

Année 2019

RÉACTIONS COMPORTEMENTALES DE MACAQUES BERBÈRES (*MACACA SYLVANUS*) FACE À DES HUMAINS IMITANT LEURS EXPRESSIONS FACIALES

THÈSE

pour obtenir le grade de
DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

présentée et soutenue publiquement devant
LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE CRÉTEIL
le 12 décembre 2019

par

Béatrice LUISI

Née le 1^{er} août 1994 à Arès (Gironde)

sous la direction de

Caroline GILBERT

Président du jury : M. Frédéric Cochenec-Paliwoda

1^{er} Assesseur : Mme Caroline Gilbert

2nd Assesseur : Mme Lucie Chevallier

Professeur à la Faculté de Médecine de CRÉTEIL

Professeur en Éthologie à l'EnvA

Maître de conférences en Génétique à l'EnvA

Liste des membres du corps enseignant



Directeur : Pr Christophe Degueurce

Directeur des formations : Pr Henry Chateau

Directrice de la scolarité et de la vie étudiante : Dr Catherine Colmin

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs C. Pilet, B. Toma, A.-L. Parodi, R. Moraillon, J.-P. Cotard, J.-P. Mialot & M. Gogny

Département d'Élevage et de Pathologie des Équidés et des Carnivores (DEPEC)

Chef du département : Pr Grandjean Dominique - Adjoint : Pr Blot Stéphane

Unité pédagogique d'anesthésie, réanimation, urgences, soins intensifs - Dr Fernandez Parra Rocio, Maître de conférences associée - Pr Verwaerde Patrick* Unité pédagogique de clinique équine - Pr Audigé Fabrice - Dr Bertoni Lélia, Maître de conférences - Dr Bourzac Céline, Chargée d'enseignement contractuelle - Dr Coudry Virginie, Praticien hospitalier - Pr Denoix Jean-Marie - Dr Giraudet Aude, Praticien hospitalier - Dr Herout Valentin, Chargé d'enseignement contractuel - Dr Jacquet Sandrine, Praticien hospitalier - Dr Mespoulhès-Rivière Céline, Praticien hospitalier* - Dr Moiroud Claire, Praticien hospitalier Unité pédagogique de médecine et imagerie médicale - Dr Benckroun Ghita, Maître de conférences - Pr Blot Stéphane* - Dr Canonne-Guibert Morgane, Maître de conférences - Dr Freiche-Legros Valérie, Praticien hospitalier - Dr Maurey-Guéneq Christelle, Maître de conférences	Unité pédagogique de médecine de l'élevage et du sport - Dr Cléro Delphine, Maître de conférences - Dr Fontbonne Alain, Maître de conférences - Pr Grandjean Dominique* - Dr Maenhoudt Cindy, Praticien hospitalier - Dr Nudelmman Nicolas, Maître de conférences Unité pédagogique de pathologie chirurgicale - Pr Fayolle Pascal - Dr Manassero Mathieu, Maître de conférences - Pr Viateau-Duval Véronique* Discipline : cardiologie - Pr Chetboul Valérie Discipline : ophtalmologie - Dr Chahory Sabine, Maître de conférences Discipline : nouveaux animaux de compagnie - Dr Pignon Charly, Praticien hospitalier
---	--

Département des Productions Animales et de Santé Publique (DPASP)

Chef du département : Pr Millemann Yves - Adjoint : Pr Dufour Barbara

Unité pédagogique d'hygiène, qualité et sécurité des aliments - Pr Augustin Jean-Christophe* - Dr Bolnot François, Maître de conférences - Pr Carlier Vincent Unité pédagogique de maladies réglementées, zoonoses et épidémiologie - Dr Crozet Guillaume, Chargé d'enseignement contractuel - Pr Dufour Barbara* - Pr Haddad/Hoang-Xuan Nadia - Dr Rivière Julie, Maître de conférences Unité pédagogique de pathologie des animaux de production - Pr Adjou Karim - Dr Belbis Guillaume, Maître de conférences* - Dr Delsart Maxime, Maître de conférences associé - Pr Millemann Yves - Dr Plassard Vincent, Praticien hospitalier - Dr Ravary-Plumioën Bérandère, Maître de conférences	Unité pédagogique de reproduction animale - Dr Constant Fabienne, Maître de conférences* - Dr Denis Marine, Chargée d'enseignement contractuelle - Dr Desbois Christophe, Maître de conférences (rattaché au DEPEC) - Dr Mauffré Vincent, Maître de conférences Unité pédagogique de zootechnie, économie rurale - Dr Arné Pascal, Maître de conférences - Pr Bossé Philippe* - Dr De Paula Reis Aline, Maître de conférences - Pr Grimard-Ballif Bénédicte - Dr Leroy-Barassin Isabelle, Maître de conférences - Pr Ponter Andrew - Dr Wolgust Valérie, Praticien hospitalier
---	---

Département des Sciences Biologiques et Pharmaceutiques (DSBP)

Chef du département : Pr Desquilbet Loïc - Adjoint : Pr Pilot-Storck Fanny

Unité pédagogique d'anatomie des animaux domestiques - Dr Boissady Emilie, Chargée d'enseignement contractuelle - Pr Chateau Henry - Pr Crevier-Denoix Nathalie - Pr Robert Céline* Unité pédagogique de bactériologie, immunologie, virologie - Pr Boulouis Henri-Jean - Pr Eloit Marc - Dr Lagrée Anne-Claire, Maître de conférences - Pr Le Poder Sophie - Dr Le Roux Delphine, Maître de conférences* Unité pédagogique de biochimie, biologie clinique - Pr Bellier Sylvain* - Dr Deshuillers Pierre, Chargé d'enseignement contractuel - Dr Lagrange Isabelle, Praticien hospitalier - Dr Michaux Jean-Michel, Maître de conférences Unité pédagogique d'histologie, anatomie pathologique - Dr Cordonnier-Lefort Nathalie, Maître de conférences - Pr Fontaine Jean-Jacques - Dr Laloy Eve, Maître de conférences - Dr Reyes-Gomez Edouard, Maître de conférences* Unité pédagogique de management, communication, outils scientifiques - Mme Conan Muriel, Professeur certifié (Anglais) - Pr Desquilbet Loïc, (Biostatistique, Épidémiologie) - Dr Marignac Geneviève, Maître de conférences*	Unité de parasitologie, maladies parasitaires, dermatologie - Dr Blaga Radu, Maître de conférences (rattaché au DPASP) - Dr Briand Amaury, Assistant d'Enseignement et de Recherche Contractuel (rattaché au DEPEC) - Dr Cochet-Faivre Noëlle, Praticien hospitalier (rattaché au DEPEC) - Pr Guillot Jacques* - Dr Polack Bruno, Maître de conférences - Dr Risco-Castillo Veronica, Maître de conférences Unité pédagogique de pharmacie et toxicologie - Dr Kohlhauser Matthias, Maître de conférences - Dr Perrot Sébastien, Maître de conférences* - Pr Tissier Renaud Unité pédagogique de physiologie, éthologie, génétique - Dr Chevallier Lucie, Maître de conférences (Génétique) - Dr Crépeaux Guillemette, Maître de conférences (Physiologie, Pharmacologie) - Pr Gilbert Caroline (Ethologie) - Pr Pilot-Storck Fanny (Physiologie, Pharmacologie) - Pr Tired Laurent (Physiologie, Pharmacologie)* Discipline : éducation physique et sportive - M. Philips Pascal, Professeur certifié
---	---

* responsable d'unité pédagogique

Professeurs émérites :

Mmes et MM. : Combrisson Hélène, Enriquez Brigitte, Panthier Jean-Jacques, Paragon Bernard.

Remerciements

À **M. Frédéric Cochenec-Paliwoda, Professeur à la Faculté de Médecine de Créteil**, qui m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse. Hommages respectueux.

À **Mme Caroline Gilbert, Professeur à l'EnvA**, pour m'avoir fait l'honneur de diriger cette thèse avec votre habituel optimisme. Mes sincères remerciements.

À **Mme Lucie Chevallier, Maître de conférences à l'EnvA**, pour m'avoir fait l'honneur d'être assesseur de cette thèse. Merci pour l'aide et les encouragements.

Au **Dr. Laëtitia Maréchal**, Senior lecturer à l'université de Lincoln, qui m'a encadrée pour ce travail de recherche mieux que je n'aurais pu l'espérer. Merci de m'avoir transmis la passion des macaques, de m'avoir hébergée à Lincoln et de m'avoir initiée au monde de la recherche. Je vous souhaite beaucoup de bonheur avec Ben et Merlin, et j'espère que nous réussirons à sauvegarder les macaques Berbères.

Au **Dr. Jérôme Micheletta**, pour ses conseils et la relecture du rapport de Master. Merci également à **Églantine Jules-Danière** qui a codé les photographies de mes amis avec MaqFACS.

À **Noémie, Johan, Clément, Nicolas et Aymeric** qui ont accepté de prêter leur visage à la science en imitant les expressions faciales des macaques.

À l'équipe de Terre de Singes, les soigneurs - **Coralie, Roxanne, Julien, Manon** - et **Jérôme** le vétérinaire qui s'occupent tous les jours des macaques et des autres pensionnaires avec patience et passion. Merci de m'avoir appris à tous les reconnaître, et de m'avoir soutenue dans mon étude malgré votre charge de travail.

Merci enfin à ma famille - Maman, Babbo, Alice mais aussi ma Mamou, les Easthope, les Carle, les Courtois et les D'Orazio – d'avoir toujours été là dans les bons et les mauvais moments. Et bien sûr merci aux amis, de Roma, de Bordeaux, d'Alfort mais aussi de Strasbourg, de Lincoln et du Brésil, et Violette bien sûr : vous m'avez aidée plus que vous ne pouvez l'imaginer en me faisant rire et en me redonnant confiance lorsque j'en manquais.

Table des matières

Liste des figures.....	3
Liste des tableaux	5
Liste des abréviations	6
Introduction.....	7
Première partie : bibliographie	9
1. Le macaque Berbère	9
a) <i>Classification systématique et répartition géographique</i>	9
b) <i>Morphologie</i>	9
c) <i>Habitat et alimentation</i>	11
d) <i>Reproduction</i>	11
e) <i>Comportements sociaux et hiérarchie</i>	13
f) <i>Statut de conservation</i>	15
2. Les expressions faciales animales	17
a) <i>Étude chez l'être humain</i>	17
a. Les expressions faciales : le langage émotionnel	17
b. Hypothèse de l'universalité	18
c. Le système FACS.....	18
b) <i>Étude sur des animaux domestiques</i>	19
a. Expressions des animaux domestiques et leur compréhension humaine	20
b. Perception des expressions humaines	21
c) <i>Primates non-humains</i>	22
a. Un moyen de communication parmi d'autres	22
b. La perception humaine : erreurs de l'anthropomorphisme	23
c. Expressions faciales du macaque Berbère.....	25
3. Faune sauvage et tourisme	28
a) <i>Évolution du tourisme de faune sauvage et des parcs zoologiques</i>	28
a. Tourisme de la faune sauvage	28
b. Parcs zoologiques	28
b) <i>Bénéfices</i>	29
a. Économiques.....	29
b. Sensibilisation	29
c) <i>Inconvénients</i>	29
a. Risques zoonotiques	30
b. Sécurité des touristes	30
c. Le nourrissage.....	31
d. Bien-être des animaux.....	32
Deuxième partie : étude expérimentale	35
1. Objectifs	35
2. Matériels et méthodes	36
a) <i>Dates et site d'étude</i>	36
b) <i>Considérations éthiques</i>	37
c) <i>Observations éthologiques : focaux et échantillonnage ad libitum</i>	38
a. Choix des individus.....	38
b. Méthode d'échantillonnage et éthogramme utilisé	41
d) <i>Expérience cognitive : réaction face à des images d'expressions faciales</i>	43
a. Choix et préparation des stimuli	43
b. Présentation des stimuli.....	45
c. Analyse des vidéos des réponses comportementales face aux stimuli.....	46
e) <i>Analyses statistiques</i>	48

a. Interactions agressives entre les macaques et les visiteurs	48
b. Détermination de la hiérarchie	48
c. Réponses comportementales face aux stimuli.....	49
3. Résultats	51
a) <i>Comportements agressifs entre macaques et visiteurs.....</i>	<i>51</i>
b) <i>Détermination des rangs hiérarchiques.....</i>	<i>53</i>
c) <i>Expérience cognitive : réactions des macaques face à des images d'expressions faciales</i>	<i>60</i>
4. Discussion.....	66
a) <i>Comportements agressifs entre macaques et visiteurs.....</i>	<i>66</i>
b) <i>Détermination des rangs hiérarchiques.....</i>	<i>67</i>
c) <i>Expériences cognitives : réactions des macaques face à des images d'expressions faciales.....</i>	<i>69</i>
Conclusion	73
Liste des références bibliographiques	75
Annexe 1 : Résultats GLMM Agonistique	81
Annexe 2 : Résultats GLMM Agressif	82
Annexe 3 : Résultats GLMM Grattage.....	83
Annexe 4 : Résultats GLMM Durée du regard	84
Annexe 5 : Résultats GLMM Soumission et Close (temps passé près du stimulus)	85

Liste des figures

Figure 1 : Jeune Macaque Berbère mâle (César) sur une rambarde de l'enclos de « Terre de Singes » (photographie d'Anaëlle Hoffmann).....	10
Figure 2 : Port de juvénile par un mâle adulte (Atlas) à TDS, poil d'été et première fourrure noire du juvénile (à gauche, photographie de Nadège Poulain) ; callosités fessières d'un mâle, poil d'hiver de l'adulte et mue complétée du juvénile (à droite photographie de Sandra Duchaufour)	10
Figure 3 : Jeune femelle (Aurel) lors d'une séance de jeu avec un juvénile (Pulco) à TDS le gonflement périnéal de la femelle est visible, ici de couleur grise et peu gonflé en anœstrus (photographie de Christine Canchon).....	10
Figure 4 : Distribution des populations sauvages de macaques Berbères (source : site de « La forêt des singes »).....	11
Figure 5 : Juvénile de TDS (Pulco) avec les abajoues remplies, (photographie d'Anaëlle Hoffmann)	12
Figure 6 : Embrassades entre deux mâles adultes avec un juvénile (Pulco) au milieu à TDS, expression faciale « teetchattering » de la part du mâle de face, (photographie d'Anaëlle Hoffmann).....	12
Figure 7 : Séance d'épouillage entre trois mâles (TDS, photographie d'Agnès Chouvelon)	14
Figure 8 : Femelles adultes issues du groupe μ (Ouargha à gauche et Malah à droite), le poil est abimé et certaines zones sont alopeciques à cause d'un grattage excessif du à des stéréotypies (photographies d'Anaëlle Hoffmann).	16
Figure 9 : Premières photographies de l'étude des expressions faciales (d'après Duchenne, 1862)	17
Figure 10 : Expressions faciales décodées par FACS (d'après Mike Svymsky).....	19
Figure 11 : Echelle de grimace de douleur chez la souris (<i>Mus musculus</i>), (d'après Langford <i>et al.</i> , 2010).....	21
Figure 12 : Illustration de ChimpFACS (d'après Parr <i>et al.</i> , 2016).....	23
Figure 13 : Descriptifs des différentes zones faciales utilisées pour le MaqFACS, chez le macaque Rhésus (a) et le macaque Berbère (b), (d'après Julle-Danière <i>et al.</i> , 2015)	23
Figure 14 : « Play-face » chez un jeune chimpanzé lors d'un jeu (source : Google Image).....	24
Figure 15 : Le « sourire » de Ham le chimpanzé de la NASA (source : Google Image).....	24
Figure 16 : « Open-mouth » d'une femelle adulte (Malah) de TDS (photographie d'Anthony Prosper).....	25
Figure 17 : « Bared-teeth » d'un macaque Berbère à Gibraltar (photographie de Brian Gomila)....	26

Figure 18 : « Scream-face » d'un macaque Berbère à Gibraltar (photographie de Brian Gomila) ..	26
Figure 19 : Bâillement d'un macaque Berbère (photographie de JF Serot)	27
Figure 20 : Photographie d'Uncle Fatty (source : Viral Press)	32
Figure 21 : Schéma de l'enclos des macaques de Terre de Singes	39
Figure 22 : Stimuli de l'expérience cognitive avec les Unités d'Actions de MaqFACS correspondantes	45
Figure 23: Dispositif expérimental, la boîte (d'après Cyril Collet)	46
Figure 24: Proportions des comportements dyadiques survenus au cours de l'étude selon leur catégorie (agressif ou non) et la nature de la dyade (macaque-macaque ou macaque-visiteur)	51
Figure 25 : Comportements agressifs totaux, lunge et OM entre visiteurs et macaques survenus lors des observations	52
Figure 26 : Comportements agressifs entre des enfants et des adultes visiteurs envers les macaques et comportements agressifs des macaques vers les adultes et les enfants visiteurs	53
Figure 27 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques du groupe α	53
Figure 28 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques du groupe β	54
Figure 29 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques des femelles β	55
Figure 30 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques des mâles β	55
Figure 31 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques du groupe ϵ	56
Figure 32 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques du groupe μ	56
Figure 33 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques des femelles μ	57
Figure 34 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques des mâles μ	57
Figure 35 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques des individus de l'enclos	58
Figure 36: Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques des individus des groupes α , β et ϵ	59
Figure 37: Distributions de la variable « Comportements agonistiques » selon le stimulus	61
Figure 38 : Distributions de la variable « Comportements agressifs » selon le stimulus	62
Figure 39 : Distribution de la variable « Grattage » selon le stimulus	63
Figure 40 : Distribution de la variable « Durée du regard » selon le stimulus	64

Liste des tableaux

Tableau 1 : Organisation du travail pendant la durée de l'étude	36
Tableau 2 : Caractéristiques des macaques de l'enclos et collectes de données correspondantes.	40
Tableau 3 : Ethogramme utilisé pour les observations d'interactions entre deux macaques et entre un visiteur et un macaque	42
Tableau 4 : Ethogramme utilisé pour l'analyse sur le logiciel BORIS des vidéos des expériences cognitives.....	47
Tableau 5 : Index de stabilité des groupes et sous-groupes (mâles/femelles) ainsi que des réunions de groupes.....	60

Liste des abréviations

AZA : Association of Zoos and Aquariums

EAZA : European Association of Zoos and Aquaria

HuOM : photographie d'homme avec une expression faciale Open-Mouth (OM)

HuNeu : photographie d'homme avec une expression faciale neutre

IUCN : International Union for Conservation of Nature

MaOM : photographie de macaque avec une expression faciale Open-Mouth (OM)

MaNeu : photographie de macaque avec une expression faciale neutre

OM : Open-Mouth

PAC : Plan d'Action pour la Conservation

TDS : parc zoologique « Terre de Singes »

UA : Unités d'Action (AU en anglais)

Introduction

Le macaque Berbère (*Macaca sylvanus*) est une espèce de macaque présente dans plusieurs régions touristiques (Maroc, Gibraltar) et fréquente dans les zoos français et allemands où elle est présentée dans de grands enclos d'immersion (enclos permettant les interactions avec le public). Ces deux situations favorisent les rencontres et la proximité entre le macaque Berbère et l'être humain. Or il a été prouvé que la densité des visiteurs ou des touristes, ainsi que leurs comportements, pouvaient stresser les macaques et augmenter les comportements agressifs (Fa, 1992 ; O'Leary et Fa, 1993 ; Maréchal *et al.*, 2011). Il est donc important de comprendre quelles sont les sources de stress et ce qui pourrait déclencher des réactions agressives envers les humains, ceci pour préserver aussi bien le bien-être animal que la sécurité des humains. Parmi les sources de stress, celle que nous avons explorée est la communication inappropriée inter-espèces, plus particulièrement la communication utilisant des expressions faciales. Les macaques, comme les autres primates, utilisent fréquemment des expressions faciales comme moyen de communication. En particulier, une étude de Maréchal *et al.* (2017) a prouvé que les humains interprétaient mal les expressions faciales des macaques, principalement une expression de menace appelée Open-Mouth (OM). De plus, des observations de terrain (Maréchal *et al.*, 2011) confirmées par ce travail de thèse, ont montré que certains humains imitent fréquemment cette expression OM.

L'objectif de cette thèse est ainsi de comprendre la réaction des macaques Berbères face à ces imitations. Nous souhaitons également comprendre la proportion de comportements agressifs entre macaques et visiteurs et qui, des macaques ou des visiteurs initiaient ces comportements. L'étude a été menée dans un parc zoologique français, « Terre de singes », dans lequel vivent 45 macaques dans un enclos d'immersion où les visiteurs peuvent interagir avec eux. Deux types d'expériences ont été menés : la première est une collecte de données comportementales par observation directe sur les macaques et les visiteurs ; la deuxième est une expérience consistant à proposer aux macaques des images d'expressions faciales en filmant leurs réactions comportementales.

Nos hypothèses étaient que les macaques auraient réagi face à des images d'expressions faciales, notamment face à une image d'humain imitant la mimique OM, avec des comportements de stress, d'agression ou de soumission, comme ils le feraient face à un vrai macaque présentant cette même expression. Quant aux interactions entre visiteurs et macaques, nous nous attendions à ce que les humains, surtout des enfants, adoptent des comportements perçus comme agressifs

par les macaques. En accord avec la littérature (Fa, 1992a), les humains initieraient plus souvent des interactions agressives que les macaques.

Nous présenterons dans une première partie bibliographique l'espèce étudiée, puis les connaissances actuelles sur les expressions faciales et enfin une partie sur les inconvénients et les bénéfices du tourisme d'observation de la faune sauvage. Ces trois parties ne sont pas exhaustives sur les sujets mais visent à présenter les motivations et les études déjà publiées en rapport avec l'étude expérimentale.

La deuxième partie décrit l'étude expérimentale faite dans le cadre d'un stage de Master 2 de Strasbourg, à de l'Université de Lincoln (Royaume-Uni) et dans le zoo « Terre de singes » (TDS). Cette partie présente notamment les matériels et méthodes, les résultats obtenus ainsi qu'une discussion de ces résultats.

Première partie : bibliographie

1. Le macaque Berbère

Les informations présentées dans cette partie sont essentiellement tirées du livre de Fa (1984).

a) Classification systématique et répartition géographique

Le macaque Berbère, *Macaca sylvanus*, est également appelé macaque de Barbarie ou magot en français. Les macaques sont des mammifères de l'ordre des primates, du sous-ordre des Simiens, de la famille des *Cercopithecidae* et du genre *Macaca* (Fa, 1989). Parmi les 22 espèces de macaques le macaque Berbère est la seule espèce vivant hors d'Asie. Les populations sauvages se répartissent entre le Maroc, principalement dans le Moyen-Atlas, et le nord de l'Algérie. Des groupes sauvages sont encore présents sur le rocher de Gibraltar, ce qui fait du macaque Berbère l'unique primate, à l'exception de l'humain, présent à l'état sauvage en Europe. Il est également le seul macaque présent en Afrique et en Europe.

b) Morphologie

Le macaque Berbère est un singe quadrupède (Figure 1), d'une masse comprise en moyenne entre 10 et 17 kg et une longueur de corps comprise entre 60 et 75 cm. Comme les autres macaques ils ont des callosités fessières, deux épaissements cornés de forme arrondie au niveau de la pointe des ischium (Figure 2), et des abajoues, des poches sous l'arcade mandibulaire visibles lorsqu'elles sont remplies après un repas (Figure 5). Les particularités du macaque Berbère sont la mue de leur fourrure de couleur grise, rousse ou ocre, le poil d'hiver pouvant mesurer une dizaine de cm alors que le poil d'été mesure environ 2 cm, et une queue très courte (quelques cm), voire absente (Figure 2). Ces deux caractéristiques sont considérées comme des adaptations au froid.

Il existe un dimorphisme sexuel plutôt marqué tout d'abord dans la taille et le poids, les femelles étant plus petites et légères que les mâles : entre 10 et 15 kg pour les femelles et jusqu'à 17 kg pour les mâles. Les mâles adultes ont des canines bien plus longues que les autres dents, mesurant jusqu'à 3 cm (Figure 6). Les femelles présentent un gonflement périnéal saisonnier, ce gonflement est maximal, et sa couleur passe de rose clair à rouge, lors de l'œstrus (Figure 3). Il est également fréquent de voir une barbe noire bordée de blanc chez les femelles adultes (Figure 8).

Figure 1 : Jeune Macaque Berbère mâle (César) sur une rambarde de l'enclos de « Terre de Singes » (photographie d'Anaëlle Hoffmann)



Figure 2 : Port de juvénile par un mâle adulte (Atlas) à TDS, poil d'été et première fourrure noire du juvénile (à gauche, photographie de Nadège Poulain) ; callosités fessières d'un mâle, poil d'hiver de l'adulte et mue complétée du juvénile (à droite photographie de Sandra Duchaufour)



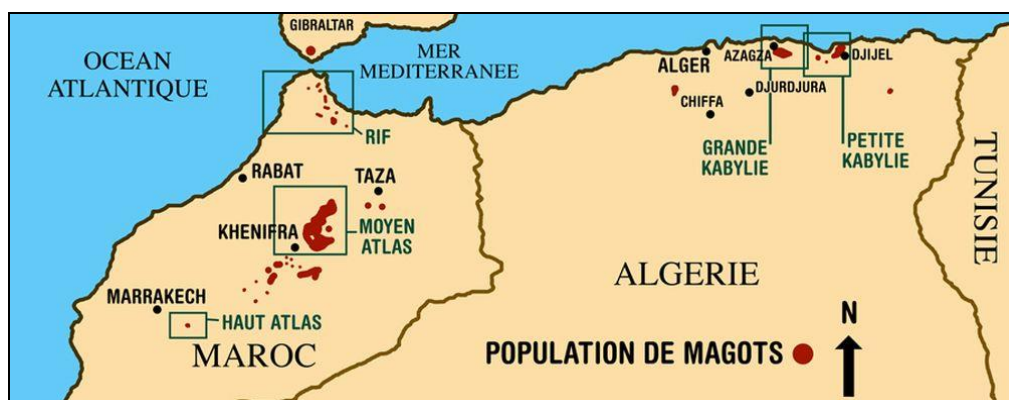
Figure 3 : Jeune femelle (Aurel) lors d'une séance de jeu avec un juvénile (Pulco) à TDS le gonflement périnéal de la femelle est visible, ici de couleur grise et peu gonflé en anœstrus (photographie de Christine Canchon)



c) Habitat et alimentation

Les macaques Berbères vivent en milieu forestier, principalement dans des cédraies au Maroc mais également dans d'autres types de forêts (chênaies, pinèdes). Ils passent la majeure partie de leur journée au sol, à la recherche de nourriture et en situation de comportements sociaux, de reproduction ou de repos ; ils dorment la nuit sur les branches des arbres. Surtout présents dans des zones montagneuses, principalement le Moyen-Atlas, ils peuvent vivre dans des milieux enneigés comme dans des milieux chauds (Figure 4). En milieu sauvage, leur espérance de vie est d'environ 20 ans, tandis que celle-ci peut aller jusqu'à 30 ans en captivité.

