réconcilier, ...
	Affiliatives	Jeu social	5	25	Comportement ludique entre deux (ou plus) individus associé à des indicateurs comportementaux du jeu (play-face)
		Relation à proximité	6	26	S'approcher ou suivre un autre individu. Maintenir ou réduire une distance interindividuelle entre individus. Partager un espace pendant l'inactivité ou lors d'autres conduites individuelles. La distance entre les individus doit être inférieure à la longueur de l'extrémité supérieure

2. Social	Affiliatives	Autres	7	27	Autres comportements affiliatifs qui ne soient pas mieux décrits dans une autre catégorie
	Socio-sexuelles		8	28	Interaction ou recherche d'interaction sexuelle entre deux individus. Comportements tels que l'accouplement, l'essai d'accouplement, la présentation génitale, ...
3. Autres	Non visible	Non visible	1	31	L'individu ou son comportement ne peuvent être identifiés
		Non présent	2	32	L'individu est absent de l'installation pendant la session ou une partie de la session
	Interactions avec les humains	Positive	3	33	Interaction ou recherche d'interaction envers les humains de type neutre ou sans montrer des signes clairs d'agonisme
		Négative	4	34	Interaction ou recherche d'interaction envers les humains de type agonistique
T. Instrumental	Instruments		T	T	Comportement qui peut s'effectuer en même temps que n'importe quelle conduite des groupes 1, 2 ou 3 de l'éthogramme, et qui consiste à utiliser un élément extérieur au corps et mobile pour réaliser n'importe quelle action

ÉTUDE COMPORTEMENTALE ET RESOCIALISATION DES CHIMPANZÉS CAPTIFS : APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE ET APPLICATIONS

CHEYSSAC Johanna

RÉSUMÉ

Les sanctuaires pour chimpanzés ont l'obligation de promouvoir la santé et le bien-être des animaux captifs. Ils s'attachent à offrir les conditions de vie les plus naturelles et épanouissantes possibles via la resocialisation et la réhabilitation, afin que les chimpanzés puissent un jour recouvrer des comportements spécifiques de leur espèce. La première partie détaille le comportement biologique des chimpanzés, leurs besoins ainsi que les éléments susceptibles d'induire des troubles comportementaux, pour permettre d'évaluer les éléments nécessaires à l'expression des comportements naturels, et donc au bien-être de ces individus.

L'étude du comportement peut être abordée en recourant à divers procédés. La seconde partie vise à présenter un éventail des méthodes d'observation du comportement des chimpanzés, des termes et des problèmes propres au travail de l'observateur.

Enfin, la troisième partie est consacrée aux procédés de réhabilitation et de resocialisation. La maîtrise de ces notions est essentielle pour mettre en œuvre des solutions adaptées, pour maintenir les chimpanzés captifs dans des conditions de vie optimales.

Mots-clés : chimpanzés, *Pan troglodytes*, étude, comportement, resocialisation, réhabilitation, captivité

BEHAVIOUR STUDY AND RESOCIALIZATION OF CAPTIVE CHIMPANZEES: METHODOLOGICAL APPROACH AND APPLICATIONS

CHEYSSAC Johanna

RESUME

Chimpanzee sanctuaries have an obligation to promote the health and the well-being of captive animals. They endeavour to provide the most natural and fulfilling life conditions through resocialization and rehabilitation, so that chimpanzees can someday recover their specific species behaviors.

The first part details the biological behavior of chimpanzees, their needs as well as the elements that can lead to behavioural troubles, to permit to evaluate the elements necessary for the expression of natural behaviours, and therefore for the welfare of these individuals.

The study of the behavior can be addressed through various processes. The second part aims to present a range of observational methods of chimpanzees' behavior, the terms and problems specific to the work of the observer.

Finally, the third part is devoted to the rehabilitation and resocialization processes. The mastery of these concepts is essential to implement the solutions to maintain the captive chimpanzees in optimal life conditions.

Key-words: chimpanzee, *Pan troglodytes*, study, behaviour, resocialization, rehabilitation, captivity