Figure 4 : Distribution des populations sauvages de macaques Berbères (source : site de « La forêt des singes »)



Les macaques Berbères sont omnivores, leur alimentation dépend fortement de la disponibilité des ressources dans leur milieu de vie. Ils se nourrissent essentiellement de feuilles, herbe et de graines mais également de fruits et d'insectes.

d) Reproduction

La reproduction suit un rythme saisonnier, les accouplements ont lieu de la fin de l'été à la fin de l'hiver, avec un pic aux mois de novembre et décembre. Les naissances commencent au début du printemps. L'âge moyen de la maturité sexuelle est de 4 à 5 ans, les femelles ont des cycles de 28 jours et présentent une boursoufflure périnéale œstrogéno-dépendante qui est maximale lors de l'ovulation. Elles vont s'accoupler plusieurs fois pendant la saison des accouplements avec plusieurs mâles. La gestation dure en moyenne 164 jours. Le nouveau-né a un pelage noir qui mue à 6 mois d'âge, il pèse environ 700 g (Figure 2). La croissance complète des macaques dure 8 ans environ (Figure 5).

Figure 5 : Juvénile de TDS (Pulco) avec les abajoues remplies, (photographie d'Anaëlle Hoffmann)



Une particularité des macaques Berbères est leur comportement alloparental très accentué, les femelles et les mâles défendant et portant les nouveau-nés et les juvéniles du groupe sans forcément de lien de parenté direct. Les juvéniles sont utilisés par les mâles comme « tampon », c'est-à-dire que les mâles resserrent et entretiennent leurs liens affiliatifs en formant des embrassades avec les plus jeunes (Paul *et al.*, 1996) (Figure 6).

Figure 6 : Embrassades entre deux mâles adultes avec un juvénile (Pulco) au milieu à TDS, expression faciale « teetchattering » de la part du mâle de face, (photographie d'Anaëlle Hoffmann)



e) Comportements sociaux et hiérarchie

Les macaques Berbères vivent en groupe multimâles-multifemelles d'en moyenne 10 individus (Thierry, 2000). Ces groupes sont composés d'individus apparentés, les femelles restent toute leur vie dans le même groupe tandis que les mâles peuvent migrer dans un autre groupe lorsqu'ils arrivent à maturité sexuelle. Les relations entre individus sont régies par un système de hiérarchie complexe, la hiérarchie étant différente entre mâles et entre femelles, et les mâles ayant un statut hiérarchique plus élevé que les femelles. La hiérarchie des femelles est de type matrilineaire, une nouvelle femelle prend le rang directement inférieur (R-1) à celui de sa mère (R) et ses sœurs éventuelles décalent ainsi d'un rang en moins (R-2, R-3, ...). La hiérarchie des mâles dépend de plusieurs facteurs, l'âge de l'individu (ce sont en général des individus plus âgés, entre 10 et 15 ans, qui sont les plus haut placés), les liens d'apparentés avec d'autres membres du groupes (les mâles nés dans un autre groupe ont moins de chance de se hisser au plus haut de la hiérarchie) mais surtout son tempérament et sa capacité à créer et préserver des liens affiliatifs avec les autres membres du groupe.

Cependant les rangs hiérarchiques ne sont pas fixés, ils peuvent changer facilement avec l'arrivée de nouveaux mâles d'autres groupes, une naissance, la mort d'un individu. Les rangs hiérarchiques sont souvent remis en cause, notamment entre de jeunes mâles et des mâles adultes. Toutes les espèces de macaques vivent en groupe multimâles-multifemelles dont le fonctionnement de la hiérarchie est plus ou moins strict. Certaines espèces de macaques comme le macaque Rhésus (*Macaca mulatta*), dites « despotiques », expriment des comportements agressifs pouvant mener à des coups et des morsures graves. Chez les espèces despotiques la hiérarchie est stricte car une remise en cause de celle-ci a des conséquences plus graves. Tandis que chez le macaque Berbère, et d'autres espèces de macaques dites « tolérantes », les agressions physiques sont rares, les comportements de menace sont fréquents mais n'aboutissent pas toujours à une vraie attaque (Kuester *et al.*, 1998). Ce système tolérant entretient une hiérarchie moins stricte dans laquelle les statuts peuvent changer facilement.

De plus, il faut souligner l'importance des alliances entre membres d'un groupe : lorsqu'un conflit entre deux individus débute, chacun pourra appeler via des cris de ralliement ses « alliés » et donc ce sera le nombre d'individus des groupes et les rangs hiérarchiques des alliés qui décideront de l'issue du conflit et non pas seulement le rang hiérarchique des deux individus qui ont initié le conflit (Widdig *et al.*, 2000). Les alliances s'entretiennent principalement avec les liens de parenté, mais également grâce à des comportements affiliatifs.

Une hypothèse sur l'évolution des capacités cognitives des animaux est que plus la structure sociale est développée, plus les capacités cognitives sont élevées et les comportements

sociaux complexes (Byrne, 1996). Les comportements sociaux des macaques Berbères peuvent être divisés en comportements affiliatifs et comportements agonistiques.

Les comportements affiliatifs sont des comportements « positifs » visant à resserrer les liens, ils sont souvent observés entre des femelles apparentées ou des mâles alliés (Hill, 1994). Les principaux comportements affiliatifs sont l'épouillage (Figure 7), le jeu (Figure 3), l'embrassade entre deux ou plusieurs individus, le port d'enfant (Figure 2) et la formation de triade avec un juvénile au milieu (Figure 6) (Small, 1990). Il existe également certaines expressions faciales qui ont un rôle affiliatif (« lip-smacking » et « teethchattering »), elles seront décrites dans la partie dédiée aux expressions faciales (cf I.2.c).

Figure 7 : Séance d'épouillage entre trois mâles (TDS, photographie d'Agnès Chouvelon)



Les comportements agonistiques sont des comportements visant à asseoir et maintenir la hiérarchie, ils peuvent être de « soumission » ou de « dominance » (Deag, 1977). Ce sont les comportements sociaux que nous avons étudiés lors de la partie expérimentale. Certains comportements de dominance ont été appelés dans la suite « menaces » ou « comportements agressifs ». Les agressions sans contacts, des menaces, sont privilégiées par rapport aux agressions physiques (Kuester *et al.*, 1998).

Les menaces sont :

- le « lunge » : le macaque avance brusquement sa tête, haussant l'arcade sourcilière, parfois avançant aussi le buste ;
- la mimique bouche en O (cf description I.2.c) ;
- le cri, souvent avec recherche de renfort ;
- le bâillement (cf description I.2.c).

Les menaces peuvent être suivies d'une charge (le macaque court rapidement vers l'autre individu), une poursuite voire une attaque avec des coups, griffures et morsures dans de rares cas.

Les comportements de soumission sont adoptés par des individus de rang inférieur envers un individu de rang supérieur, ils permettent d'apaiser des tensions mais aussi de se rapprocher d'un deuxième individu afin d'avoir accès à des ressources (nourriture, nouveau-né) et de créer ou maintenir des alliances. Parmi ces comportements, il y a deux expressions faciales, le « bared-teeth display » (« mimique dents découvertes » en français) ressemblant à un sourire, et le « teethchattering » (« claquement de dents » en français), qui seront décrits dans la partie I.2.c. D'autres comportements de soumission sont la fuite, l'exhibition de la zone périnéale (hors période de reproduction, par les femelles), le « crouch » (« accroupissement » en français : l'individu écrase rapidement tout son corps contre le sol à l'approche de l'individu dominant). Un comportement très fréquent est la supplantation, l'individu dominant approche l'individu dominé et ce dernier lui laisse sa place. La supplantation est bien visible lorsqu'il y a une ressource alimentaire, les individus au plus haut statut hiérarchique ont ainsi un accès privilégié à la nourriture. Ce comportement peut également s'observer lors d'un épouillage si l'individu veut prendre la place d'un individu dominé. Enfin, la monte entre deux mâles chez les macaques Berbères est considérée un comportement de dominance de la part de l'individu qui monte.

f) Statut de conservation

Le macaque Berbère est depuis 2008 « en danger d'extinction » d'après l'IUCN (Butynski *et al.*, 2008). Ce statut signifie que l'espèce pourrait disparaître dans une dizaine d'années si les autorités ne renforcent pas la protection de l'espèce et si la densité continue à décroître au rythme actuel. Depuis 1986 le macaque Berbère figurait officiellement sous le statut « Vulnérable ». D'après la thèse vétérinaire de Nel (2011), la population sauvage en 2011 était de 10 000 individus, alors qu'en 1978 elle était de 23 000 individus entre l'Algérie et le Maroc. Dans le Moyen-Atlas, là où la population était la plus importante (Figure 4), la population a décliné de 50-80% dans les 30 dernières années (Ciani *et al.*, 2005).

La première cause de ce déclin de la population est la destruction de l'habitat (déforestation pour l'agriculture ou l'urbanisation) (Fa, 1986 ; Ciani *et al.*, 2005). Le commerce illégal de macaques juvéniles vers l'Europe est également responsable de ce déclin. Les jeunes macaques Berbères sont prisés comme animaux de compagnie. Certains macaques sont également présentés comme animaux de divertissement pour touristes (notamment sur la place Jemaa El Fna à Marrakech), bien que ces attractions soient de moins en moins à la mode (Stazaker et Mackinnon, 2018). On estime que chaque année 300 à 400 jeunes macaques sont prélevés de leur milieu sauvage pour être revendus illégalement. Les adoptants ne pouvant pas fournir un milieu, une alimentation mais surtout une sociabilisation adaptés à ces animaux, ceci provoque

des manifestations d'agressivité, des problèmes de santé et des stéréotypies de confinement associées à la privation. Assez vite ces macaques seront abandonnés et portés dans des refuges. On dénombre ces dernières années un record d'abandons en France, le problème étant que les refuges et parcs zoologiques qui accueillent ces animaux sont surchargés (Alami *et al.*, 2013). De plus les animaux issus du trafic sont difficiles à intégrer dans des groupes de macaques déjà établis n'ayant eux-mêmes pas vécu en groupe auparavant. Le parc « Terre de singes » dans lequel s'est déroulée l'étude expérimentale accueille un groupe composé de macaques issus du trafic (Figure 8).

Plusieurs programmes de conservation du macaque Berbère existent. Par exemple, en Europe des associations s'occupent des abandons et en Algérie et au Maroc des programmes nationaux de conservation ont été mis en place (PAC Maroc, PAC Algérie).

Figure 8 : Femelles adultes issues du groupe μ (Ouargha à gauche et Malah à droite), le poil est abimé et certaines zones sont alopéciques à cause d'un grattage excessif dû à des stéréotypies (photographies d'Anaëlle Hoffmann).



L'étude expérimentale portant plus particulièrement sur les expressions faciales des macaques Berbères nous allons introduire dans la partie suivante les principales connaissances sur les expressions faciales en général puis chez les primates.

2. Les expressions faciales animales

Cette deuxième partie vise à présenter les principales connaissances et les outils d'étude concernant les expressions faciales. La présentation n'a pas pour but d'être exhaustive : ce ne sont pas les différentes expressions faciales qui seront décrites mais plutôt l'évolution des recherches sur les expressions faciales.

a) Étude chez l'être humain

Les expressions faciales ont en premier lieu été décrites et étudiées chez l'être humain. Il est difficile d'identifier l'auteur qui se serait intéressé en premier aux expressions faciales, mais c'est vers le début du XIX^{ème} siècle que l'on retrouve des études scientifiques destinées à la compréhension des expressions faciales. Les premières études, comme celle de Charles Bell « Essais sur l'anatomie d'expression en peinture » (1806), étaient principalement anatomiques et servaient à une meilleure représentation des visages et expressions dans la peinture.

a. Les expressions faciales : le langage émotionnel

Les expressions faciales ont longtemps été étudiées uniquement comme l'expression des émotions. Le visage humain est perçu comme le premier reflet d'émotions comme la peur, la joie, la surprise, la colère.

Le neurologue Guillaume Duchenne de Boulogne (1806-1875) a été le premier à vouloir décrire avec une méthode scientifique les mouvements des muscles faciaux associés aux expressions des émotions (Duchenne, 1862). A l'aide de stimulations électriques sur les muscles faciaux de patients paralysés il cherchait à retrouver les principaux mouvements musculaires qui composent une expression faciale (

Figure 9). On lui doit le nom du « sourire de Duchenne » qui est le sourire humain, composé du découvrement des dents mais également du plissement des yeux.

Figure 9 : Premières photographies de l'étude des expressions faciales (d'après Duchenne, 1862)



La deuxième publication historique dans l'étude des expressions faciales est l'œuvre de Charles Darwin (1809-1882) « L'expression des émotions chez l'Homme et les animaux » (Darwin, 1872). Dans cet ouvrage Darwin discute de l'origine et de l'évolution des expressions faciales animales. Il fait l'hypothèse que les émotions et leur expression via les mimiques faciales auraient une origine commune et que des émotions comme la peur ou la surprise auraient des traits communs. Les expressions faciales restent dans ces cas associées à des émotions et rarement à une méthode de communication intentionnelle.

b. Hypothèse de l'universalité

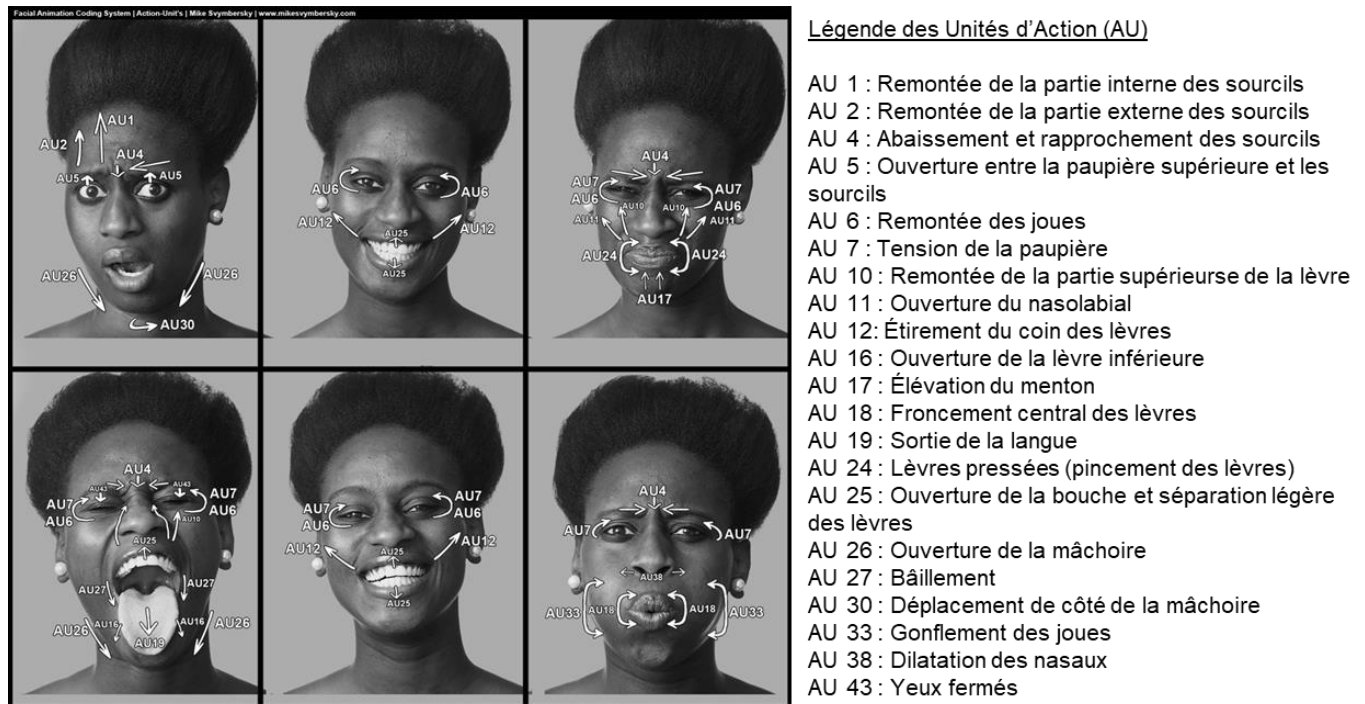
Dans la suite de la pensée de Darwin, le chercheur en psychologie Paul Ekman, renforce une « hypothèse de l'universalité » : certaines expressions faciales émotives seraient universelles parmi l'espèce humaine, notamment entre différentes ethnies (Ekman, 1970). D'après lui il existe six émotions universelles : la joie, la tristesse, la surprise, le dégoût, la colère et la peur. Ekman n'étudie pas les autres animaux mais cette hypothèse de l'universalité a pu être étendue à toutes les espèces animales, comme le suggérait Darwin.

Pourtant cette hypothèse a été remise en cause dans les années 2000. Une publication de Jack *et al* (2012) a prouvé que certaines émotions n'étaient pas interprétées de la même manière par des personnes occidentales et par des personnes asiatiques.

c. Le système FACS

Afin de rendre plus rigoureuse la recherche sur les expressions faciales, le système FACS a été créé (Ekman et Friesen, 1978). Le Facial Action Coding System est une méthodologie d'étude des expressions faciales qui repose sur la décomposition des mouvements musculaires, appelés Unités d'Actions (UA, AU en anglais). Par exemple, l'expression de la joie peut se décomposer au plus simplement en UA6 (remontée des joues par le muscle orbitaire de l'œil) et UA12 (étirement du coin des lèvres par le muscle grand zygomatique). Ce système permet d'avoir une description objective des expressions du visage et de rendre les différentes études sur les expressions faciales comparables entre elles (Figure 10).

Figure 10 : Expressions faciales décodées par FACS (d'après Mike Svymbersky)



De plus il existe maintenant des logiciels qui à partir de photographies retrouvent les différentes UA d'un visage humain, sans passer par le décodage humain. Ces logiciels peuvent également créer des images virtuelles avec les UA voulus (Krumhuber *et al.*, 2012). Après l'invention du FACS humain, d'autres systèmes FACS sont apparus pour l'étude des expressions faciales animales, ils seront cités dans les parties qui suivent.

b) Étude sur des animaux domestiques

En dehors des primates, les animaux qui ont le plus été étudiés pour la compréhension des expressions faciales sont les animaux domestiques. Tout d'abord pour des raisons pratiques de recherche, il est plus simple d'appliquer des protocoles rigoureux sur des animaux domestiques que sur des animaux sauvages.

Les études sur les animaux domestiques portent sur deux aspects :

- leurs expressions faciales et l'interprétation humaine de leurs expressions faciales ;
- leur interprétation des expressions faciales humaines.

a. Expressions des animaux domestiques et leur compréhension humaine

Concernant les animaux domestiques nous incluons ici les animaux de compagnie, les animaux de production et de loisirs et les animaux utilisés pour la recherche. L'intérêt pour les expressions faciales des animaux domestiques est d'abord motivé par l'envie de mieux comprendre les émotions des animaux avec lesquels nous cohabitons. Charles Darwin s'était déjà intéressé aux émotions des chiens et des chats, ce sont essentiellement les expressions de colère, de peur et de plaisir qui étaient mises en évidence (Darwin, 1872).

Dans les années 2010 se développent les systèmes FACS du chien (*Canis familiaris*, DogFACS, Waller *et al.*, 2013), du chat (*Felis catus*, CatFACS, Caeiro *et al.*, 2017) et du cheval (*Equus caballus*, EquiFACS, Wathan *et al.*, 2015). Tous les FACS existants actuellement pour des animaux sont présentés sur un site de l'Université de Portsmouth : www.animalfacs.com. Les FACS sont des outils permettant ensuite de réaliser des études sur les émotions de ces animaux dans des contextes différents et sur la perception par les humains des émotions de leurs animaux domestiques.

Chez le chien, il a été prouvé par exemple que les individus expriment davantage d'expressions faciales lorsqu'un humain les regarde que lorsqu'ils n'ont pas son attention (Kaminski *et al.*, 2017). Cette étude montre également qu'il peut y avoir un contrôle des expressions faciales selon la situation : ce ne serait pas uniquement une expression d'émotions mais un moyen de communication, dans ce cas interspécifique. Que les expressions faciales soient aussi utilisées comme signal communicatif n'est pas une hypothèse récente puisque les humains, ainsi que d'autres primates, les utilisent couramment ; cependant, les études se sont souvent restreintes aux émotions « fondamentales » comme la colère, la peur, la joie, la tristesse.

Actuellement, l'observation des expressions faciales est de plus en plus utilisée pour la compréhension de la douleur chez les animaux. Une échelle de « grimace de douleur » a été établie chez la souris (*Mus musculus*) (la « mouse grimace scale », Figure 11, Langford *et al.*, 2010) afin de noter facilement la douleur de ces animaux utilisés en laboratoire (Leach *et al.*, 2012). Une meilleure connaissance des expressions de la peur et de la douleur est souhaitable pour une amélioration du bien-être animal, surtout pour les animaux d'élevage et de laboratoire (Descovich *et al.*, 2017).

Figure 11 : Echelle de grimace de douleur chez la souris (*Mus musculus*), (d'après Langford et al., 2010)

L'attribution d'une note finale avec cette échelle (chaque ligne est une Unité d'Action qui peut être non présente 0, modérée 1 ou sévère 2) permet de quantifier la douleur de la souris



L'interprétation des expressions faciales peut être un atout dans le contexte de la sécurité des humains interagissant avec les animaux. Une étude a démontré que les enfants de 4 à 6 ans ne savent pas interpréter les expressions de chiens, confondant une expression agressive avec un sourire. Cette malinterprétation peut être à l'origine de morsures par les chiens (Meints et al., 2010).

b. Perception des expressions humaines

Après avoir étudié comment décrypter et interpréter les expressions faciales des autres animaux, des chercheurs ont tenté de comprendre le phénomène inverse, c'est-à-dire si et comment les animaux peuvent à leur tour différencier les expressions faciales humaines. Les animaux domestiques sont les premières espèces considérées dans ces études parce qu'ils cohabitent depuis des millénaires avec l'humain via l'élevage et la domestication.

Les chiens reconnaissent des expressions humaines de colère et de joie, le sourire humain, et peuvent associer des sons humains correspondants (Nagasawa *et al.*, 2011 ; Albuquerque *et al.*, 2016). Cependant chez le chien il a aussi été démontré que la reconnaissance des expressions est plus performante pour des humains familiers, en général les propriétaires, par rapport à des humains inconnus (Merola *et al.*, 2014). Les chevaux différencient un visage humain en colère d'un visage content ou neutre, et à la vue d'une photographie d'humain en colère ils ne présentent pas uniquement un comportement d'évitement, mais également une augmentation de la fréquence cardiaque, ce qui peut être un signe physiologique de stress (Smith *et al.*, 2016). Chez la chèvre (*Capra hircus*), une préférence a été démontrée pour des expressions de joie par rapport à des expressions de colère (Nawroth *et al.*, 2018).

Les recherches actuelles prouvent que ces animaux domestiques ont bien les capacités cognitives pour apprécier des différences d'expressions faciales chez une autre espèce telle que l'être humain. L'association de l'expression à l'émotion liée chez l'humain peut questionner, est-ce de l'apprentissage par association ou une capacité innée des animaux domestiques ? La comparaison entre individus familiers et non familiers chez le chien pourrait faire penser que c'est plutôt de l'apprentissage (Merola *et al.*, 2014). Cela nécessiterait cependant une étude comparant des animaux domestiques n'ayant jamais cohabité avec des humains avec des animaux habitués à l'humain.

c) Primates non-humains

a. Un moyen de communication parmi d'autres

La communication est la transmission d'un signal communicatif d'un émetteur vers un receveur. Ce signal peut utiliser plusieurs canaux communicatifs, associés aux sens, via les canaux visuel, olfactif et auditif. Les primates utilisent essentiellement les canaux visuel et auditif (à l'exception de certains lémurins qui communiquent via des phéromones). Les principaux signaux de communication sont les expressions faciales, des gestes corporels et des vocalises (Parr *et al.*, 2016). Selon les espèces ces signaux peuvent être associés ou être plus ou moins complexes. Chez les primates non-humains les expressions faciales sont donc un moyen de communication développé, en plus d'être utilisées pour l'expression des émotions (Waller *et al.*, 2017). Les expressions faciales seront utilisées principalement dans des comportements agonistiques et affiliatifs.

Les FACS existant pour les primates non-humains sont celui des chimpanzés (ChimpFACS, Figure 12, Parr *et al.*, 2007), des orang-outans (OrangFACS, Caeiro *et al.*, 2013) et des hylobatidés (la famille des gibbons, GibbonFACS, (Waller *et al.*, 2012a). FACS pour les macaques a été créé en 2010 (Parr *et al.*, 2010) pour les macaques rhésus (*Macaca mulatta*) mais est également applicable aux macaques Berbères (Figure 13, Julle-Danière *et al.*, 2015).

Figure 12 : Illustration de ChimpFACS (d'après Parr *et al*, 2016)

Exemples de quelques expressions faciales de chimpanzé avec leurs noms anglais, créées avec le logiciel Poser, avec la combinaison des Unités d'Actions de Chimp FACS associées. La dernière ligne donne quelques UA simples. D'après Parr *et al*, 2016

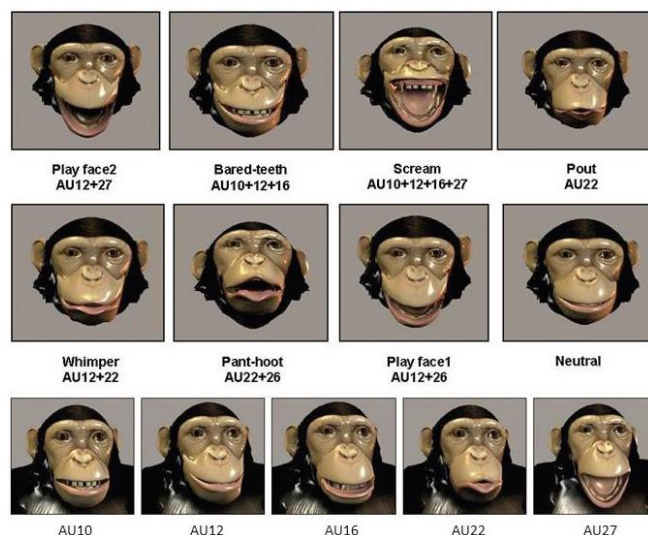
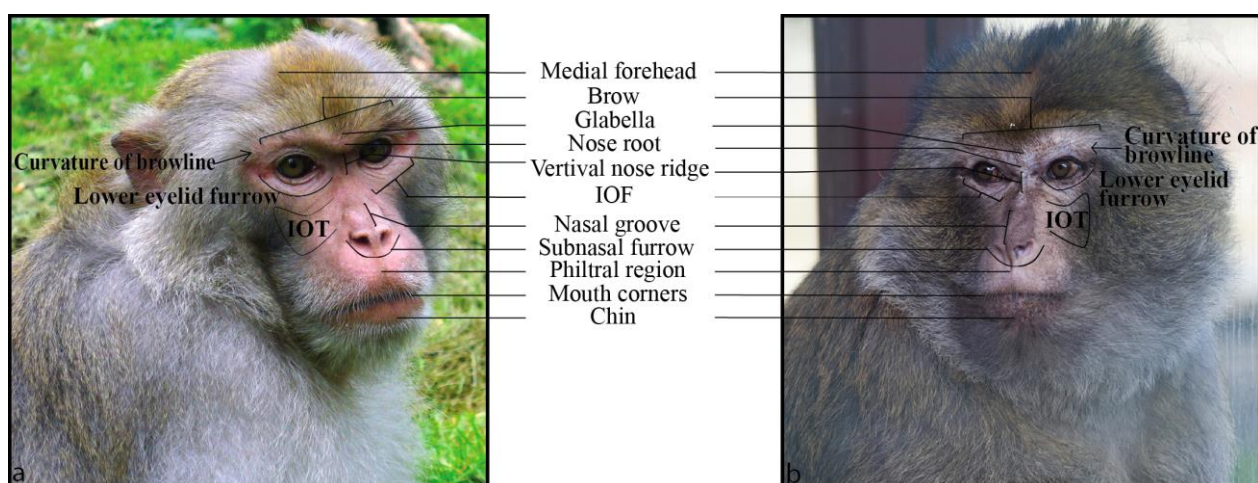


Figure 13 : Descriptifs des différentes zones faciales utilisées pour le MaqFACS, chez le macaque Rhésus (a) et le macaque Berbère (b), (d'après Julle-Danière *et al.*, 2015)



b. La perception humaine : erreurs de l'anthropomorphisme

Comme beaucoup d'autres études sur les primates non-humains, les premières recherches sur les expressions faciales visaient à trouver des ressemblances entre les moyens de communication des primates et le langage humain. Par exemple, l'expression appelée « play-face » (Figure 14), qui découle d'un relâchement des muscles faciaux avec une ouverture détendue de la bouche, est observée fréquemment dans beaucoup d'espèces de primates, surtout chez les jeunes, dans les phases de jeu. Cette expression faciale, souvent associée à des vocalises, a été rapprochée du

rire humain et il est effectivement associé au jeu chez la plupart des primates non-humains (Preuschoft, 1992 ; Parr *et al.*, 2016).

Figure 14 : « Play-face » chez un jeune chimpanzé lors d'un jeu (source : Google Image)



Cependant, d'autres expressions faciales qui peuvent ressembler à des expressions humaines n'ont pas la même signification dans la communication d'autres espèces. L'interprétation inappropriée des comportements animaux est souvent attribuable à l'anthropomorphisme. Ce phénomène est d'autant plus important avec les primates non-humains de par nos ressemblances physiques. Le sourire est couramment mal interprété chez les primates, il est considéré comme un signe de contentement alors que c'est le plus souvent une expression de stress ou de soumission (Figure 17).

Un exemple marquant est la photographie d'Ham le chimpanzé, le jeune chimpanzé envoyé par la NASA dans l'espace en 1961. Le vol de Ham a duré 16 minutes et lorsqu'il a été récupéré par l'équipe de la NASA, une pomme lui a été donnée en récompense, qu'il a récupérée en arborant un large sourire (Figure 15). Ce sourire a été décrit dans tous les journaux comme un signe que le vol s'était très bien passé, certains ont même parlé de « fierté » du chimpanzé d'avoir effectué ce premier vol. Pourtant cette expression du chimpanzé est une manifestation de peur, la primatologue Jane Goodall a ensuite commenté les images du vol et de l'arrivée : « Je n'ai jamais vu une telle terreur sur le visage d'un chimpanzé » (propos traduit de l'anglais, recueillis par Nicholls, 2013 (Alrich, 2015)).

Figure 15 : Le « sourire » de Ham le chimpanzé de la NASA (source : Google Image)



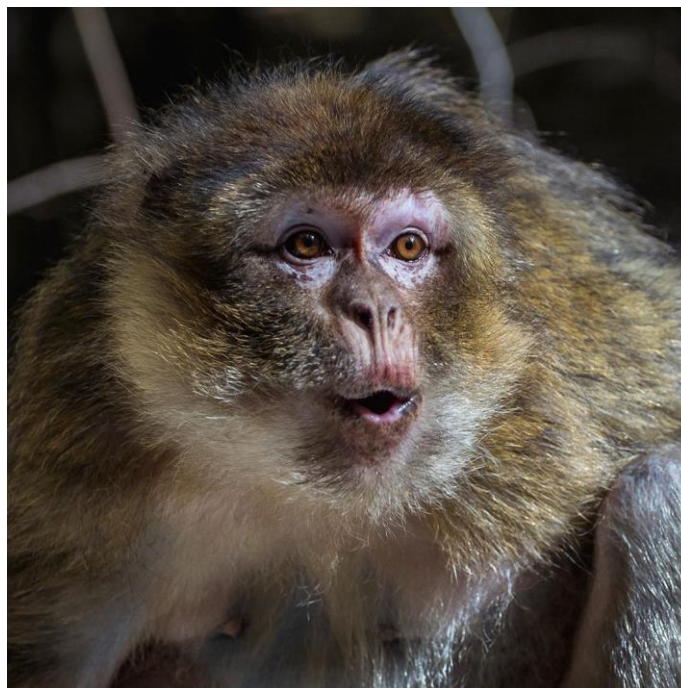
L'expression qui nous intéresse tout particulièrement dans notre étude expérimentale est également l'exemple d'une mauvaise interprétation de la part des humains. La mimique « bouche en O » ou « Open-mouth » est un comportement agonistique agressif, c'est un signe de menace (Figure 16). Pourtant une étude a montré que dans un groupe de personnes non familières avec l'espèce des macaques Berbères, seulement 39% des personnes reconnaissaient que « l'open-mouth » est une expression agressive, le reste des participants l'ont confondue avec une expression de stress, amicale ou neutre (Maréchal *et al.*, 2017).

c. Expressions faciales du macaque Berbère

Nous présentons ici les principales expressions faciales avec leur signification dans le répertoire comportemental des macaques Berbères. Certaines expressions semblent difficiles à différencier parce que les photographies ne rendent pas les mouvements et la rapidité d'exécution de la mimique.

L'« **open-mouth** » ou « bouche en O » est une expression de menace. Les arcades sourcilières se relèvent rapidement, la bouche forme un rond, les dents restent cachées par les lèvres (Figure 16). En général la tête est portée en avant, parfois avec le buste (comportement « lunge ») (Preuschoft, 2000).

Figure 16 : « Open-mouth » d'une femelle adulte (Malah) de TDS (photographie d'Anthony Prosper)



Le « **teethchattering** » est un rapide claquement de dents avec les lèvres retroussées (Figure 6). Il peut être interprété comme un comportement affiliatif (d'adultes vers les juvéniles par exemple) mais également comme un appel d'apaisement et de soumission en cas de conflit (Wiper et Semple, 2007).

Le « **lip-smacking** » est souvent confondu avec le teethchattering parce qu'il a les mêmes significations (apaisement, rapprochement) mais ce ne sont pas les dents qui claquent mais juste les lèvres rapidement, la mâchoire entrouverte (Kuester *et al.*, 1998).

Le « **bared-teeth** » est l'expression faciale semblable au sourire (sans le plissement du coin des yeux, Figure 17). Chez les macaques Berbères c'est un signe de soumission (Preuschoft, 1992).

Figure 17 : « Bared-teeth » d'un macaque Berbère à Gibraltar (photographie de Brian Gomila)



La « **scream face** » est l'ouverture rapide de la bouche, les dents sont bien apparentes, elle peut s'accompagner d'un cri mais peut rester silencieuse (Figure 18). C'est une expression agressive qui peut déclencher une charge et sert aussi à appeler des alliés.

Figure 18 : « Scream-face » d'un macaque Berbère à Gibraltar (photographie de Brian Gomila)



Le **baïllement** est un comportement fréquent qui peut avoir plusieurs significations : la fatigue comme chez l'humain, le stress ou l'intimidation (les mâles macaques montrent ainsi leurs canines : Figure 19, Hadidian, 1980 ; Darwin, 1872).

Figure 19 : Bâillement d'un macaque Berbère (photographie de JF Serot)



Afin de mieux comprendre les enjeux pour la sauvegarde des macaques de notre étude sur les expressions faciales nous présenterons dans la partie 3 des bénéfices et des inconvénients du tourisme de la faune sauvage auxquels sont confrontés une grande partie des populations sauvages de macaques.

3. Faune sauvage et tourisme

a) Évolution du tourisme de faune sauvage et des parcs zoologiques

a. Tourisme de la faune sauvage

Le tourisme d'observation de la faune sauvage, en anglais « Wildlife tourism », également appelé écotourisme, est un phénomène en pleine expansion. Les études s'intéressant à son impact sont récentes, datant de la fin des années 1990 et du début des années 2000, et d'après celles-ci ce tourisme est en augmentation constante (Newsome *et al.*, 2005). Pour les primates l'écotourisme augmente de 6 à 20% chaque année (Russon et Wallis, 2014).

Plusieurs raisons expliquent cette augmentation : l'augmentation globale du tourisme (avec l'augmentation de vols long-courriers et la diminution de leurs prix, l'augmentation du pouvoir d'achat des classes moyennes dans les pays occidentaux et l'augmentation des temps de congés), une plus grande sensibilité à la nature due à un éloignement de celle-ci dans la vie quotidienne et surtout à un effet médiatique notamment via les documentaires télévisés.

Le tourisme d'observation de la faune sauvage est essentiellement porté sur des animaux emblématiques, des grands vertébrés, pour leur taille, leur dangerosité, ou au contraire pour leur aspect attachant et enfin, dans le cas des primates, pour leur ressemblance avec l'humain. Les touristes peuvent être aussi bien des personnes à la recherche d'un tourisme durable que des groupes de safaris de luxe. Il peut y avoir une réelle passion pour les animaux et un fort intérêt scientifique ou juste l'envie de prendre quelques photographies marquantes.

b. Parcs zoologiques

Bien que les parcs zoologiques aient été critiqués dans la dernière décennie, surtout dans un souci de respect du bien-être animal, le nombre de zoos et leur fréquentation ne diminue pas, voire augmente. Actuellement l'EAZA (European Association of Zoos and Aquaria) compte 410 membres en Europe et au Moyen-Orient et l'AZA (Association of Zoos and Aquariums) en compte 236, principalement situés en Amérique du Nord.

Les parcs zoologiques ont progressivement fait disparaître les cages au bénéfice de grands enclos séparés du public par des vitres ou des zones d'eau (îlots). Les zoos mettent en valeur leur rôle de conservation des espèces en voie de disparition ainsi que de sensibilisation du public sur les risques qui menacent la faune. En France, le zoo est une activité qui reste très populaire, essentiellement pour les familles. En 2017 il y aurait eu par exemple environ 1,5 millions de visiteurs au ZooParc de Beauval (Zoonaute, 2019).

b) Bénéfices

Dans le cas du tourisme de la faune sauvage et des zoos, se dégagent des bénéfices tant pour les humains, les touristes ou visiteurs que pour les animaux.

a. Économiques

Le tourisme est connu pour être avant tout un apport conséquent d'argent à des entreprises de tourisme, mais également aux populations locales. Dans le cadre de l'écotourisme, une attention particulière est portée à ce que les revenus du tourisme reviennent en priorité à des populations locales (qui peuvent par exemple travailler comme guides) et qui peuvent servir en partie à soutenir les efforts de conservation de la faune (Ormsby et Mannle, 2006). Parfois le tourisme est la première source de revenu d'une région ou d'une ville, comme la ville de Churchill au Canada connue pour être l'un des rares endroits où il est encore possible d'observer des ours polaires (*Ursus maritimus*). Au Rwanda, comme en Uganda ou en République Démocratique du Congo, l'observation des gorilles des montagnes (*Gorilla beringei beringei*) a bénéficié à la préservation de cette espèce en danger critique d'extinction (Maekawa *et al.*, 2013 ; Plumptre *et al.*, 2018).

De même, les zoos créent des emplois et reversent une partie des revenus à des associations de conservation *in situ*, tout en garantissant également le maintien d'une certaine diversité génétique des espèces qu'ils accueillent (Lecturer et Booth, 2003). Les zoos peuvent être aussi des lieux de recherche, en collaboration avec des universités (Fernandez et Timberlake, 2008).

b. Sensibilisation

Le deuxième point positif des parcs zoologiques et du tourisme pour la conservation de la faune sauvage est la sensibilisation du public (Lecturer et Booth, 2003 ; Ormsby et Mannle, 2006). De plus en plus de zoos mettent en place des animations ou des infographies qui donnent des informations sur l'animal dans son environnement sauvage mais également sur le nombre d'individus estimés en liberté, leur statut UICN et les causes de la diminution de leur population (déforestation, braconnage, *etc*). Les guides touristiques ont également ce rôle de sensibilisation.

c) Inconvénients

Cependant ces bénéfices sont de plus en plus remis en cause. La durabilité de ces systèmes, le terme même d'écotourisme font débat. Le tourisme d'observation de la faune sauvage peut modifier l'habitat et le comportement des animaux, ainsi qu'être une source de pollution (Dawson *et al.*, 2010).

Nous allons dans cette partie nous limiter aux inconvénients majeurs connus mis en cause dans le tourisme d'observation des primates afin d'expliquer les motivations de l'étude expérimentale sur les macaques Berbères.

a. Risques zoonotiques

Le premier risque causé par le rapprochement physique avec d'autres primates est la transmission de zoonoses. Ce risque est plus important entre primates qu'avec d'autres espèces animales, en raison des ressemblances anatomiques, physiologiques et génétiques de ces espèces, et ceci surtout entre grands singes (gorilles, chimpanzés, orang-outans et humains). Parmi les maladies transmissibles des primates non-humains à l'homme nous trouvons l'herpesvirus B, grave pour l'homme, la rage, l'hépatite A, le virus Ebola, l'Influenza, la fièvre jaune, la tuberculose, le paludisme ou la rougeole (Renquist et Whitney, 1987 ; Nel, 2011).

Certaines de ces zoonoses sont transmissibles par voie aérienne ou via des vecteurs arthropodes, d'où la possibilité d'une transmission entre touristes et primates même en absence de contact physique entre les deux espèces. Il est rare que des humains soient affectés par ces zoonoses dans des zones fortement touristiques ou dans des zoos. Dans les zoos, les animaux sont contrôlés pour les zoonoses et subissent des quarantaines avant de rencontrer d'autres animaux ou d'être proches des humains. Les zones fortement touristiques qui présentent des animaux fermeraient vite l'accès aux touristes si un cas de zoonose était dévoilé chez un touriste, l'animal malade serait rapidement éloigné, soigné ou euthanasié.

En revanche, les risques pour les animaux ont longtemps été peu étudiés. Pourtant, chez des populations de gorilles des montagnes, dans les parcs où l'écotourisme a relancé l'économie locale et protégé leurs forêts, plusieurs cas de maladies respiratoires ont été étudiés et imputés à un virus humain rapporté par des touristes (Palacios *et al.*, 2011). Malgré le port de masques lors de l'observation des gorilles, la fréquence des cas de maladies respiratoires a continué à augmenter.

La préoccupation majeure entre humains et macaques est l'herpesvirus B, responsable de 70% de mortalité chez les humains infectés. Ce virus est souvent inapparent chez les macaques et la prévalence de ce virus en milieu sauvage n'est pas connue mais il est considéré supérieur à 80% chez les macaques en captivité. La transmission entre le macaque et l'humain se fait généralement suite à une griffure ou une morsure. Il entraîne chez l'humain une méningoencéphalite mortelle (Engel *et al.*, 2002 ; Huff et Barry, 2003 ; Nel, 2011).

b. Sécurité des touristes

Le deuxième risque pour les humains est l'attaque directe par les primates non-humains lors de leur observation. Les attaques par les grands singes sont très rares et sont rapportées

essentiellement lors de conflits avec des populations locales ou lors de chasses (McLennan et Hockings, 2016). Il est nécessaire que le rapprochement de touristes avec ces animaux soit très contrôlé car leur taille et leur force leur permettraient de tuer un humain.

Les macaques, plus petits, sont moins perçus comme des animaux dangereux et ceci pousse les personnes à s'approcher à quelques mètres, parfois sans contrôle de guides. Des touristes souhaitent s'approcher toujours plus près pour faire des photographies. De tels comportements peuvent être perçus comme des agressions par les macaques et entraînent des agressions directes, des morsures, des coups, des griffures, parfois par plusieurs macaques à la fois. En plus de la gravité de ces attaques, les morsures et les griffures sont des moyens de transmission de zoonoses (Fuentes, 2006).

Le macaque Berbère, considéré comme une espèce de macaques peu agressive, est cependant responsable de plusieurs attaques de touristes, notamment sur le rocher de Gibraltar où la densité de touristes venus pour les observer est très forte et où ils sont habitués à la présence humaine (Fa, 1992). John E. Fa a prouvé que le nombre de morsures augmentait avec le nombre de touristes et que la probabilité de se faire mordre était inversement proportionnelle avec l'âge du touriste (Fa, 1992).

c. Le nourrissage

La possibilité de nourrir les animaux sauvages dans les zones de tourisme ou dans les zoos est de plus en plus critiquée. Pourtant il existe encore plusieurs parcs qui permettent le nourrissage des animaux, par exemple les parcs « La Montagne des singes » située dans le Bas-Rhin et « La forêt des singes » de Rocamadour, offrent des pop-corns aux visiteurs à l'entrée de l'enclos d'immersion. Même lorsqu'il est interdit de nourrir les animaux, il est fréquent de voir des touristes qui ramènent de la nourriture pour faciliter le rapprochement aux animaux. Parfois ce sont les guides qui fournissent de la nourriture. Cette méthode permet facilement d'attirer les animaux, de progressivement les habituer à l'humain. Elle satisfait généralement les touristes qui cherchent la proximité voire le contact physique avec l'animal.

Pourtant le nourrissage est une source de plusieurs problèmes, autant pour les animaux que pour l'humain. Pour les touristes le fait d'alimenter les animaux augmente le risque d'attaques. Ces derniers deviennent plus agressifs envers l'humain et entre eux car l'aliment est une source de compétition (Zhao et Deng, 1992). Le risque de morsure par des macaques est plus élevé lorsqu'il y a de la nourriture distribuée (Fa, 1992). Dans le temple Uluwatu, à Bali (Indonésie), les macaques crabiers (*Macaca fascicularis*) ont appris à voler des objets de valeur qu'ils rendent, parfois, à leurs propriétaires uniquement en échange d'une « rançon » alimentaire (Brotcorne *et al.*, 2017).

Le nourrissage par les humains modifie les comportements naturels des primates, ceux-ci préfèrent en général la nourriture humaine à celle qu'ils se procurent dans la nature (Koirala *et al.*, 2017). Lorsque de la nourriture est facilement disponible, ils passeront moins de temps à fourrager qu'en milieu naturel (Saj *et al.*, 1999 ; Alami *et al.*, 2012). Il peut également y avoir des modifications des comportements dans les groupes sociaux, l'arrivée des touristes déséquilibrant les hiérarchies établies en créant plus de conflits par rapport à la nourriture (Southwick *et al.*, 1976).

Le dernier point négatif de l'alimentation artificielle des animaux est l'apparition de problèmes de santé liés au nourrissage. Notre nourriture est particulièrement riche et non adaptée au régime alimentaire des autres primates. Ceci entraîne du surpoids, voire de l'obésité, et probablement d'autres problèmes de santé non visibles sans analyses précises. Chez les macaques Berbères il a été prouvé que des individus d'un groupe habitué au tourisme étaient plus gros, avaient une fourrure moins saine et plus d'endoparasites que deux groupes provenant de zones non touristiques (Borg *et al.*, 2014). Un macaque crabier (*Macaca fascicularis*), est devenu célèbre en Thaïlande pour son obésité due à l'alimentation jetée par les touristes (Figure 20).

Figure 20 : Photographie d'Uncle Fatty (source : Viral Press)

Un macaque crabier, surnommé Uncle Fatty, devenu célèbre sur les réseaux sociaux pour son obésité suite à l'ingestion de la nourriture jetée par des touristes à Bangkok, en Thaïlande.



d. Bien-être des animaux

Nous avons vu comment le nourrissage pouvait atteindre la santé mais également modifier les comportements des primates. Il entraîne donc une diminution du bien-être car l'expression de comportements naturels et la bonne santé font partie des critères garantissant un état de bien-être.

D'autres facteurs dus à la présence de touristes peuvent être des sources de diminution du bien-être des primates, mise en avant par des signaux de stress ou par le changement de comportements habituels. Ces facteurs sont la densité de touristes, le bruit produit et certains

comportements des humains. Par exemple, une étude sur le singe Hurleur du Guatemala (*Alouatta pigra*) a prouvé qu'en présence de touristes les singes restaient plus haut dans la canopée (Brandon *et al.*, 2005).

Plusieurs études ont été menées sur les relations entre macaques et humains, principalement sur les comportements agressifs entre les deux espèces et le stress des macaques. Il en ressort que les humains sont le plus souvent à l'origine d'interactions agressives (Fa, 1992b ; Hsu *et al.*, 2009). Chez le macaque du Tibet (*Macaca thibetana*), il a été prouvé que l'augmentation du bruit produit par les touristes ainsi que certains comportements (comme pointer du doigt, frapper des objets ou faire des bruits de bouche ou avec les mains afin d'attirer l'attention) augmentaient les comportements de menace émis par les macaques (McCarthy *et al.*, 2009 ; Ruesto *et al.*, 2010). Les comportements brusques et bruyants sont considérés comme des sources de stress pour ces animaux.

Chez les macaques Berbères, les niveaux de stress comportementaux et physiologiques ont été mis en relation avec les interactions avec des touristes au parc national d'Ifrane au Maroc. La présence des touristes et leurs interactions avec les macaques augmenteraient les comportements auto-dirigés, comme le grattage, qui sont considérés comme des signes de stress chez les primates (Troisi, 2002). Tandis que les interactions agressives (lancer d'objets, gestes brusques) augmenteraient également les signes physiologiques du stress, dans ce cas la concentration des glucocorticoïdes fécaux (Maréchal *et al.*, 2011).

Dans les zoos aussi le bien-être des animaux peut être compromis, tout d'abord à cause de l'espace réduit et des différences avec le milieu naturel (Hosey, 2005). Chez les primates la composition de groupes sociaux est également un point délicat car une structure sociale non adaptée peut entraîner des tensions excessives et augmenter le stress (Hornshaw, 1984). Il existe un effet de stress dû aux visiteurs, démontré chez les gorilles (Carder et Semple, 2008) et chez des macaques japonais (*Macaca fuscata*) (Woods *et al.*, 2019).

L'étude expérimentale de cette thèse cherche plus précisément un lien entre une communication inappropriée via des expressions faciales et le stress des animaux en captivité ou en zones touristiques.

Deuxième partie : étude expérimentale

1. Objectifs

Le macaque Berbère a été l'objet de plusieurs études portant sur les interactions agressives entre touristes et faune sauvage, en particulier parce que cette espèce est une attraction touristique importante, particulièrement à Gibraltar et dans le Moyen-Atlas (Maroc). Ses expressions faciales peuvent être mal interprétées par l'humain, ce qui représente un risque pour la sécurité des touristes.

Cette mauvaise interprétation, notamment de l'expression « Open-mouth », est probablement due à de l'anthropomorphisme. Les visiteurs confondent la mimique OM avec un baiser et ne perçoivent pas la menace. L'anthropomorphisme est aussi responsable dans le cas des macaques d'une minimisation du risque lors d'interactions, car ils sont considérés comme « petits, mignons », et ne paraissent pas très dangereux. Pourtant l'attaque d'un macaque peut provoquer de graves lésions et transmettre des zoonoses.

Aux risques pour les visiteurs s'ajoutent bien sûr les risques pour les macaques car la présence humaine peut augmenter leur stress. Certains comportements des visiteurs, apparemment inoffensifs, peuvent être perçus comme des agressions.

Le macaque Berbère est actuellement en danger d'extinction et les zoos et zones touristiques semblent pouvoir contribuer à sa sauvegarde. Il convient cependant d'essayer de diminuer les inconvénients dus aux rapprochements des humains, afin de ne garder que les bénéfices et assurer la sécurité et le bien-être des deux espèces.

Les objectifs de cette étude sont ainsi de :

- quantifier et qualifier des comportements humains qui représenteraient un stress ou une agression pour les macaques ;
- chercher une différence de comportements selon l'âge et le genre des visiteurs (enfants/adultes, homme/femme) ;
- comprendre si et comment les macaques réagissent à des imitations de leur expression faciale OM à l'aide d'un protocole expérimental ;

- étudier une différence de réaction selon le groupe, le rang hiérarchique, l'âge et le sexe des macaques.

Nos hypothèses initiales sont que les macaques sont stressés ou perçoivent comme des agressions les gestes brusques, les bruits forts, les imitations de leurs expressions faciales. Nous pensons également que les enfants auront plus de comportements perçus comme agressifs que les adultes. Les rangs hiérarchiques, l'âge et le sexe pourraient modifier les réponses à des agressions car certains individus répondront avec des comportements de soumission et de stress tandis que d'autres répondront avec des comportements agressifs.

Nous avons également, à la demande du zoo, approfondi l'étude des rangs hiérarchiques des macaques de l'enclos intra et intergroupes.

Ce travail est issu d'un stage de Master 2 en Écophysiologie, Écologie et Éthologie de l'Université de Strasbourg.

2. Matériels et méthodes

Pour évaluer les réactions comportementales des macaques Berbères face aux expressions faciales des visiteurs, différentes méthodes, conduites en parallèle, ont été utilisées pour collecter les données ; la première est une collecte de données d'observation des comportements entre les macaques et le public du zoo et la deuxième est une expérience cognitive dans laquelle des images d'expressions faciales ont été présentées à des macaques et leurs réactions comportementales ont été filmées.

a) Dates et site d'étude

L'organisation du travail effectué est résumée dans le Tableau 1.

Tableau 1 : Organisation du travail pendant la durée de l'étude

Date	14/01/19 au 24/01/19	28/01/19 au 22/02/19	25/02/19 au 18/04/19	25/04/19 au 04/06/19
Activité	Préparation du matériel et du protocole	Identification des macaques et entraînement aux expériences et à la collecte de données comportementales	Collecte de données (focaux et <i>ad libitum</i>) et expériences cognitives	Analyse des vidéos, analyse statistique des résultats et rédaction du mémoire de Master 2
Lieu	University of Lincoln	Terre de singes	Terre de singes	University of Lincoln

Le parc « Terre de singes » est un zoo situé à Lumigny-Nesles-Ormeaux (Seine-et-Marne) qui a été ouvert au public en septembre 2016. Les macaques Berbères y sont présentés en semi-liberté dans un enclos d'immersion de 15 hectares. La population de macaques était initialement divisée en quatre groupes correspondants aux quatre zoos de provenance : le groupe α , composé de 11 mâles et originaire du zoo d'Apenheul (Pays-Bas), le groupe β , composé de 11 individus (6 mâles dont le plus jeune individu du parc né en mai 2018 et 5 femelles) provenant du zoo de Beauval (Loir-et-Cher), le groupe ϵ composé de 6 mâles et 2 femelles originaires du zoo d'Erfurt (Allemagne) et enfin le groupe μ composé de 6 mâles et 9 femelles venus du zoo de Montpellier (Hérault).

Tandis que les macaques des groupes α , β et ϵ sont nés en captivité dans des zoos, les macaques du groupe μ sont issus du trafic animal (Figure 8), leur passé est donc inconnu pour la plupart d'entre eux. Les macaques μ n'ont donc pas grandi en groupe d'individus apparentés, leur groupe a été formé au zoo à Montpellier ; ils peuvent avoir grandi en tant qu'animaux de compagnie avec des humains ou avoir été utilisés comme attraction touristique. Ainsi leurs comportements sociaux sont parfois différents de ceux des autres groupes de l'enclos, et au vu de leur passé, leur relation avec l'humain est souvent différente, certains individus étant craintifs tandis que d'autres cherchent le contact avec l'humain.

b) Considérations éthiques

Toutes les expériences avec des animaux doivent prendre en compte des considérations éthiques. Dans notre cas, aucune expérience invasive n'a eu lieu, il n'y a eu aucun contact physique avec les macaques et la distance minimale de sécurité obligatoire du zoo, d'un mètre, a été maintenue. La principale raison était la sécurité de l'expérimentatrice, mais également le bien-être des macaques qu'un rapprochement trop important pourrait stresser.

Deux problèmes éthiques possibles se présentaient : l'utilisation de récompenses alimentaires et la présentation d'images considérées agressives par les macaques. L'utilisation de récompense alimentaire afin d'attirer le macaque vers les images à regarder, pouvait entraîner des conflits entre les macaques et ainsi augmenter le stress des individus plus dominés. Nous avons donc décidé de ne pas utiliser de récompense alimentaire lors des premiers essais et le constat a été fait que les macaques regardaient les images même sans récompense, il a donc été décidé de procéder sans récompense alimentaire pour la suite de l'expérimentation. Cependant les expérimentations ont parfois été faites près des lieux de nourrissage. Le stress que pourrait déclencher la vision d'expression faciale aggressive a été réduit au maximum en ne montrant pas plus de deux images par jour par macaque et ce pendant un maximum de 5 minutes.

Les macaques n'ont jamais été forcés à participer à l'expérience, ils pouvaient participer et quitter l'expérience dès qu'ils le voulaient. Les conditions de l'enclos rendaient impossible l'isolement des macaques dans un endroit calme pour faire les expériences donc plusieurs paramètres n'ont pas pu être contrôlés tels que la présence d'autres macaques ou le passage de visiteurs. De plus l'article 11 de l'arrêté du 25 mars 2004 « fixant les règles générales de fonctionnement et les caractéristiques générales des installations des établissements zoologiques » avance que les animaux vivant en groupe ne doivent pas être tenus isolés sauf pour des raisons sanitaires ou de dangerosité.

Ces facteurs ont donc été pris en compte lors de l'analyse statistique. Les visiteurs considérés dans la collecte de données comportementales sont restés anonymes. Le protocole de ce stage a été approuvé par le comité d'éthique de l'Université de Lincoln (référence : 430).

c) Observations éthologiques : focaux et échantillonnage *ad libitum*

Deux méthodes ont été utilisées pour les relevés comportementaux : des focaux (observations focalisées sur un seul individu à la fois) de 10 minutes trois fois par semaine sur 20 macaques et des relevés *ad libitum* (sur tous les individus en même temps) quotidiens c'est-à-dire que dès qu'un comportement survenait il était noté (Altmann, 1974). Ces relevés étaient compilés directement sur un fichier Excel grâce à une tablette Samsung Galaxy Tab S2 fournie par l'Université de Lincoln.

Le but de ces relevés était d'observer et noter les interactions entre macaques, afin d'en établir la hiérarchie, et également d'observer les interactions entre les visiteurs du zoo et les macaques, notamment en ce qui concerne les imitations d'expressions faciales et autres comportements humains qui pourraient déclencher des réponses comportementales de la part des macaques.

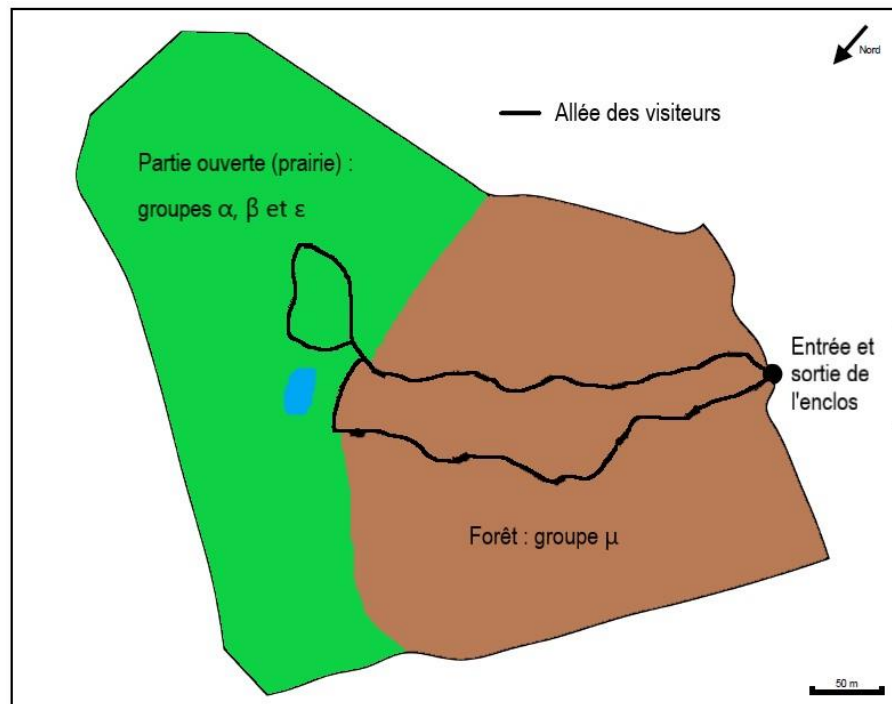
a. Choix des individus

L'enclos des macaques est ouvert au public pendant 4h45 chaque jour, il était donc impossible de réaliser 45 observations focales de 10 minutes, soit 7h30 par jour. Nous avons choisi de suivre 20 individus par jour, 10 individus du groupe μ , 5 mâles et 5 femelles, et 10 individus des trois autres groupes, 5 mâles et 5 femelles. Le choix de prendre un nombre plus important de macaques μ a été motivé par le fait que ce groupe se place dans une partie de l'enclos où il y a beaucoup de passage de visiteurs (Figure 21). Les macaques μ sont habitués à rester physiquement proches des humains, restant souvent assis sur les rambardes des allées où déambulent les visiteurs, ce qui correspond aux conditions rencontrées par les macaques habitués aux touristes au Maroc et à Gibraltar. De plus, leur passé en tant qu'animaux issus du trafic animal semble les rendre plus

réactifs aux comportements des humains. À l'intérieur des groupes, les 5 males et les 5 femelles ont été choisis aléatoirement.

Figure 21 : Schéma de l'enclos des macaques de Terre de Singes

La répartition des groupes de macaques n'est pas stricte mais les groupes α , β et ϵ restent principalement dans la partie verte et les μ dans la partie marron. Schéma modifié à partir du schéma de Quentin Gallot, rapport de Master non publié, 2017.



Le protocole de la recherche prévoyait en premier lieu la reconnaissance de tous les macaques de l'enclos. Les caractéristiques de cette reconnaissance reposent sur la taille, la couleur du pelage, la présence de signes dermatologiques comme des cicatrices, des grains de beauté et pour les groupes β et ϵ des points de tatouages. Les noms ainsi que les groupes, le sexe et l'âge des macaques de l'enclos se trouvent dans le Tableau 2, dont la dernière colonne représente le type de collecte de données à laquelle ils ont participé. Tous les visiteurs pouvaient être pris en compte, seuls leur genre et leur catégorie d'âge (enfant/adulte) étaient notés. Les individus rentrant dans la catégorie « enfant » étaient ceux mesurant jusqu'à 1,20 m.

Tableau 2 : Caractéristiques des macaques de l'enclos et collectes de données correspondantes

Nom	Groupe	Age (en années)	Sexe	Experiences (Cog = Cognitive, Foc = Focaux, Adlib = <i>Ad libitum</i>)
Malah (Figures 8 et 16)	μ	10	F	Foc + Adlib
Nina	μ	14	F	Foc + Adlib + Cog
Nissa	μ	10	F	Adlib + Cog
Dades	μ	16	M	Foc + Adlib
Noun	μ	11	M	Foc + Adlib + Cog
Jeenie	μ	16	F	Foc + Adlib + Cog
Oued	μ	15	M	Foc + Adlib + Cog
Touareg	μ	15	M	Foc + Adlib + Cog
Sly	μ	14	M	Adlib + Cog
Herma	μ	15	F	Adlib + Cog
Zouabi	μ	22	F	Adlib + Cog
Beja	μ	28	F	Adlib + Cog
Sebou	μ	14	M	Foc + Adlib + Cog
Souara	μ	16	F	Foc + Adlib + Cog
Ouargha (Figure 8)	μ	16	F	Foc + Adlib + Cog
Atlas (Figure 2)	α	18	M	Foc + Adlib + Cog
Sidi	α	17	M	Adlib + Cog
Adrar	α	11	M	Adlib + Cog
Aures	α	8	M	Adlib + Cog
Rif	α	7	M	Adlib + Cog
Zaccar	α	7	M	Adlib
Tinouite	α	6	M	Adlib + Cog
Jebel	α	5	M	Adlib + Cog
Eureka	α	5	M	Foc + Adlib + Cog

Thaletat	α	5	M	Adlib + Cog
Chambi	α	5	M	Adlib + Cog
Lewis	ε	9	M	Adlib + Cog
Pia	ε	5	F	Adlib + Cog
Lars	ε	9	M	Foc + Adlib + Cog
Malte	ε	8	M	Adlib + Cog
Mezzi	ε	7	M	Adlib + Cog
Nori	ε	6	F	Foc + Adlib + Cog
Lukas	ε	9	M	Adlib + Cog
Lutz	ε	9	M	Adlib
César (Figure 1)	β	6	M	Foc + Adlib + Cog
Flingueur	β	13	M	Adlib
Cortex	β	13	M	Adlib + Cog
Minus	β	11	M	Adlib + Cog
Keta	β	8	F	Foc + Adlib + Cog
Milie	β	6	F	Foc + Adlib + Cog
Mika	β	9	M	Foc + Adlib + Cog
Pulco (Figures 3, 5 et 6)	β	1	M	Adlib + Cog
Bellen	β	5	F	Adlib + Cog
Aurel (Figure 3)	β	7	F	Foc + Adlib + Cog
Titi	β	7	F	Foc + Adlib + Cog

b. Méthode d'échantillonnage et éthogramme utilisé

Les focaux duraient 10 minutes par animal, une fois par jour pour les 20 individus, de 10h30 à 17h00, 473 focaux au total ont été réalisés, soit $23,65 \pm 0,18$ focaux par individu. Les comportements notés sont les comportements de communication avec d'autres macaques ou avec des humains. Ces comportements pouvaient être reçus ou émis par le macaque observé au cours du focal, l'émetteur et le destinataire des comportements étaient notés. Le grattage a également été pris en note, en tant que signe de stress (Troisi, 2002). L'éthogramme complet est présenté

dans le Tableau 3. L'échantillonnage *ad libitum* prenait en compte les mêmes comportements que pour les focaux et tous les individus de l'enclos ont été pris en compte.

Tableau 3 : Ethogramme utilisé pour les observations d'interactions entre deux macaques et entre un visiteur et un macaque

Catégorie	Nom	Description
Comportements de macaques		
	Supplantation	Un individu 1 déplace un individu 2 en arrivant près de lui. L'individu 2 "laisse sa place" à l'individu 1.
Agressions inter et intraspécifiques	« Scream face »	Mimique de menace qui précède généralement une charge ou un cri de ralliement envers d'autres macaques. La bouche est grande ouverte, les dents apparentes, l'arcade sourcilière est remontée.
	« Open mouth »	Mimique de menace silencieuse, les lèvres forment un rond avec la bouche, les dents sont cachées par les lèvres, et l'arcade sourcilière est remontée. Souvent la tête est portée vers l'avant parfois avec le haut du corps ("lunge").
	« Lunge »	Mouvement rapide soit uniquement de la tête qui va de l'avant soit de la tête et du corps avec le buste qui est porté vers l'avant de manière brusque.
	Autres agressions	Charge, course, frappe du sol, contact physique agressif (morsure, griffure, coup)
Soumissions intraspécifiques	Bared-teeth	Expression faciale ressemblant un sourire, les lèvres sont retroussées mais la bouche reste fermée ; chez les humains cette expression est un sourire lorsque les muscles latéraux des yeux sont contractés ("sourire de Duchenne").
	Fuite	Fuite rapide suite à un événement agressif.
	Autre comportement de soumission	Un macaque montre sa région ano-génitale ou se couche ventre à terre.
Comportements auto-dirigés des macaques		
Stress	Grattage	Le macaque gratte une partie de son corps avec un de ses membres.
	Stéréotypie	Comportement répété non présent dans le répertoire comportemental naturel de l'animal. Stéréotypies de privation : Mordillement, épouillage auto-dirigé excessif, gestes brusques anormaux.

Comportements humains		
Agression interspécifiques	« Open mouth »	Bouche en rond vers le macaque
	« Lunge »	Mouvement rapide soit uniquement de la tête qui va de l'avant soit de la tête et du corps avec le buste qui est porté vers l'avant de manière brusque.
	Autres agressions	Près d'un macaque (<5 m) : gestes brusques, frappe d'un objet, gesticulations variées, cris, tentatives de caresses, course, fixation soutenue du regard, mouvement avec un bâton.
Non agressif	Pointer du doigt	Un visiteur pointe du doigt doucement un macaque à moins de 5 mètres.
	Photo	Un visiteur prend une photographie du macaque à moins de 5 mètres.
	Parler	Un visiteur appelle ou parle au macaque.
	Saluer	Un visiteur agite sa main pour saluer le macaque

d) Expérience cognitive : réaction face à des images d'expressions faciales

Les 45 individus de l'enclos ont été testés pour cette expérience. Leurs caractéristiques sont rappelées dans le Tableau 2.

a. Choix et préparation des stimuli

Les stimuli pour l'expérience cognitive étaient des photographies de deux macaques, l'un faisant la mimique OM, l'autre neutre et d'un humain imitant ces deux expressions. L'anatomie musculaire faciale étant plutôt préservée au sein de l'ordre des primates, les humains peuvent imiter grossièrement les expressions faciales d'autres primates tels que les macaques. Pour les stimuli d'humains, une série de photographies d'imitations a été réalisée sur 5 personnes. Les photographies ont été prises avec un appareil Canon SX540 HS PowerShot. Grâce à l'aide de Jérôme Micheletta et Églantine Julle-Danière de l'Université de Portsmouth, les photographies ont été codées avec les Unités d'Actions du maqFACS (Parr *et al.*, 2010 ; Julle-Danière *et al.*, 2015).

Aucune photo n'imitait parfaitement l'expression des macaques Berbères, notamment pour des différences dans le regard et le haussement des sourcils, mais nous avons décidé de garder l'individu qui était le plus ressemblant puisque l'étude a un but de compréhension des relations entre les touristes et les macaques et la plupart des touristes ne sont de toute façon pas capables d'imiter à la perfection les macaques. Pour l'expression qui nous intéresse qui est la « bouche-en-

rond », « OM », les imitations des humains vont se porter essentiellement sur la bouche et non pas sur le haussement de l'arcade sourcilière qui lui est toujours associée chez les macaques.

Pour les stimuli de macaques, les images utilisées provenaient d'images personnelles de Brian Gomila ou d'images en libre accès sur Google Image. L'humain était photographié de face, les yeux regardant l'appareil et les images des macaques sélectionnées sont de face. Les photographies ont ensuite été retouchées avec le logiciel Adobe Photoshop (version 20) de manière à garder uniquement le visage, le cou et les épaules sur fond blanc et que la partie visible des habits des humains soit noire. Nous avons choisi de montrer des individus de sexe masculin car les mâles sont dominants dans la hiérarchie des macaques (Kuester *et al.*, 1998) et nous voulions ainsi éviter de diminuer les réponses envers les images si les macaques testés se sentaient dominants par rapport au macaque ou à l'humain de l'image, ce qui aurait été le cas avec des images de femelles pour des mâles testés.

Toutes les images sont au format A5 (148 × 210 mm), avec un ratio longueur : largeur de 4:3, centrées sur un fond blanc de format A4 (210 × 297 mm). Les stimuli après impression ont été plastifiés. Les quatre images présentées (Figure 22) seront nommées dans la suite HuNeu (homme neutre), HuOM (homme bouche-en-rond), MaNeu (macaque mâle neutre) et MaOM (macaque mâle bouche-en-rond). En légende des photographies nous avons également intégré les UA du maqFACS.

Figure 22 : Stimuli de l'expérience cognitive avec les Unités d'Actions de MaqFACS correspondantes



MaOM

UA1+2+8+18ii +25+26



MaNeu

UA0



HuOM

UA18+25+26



HuNeu

UA0

b. Présentation des stimuli

Le dispositif expérimental a consisté en une structure en bois fermée sur les côtés et ouverte sur le dessus et sur une face verticale (de dimensions L50xI30xH30 cm), dans laquelle une image du stimulus était bloquée entre deux plaques d'acrylique transparent de format A4 (Figure 23). Cette structure, que nous appellerons la « boîte », permet de limiter le champ de visibilité du stimulus et donc de placer plus précisément l'image devant un individu et savoir ensuite s'il regarde bien l'image. Elle empêche aussi à des individus qui ne seraient pas placés devant l'image de l'apercevoir. La boîte était déposée à environ 5 mètres de l'individu. Dès que l'image était visible par le macaque l'interaction était enregistrée grâce à une caméra GoPro Hero5 Session située à

un mètre de hauteur du sol, à un mètre derrière la boîte à l'opposé du macaque. Afin de ne pas interférer avec l'expérience, l'observateur devait être placé de biais et ne pas regarder les macaques de face. La visualisation de l'enregistrement de la GoPro était possible sur la tablette Samsung grâce à l'application pour Android GoPro. Le macaque restait en présence de l'image pendant au maximum 5 minutes mais il était libre de partir quand il voulait. Un macaque ne voyait pas plus de deux images par jour (4 individus sur 40 ont vu deux images le même jour, les 36 autres individus ont vu les 4 stimuli sur 4 jours différents). Avant de commencer les expériences avec les stimuli, les macaques ont été habitués à la boîte vide, puis avec des images d'objet (un dessin de vélo) ou de fruits (fraises et bananes), pendant 2 semaines. Les stimuli ont ensuite été présentés dans un ordre aléatoire et de manière à ce que les macaques voient des combinaisons différentes des 4 stimuli (21 combinaisons ont été montrées, 29 individus ont vu la même combinaison qu'au moins un autre individu).

Figure 23: Dispositif expérimental, la boîte (d'après Cyril Collet)

La boîte est placée à 5 m du macaque, ici le stimulus MaOM était présenté. Les réactions sont filmées avec une caméra GoPro.



c. Analyse des vidéos des réponses comportementales face aux stimuli

Les vidéos obtenues avec la GoPro sont de dimension 960x1280 avec une résolution vidéo 960p. L'analyse des vidéos a été faite grâce au logiciel BORIS (Friard et Gamba, 2016). Les paramètres mesurés dans chaque vidéo sont la durée passée dans la zone où le stimulus était considéré visible par le macaque, le nombre de comportements agressifs, de soumission ou de stress (l'éthogramme utilisé est précisé dans le Tableau 4) et la durée des regards vers le stimulus. Les résultats de cette analyse sont ensuite compilés dans un fichier Excel par le logiciel BORIS.

Tableau 4 : Ethogramme utilisé pour l'analyse sur le logiciel BORIS des vidéos des expériences cognitives

Comportement	Catégorie	Description
“Lunge”	Agression	Mouvement brusque de la tête, avec un haussement de l'arcade sourcilière, accompagné parfois d'un mouvement vers l'avant du buste.
Agressif		Un comportement agressif en direction du stimulus autre que ceux décrits dans la catégorie “agressif”
“Open-mouth”		Mimique de menace avec la bouche en rond, accompagnée d'un haussement de l'arcade sourcilière
“Scream face”		Mimique de menace, bouche grande ouverte et dents apparentes, suivie d'un cri
“Bared-teeth”	Soumission	Découvrement des dents comme dans un sourire par relèvement des lèvres mais dents serrées
“Teethchattering”		Claquement rapide des dents, lèvres retroussées
Reculé		Reculé en voyant le stimulus
Fuite		Fuit après la première vision du stimulus
“Crouch”		Se couche ventre au sol face au stimulus
Soumission		Autre comportement de soumission que ceux déjà cités dans la catégorie
Grattage	Stress	Grattage d'une partie du propre corps avec un des 4 membres
Regard soutenu	Neutre	Regard soutenu, d'une durée mesurable, vers le stimulus
Proximité / Close		Proche du stimulus, dans une zone où l'image est visible pour le magot. Le début de cet état se faisait dès que le magot avait vu l'image la première fois
Autre		Autre comportement

e) Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été faites grâce au logiciel R-Studio, avec la version de R.3.6.0 (R Core Team, 2018).

a. Interactions agressives entre les macaques et les visiteurs

La collecte des comportements par échantillonnage individuel focal et *ad libitum* nous a permis d'obtenir les comportements entre une dyade, que ce soit entre un visiteur et un macaque ou entre deux macaques. La direction de ces comportements, reçus ou émis, et leur catégorie, définie comme « agressif » ou « non agressif », ont également été notées. Les variables sont donc le nombre de comportements interactifs dans la durée d'une observation focale (10 minutes, car celui-ci se concentre sur un même macaque) ou lors d'un événement *ad libitum* (s'il y avait plus d'un comportement par minute et par le même individu, c'est le nombre de ces comportements dans une minute qui était comptabilisé). Ces données ne suivent pas une distribution normale et ne sont pas indépendantes (car répétées sur les mêmes 20 individus pour les observations focales), pour cela elles ont été comparées avec un test de Wilcoxon pour des variables appariées.

b. Détermination de la hiérarchie

Afin de savoir si des individus dominants étaient présents près des macaques testés dans l'expérience cognitive, les rangs hiérarchiques de chaque macaque ont été définis grâce à la méthode Elo-Rating (Neumann *et al.*, 2011). La présence d'un macaque dominant proche lors de l'expérience aurait pu augmenter des comportements de soumission et de stress de l'individu testé. La plupart des méthodes de détermination des rangs chez des animaux sociaux reposent sur des matrices contenant les nombres de conflits gagnés ou perdus dans une dyade. Elo-Rating utilise la succession des victoires ou des défaites dans le temps et attribue après chaque conflit une note à chacun des individus ; ces calculs ont au départ été inventés pour estimer le niveau de joueurs d'échecs. Cette méthode permet d'avoir un suivi dynamique du rang hiérarchique et aussi de rendre compte des changements de rang lors d'arrivée ou de départ d'individus. Elo-Rating est particulièrement adapté à notre étude parce que les quatre groupes de macaques sont en contact et une fusion entre les groupes α - β et ϵ semblait commencer lors de la collecte de données. Cette méthode permet également d'obtenir une valeur appelée Stabilité « S » qui rend compte de la stabilité des rangs hiérarchiques dans le temps, plus la valeur de S étant proche de 0 plus les rangs sont stables sur la durée étudiée.

Les données utilisées pour cette analyse sont l'ensemble des comportements de supplantations pour lesquels le « gagnant » et le « perdant » étaient sûrs, relevés pendant l'échantillonnage par focaux ou *ad libitum*. Nous avons calculé les notes Elo-rating en comparant

les femelles entre elles et les mâles entre eux à l'intérieur de chaque groupe, puis avec tous les individus de chaque groupe et enfin en réunissant des groupes.

c. Réponses comportementales face aux stimuli

Plusieurs tests statistiques ont permis d'analyser les réponses des macaques face aux stimuli (les quatre photographies présentées). Au total nous avons extrait 6 variables de l'analyse des 160 vidéos :

- « Close » : le temps pendant lequel le macaque reste dans une zone où il pourrait voir le stimulus (cette mesure commençait lorsque le macaque avait regardé une première fois le stimulus, durée appelée T) rapporté sur le temps pendant lequel le stimulus était présent (soit 5 minutes dans toutes les vidéos sauf dans deux vidéos à cause d'un problème de GoPro);
- « Regard » : le temps total de regard vers le stimulus, rapporté sur le temps passé dans la zone où le stimulus est visible (T) ;
- « Grattage » : le nombre de grattages sur la durée T ;
- « Soumission » : le nombre de comportements de soumission sur la durée T ;
- « Agressif » : le nombre de comportements agressifs sur la durée T ;
- « Agonistique » : le nombre de comportements agressifs et de soumission sur la durée T.

Un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) a été utilisé afin d'identifier les effets potentiels du stimulus et d'autres facteurs en plus du stimulus sur les comportements trouvés. Les tests du GLMM (Bolker *et al.*, 2009) nous permettent de trouver quels facteurs expliquent le mieux la réponse comportementale, le meilleur modèle, et comment ceux-ci peuvent la faire varier.

Les facteurs étudiés pour cette analyse sont :

- l'ordre d'apparition de l'image pour l'individu (un chiffre de 1 à 4), celui-ci nous indique s'il peut y avoir un effet d'habituation au dispositif expérimental ;
- le groupe de l'individu testé ;
- la présence d'un soigneur ou d'un macaque dominant par rapport au macaque testé, qui pourrait modifier la réponse face à un stimulus agressif ;
- la présence et le nombre d'autres macaques à proximité ;
- la présence de nourriture comme des fruits et des légumes distribués lors des nourrissages par les soigneurs ou des croquettes très appétentes ;
- la présence de visiteurs dans un périmètre de 10 mètres autour du macaque testé ;
- l'âge et le sexe de l'individu testé.

L'analyse a été conduite de deux manières : pour les comportements correspondant à des événements instantanés, c'est-à-dire les comportements agressifs, agonistiques, de soumission et le grattage, la variable correspondante est binomiale (0 : absence de comportement pendant la vidéo et 1 : présence du comportement pendant la vidéo). Ce choix a été motivé par le fait que ces variables contenaient beaucoup de valeurs nulles, ce qui violait les hypothèses d'un modèle linéaire ; nous avons donc choisi un modèle binomial. Pour ces comportements nous avons utilisé la fonction `glmer` du package R `lme4` (Bates *et al.*, 2019).

Pour les comportements correspondant à des états, donc à des durées dans les vidéos, et pour lesquels il y avait peu de valeurs nulles, c'est-à-dire « Regard » et « Close », nous avons réalisé une analyse gaussienne en utilisant la fonction « `lme` » du package R `nlme` (Pinheiro *et al.*, 2019). La méthode de recherche du meilleur modèle par « stepwise backward » GLMM a été utilisée : le meilleur modèle est celui ayant les valeurs de AIC et BIC plus faibles.

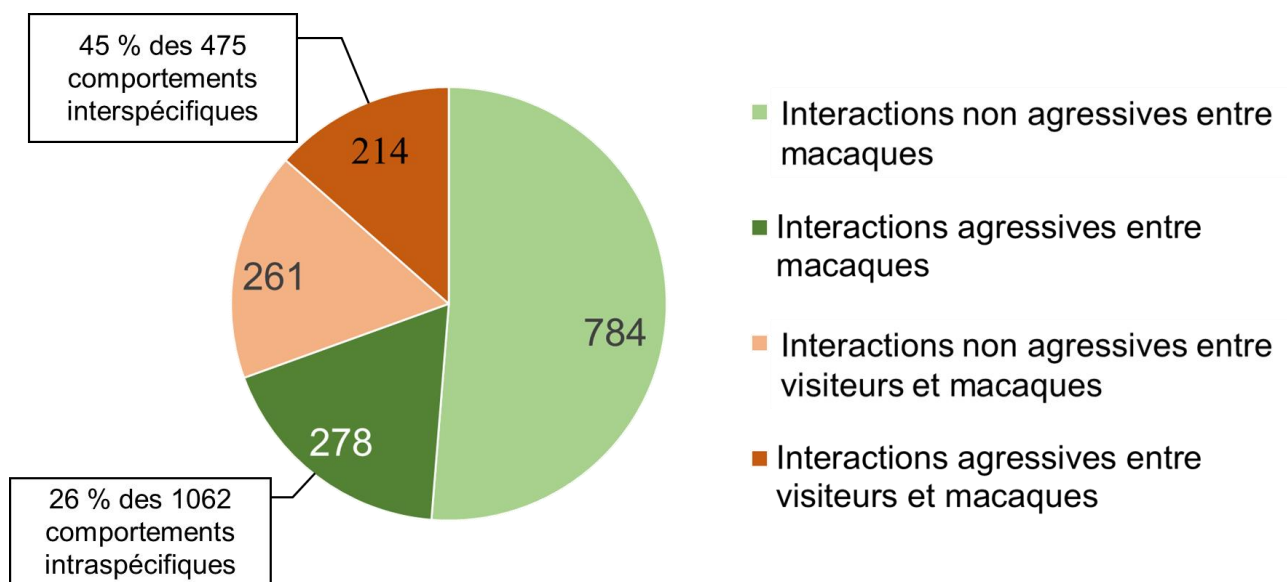
Les modèles obtenus ont ensuite été comparés à un modèle nul H_0 (sans facteur) par une ANOVA. Afin d'appliquer ces tests nous avons vérifié les VIF (Facteurs d'inflations de la variance, qui nous permettent de savoir si les prédicteurs sont corrélés) et avons constaté qu'aucun d'entre eux n'était supérieur à 4. Pour les analyses binomiales, nous avons vérifié la surdispersion des données et pour l'analyse gaussienne la distribution des résidus, la présence d'outliers et leurs effets éventuels ainsi que l'homogénéité des données. L'ensemble de ces vérifications a donné des résultats cohérents avec le choix des tests effectués, à l'exception de la variable « Close » pour laquelle nous avons transformé la variable avec la fonction `log` afin que la distribution des résidus tende à la normalité.

3. Résultats

a) Comportements agressifs entre macaques et visiteurs

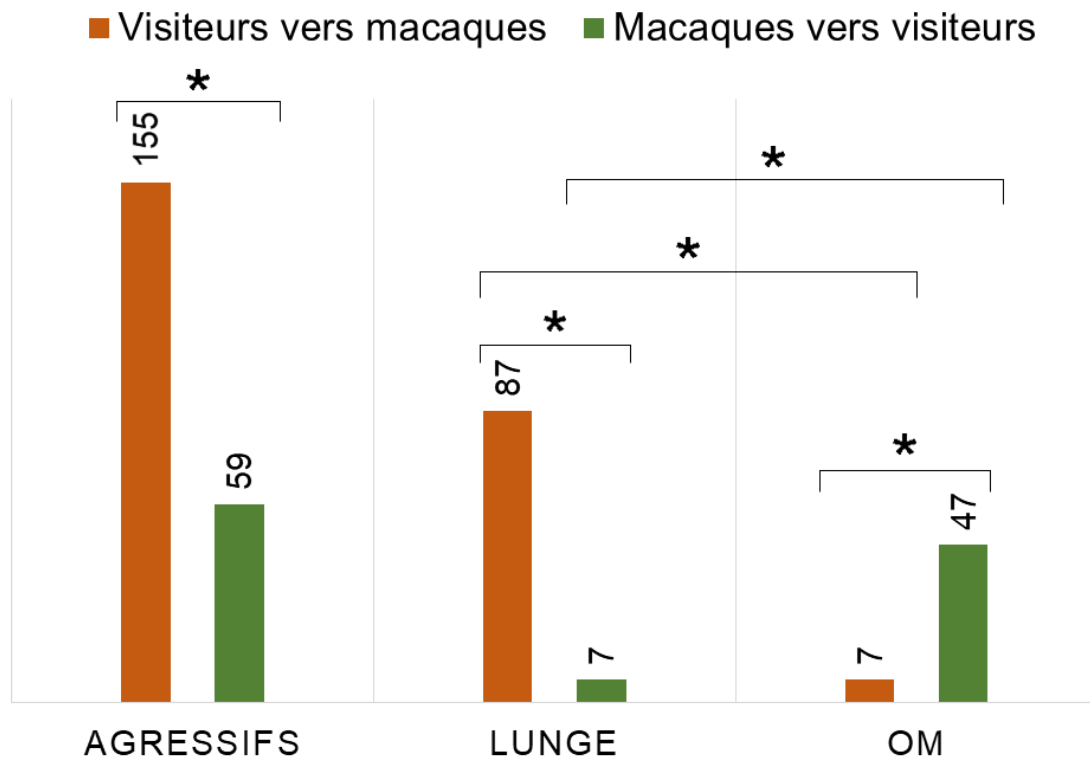
Parmi tous les comportements relevés lors des observations focales et *ad libitum*, 1529 étaient exprimés entre deux individus (macaque-macaque ou macaque-visiteur). Une grande partie, 45 %, des comportements entre humains et macaques, faisait partie de la catégorie agressive alors que 26 % des comportements totaux entre macaques étaient agressifs (Figure 24).

Figure 24: Proportions des comportements dyadiques survenus au cours de l'étude selon leur catégorie (agressif ou non) et la nature de la dyade (macaque-macaque ou macaque-visiteur)



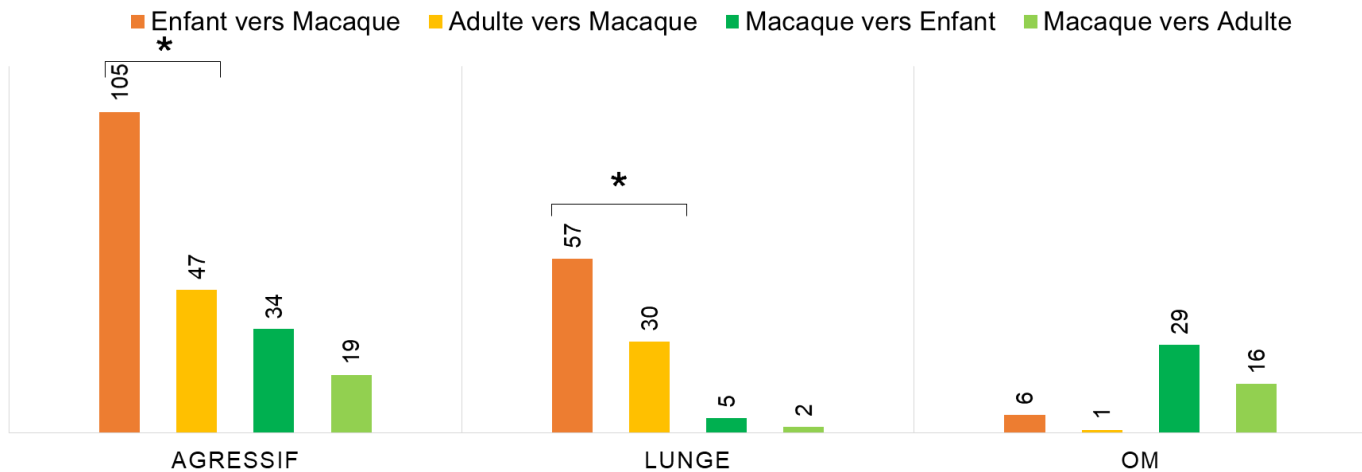
Le nombre de comportements agressifs des visiteurs envers les macaques (Figure 25) est plus important que ce même nombre de comportements exprimés par les macaques envers les visiteurs ($N = 214$, $V = 5032$, $p < 0,001$). Ces comportements agressifs étaient pour les visiteurs plus des « lunge » que des mimiques OM ($N = 94$, $V = 2172$, $p < 0,001$), alors que les macaques ont réalisé plus de mimiques OM que des « lunge » envers les visiteurs ($N=54$, $V= 112,5$, $p < 0,001$). Le nombre de « lunge » des visiteurs envers les macaques était significativement plus élevé que le nombre de « lunge » de la part des macaques ($N = 94$, $V = 2238$, $p < 0,001$). De même, le nombre de mimiques OM était significativement plus élevé de la part des macaques que de celle des visiteurs ($N=54$, $V = 115$, $p < 0,001$).

Figure 25 : Comportements agressifs totaux, lunge et OM entre visiteurs et macaques survenus lors des observations



Des différences entre les comportements des enfants et adultes ont été notées (Figure 26). Les enfants exprimaient significativement plus de comportements agressifs envers les macaques que les adultes ($N=152$, $V = 3673$, $p=0,03$), et cette différence a été retrouvée pour le comportement « lunge » ($N=87$, $V = 1501$, $p=0,007$). De la part des macaques, plus de comportements agressifs envers les enfants qu'envers les adultes ont été exprimés, mais sans différence significative ($N_{AGR} = 53$, $V_{AGR} = 785$. $p_{AGR} = 0,06$, $N_{OM} = 45$, $V_{OM} = 607$, $p_{OM} = 0,18$ et $N_{LUNGE} = 7$, $V_{LUNGE} = 20$, $p_{LUNGE} = 0,30$). Les imitations d'OM par les visiteurs ont surtout été faites par des garçons ($OM_{garçon}=5$, $OM_{fille} = 1$, $OM_{homme} = 1$), bien que les différences ne soient pas significatives. Parmi ces comportements agressifs dyadiques interspécifiques, certains étaient associés dans le temps, c'est-à-dire que le premier comportement était une première agression et le deuxième une réponse agressive. Nous avons dénombré 30 comportements agressifs (gestes brusques, bruits surprenants, « lunge ») faits par les visiteurs (soit 19 % des 155 comportements agressifs des visiteurs envers macaques) qui ont entraîné une réponse agressive (toujours « lunge » ou OM dans ces cas) de la part du macaque. Et nous avons dénombré chez les macaques cinq OM qui ont entraîné trois imitations d'OM et deux « lunge » chez les visiteurs.

Figure 26 : Comportements agressifs entre des enfants et des adultes visiteurs envers les macaques et comportements agressifs des macaques vers les adultes et les enfants visiteurs

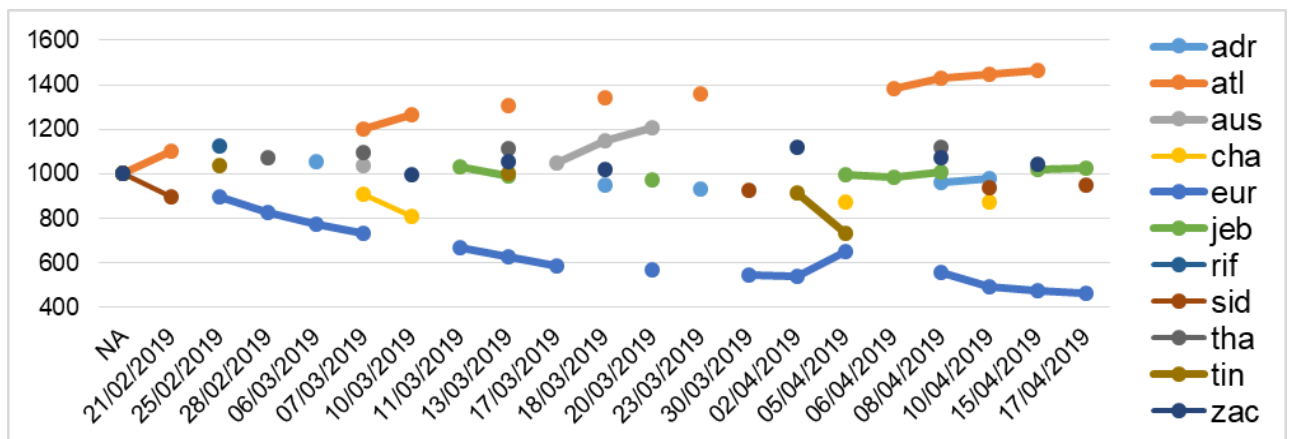


b) Détermination des rangs hiérarchiques

Les résultats de la méthode Elo-rating ont permis d'obtenir des valeurs finales de rang hiérarchique pour tous les 45 individus de l'enclos. Les notes finales ont servi pour l'analyse GLMM des résultats de l'expérience cognitive car nous avons intégré dans les facteurs qui pouvaient modifier la réponse comportementale la présence d'un individu dominant à proximité. Nous avons utilisé uniquement les comportements de supplantation dans lesquels le gagnant et le perdant étaient clairement visibles. La connaissance des rangs hiérarchiques et les dynamiques inter-groupes servent au zoo pour mieux gérer les quatre groupes de l'enclos. Les noms et l'âge des macaques sont déjà présentés dans le Tableau 2. Dans les légendes seulement les trois premières lettres du nom sont notées.

Figure 27 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques du groupe α

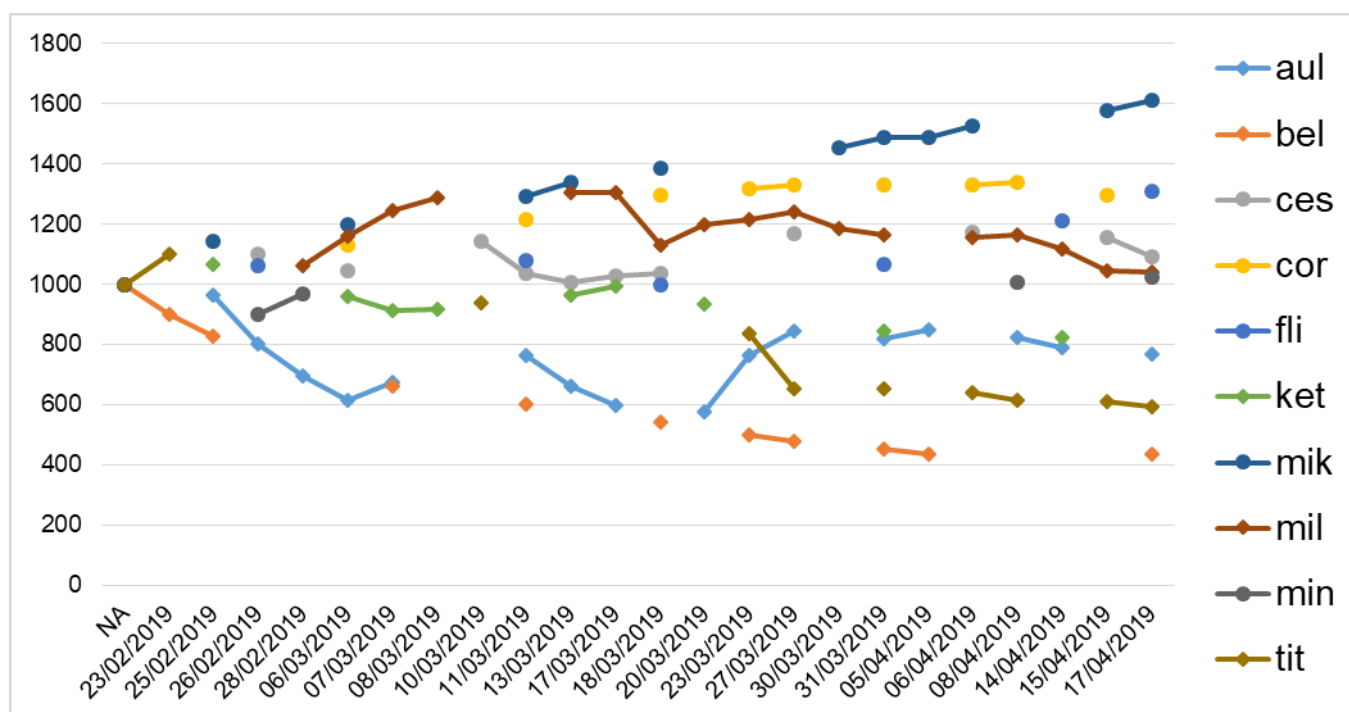
Note Elo en fonction de la date d'observation d'une supplantation dans le groupe α, du 21 février au 17 avril 2019.



L'ordre hiérarchique du groupe α , composé uniquement de mâles (Figure 27), montre qu'Atlas est le premier, suivi d'Aures (aus), Thaletat, Zaccar, Jebel, Adrar, Sidi, Chambi, Tinouite et en dernier Eureka. Les deux positions qui se démarquent nettement sont la première (Atlas) et la dernière (Eureka).

Figure 28 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques du groupe β

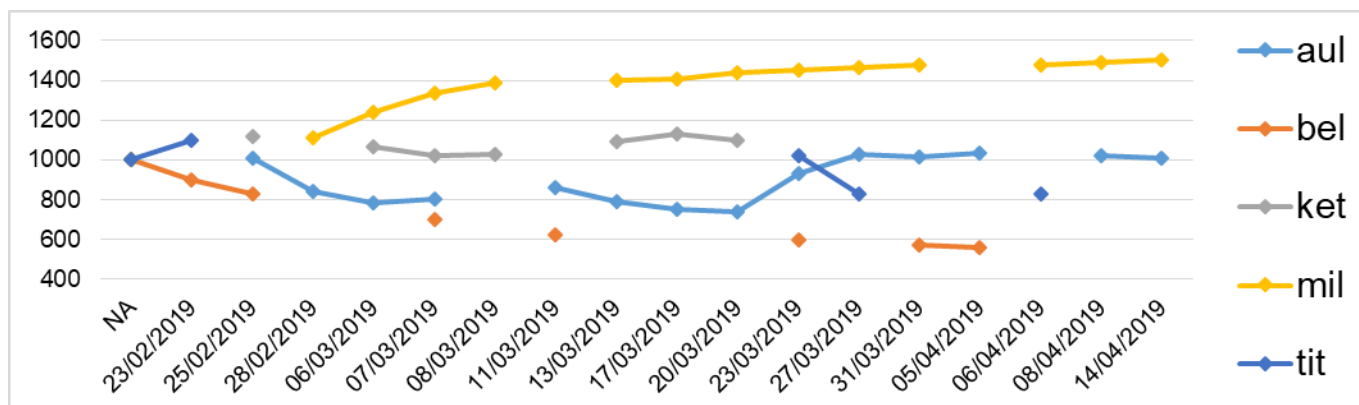
Note Elo en fonction de la date d'observation d'une supplantation dans le groupe β , du 23 février au 17 avril 2019. Les femelles sont représentées par un losange, les mâles par un rond.



Les femelles avaient des statuts hiérarchiques inférieurs aux mâles sauf pour une femelle (Milie) et un mâle (Minus) qui avaient une note Elo au 17 avril semblable (Figure 28). Chez les mâles l'ordre était, de la note la plus haute à la plus faible : Mika > Flingueur > Cortex > Cesar > Minus. Chez les femelles : Milie > Keta > Aurel (aul) > Titi > Belen.

Figure 29 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques des femelles β

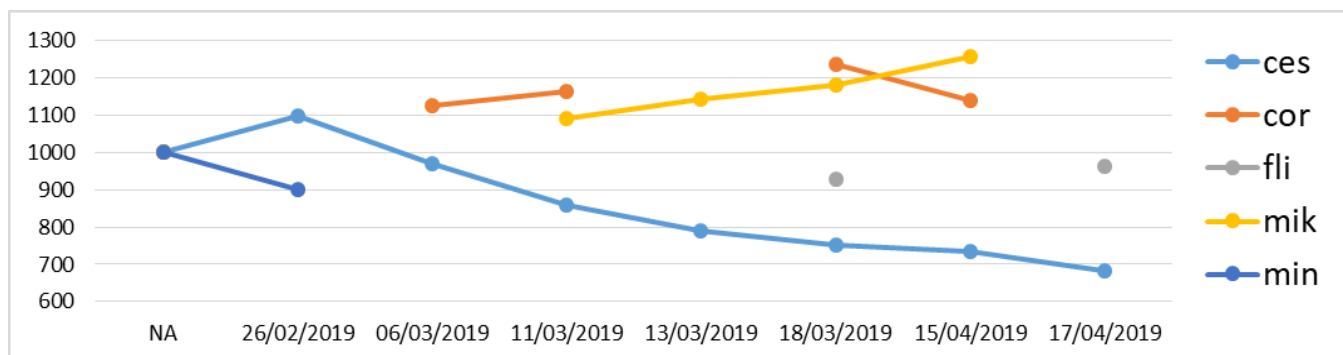
Note Elo en fonction de la date d'observation d'une supplantation parmi les femelles du groupe β , du 23 février au 14 avril 2019.



L'ordre calculé uniquement entre femelles β (Figure 29) était le même que pour l'étude dans tout le groupe (Figure 28) : Milie > Keta > Aurel (aul) > Titi > Belen.

Figure 30 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques des mâles β

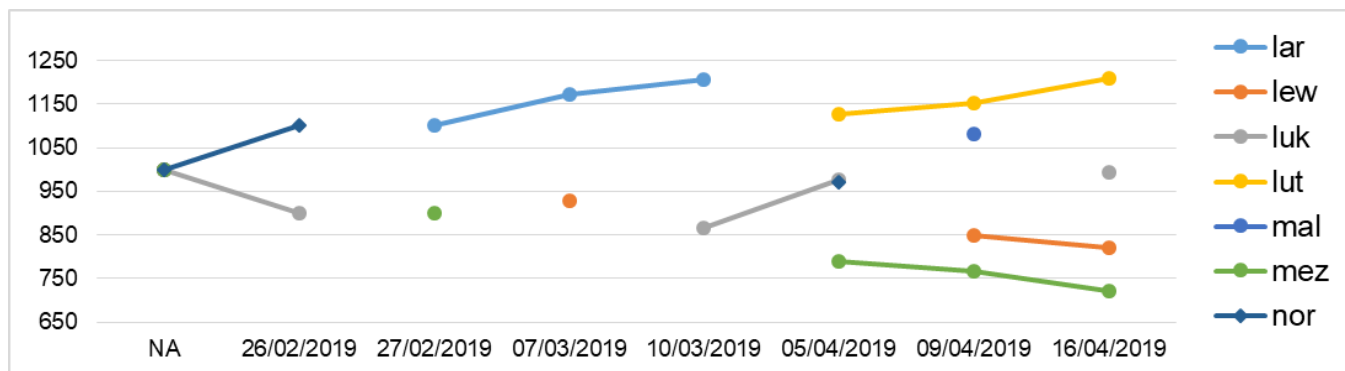
Note Elo en fonction de la date d'observation d'une supplantation parmi les mâles du groupe β , du 26 février au 17 avril 2019.



En calculant les rangs hiérarchiques uniquement des mâles β entre eux (Figure 30), l'ordre devenait Mika > Cortex > Flingueur > Minus > César.

Figure 31 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques du groupe ϵ

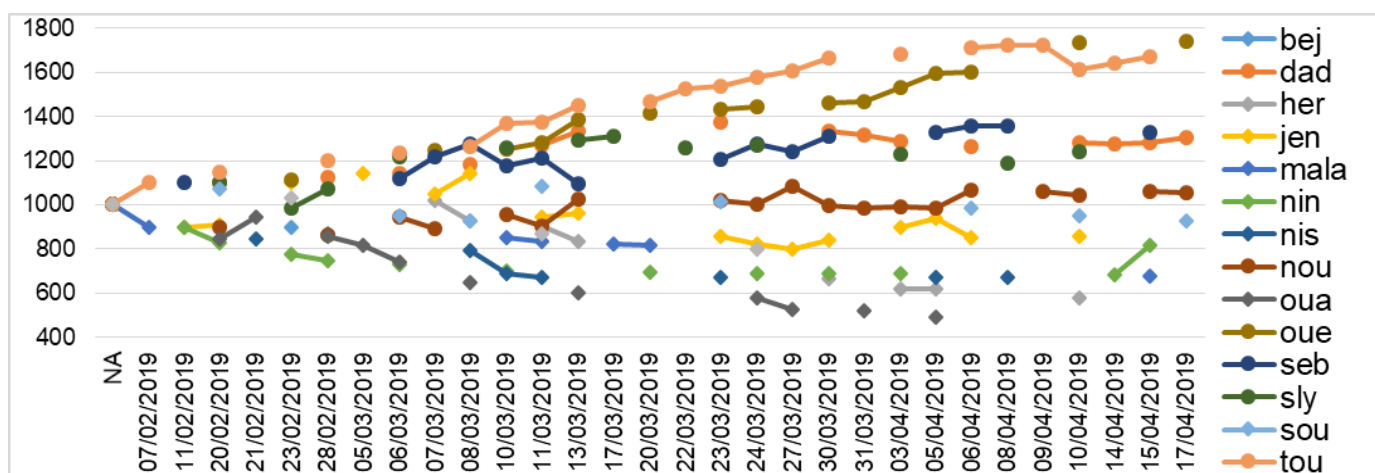
Note Elo en fonction de la date d'observation d'une supplantation dans le groupe ϵ , du 26 février au 16 avril 2019. La femelle est représentée par un losange, les mâles par un rond.



Dans le groupe ϵ les résultats ne comprennent qu'une des deux femelles (Nori), la deuxième femelle (Pia) interagissant peu avec les mâles ϵ et avec Nori (Figure 31). L'ordre des mâles qui apparaît ici est Lutz > Lars > Malte > Lukas > Lewis > Mezzi. La seule femelle apparaît ici avec une position intermédiaire parmi les mâles. Il n'a pas été possible d'obtenir une notation uniquement des deux femelles ϵ .

Figure 32 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques du groupe μ

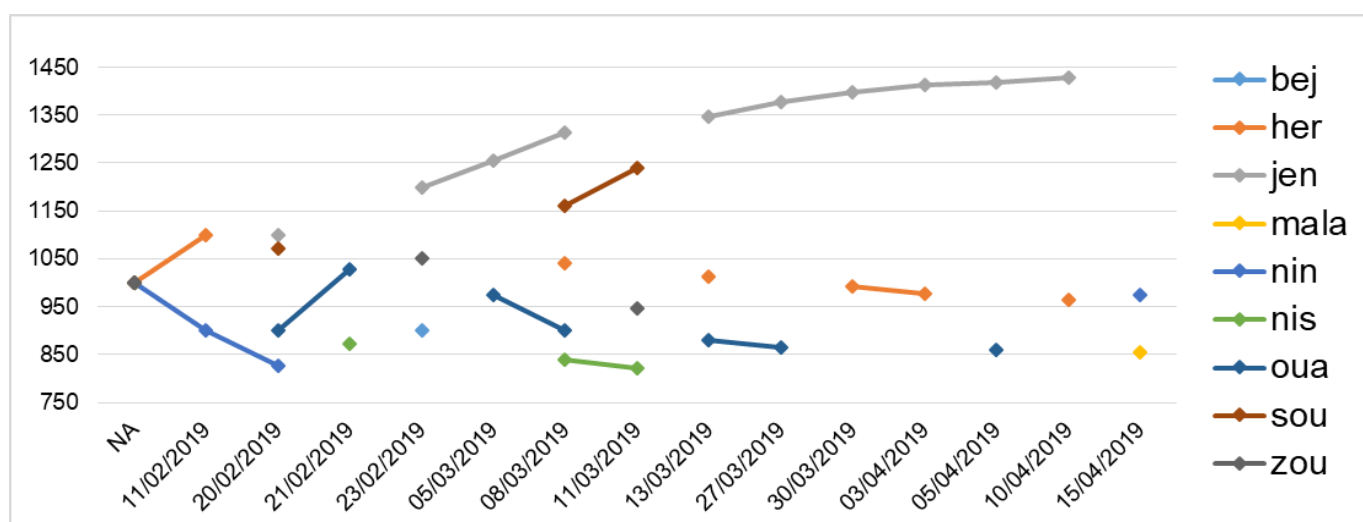
Note Elo en fonction de la date d'observation d'une supplantation dans le groupe μ , du 7 février au 17 avril 2019. Les femelles sont représentées par un losange, les mâles par un rond.



Une différence marquée des rangs entre mâles et femelles est visible dans le groupe μ (Figure 32), toutes les femelles ayant des rangs plus faibles que les mâles. L'ordre hiérarchique dans ce groupe est ici : Oued > Touareg > Sebou > Dades > Sly > Noun, les six mâles, suivis de Souara > Jennie > Nina > Zouabi > Beja > Nissa > Malah > Herma > Ouarga, les neuf femelles.

Figure 33 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques des femelles μ

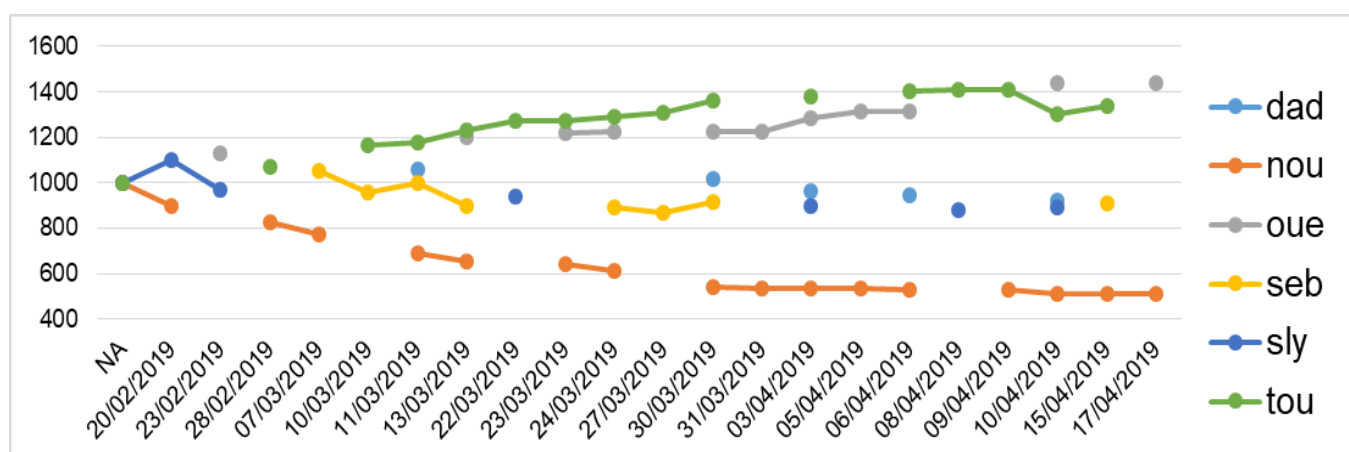
Note Elo en fonction de la date d'observation d'une supplantation parmi les femelles du groupe μ , du 11 février au 15 avril 2019.



En analysant les rangs uniquement entre femelles (Figure 33) un autre ordre hiérarchique apparaît : Jennie > Souara > Nina > Herma > Zouabi > Beja > Ouarga > Malah > Nissa. Cet ordre semble plus compatible avec les observations de terrain. La femelle Malah, est souvent isolée, il est plus probable qu'elle soit la dernière dans la hiérarchie, mais peu d'interactions directes avec les autres femelles de son groupe ont été observées.

Figure 34 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques des mâles μ

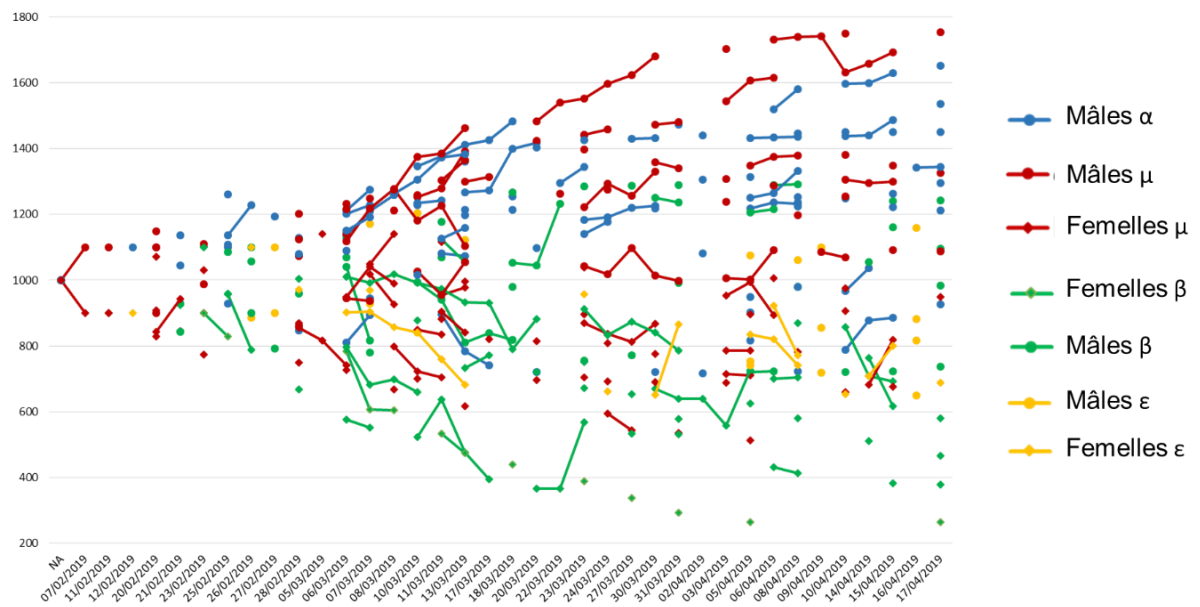
Note Elo en fonction de la date d'observation d'une supplantation parmi les mâles du groupe μ , du 20 février au 17 avril 2019.



L'analyse entre mâles du groupe μ (Figure 34) a donné un ordre proche de l'analyse dans le groupe (Figure 32) : Oued > Touareg > Dades > Sebou > Sly > Noun. Cet ordre est cohérent avec les observations de terrain.

Figure 35 : Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques des individus de l'enclos

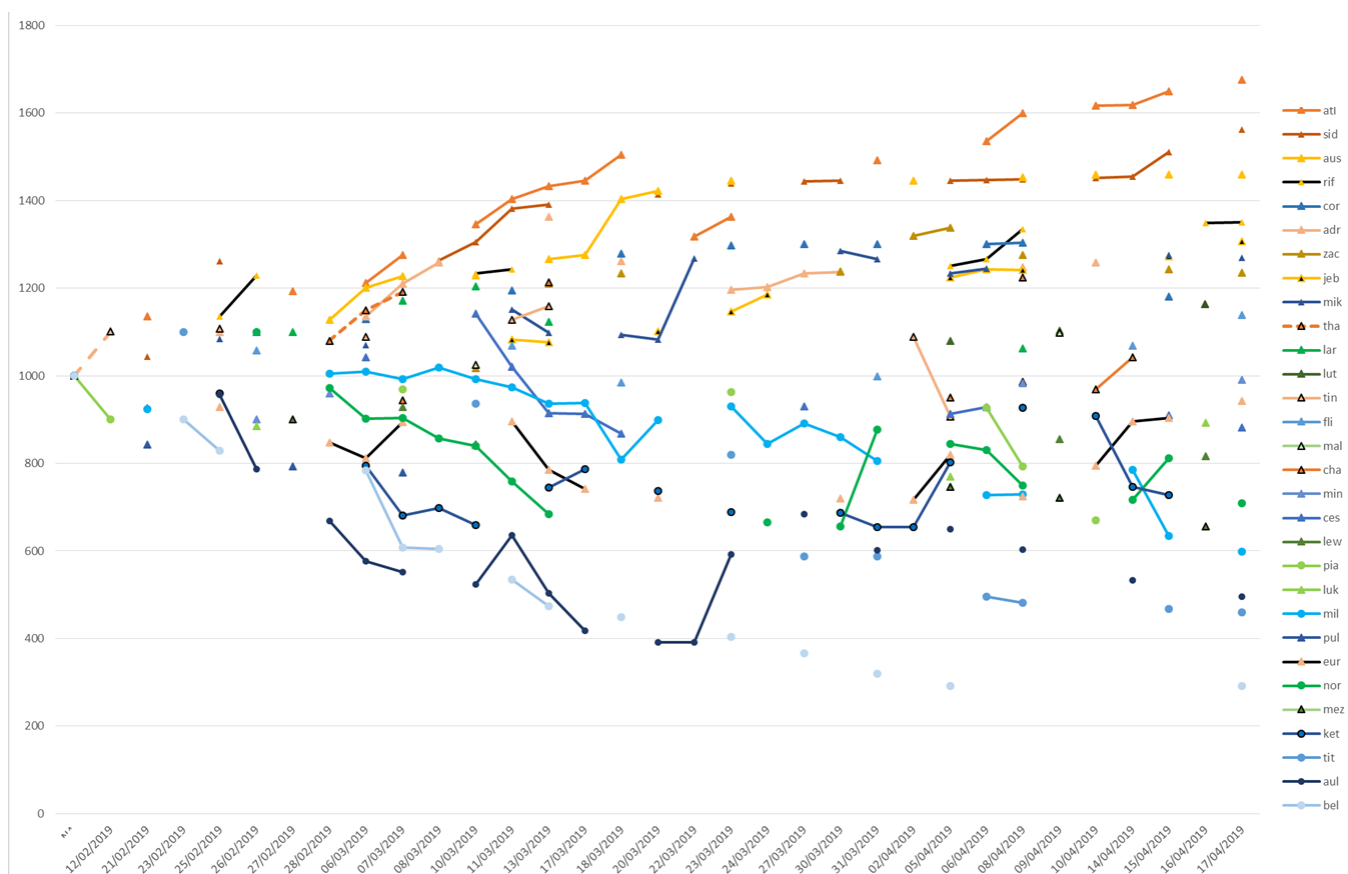
Note Elo en fonction de la date d'observation d'une supplantation chez tous les individus de l'enclos, du 7 février au 17 avril 2019.



En calculant les notes Elo avec les données de tous les groupes (Figure 35), on observe que les individus au plus haut rang sont des mâles μ , suivis de mâles α , et de mâles β et ϵ . Il n'apparaît pas de séparation distincte entre les 4 groupes mais une hiérarchie probable serait $\mu > \alpha > \beta > \epsilon$. Pourtant pour les femelles la hiérarchie intergroupe semble être $\mu > \epsilon > \beta$.

Figure 36: Suivi Elo-Rating des rangs hiérarchiques des individus des groupes α , β et ϵ .

Note Elo en fonction de la date d'observation d'une supplantation chez tous les individus des groupes α , β et ϵ , du 12 février au 17 avril 2019. Les mâles sont représentés par des triangles et les femelles par des ronds. Les couleurs jaune-orangées correspondent au groupe α , les bleutés au groupe β et les verts au groupe ϵ .



En réunissant les groupes α , β et ϵ (Figure 36) nous trouvons des résultats similaires au cas où nous incluons les quatre groupes (Figure 35). Dans ces trois groupes, sur l'ensemble des comportements de supplantation, 121 sur 271, soit environ 45%, ont eu lieu entre des individus de groupes différents.

La formule de la stabilité S est rapportée au nombre d'individus pris en compte dans les conflits et pourtant nous observons que la stabilité de la hiérarchie diminue (i.e. l'index S augmente) avec le nombre de macaques dans les groupes pris en compte (Tableau 5). Les groupes β et μ sont les plus instables et les plus grandes instabilités se trouvent dans les associations de groupes entre α , β , ϵ et les 4 groupes. Lorsque les données disponibles étaient insuffisantes, l'index de stabilité n'est pas calculable, ce qui est le cas des femelles ϵ et des mâles β .

Tableau 5 : Index de stabilité des groupes et sous-groupes (mâles/femelles) ainsi que des réunions de groupes

	α	β	β femelles	β mâles	ϵ	ϵ mâles
Nombre d'invidus par groupe	11	11	5	6	8	6
Index de stabilité	0,075	0,109	0,054	/	0,047	0,044
	ϵ femelles	μ	μ femelles	μ mâles	$\alpha + \beta + \epsilon$	$\alpha + \beta + \epsilon + \mu$
Nombre d'invidus par groupe	2	15	9	6	30	45
Index de stabilité	/	0,161	0,036	0,042	0,34	0,589

c) Expérience cognitive : réactions des macaques face à des images d'expressions faciales

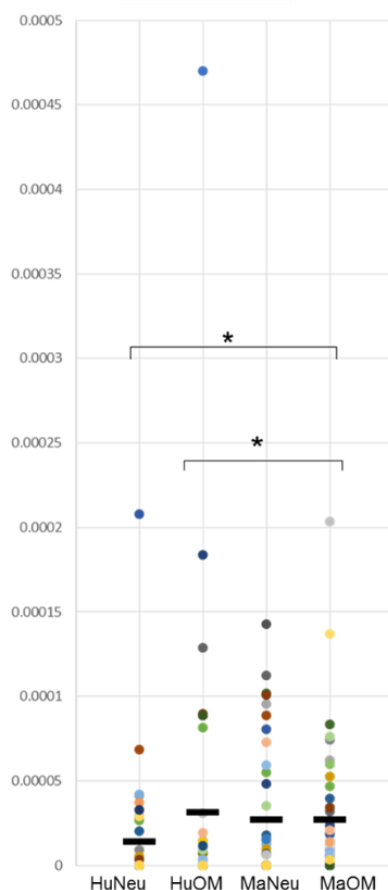
Nous avons obtenu des vidéos pour les quatre stimuli pour 40 macaques au total : 10 mâles α , 5 femelles β et 5 mâles β , cinq mâles ϵ et deux femelles ϵ , 5 mâles μ et huit femelles μ . Les cinq individus qui ne font pas partie des résultats étaient ceux qui n'ont jamais regardé clairement l'image, par crainte ou désintérêt du dispositif expérimental (Zaccar mâle α , Dades mâle μ , Malah femelle μ , Lutz mâle ϵ , Flingueur mâle β).

Sur 5 minutes de vidéo, les macaques ont passé en moyenne $109,73 \pm 7,87$ secondes, soit environ 1 minute 50 secondes, en présence de l'image après l'avoir vue au moins une fois et ont regardé en moyenne l'image pendant $12,71 \pm 1,46$ secondes. A la vue des stimuli, les macaques ont bien présenté des comportements que nous avons catégorisés comme agressifs (des mimiques ou gestes d'agression, en moyenne $2,50 \pm 0,16$ par vidéo), de soumission (mimiques ou mouvements de soumission, en moyenne $1,37 \pm 0,05$) ou de stress (le grattage).

L'analyse GLMM a montré l'effet des stimuli sur quatre variables : les comportements agressifs, les comportements agonistiques (de soumission et d'agression), le grattage et la durée du regard vers l'image. La distribution des données de ces quatre variables ainsi que leur moyenne, représentée par un trait noir, sont présentées dans les figures 37 à 40.

Figure 37: Distributions de la variable « Comportements agonistiques » selon le stimulus

Les traits noirs indiquent les moyennes des variables. Les couleurs représentent les individus. Légende des stimuli : HuNeu = Humain Neutre, HuOM = Humain imitant une Open-mouth, MaNeu = Macaque neutre, MaOM = Macaque Open-mouth (stimuli en Figure 22). L'astérisque * montre une différence statistique significative ($p < 0,05$).



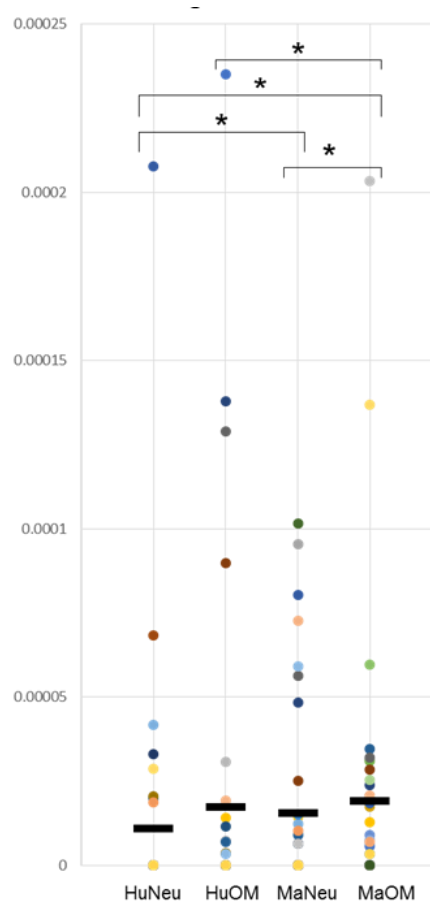
Le modèle des comportements agonistiques était significativement différent du modèle nul d'après l'ANOVA ($\chi^2 = 37,516$, $p = 3,75e^{-6}$, cf ANNEXE 1). Les comportements agonistiques (Figure 37) sont significativement plus élevés face au stimulus MaOM par rapport aux stimuli avec les photos d'humain (HuNeu vs MaOM : $Est = 1,853$, s.e = 0,595, $z = 3,115$ et $p = 0,002$ et HuOM vs MaOM : $Est = 1,418$, s.e = 0,569, $z = 2,491$ et $p = 0,013$). Les tests n'ont pas mis en évidence des différences significatives entre les autres stimuli.

Le modèle statistique montre également d'autres facteurs en relation avec les comportements agonistiques. Ceux-ci diminuent significativement en fonction de l'ordre de présentation des images, c'est-à-dire que peu importe le stimulus montré, les comportements agonistiques étaient plus nombreux lors de la première présentation que lors de la suivante lors de l'étude ($Est = -0,412$, s.e = 0,184, $z = -2,232$ et $p = 0,026$). Ils semblent diminuer aussi, mais avec un résultat non significatif ($p = 0,082$), avec l'âge, suggérant que les individus plus jeunes ont présenté plus de comportements agonistiques face aux stimuli. Des différences sont apparues entre les groupes et plus particulièrement entre les groupes β et ϵ (β vs ϵ : $Est = -2,128$, s.e =

0,810, $z = -2,629$ et $p = 0,009$) et entre μ et ε (ε vs μ : $Est = 2,548$, $s.e = 0,942$, $z = 2,706$ et $p = 0,007$). Dans les deux cas, ce sont les individus ε qui ont présenté significativement moins de comportements agonistiques envers les images.

Figure 38 : Distributions de la variable « Comportements agressifs » selon le stimulus

Les traits noirs indiquent les moyennes des variables. Les couleurs représentent les individus. Légende des stimuli : HuNeu = Humain Neutre, HuOM = Humain imitant une Open-mouth, MaNeu = Macaque neutre, MaOM = Macaque Open-mouth (stimuli en Figure 22). L'astérisque * montre une différence statistique significative ($p < 0,05$).

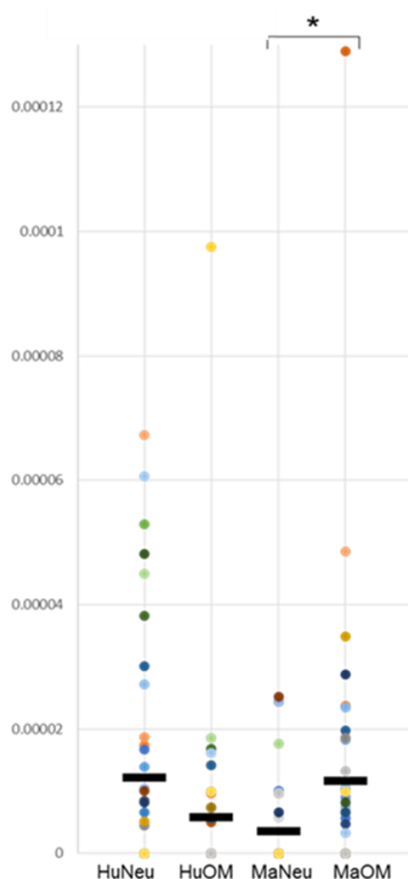


Le modèle des comportements agressifs était significativement différent du modèle nul d'après l'ANOVA ($\chi^2 = 37,944$, $p = 2,90e^{-8}$, cf ANNEXE 2). Les comportements uniquement agressifs (Figure 38) étaient plus nombreux devant des images de macaques que d'humains et toujours significativement plus élevés devant le stimulus MaOM par rapport aux autres stimuli (HuNeu vs MaOM : $Est = 2,655$, $s.e = 0,738$, $z = 3,597$ et $p < 0,001$; HuOM vs MaOM $Est = 2,082$, $s.e = 0,672$, $z = 3,100$ et $p = 0,002$; MaNeu vs MaOM $Est = 1,297$, $s.e = 0,608$, $z = 2,133$ et $p = 0,033$). De plus, la réponse agressive face au stimulus MaNeu était significativement plus importante que face au HuNeu (HuNeu vs MaNeu $Est = 1,358$, $s.e = 0,670$, $z = 2,025$ et $p = 0,043$).

Nous retrouvons, comme pour les comportements agonistiques, un effet inverse de l'ordre de présentation des images ($Est = -0,719$, $s.e = 0,228$, $z = -3,154$ et $p = 0,002$).

Figure 39 : Distribution de la variable « Grattage » selon le stimulus

Les traits noirs indiquent les moyennes des variables. Les couleurs représentent les individus. Légende des stimuli : HuNeu = Humain Neutre, HuOM = Humain imitant une Open-mouth, MaNeu = Macaque neutre, MaOM = Macaque Open-mouth (stimuli en Figure 22). L'astérisque * montre une différence statistique significative ($p < 0,05$).

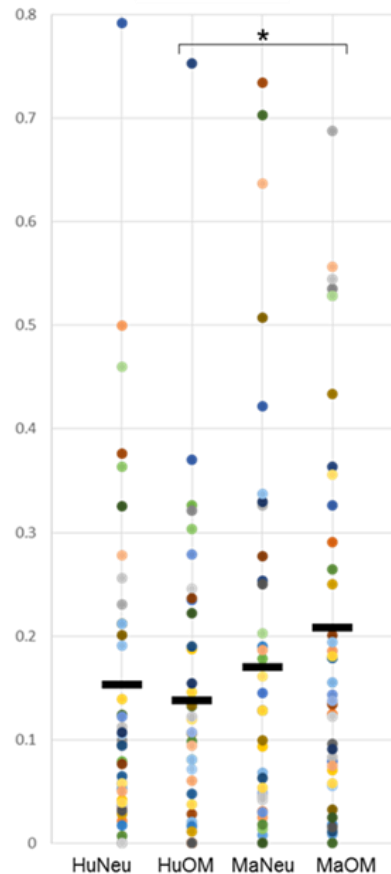


Le modèle du grattage était significativement différent du modèle nul d'après l'ANOVA ($\chi^2 = 33,919$, $p = 2,47e^{-6}$, cf ANNEXE 3). Le grattage (Figure 39) était significativement plus élevé devant le stimulus MaOM que devant le MaNeu (MaNeu vs MaOM : $Est = 1,262$, $s.e = 0,504$, $z = 2,503$ et $p = 0,012$).

De plus, il augmentait significativement ($Est = 0,424$, $s.e = 0,162$, $z = 2,622$ et $p = 0,009$) avec le nombre de macaques, compris dans les expériences entre zéro et sept macaques, et les visiteurs présents ($Est = 1,151$, $s.e = 0,521$, $z = 2,210$ et $p = 0,027$) proches de l'individu testé lors de l'expérience (21 cas sur 160).

Figure 40 : Distribution de la variable « Durée du regard » selon le stimulus

Les traits noirs indiquent les moyennes des variables. Les couleurs représentent les individus. Légende des stimuli : HuNeu = Humain Neutre, HuOM = Humain imitant une Open-mouth, MaNeu = Macaque neutre, MaOM = Macaque Open-mouth (stimuli en Figure 22). L'astérisque * montre une différence statistique significative ($p < 0,05$).



Le modèle pour la durée du regard était significativement différent du modèle nul d'après l'ANOVA (L.ratio = 32,2, $p = 2,00e^{-4}$, cf ANNEXE 4). La durée du regard vers l'image (Figure 40) était significativement plus élevée devant le stimulus MaOM que devant HuOM (HuOM vs MaOM : value = 0,086. s.e = 0,035, $t = 2,437$ et $p = 0,015$). Les autres résultats montrent que les macaques regardaient plus longtemps les images de macaques que d'humains et moins longtemps l'HuOM que l'HuNeu, bien que ces différences ne soient pas significatives.

D'après le modèle, les autres facteurs ayant une influence sur la durée du regard sont les groupes, l'ordre de présentation, la présence de nourriture et l'âge. De même que pour les comportements agonistiques, le comportement a diminué significativement plus l'individu était âgé (value = -0,013, s.e = 0,004, $t = -3,715$ $p = 0,001$) et plus il avait vu d'images avant celle du test (value = -0,025, s.e = 0,011, $t = -2,222$ $p = 0,028$). La présence de nourriture, reportée 31 fois sur les 160 vidéos, a fait diminuer significativement le temps passé à regarder le stimulus (value = -0,100, s.e = 0,033, $t = -3,076$ et $p = 0,003$). De manière significative, les macaques du groupe μ

ont regardé plus longtemps les images que les individus des trois autres groupes (α vs μ : value = 0,158, s.e = 0,045, t = 3,522 et p = 0,001, β vs μ : value = 0,166, s.e = 0,048, t = 3,467 et p = 0,001 et ϵ vs μ : value = 0,191, s.e = 0,051, t = 3,770 et p = 0,001). Nous n'avons pas retrouvé de différence significative entre α , β et ϵ pour ce comportement.

Les quatre types de comportements présentés ont ainsi mis en évidence principalement une différence entre le stimulus MaOM et les trois autres stimuli, ainsi que des différences de réactions entre les images de macaques et celles d'humains. Une différence significative entre HuOM et les deux stimuli neutres n'a pas été mise en évidence. L'analyse complète par GLMM a montré l'effet d'autres facteurs sur les réponses comportementales mesurées : l'ordre de présentation en premier lieu, puis l'âge et le groupe du macaque testé et enfin la présence de nourriture, de visiteurs et d'autres macaques.

Les modèles des autres comportements analysés, c'est-à-dire le temps passé en présence de l'image et les comportements de soumission ne prenaient pas en compte les stimuli (cf ANNEXE 5). Les modèles de GLMM suggèrent que le temps passé près de l'image varie selon l'âge du macaque et la présence de visiteurs. Les comportements de soumission sont significativement plus élevés dans le groupe β par rapport aux trois autres groupes (α vs β Est = 2,054, s.e = 0,736, z = 2,790, p = 0,005, β vs ϵ Est = -3,733, s.e = 1,221, z = -3,057, p = 0,002 et β vs μ Est = -2,049, s.e = 0,701, z = -2,924, p = 0,003) et varie également avec l'ordre de présentation (Est = -0,508, s.e = 0,216, z = -2,357, p = 0,018).

4. Discussion

a) Comportements agressifs entre macaques et visiteurs

La mauvaise communication entre les macaques Berbères et les humains représente un risque d'agression pour les humains et une source de stress pour les macaques. Les expressions faciales et la gestuelle sont deux signaux de communications fortement utilisés chez ces deux espèces (Parr *et al.*, 2016). La mimique OM est une expression faciale particulièrement mal comprise par les humains (Maréchal *et al.*, 2017) et facilement imitable. Cette étude explore le nombre et la nature des comportements agressifs entre des macaques Berbères et des visiteurs dans un parc animalier. Nous avons montré que les humains, majoritairement des enfants, avaient plus de comportements pouvant être interprétés par les macaques comme agressifs, surtout des « lunge » (buste porté brusquement vers l'avant). Le comportement agressif le plus relevé des macaques vers les humains était la mimique OM, imité sept fois au total par des humains. Les réactions comportementales face à des images de ces imitations ont montré que les macaques présentaient des réactions agressives, de soumission et de stress. Cependant les réactions face à HuOM, HuNeu ou MaNeu n'étaient pas significativement différentes, alors que le stimulus MaOM a provoqué des réactions plus élevées, pour les comportements agressifs, agonistiques, le grattage et la durée du regard. Les interactions entre les visiteurs et les macaques ont bien des effets négatifs et il semble indispensable de mieux comprendre les causes de ces effets afin de les diminuer en sensibilisant les visiteurs.

L'observation des interactions entre les humains et les macaques a permis de mieux comprendre l'importance de l'étude et de la replacer dans un objectif de conservation de l'espèce. La plupart des visiteurs ne semblaient pas réaliser que leurs gestes pouvaient être perçus comme des agressions par les macaques. Il est possible que ce soit l'anthropomorphisme dirigé vers les primates qui empêche les humains de réaliser leurs émotions comme avec l'expression faciale « bared-teeth » qui ressemble à un sourire et signifie en fait un état de stress (Alrich, 2015). Les enfants adoptaient davantage de comportements agressifs que les adultes, étaient plus agités et, malgré les consignes de sécurité, couraient, criaient et faisaient des gestes brusques dans l'enclos. L'âge des touristes avait également été pris en compte dans l'étude de Fa (1992) dans laquelle les morsures par des macaques de Gibraltar étaient plus fréquentes plus les touristes étaient jeunes. Le comportement agressif qui est le plus remarqué chez les humains est le “lunge” c'est à dire le fait de pencher son buste en avant vers le macaque. Bien que ce comportement ne soit pas une imitation parfaite du « lunge » de macaques, il s'en rapprochait lorsqu'il était fait brusquement et certains macaques réagissaient bien comme lors d'une agression (fuite, mimique OM). Les visiteurs se penchaient essentiellement pour deux objectifs : pour les adultes

principalement pour prendre une photographie de plus près ou observer l'animal de plus près et pour les enfants ce mouvement était très souvent associé à un jeu avec les rambardes. Les visiteurs peuvent observer les macaques depuis une allée délimitée par des rambardes en bois, celles-ci sont à des hauteurs variables entre 60 cm et 1 m, ce qui permet aux enfants de se balancer au-dessus de la rambarde.

L'agression de la part des macaques la plus observée vers les visiteurs était la mimique OM. La fréquence élevée de cette mimique pourrait expliquer les quelques imitations observées en réponse (trois imitations directes et sept OM de la part d'humains au total). Il arrivait également que les visiteurs imitent les mimiques faciales qu'ils avaient vues sur les panneaux explicatifs consacrés aux expressions faciales. Ces résultats nous montrent que les panneaux pédagogiques et les consignes de sécurité ne sont pas toujours lus et respectés par les visiteurs. Afin de diminuer ces comportements agressifs et ainsi améliorer la sécurité et le bien-être des visiteurs et des macaques, nous pourrions proposer de nouveaux moyens d'informer les visiteurs et plus particulièrement les enfants. Des études ont montré que les enfants apprennent mieux avec des vidéos qu'avec des images (Cruse, 2006), nous pourrions imaginer des vidéos expliquant le mode de vie des macaques avec une présentation des expressions faciales agressives et les consignes de sécurité.

Un autre moyen d'attirer l'attention est l'utilisation de panneaux ludiques et interactifs, comme des panneaux de questions-réponses dans laquelle la réponse est cachée et le visiteur doit deviner avant de regarder la réponse en soulevant la partie du panneau avec la question (Waller *et al.*, 2012b). Les panneaux interactifs seraient transposables également pour la rencontre des macaques en milieu sauvage.

b) Détermination des rangs hiérarchiques

Les macaques Berbères vivent dans des groupes multimâles-multifemelles avec un type de hiérarchie dit tolérant, c'est-à-dire que les agressions physiques sont rares et les conflits sont souvent résolus par une réconciliation. Les mâles ont des rangs supérieurs par rapport aux femelles ce que l'on retrouve dans les résultats de notre étude. Le rang des mâles est défini généralement par leur âge et leurs alliances avec les autres membres du groupe. Il a été montré que la hiérarchie chez les mâles est moins stricte que chez les femelles (Kuester *et al.*, 1998).

Dans le groupe α il est apparu qu'un mâle est le plus dominant, Atlas, tandis qu'un jeune, Eureka, est le plus dominé, pourtant les rangs des 9 autres mâles entre deux sont moins nets. Les rangs des individus peuvent changer au cours du temps et selon des événements, comme les naissances ou les décès. La hiérarchie des jeunes mâles α (Chambi, Thaletat, Jebel, Tinouite, Eureka) semblait incertaine lors des observations de terrain, d'après les résultats on pourrait

attribuer un rang plus haut à Thaletat et Jebel, intermédiaire à Chambi et Tinouite et le plus bas reste Eureka. Ces rangs sont capables de changer avec les interactions avec le plus jeune de l'enclos, Pulco. Les macaques Berbères mâles utilisent les mâles juvéniles comme moyen de socialisation entre eux (Paul *et al.*, 1996). La naissance de Pulco a pu expliquer le rapprochement des différents groupes, d'abord α vers β puis les femelles ϵ vers le groupe β . Il est possible que de nouvelles naissances dans le groupe β augmentent le rapprochement de ces trois groupes jusqu'à une fusion complète.

Les résultats pour le groupe β sont cohérents avec les observations, sauf pour le mâle Minus. La méthode Elo-Rating prend en compte uniquement les gagnants et les perdants des conflits, les animaux isolés, souvent les plus dominés, interagissent peu avec les individus dominants et ne sont donc pas pris en compte dans les calculs entre mâles.

Dans le groupe ϵ , la hiérarchie entre mâles semble plutôt stable bien que peu de données aient pu être relevées dans ce groupe en raison de la difficulté de reconnaître les différents individus (les six mâles sont de taille proche et leurs marques de reconnaissance sont visibles uniquement de très près). Les deux femelles ϵ (Nori et Pia) restaient avec les mâles α , puis avec le groupe β pendant l'étude, c'est pourquoi leur rang dans leur groupe d'origine n'est pas apparu dans les résultats.

Dans le groupe μ la hiérarchie des mâles est nette car il était fréquent de les voir ensemble lors des moments de nourrissage. Les rangs des femelles sont à lire avec précaution car les femelles μ formaient des petits groupes isolés (Beja-Zouabi, Malah seule, Jennie-Souara) et que leur rang effectif peut dépendre également de leurs alliances avec des mâles du groupe (Oued-Nissa, Beja-Sebou).

L'analyse sur tous les individus de l'enclos permet de mettre en évidence une hiérarchie entre les groupes. Les groupes μ puis α semblent être dominants dans l'enclos. Les individus μ ont peu d'interactions proches avec les autres groupes car leur présence dans un endroit de l'enclos repoussait les trois autres groupes. Il serait intéressant d'appliquer une méthode de détermination des rangs avec les mouvements de groupe et non plus entre dyades. La hiérarchie entre le groupe β et ϵ n'est pas nette car les femelles ϵ restent plus souvent avec des mâles α , il est possible que leur rang soit plus élevé que celui des femelles β .

La hiérarchie des macaques Berbères est complexe car les rangs sont peu stables. Tout nouvel évènement, comme une naissance, peut changer la place des individus dans la hiérarchie, et ce d'autant plus dans l'enclos de « Terre de singes », où les quatre groupes sont proches, avec des ratios mâles-femelles et d'âges différents entre les groupes. Il est possible que les groupes α ,

β et ϵ soient en cours de fusion, et qu'un nouvel équilibre se forme. Cette fusion pourrait renverser la dominance actuelle du groupe μ sur les trois autres groupes.

c) Expériences cognitives : réactions des macaques face à des images d'expressions faciales

Les résultats de l'expérience cognitive ont montré que la plupart des macaques ont réagi en regardant les stimuli. Ceci confirme que le dispositif expérimental est bien adapté à la vision des macaques Berbères, les macaques voyaient clairement une image d'humain ou de macaque et l'expression faciale (Kanazawa, 1996). La curiosité de cette espèce nous a permis de ne pas recourir à l'offre de récompenses pour leur faire regarder les images. Les imitations humaines d'OM n'entraînaient pas significativement plus de réactions agonistiques ou de stress que des images d'expressions faciales neutres humaines ou de macaques. Toutefois, bien que ce ne soit pas significatif, plus de comportements agonistiques et agressifs étaient exprimés vers le stimulus HuOM que vers HuNeu. Les macaques ont bien interprété HuOM de manière négative ce qui signifie que des macaques pourraient percevoir les imitations OM d'humains comme une menace ou une source de stress.

Il serait intéressant de tester les mêmes expressions faciales avec des vidéos pour étudier si le mouvement du stimulus provoque des réactions plus fortes, car les expressions faciales ne sont pas figées. Les imitations par les humains pourraient être reprises avec un codage MaqFACS identique entre macaque et humain pour voir à quel point le relèvement de l'arcade sourcilière est représentatif pour le macaque. Nous pourrions également tester avec des photographies d'enfants ou de femmes car nous avons remarqué que les manifestations d'agression dans le zoo provenaient plus des enfants que des adultes, tous genres confondus. De plus, il a été prouvé que des macaques ont la capacité de différencier les visages de leurs conspécifiques (Dufour *et al.*, 2006), mais pas d'individus inconnus d'autres espèces. Ainsi un macaque Berbère voyant l'image d'un macaque Berbère inconnu reconnaîtra que c'est un individu nouveau pour lui et pourra se souvenir de ce nouveau visage. Par contre il ne fera pas la différence entre plusieurs visages d'humains inconnus et son intérêt sera plus fort vers une image d'un nouveau macaque Berbère. Ce phénomène pourrait expliquer que les individus testés se soient intéressés et aient réagi plus aux images des macaques Berbères qu'à celles d'humains. Des essais avec des humains connus, comme les soigneurs de l'enclos qui semblaient être reconnus individuellement, seraient également intéressants.

Toutes les réactions comportementales ont été plus nombreuses pour MaOM que MaNeu. Ceci conforte l'idée que la mimique OM a bien l'effet connu de mimique de menace (Preuschoft, 2000) même avec une image en 2D et que les macaques Berbères sont capables de reconnaître les expressions faciales de leur espèce (Kanazawa, 1996 ; Micheletta *et al.*, 2015).

La perception d'une image agressive, et donc les réactions qui en découlent, pourraient dépendre de facteurs tels que la personnalité du macaque, son état émotionnel lors de l'expérience et son statut de dominance. La perception de dominance de l'individu du stimulus pour le macaque pourrait lui faire regarder plus ou moins longtemps le stimulus et moduler sa réaction. Une étude sur les macaques rhésus (*Macaca mulatta*) a montré que des individus regardent plus longtemps un autre individu dominant qu'un dominé (Haude *et al.*, 1976). La morphologie faciale chez les macaques, le ratio hauteur/largeur, a été positivement associé avec le statut de dominance chez les mâles (Borgi et Majolo, 2016), les macaques pourraient donc évaluer la dominance de l'individu représenté dans les stimuli, ce qui pourrait influencer leurs réactions. Il a également été prouvé que l'émotion de l'animal influence ses réactions face à une image agressive chez le macaque rhésus (Bethell *et al.*, 2012), ainsi un animal stressé regardera moins longtemps une image aversive. Puisque les groupes de macaques étaient dans une période d'instabilité hiérarchique, cela peut expliquer des différences de résultats entre groupes comme l'augmentation des comportements de soumissions chez le groupe β . Une prochaine recherche pourrait donc prendre en compte le rang hiérarchique de l'individu montré en tant que stimulus et l'état émotionnel de l'animal observateur. De plus les individus peuvent avoir des personnalités différentes : chez le macaque Berbère, les traits de personnalités qui ont été mis en évidence sont l'« amabilité » (friendliness en anglais), l'assurance, l'opportunisme et l'excitabilité (Konečná *et al.*, 2012) ; ces traits de personnalité pourraient moduler une réponse face à un stimulus agressif. Il serait intéressant de tester ces traits de personnalités chez les différents individus de l'enclos et de les intégrer dans les analyses.

Les facteurs que nous avons pris en compte dans nos analyses ont eu des effets cohérents avec nos attentes. La diminution des réponses avec l'ordre d'apparition, c'est à dire que les macaques réagissaient plus la première fois qu'ils voyaient l'image que la quatrième fois par exemple, peut être dû à un effet d'habituation à l'expérience. En effet, les macaques sont des animaux curieux et ont donc été attirés au début de l'étude vers la boîte en tant qu'objet nouveau ; mais, au fur et à mesure des expériences, certains individus se sont lassés de la boîte et ne regardaient plus les images avec la même attention qu'au début. Ce phénomène étant attendu, les stimuli ont été montrés dans un ordre aléatoire pour minimiser son effet sur l'interprétation des résultats.

Le deuxième paramètre déterminant est l'âge des individus : nous avons remarqué que plus les macaques étaient jeunes, plus ils ont présenté des comportements agonistiques et ont regardé longtemps les stimuli. Les individus jeunes et sub-adultes (nous l'avons remarqué jusqu'à l'âge de 6 ans) étaient plus curieux de l'expérience que les individus plus âgés. Lors des toutes premières images avec des fruits c'était également les individus les plus jeunes qui essayaient d'attraper les fruits : il semble donc qu'ils aient plus de difficulté à faire la différence entre un objet

et son image 2D. Par exemple, César (male de β de 6 ans) a volé puis mordu une image de banane pendant plusieurs minutes. La distinction entre le symbole et la réalité aurait lieu entre 9 mois et 18 mois chez des enfants (DeLoache, 2004) mais on ne sait pas si cette distinction se fait et quand chez les macaques Berbères (le gorille adulte ne saurait pas faire cette distinction d'après Parron et al., 2008). Une autre étude sur les macaques Berbères a montré que les jeunes macaques interagissaient plus avec les images (Schell *et al.*, 2011). Il est possible que les jeunes macaques soient plus sensibles aux images 2D par manque d'expérience et que ceci soit à l'origine des différences des résultats (pour les variables "Close", "Regard" et les comportements agonistiques) selon l'âge.

Nous avons mis en évidence des différences entre les groupes : les individus du groupe β présentaient plus de comportements de soumission, le groupe ϵ a présenté moins de comportements agonistiques et le groupe μ a regardé plus longtemps les stimuli que les autres groupes. Ce que les individus d'un même groupe avaient en commun était le zoo de provenance dans le cas des α , β et ϵ et le passé d'animaux issus du trafic animal pour les μ . Il est possible qu'il y ait des différences de personnalités et de réponse au stress entre des individus qui ont eu un rapport différent avec l'humain (Rommeck *et al.*, 2011). Une étude plus approfondie du groupe μ permettrait de comprendre si le fait d'avoir vécu avec des humains peut modifier la perception des comportements agressifs humains. Nous pourrions également étudier des animaux en milieu naturel et regarder si la présence constante des touristes les habitue au bout d'une certaine période aux comportements agressifs ou si au contraire ils deviennent de plus en plus réactifs. Il y a donc un certain nombre de facteurs à prendre en compte pour approfondir la connaissance des effets des comportements humains sur les macaques Berbères. La sensibilisation des visiteurs, surtout des jeunes, aux comportements de ces animaux, semble être le meilleur moyen d'améliorer la communication entre les deux espèces.

Conclusion

Ce projet de recherche a permis de répertorier, quantifier et d'analyser un certain nombre de manifestations comportementales de Macaques Berbères en semi-liberté lors d'interactions avec les visiteurs d'un parc zoologique français.

Après analyse de données recueillies suivant de multiples protocoles, il est apparu que les comportements des visiteurs perçus comme agressifs par les macaques, bien qu'involontaires, sont fréquents, et reposent sur des erreurs de compréhension du comportement animal sauvage (mimiques, gestuelle, etc.). Les enfants sont particulièrement enclins à ce type de comportement. Ils imitent les mimiques faciales du macaque, ou sa gestuelle, sans comprendre la signification de celles-ci.

Le macaque en réponse au comportement erroné de l'humain perçu comme de l'agressivité, entre en situation de stress et il peut arriver qu'il adopte un comportement agressif envers le visiteur. Le macaque Berbère attaque rarement, mais il y a eu des cas d'attaques physiques ou morsures par exemple à Gibraltar. Ces morsures pourraient être dangereuses en tant que telles, mais aussi vecteurs de zoonoses.

Des expériences cognitives ont mis en évidence des réponses face à des images d'expressions faciales. Les réactions des macaques face aux images de l'humain qui imite la mimique dite OM (Open-Mouth) bien que non significatives, ont été plus nombreuses et variées que face à des images d'humain à expression neutre. Ceci suggère que le macaque est effectivement sensible aux expressions de mimiques ou gestuelles des visiteurs.

Dans le contexte des zoos, réserves, les risques que représentent la mauvaise compréhension entre les espèces sont élevés tant pour la sauvegarde de la faune sauvage que pour la sécurité des visiteurs. En effet, le stress des animaux sauvages peut avoir un impact négatif sur leur santé, leur succès reproducteur et leur survie.

Il est donc nécessaire d'approfondir les recherches dans ce sens et de mettre en place au plus vite des moyens de sensibilisation et d'éducation du public qui visite les zoos ou réserves. Apprendre aux visiteurs à reconnaître et interpréter quelques mimiques de base et gestes du macaque, seraient un premier pas dans ce sens.

Liste des références bibliographiques

- ALAMI A.E., LAVIEREN E.V., RACHIDA A., CHAIT A. (2012) Differences in Activity Budgets and Diet Between Semiprovisioned and Wild-Feeding Groups of the Endangered Barbary Macaque (*Macaca sylvanus*) in the Central High Atlas Mountains, Morocco. *Am. J. Primatol.* 74(3), 210-216
- ALAMI A.E., LAVIEREN E. van, ABOUFATIMA R., CHAIT A. (2013) A survey of the Endangered Barbary macaque *Macaca sylvanus* in the Central High Atlas Mountains of Morocco. *Oryx* 47(3), 451-456
- ALBUQUERQUE N., GUO K., WILKINSON A., *et al.* (2016) Dogs recognize dog and human emotions. *Biol. Lett.* 12(1), 20150883
- ALRICH, B.C. (2015) Facial expressions in performing primates : Could public perceptions impact primate welfare ? Unpublished MSc Thesis, University of Edinburgh
- ALTMANN J. (1974) Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49(3-4), 227-266
- BATES D., MAECHLER M., BOLKER B., *et al.* (2019) lme4: Linear Mixed-Effects Models using « Eigen » and S4(Package R)
- BETHELL E.J., HOLMES A., MACLARNON A., SEMPLE S. (2012) Evidence That Emotion Mediates Social Attention in Rhesus Macaques. *PLOS ONE* 7(8), e44387
- BOLKER B.M., BROOKS M.E., CLARK C.J., *et al.* (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 24(3), 127-135
- BORG C., MAJOLO B., QARRO M., SEMPLE S. (2014) A Comparison of Body Size, Coat Condition and Endoparasite Diversity of Wild Barbary Macaques Exposed to Different Levels of Tourism. *Anthrozoös* 27(1), 49-63
- BORGI M., MAJOLO B. (2016) Facial width-to-height ratio relates to dominance style in the genus *Macaca*. *PeerJ* 4, e1775
- BRANDON K. (s. d.) Tourist impacts on the behavior of the black howling monkey (*Alouatta pigra*) at Lamanai, Belize.
- BROTCORNE F., GIRAUD G., GUNST N., *et al.* (2017) Intergroup variation in robbing and bartering by long-tailed macaques at Uluwatu Temple (Bali, Indonesia). *Primates* 58(4), 505-516
- BUTYNSKI, T.M (2008) *Macaca sylvanus*: Butynski, T.M., Cortes, J., Waters, S., Fa, J., Hobbelink, M.E., van Lavieren, E., Belbachir, F., Cuzin, F., de Smet, K., Mouna, M., de longh, H., Menard, N. & Camperio-Ciani, A.: The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T12561A3359140. International Union for Conservation of Nature
- BYRNE R.W. (1996) Machiavellian intelligence. *Evol. Anthropol. Issues News Rev.* 5(5), 172-180
- CAEIRO C.C., WALLER B.M., ZIMMERMANN E., BURROWS A.M., DAVILA-ROSS M. (2013) OrangFACS: A Muscle-Based Facial Movement Coding System for Orangutans (*Pongo* spp.). *Int. J. Primatol.* 34(1), 115-129
- CAEIRO C.C., BURROWS A.M., WALLER B.M. (2017) Development and application of CatFACS: Are human cat adopters influenced by cat facial expressions? *Appl. Anim. Behav. Sci.* 189, 66-78
- CARDER G., SEMPLE S. (2008) Visitor effects on anxiety in two captive groups of western lowland gorillas. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 115(3), 211-220
- CIANI A.C., PALENTINI L., ARAHOU M., *et al.* (2005) Population decline of *Macaca sylvanus* in the middle atlas of Morocco. *Biol. Conserv.* 121(4), 635-641
- CRUSE, E. (2006) Using educational video in the classroom : Theory, Research and Practice. *Libr. Video Co.*
- DARWIN C. (1872) *The Expression of the Emotions in Man and Animals*, by Charles Darwin. [<https://www.gutenberg.org/files/1227/1227-h/1227-h.htm>] (consulté le 17/09/2019).

- DAWSON J., STEWART E.J., LEMELIN H., SCOTT D. (2010) The carbon cost of polar bear viewing tourism in Churchill, Canada. *J. Sustain. Tour.* 18(3), 319-336
- DEAG J.M. (1977) Aggression and submission in monkey societies. *Anim. Behav.* 25, 465-474
- DELOACHE J.S. (2004) Becoming symbol-minded. *Trends Cogn. Sci.* 8(2), 66-70
- DESCOVICH K., WATHAN J.W., LEACH M.C., *et al.* (2017) Facial expression: An under-utilized tool for the assessment of welfare in mammals. *ALTEX Altern. Anim. Exp.* 34(3), 409-429
- DUCHENNE G.B. (1862) Mécanisme de la physionomie humaine, ou Analyse électro-physiologique de l'expression des passions / par le Dr. G.B. Duchenne (de Boulogne),...
- DUFOUR V., PASCALIS O., PETIT O. (2006) Face processing limitation to own species in primates: A comparative study in brown capuchins, Tonkean macaques and humans. *Behav. Processes* 73(1), 107-113
- EKMAN P. (1970) Universal facial expressions of emotion. *Calif. Ment. Health Res. Dig.* 8
- EKMAN P., FRIESEN WV (1978) Manual for the facial action coding system. *Consult. Psychol. Press*
- ENGEL G.A., JONES-ENGEL L., SCHILLACI M.A., *et al.* (2002) Human Exposure to Herpesvirus B—Seropositive Macaques, Bali, Indonesia. *Emerg. Infect. Dis.* 8(8), 789-795
- FA J.E. (1984) The Barbary Macaque. In *The Barbary Macaque: A Case Study in Conservation*. Boston, MA, Springer US, pp 3-15
- FA J.E. (1986) On the ecological status of the Barbary macaque *Macaca sylvanus* L. in North Morocco: Habitat influences versus human impact. *Biol. Conserv.* 35(3), 215-258
- FA J.E. (1989) The genus *Macaca*: a review of taxonomy and evolution. *Mammal Rev.* 19(2), 45-81
- FA J.E. (1992) Visitor-directed aggression among the Gibraltar macaques. *Zoo Biol.* 11(1), 43-52
- FERNANDEZ E.J., TIMBERLAKE W. (2008) Mutual benefits of research collaborations between zoos and academic institutions. *Zoo Biol.* 27(6), 470-487
- FRIARD O., GAMBA M. (2016) BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods Ecol. Evol.* 7(11), 1325-1330
- FUENTES A. (2006) Human culture and monkey behavior: assessing the contexts of potential pathogen transmission between macaques and humans. *Am. J. Primatol.* 68(9), 880-896
- HADIDIAN J. (1980) Yawning in an Old World Monkey, *Macaca nigra* (Primates: Cercopithecidae). *Behaviour* 75(3/4), 133-147
- HAUDE R.H., GRABER J.G., FARRES A.G. (1976) Visual observing by rhesus monkeys: Some relationships with social dominance rank. *Anim. Learn. Behav.* 4(2), 163-166
- HILL D.A. (1994) Affiliative Behaviour Between Adult Males of the Genus *Macaca*. *Behaviour* 130(3-4), 293-308
- HORNSHAW S.G. (1984) A Comparison of Proximity Behaviour in Two Groups of Barbary Macaques — Implications for the Management of the Species in Captivity. In *The Barbary Macaque: A Case Study in Conservation*. Boston, MA, Springer US, pp 221-239
- HOSEY G.R. (2005) How does the zoo environment affect the behaviour of captive primates? *Appl. Anim. Behav. Sci., Primates in Zoos* 90(2), 107-129
- HSU M.J., KAO C.-C., AGORAMOORTHY G. (2009) Interactions between visitors and Formosan macaques (*Macaca cyclopis*) at Shou-Shan Nature Park, Taiwan. *Am. J. Primatol.* 71(3), 214-222
- HUFF J.L., BARRY P.A. (2003) B-Virus (Cercopithecine herpesvirus 1) Infection in Humans and Macaques: Potential for Zoonotic Disease. *Emerg. Infect. Dis.* 9(2), 246-250
- JACK R.E., GARROD O.G.B., YU H., CALDARA R., SCHYNS P.G. (2012) Facial expressions of emotion are not culturally universal. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109(19), 7241
- JULLE-DANIÈRE É., MICHELETTA J., WHITEHOUSE J., *et al.* (2015) *MaqFACS* (Macaque Facial Action Coding System) can be used to document facial movements in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *PeerJ* 3, e1248
- KAMINSKI J., HYND S.J., MORRIS P., WALLER B.M. (2017) Human attention affects facial expressions in domestic dogs. *Sci. Rep.* 7(1), 1-7
- KANAZAWA S. (1996) Recognition of facial expressions in a Japanese monkey (*Macaca fuscata*) and humans (*Homo sapiens*). *Primates* 37(1), 25-38

- KOIRALA S., CHALISE M.K., KATUWAL H.B., *et al.* (2017) Diet and Activity of *Macaca assamensis* in Wild and Semi-Provisioned Groups in Shivapuri Nagarjun National Park, Nepal. *Folia Primatol. (Basel)* 88(2), 57-74
- KONEČNÁ M., WEISS A., LHOTA S., WALLNER B. (2012) Personality in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): Temporal stability and social rank. *J. Res. Personal.* 46(5), 581-590
- KRUMHUBER E.G., TAMARIT L., ROESCH E.B., SCHERER K.R. (2012) FACSGen 2.0 animation software: Generating three-dimensional FACS-valid facial expressions for emotion research. *Emotion* 12(2), 351-363
- KUESTER J., PAUL A., PREUSCHOFT S. (1998) Dominance Styles of Female and Male Barbary Macaques (*Macaca Sylvanus*). *Behaviour* 135(6), 731-755
- LA FORET DES SINGES (2017) Présentation du macaque de Barbarie. [<https://www.la-foret-des-singes.com/presentation/portrait-du-macaque-de-barbarie/>] (consulté le 17/10/2019)
- LANGFORD D.J., BAILEY A.L., CHANDA M.L., *et al.* (2010) Coding of facial expressions of pain in the laboratory mouse. *Nat. Methods* 7(6), 447-449
- LEACH M.C., KLAUS K., MILLER A.L., *et al.* (2012) The Assessment of Post-Vasectomy Pain in Mice Using Behaviour and the Mouse Grimace Scale. *PLOS ONE* 7(4), e35656
- LECTURER A.T.S., BOOTH R. (2003) Assessing the Role of Zoos in Wildlife Conservation. *Hum. Dimens. Wildl.* 8(1), 65-74
- MAEKAWA M., LANJOUW A., RUTAGARAMA E., SHARP D. (2013) Mountain gorilla tourism generating wealth and peace in post-conflict Rwanda. *Nat. Resour. Forum* 37(2), 127-137
- MARÉCHAL L., SEMPLÉ S., MAJOLO B., *et al.* (2011) Impacts of tourism on anxiety and physiological stress levels in wild male Barbary macaques. *Biol. Conserv.* 144(9), 2188-2193
- MARÉCHAL L., LEVY X., MEINTS K., MAJOLO B. (2017) Experience-based human perception of facial expressions in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *PeerJ* 5, e3413
- MCCARTHY M.S., MATHESON M.D., LESTER J.D., *et al.* (2009) Sequences of Tibetan Macaque (*Macaca thibetana*) and Tourist Behaviors at Mt. Huangshan, China. *Primate Conserv.* 24(1), 145-151
- MCLENNAN M.R., HOCKINGS K.J. (2016) The Aggressive Apes? Causes and Contexts of Great Ape Attacks on Local Persons. In *Problematic Wildlife: A Cross-Disciplinary Approach*. Cham, Springer International Publishing, pp 373-394
- MEINTS K., RACCA A., HICKEY N. (2010) How to prevent dog bite injuries? Children misinterpret dogs facial expressions. *Inj. Prev.* 16(Suppl 1), A68-A68
- MEROLA I., PRATO-PREVIDE E., LAZZARONI M., MARSHALL-PESCINI S. (2014) Dogs' comprehension of referential emotional expressions: familiar people and familiar emotions are easier. *Anim. Cogn.* 17(2), 373-385
- MICHELETTA J., WHITEHOUSE J., PARR L.A., WALLER B.M. (2015) Facial expression recognition in crested macaques (*Macaca nigra*). *Anim. Cogn.* 18(4), 985-990
- NAGASAWA M., MURAI K., MOGI K., KIKUSUI T. (2011) Dogs can discriminate human smiling faces from blank expressions. *Anim. Cogn.* 14(4), 525-533
- NAWROTH C., ALBUQUERQUE N., SAVALLI C., SINGLE M.-S., MCELLIGOTT A.G. (s. d.) Goats prefer positive human emotional facial expressions. *R. Soc. Open Sci.* 5(8), 180491
- NEL D. (2011) Maîtrise de la reproduction chez le magot (*Macaca sylvanus*): la stérilisation des mâles. Thèse Méd. Vét., Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
- NEUMANN C., DUBOSCQ J., DUBUC C., GINTING A.M., ENGELHARDT A. (2011) Assessing dominance hierarchies: validation and advantages of progressive evaluation with Elo-rating. *Anim. Behav.* 82, 911-921
- NEWSOME D., DOWLING R.K., MOORE S.A. (2005) Wildlife Tourism. Channel View Publications
- O'LEARY H., FA J.E. (1993) Effects of Tourists on Barbary Macaques at Gibraltar. *Folia Primatol. (Basel)* 61(2), 77-91
- ORMSBY A., MANNLE K. (2006) Ecotourism Benefits and the Role of Local Guides at Masoala National Park, Madagascar. *J. Sustain. Tour.* 14(3), 271-287
- PALACIOS G., LOWENSTINE L.J., CRANFIELD M.R., *et al.* (2011) Human Metapneumovirus Infection in Wild Mountain Gorillas, Rwanda. *Emerg. Infect. Dis.* 17(4), 711-713

- PARR L.A., WALLER B.M., BURROWS A.M., GOTHARD K.M., VICK S.J. (2010) Brief communication: MaqFACS: A muscle-based facial movement coding system for the rhesus macaque. *Am. J. Phys. Anthropol.* 143(4), 625-630
- PARR L.A., MICHELETTA J., WALLER B.M. (2016) Nonverbal communication in primates: Observational and experimental approaches. In *APA handbook of nonverbal communication, APA handbooks in psychology*. Washington, DC, US, American Psychological Association, pp 401-422
- PARRON C., CALL J., FAGOT J. (2008) Behavioural responses to photographs by pictorially naïve baboons (*Papio anubis*), gorillas (*Gorilla gorilla*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behav. Processes* 78(3), 351-357
- PAUL, KUESTER J., ARNEMANN J. (1996) The sociobiology of male–infant interactions in Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Anim. Behav.* 51(1), 155-170
- PINHEIRO, J., (2007) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models (Package R)
- PLUMPTRE, A., ROBBINS, M.M., WILLIAMSON, E.A. (2018) *Gorilla beringei*: The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T39994A115576640. International Union for Conservation of Nature
- PREUSCHOFT S. (1992) « Laughter » and « Smile » in Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*). *Ethology* 91(3), 220-236
- PREUSCHOFT S. (2000) Primate faces and facial expressions. *Soc. Res. N. Y.* 67(1), 245-271
- RENQUIST D.M., WHITNEY R.A. (1987) Zoonoses Acquired from Pet Primates. *Vet. Clin. North Am. Small Anim. Pract.* 17(1), 219-240
- ROMMECK I., CAPITANIO J.P., STRAND S.C., MCCOWAN B. (2011) Early social experience affects behavioral and physiological responsiveness to stressful conditions in infant rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Am. J. Primatol.* 73(7), 692-701
- RUESTO L.A., SHEERAN L.K., MATHESON M.D., LI J.-H., WAGNER R.S. (2010) Tourist Behavior and Decibel Levels Correlate with Threat Frequency in Tibetan Macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan, China. *Primate Conserv.* 25(1), 99-104
- RUSSON A.E., WALLIS J. (2014) Primate Tourism. Cambridge University Press
- SAJ T., SICOTTE P., PATERSON J.D. (1999) Influence of Human Food Consumption on the Time Budget of Vervets. *Int. J. Primatol.* 20(6), 977-994
- SHELL A., RIECK K., SHELL K., HAMMERSCHMIDT K., FISCHER J. (2011) Adult but not juvenile Barbary macaques spontaneously recognize group members from pictures. *Anim. Cogn.* 14(4), 503-509
- SMALL M.F. (1990) Alloparental behaviour in Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Anim. Behav.* 39(2), 297-306
- SMITH A.V., PROOPS L., GROUNDS K., WATHAN J., MCCOMB K. (2016) Functionally relevant responses to human facial expressions of emotion in the domestic horse (*Equus caballus*). *Biol. Lett.* 12(2), 20150907
- SOUTHWICK C.H., SIDDIOI M.F., FAROOQUI M.Y., PAL B.C. (1976) Effects of artificial feeding on aggressive behaviour of rhesus monkeys in India. *Anim. Behav.* 24(1), 11-15
- STAZAKER K., MACKINNON J. (2018) Visitor Perceptions of Captive, Endangered Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*) Used as Photo Props in Jemaa El Fna Square, Marrakech, Morocco. *Anthrozoös* 31(6), 761-776
- SVYMBERSKY M. (2017) FACS Action Units exercise, [<https://www.artstation.com/msvymbersky>] (consulté le 17/10/2019)
- THIERRY B. (2000) Les mécanismes morphogénétiques dans les organisations sociales de macaques. *Primatologie*, 2000, 237-265
- TROISI A. (2002) Displacement Activities as a Behavioral Measure of Stress in Nonhuman Primates and Human Subjects. *Stress* 5(1), 47-54
- WALLER B.M., LEMBECK M., KUCHENBUCH P., BURROWS A.M., LIEBAL K. (2012a) GibbonFACS: A Muscle-Based Facial Movement Coding System for Hylobatids. *Int. J. Primatol.* 33(4), 809-821

- WALLER B.M., PEIRCE K., MITCHELL H., MICHELETTA J. (2012b) Evidence of Public Engagement with Science: Visitor Learning at a Zoo-Housed Primate Research Centre. *PLoS ONE* 7(9), e44680
- WALLER B.M., PEIRCE K., CAEIRO C.C., *et al.* (2013) Paedomorphic Facial Expressions Give Dogs a Selective Advantage. *PLOS ONE* 8(12), e82686
- WALLER B.M., WHITEHOUSE J., MICHELETTA J. (2017) Rethinking primate facial expression: A predictive framework. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 82, 13-21
- WATHAN J., BURROWS A.M., WALLER B.M., MCCOMB K. (2015) EquiFACS: The Equine Facial Action Coding System. *PLOS ONE* 10(8), e0131738
- WIPER S.M., SEMPLE S. (2007) The function of teeth chattering in male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Am. J. Primatol.* 69(10), 1179-1188
- WOODS J.M., ROSS S.R., CRONIN K.A. (2019) The Social Rank of Zoo-Housed Japanese Macaques is a Predictor of Visitor-Directed Aggression. *Animals* 9(6), 316
- ZHAO Q.-K., DENG Z.-Y. (1992) Dramatic Consequences of Food Handouts to *Macaca thibetana* at Mount Emei, China. *Folia Primatol. (Basel)* 58(1), 24-31
- ZOONAUTE (2019) Fréquentation 2017 des parcs animaliers en France. In <https://www.zoonaute.net/2019/05/14/frequentation2017/>

Annexe 1 : Résultats GLMM Agonistique

Agonistique : Modele vs H ₀	χ^2	Chi Df		P-value	
(ANOVA)	37.516	7		3.75E-06	
Agonistique	Estimate	Std. Error	z value	P-value	
HuNeu vs MaNeu	0.991	0.552	1.796	0.073	.
HuNeu vs HuOM	0.438	0.542	0.807	0.420	
HuNeu vs MaOM	1.853	0.595	3.115	0.002	**
HuOM vs MaNeu	0.557	0.532	1.047	0.295	
HuOM vs MaOM	1.418	0.569	2.491	0.013	*
MaNeu vs MaOM	0.862	0.542	1.591	0.112	
Order	-0.412	0.184	-2.232	0.026	*
Age	-0.112	0.064	-1.738	0.082	.
Beta vs Alpha	-1.147	0.694	-1.653	0.098	.
Beta vs Epsi	-2.128	0.810	-2.629	0.009	**
Beta vs Mu	0.417	0.828	0.504	0.614	
Epsi vs Alpha	0.980	0.777	1.262	0.207	
Epsi vs Mu	2.548	0.942	2.706	0.007	**
Alpha vs Mu	1.566	0.816	1.919	0.055	.

Annexe 2 : Résultats GLMM Agressif

Agressif : Modele vs H ₀ (ANOVA)	χ^2	Chi Df	P-value		
	37.944	3	2.90E-08		
Agressif	Estimate	Std. Error	z-value	P-value	
HuNeu vs HuOM	0.573	0.648	0.884	0.377	
HuNeu vs MaNeu	1.358	0.670	2.025	0.043	*
HuNeu vs MaOM	2.655	0.738	3.597	0.000	***
HuOM vs MaNeu	0.785	0.616	1.274	0.203	
HuOM vs MaOM	2.082	0.672	3.100	0.002	**
MaNeu vs MaOM	1.297	0.608	2.133	0.033	*
Order	-0.719	0.228	-3.154	0.002	**

Annexe 3 : Résultats GLMM Grattage

Grattage : Modele vs H ₀	χ^2	Chi Df	P-value		
(ANOVA)	33.919	5	2.47E-06		
Grattage	Estimate	Std. Error	z value	P-value	
HuNeu vs HuOM	-0.576	0.492	-1.170	0.242	
HuNeu vs MaNeu	-0.905	0.503	-1.798	0.072	.
HuNeu vs MaOM	0.358	0.477	0.750	0.454	
HuOM vs MaNeu	-0.329	0.522	-0.630	0.528	
HuOM vs MaOM	0.933	0.493	1.894	0.058	.
MaNeu vs MaOM	1.262	0.504	2.503	0.012	*
Macaquesnumb	0.424	0.162	2.622	0.009	**
Macaquesynyes	-1.002	0.555	-1.808	0.071	.
Visitorsyes	1.151	0.521	2.210	0.027	*

Annexe 4 : Résultats GLMM Durée du regard

Regard : Modele vs H ₀ (ANOVA)	Test	L.Ratio	p-value		
	vs 2	32.2	2.00E-04		
Regard	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
HuNeu vs HuOM	-0.026	0.035	115	-0.748	0.456
HuNeu vs MaNeu	0.004	0.035	115	0.117	0.907
HuNeu vs MaOM	0.060	0.035	115	1.733	0.086
HuOM vs MaNeu	0.030	0.035	115	0.866	0.388
HuOM VS MaOM	0.086	0.035	115	2.473	0.015
MaNeu vs MaOM	0.056	0.035	115	1.599	0.113
Alpha vs Beta	-0.008	0.039	35	-0.210	0.835
Alpha vs Epsi	-0.033	0.043	35	-0.759	0.453
Alpha vs Mu	0.158	0.045	35	3.522	0.001
Beta vs Epsi	-0.025	0.043	35	-0.569	0.573
Beta vs Mu	0.166	0.048	35	3.467	0.001
Epsi vs Mu	0.191	0.051	35	3.770	0.001
Order	-0.025	0.011	115	-2.222	0.028
Foodyes	-0.100	0.033	115	-3.076	0.003
Age	-0.013	0.004	35	-3.715	0.001

Annexe 5 : Résultats GLMM Soumission et Close (temps passé près du stimulus)

Soumission : Modele vs H ₀	χ^2	Chi Df	P-value		
(ANOVA)	25.521	3	1.20E-05		
Soumission	Estimate	Std. Error	z value	P-value	
Alpha vs Beta	2.054	0.736	2.790	0.005	**
Beta vs Epsi	-3.733	1.221	-3.057	0.002	**
Beta vs Mu	-2.049	0.701	-2.924	0.003	**
Alpha vs Epsi	-1.679	1.222	-1.374	0.170	
Epsi vs Mu	1.684	1.192	1.413	0.158	
Alpha vs Mu	0.005	0.726	0.007	0.994	
Order	-0.508	0.216	-2.357	0.018	*

Log(Close) : Modele vs H ₀	Test	L.Ratio	p-value		
(ANOVA)	vs 2	9.161	0.010		
log(Close)	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
Visiteurs	0.127	0.052	119	2.439	0.016
Age	0.006	0.004	38	1.588	0.121

RÉACTIONS COMPORTEMENTALES DE MACAQUES BERBÈRES (MACACA SYLVANUS) FACE À DES HUMAINS IMITANT LEURS EXPRESSIONS FACIALES

Auteur : Béatrice LUISI

RÉSUMÉ :

Le tourisme d'observation de la faune sauvage est en expansion, ce qui favorise les rencontres entre humains et animaux sauvages. Bien que ce tourisme soit sensible à la conservation des espèces, il présente des risques pour les animaux sauvages et les humains. Les risques de zoonoses sont très importants ainsi que les risques pour la sécurité et le bien-être des deux espèces. Notre étude se porte sur un primate qui est une forte attraction touristique au Maroc et à Gibraltar, le macaque Berbère (*Macaca sylvanus*). Plusieurs études ont démontré des effets négatifs du tourisme sur cette espèce : on constate de nombreux cas d'agressions physiques vers les touristes et une augmentation des signes de stress chez les macaques. Ces comportements pourraient être dus à une mauvaise communication interspécifique, notamment par l'utilisation d'expressions faciales. Afin de comprendre la nature et les proportions de ces comportements selon l'espèce, nous avons relevé au zoo « Terre de singes » le nombre de comportements agressifs entre des visiteurs et des macaques en semi-liberté. Nous savons que des humains interprètent particulièrement mal l'expression faciale de menace avec la bouche en rond (« Open-mouth ») en la prenant pour une expression amicale. Cette expression est souvent imitée par des touristes et nous avons recherché comment les macaques réagissaient face à cette imitation par une expérience cognitive. Nos résultats ont montré que les visiteurs avaient significativement plus de comportements agressifs, surtout des « lunge » (buste penché vers l'avant) envers les macaques que l'inverse, en majeure partie de la part de visiteurs enfants. Face à des images d'humains et macaques neutres ou avec l'expression « open-mouth » les macaques ont présenté des réactions agressives, de soumission et de stress. Ces réactions ont été significativement plus élevées devant le macaque avec l'open-mouth. Les réactions comportementales variaient avec d'autres facteurs comme l'âge du macaque, son groupe et l'ordre dans lequel les stimuli étaient présentés. Il nous est apparu que la communication interspécifique était inadaptée et qu'une action concrète pour diminuer le stress des animaux et les agressions contre les humains devrait passer par une plus forte sensibilisation des touristes ou visiteurs, notamment les enfants, aux modes de communication des animaux visités.

MOTS CLÉS : COMMUNICATION NON-VERBALE / EXPRESSION FACIALE / COMPORTEMENT / AGRESSION / TOURISME / INTERPRÉTATION / PRIMATE / MACACA SYLVANUS / MACAQUE DE BARBARIE / HUMAIN / MAROC / GIBRALTAR

JURY :

Président : Pr Frédéric Cochenne-Paliwoda

1^{er} Assesseur : Pr Caroline Gilbert

2nd Assesseur : Dr Lucie Chevallier

BEHAVIORAL RESPONSES FROM BARBARIAN MACAQUES (*MACACA SYLVANUS*) TO HUMANS IMITATING THEIR FACIAL EXPRESSIONS

Author: Béatrice LUISI

SUMMARY:

Wildlife tourism is a rapidly growing industry which promotes encounters between humans and wild animals. Even though wildlife tourism makes a significant contribution to the conservation of biodiversity, it has some negative impacts for both wildlife and tourists. Risks of zoonosis are significant but there are also risks for the safety and welfare of both species. Our research is based on the Barbarian macaque (*Macaca sylvanus*), a primate recently known as a big touristic attraction in Morocco and Gibraltar. Several studies have shown the negative effects of tourism on these species: many occurrences of physical aggressions towards tourists have been reported as well as an increase of stress for the macaques. Those occurrences could be explained by a poor interspecific communication, including the misuse of facial expressions. In order to understand the nature and the proportions of such behaviours according to the species, we counted the aggressive behaviours between visitors and free-ranging macaques in the French zoo "Terre de singes". It has been shown that humans often misinterpret the threatening expression "open-mouth" (or "rounded-mouth") as a friendly expression. Besides, the open-mouth is frequently imitated by tourists. We thus investigated, using a cognitive experience, how macaques reacted to this imitation. Our results showed that visitors, mainly children, performed significantly more behaviours perceived as aggressive, especially "lunges" (bowing toward the macaque), towards the macaque than the opposite way. In front of pictures of macaques and humans with a neutral expression or showing the open-mouth display, tested macaques showed aggressive, submissive and stress behaviours. Those behavioural reactions were significantly higher in front of the macaque showing the open-mouth. They varied also with other factors such as the age of the macaque, its group and the order of presentation of the stimuli. It appeared to us that an inadequate interspecific communication do exist and that a concrete action to reduce the animal's stress and the aggressions against humans should be a reinforcement of the visitors' awareness, especially the children's, to other animal species' communication signals.

KEYWORDS: NON-VERBAL COMMUNICATION / FACIAL EXPRESSION / BEHAVIOUR / AGGRESSION / TOURISM / INTERPRETATION / PRIMATE / MACACA SYLVANUS / BARBARIAN MACAQUE / HUMAN / MOROCCO / GIBRALTAR

JURY:

Chairperson: Pr Frédéric Cochenne-Paliwoda

1st Assessor: Pr Caroline GILBERT

2nd Assessor: Dr Lucie Chevallier