

**UNIVERSITE DE MONTPELLIER II**

**HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES**

**UNE APPROCHE EVOLUTIVE DE LA  
PRIMATOLOGIE**

Dossier de candidature

**MARIE CHARPENTIER**

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive UMR 5175

1919 Route de Mende  
34293 Montpellier Cedex 5

# CURRICULUM VITAE

## Marie Charpentier

née le 10 Juin 1977, 1 enfant (2010)

CR1 CNRS

---

## CURSUS

---

- 2009-...** **Chargée de Recherches de Classe 1.** Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE) - Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Montpellier.
- 2005-2008** **Postdoctorat.** 'Communication olfactive chez *Lemur catta*'. Université de Duke, Caroline du Nord, Etats-Unis. Equipe : Christine Drea.
- 2005-2008** **Postdoctorat.** 'Effets des caractéristiques génétiques et de l'apparentement sur l'évolution des traits d'histoire de vie chez *Papio cynocephalus*'. Université de Duke, Caroline du Nord, Etats-Unis. Equipe : Susan Alberts.
- 2001-2004** **Thèse de Doctorat.** 'Système de reproduction, relations de parenté et structure sociale chez *Mandrillus sphinx* : approche intégrée en écologie comportementale et génétique'. Université de Montpellier II. Directrices de thèse : Martine Hossaert-McKey, Jean Wickings et Patricia Peignot.

---

## RESPONSABILITES ACTUELLES

---

- 2012-...** **Coordinatrice du 'Projet Mandrillus'.**  
<http://www.cefe.cnrs.fr/mandrillus/presentation>
- 2012-2015** **Coordinatrice d'une 'Station d'Etudes en Ecologie Globale' (INEE-CNRS).**
- 2012-2015** **Membre du CNU 67 (Comité National des Universités).**
- 2010-2013** **Coordinatrice d'un LIA (Laboratoires Internationaux Associés), CNRS-CIRMF (Gabon).**

---

# PROJET EN COURS

---

## SELECTION DE PARENTELE

---

- Biais comportementaux entre apparentés.
- Mécanismes proximaux responsables de la reconnaissance entre apparentés.
- Coûts et des bénéfices d'interagir avec des apparentés.

## PARASITISME ET EVOLUTION DE LA SOCIALITE

---

- Manipulation parasitaire.
- Parasitisme et modifications phénotypiques.
- Mécanismes d'évitement du parasitisme (prophylaxie, adaptations comportementales).

---

# ACTIVITES DE FORMATION

---

## ENCADREMENT DE THESES

---

- Felix Ndagijimana (2013-2015), Université de Montpellier II (UMII). Choix reproducteurs et dépression de consanguinité chez le gorille de montagne. Collaboration avec le Karisoke Research Center (Rwanda).
- Gontran Nsi Akoué (2013-2015), Université des Sciences & Techniques de Masuku (USTM), Gabon. Auto-médication chez le mandrill : étude phytochimique et biochimique des plantes consommées et analyses comportementales. Co-encadrant : Dr Alain Souza (USTM).
- Timo Brockmeyer (2012-2015), UMII. Approche dynamique de l'étude des réseaux sociaux complexes : applications spatio-temporelles chez le mandrill. Co-encadrant : Prof. Peter Kappeler (DPZ, Allemagne).

## ENCADREMENT DE MASTER 2

---

- Clémence Poirotte (2013), CEFE. Parasitisme, odeurs et socialité. Co-encadrant : Laurent Dormont (CEFE).
- Greta Carrete Vega (2013), Erasmus Mundus. Communication acoustique chez le mandrill : un mécanisme responsable de la discrimination entre apparentés ? Co-encadrant : Florence Levréro (Université St Etienne).

- Gontran Nsi Akoué (2012), USTM, Gabon. Etude phytochimique et biochimique des plantes consommées par des mandrills du Gabon. Co-encadrant : Dr Alain Souza (USTM, Gabon).

#### **ENCADREMENT D'INGENIEURS AGRONOMES (CESURES)**

---

- Nicolas Romillac (2009), CEFÉ. Détermination d'un pedigree d'une population de mandrills à partir d'analyses moléculaires : application pour l'étude de la dépression hybride. SupAgro.
- Erwan Chérel (2010), CEFÉ. Etude génétique et parasitaire d'une zone hybride de babouins. AgroParisTech.

#### **AUTRES ENCADREMENTS**

---

- Johanna Mervant (2009), UMII. Stage non-obligatoire L3. Communication olfactive chez le mandrill.

#### **FORMATION D'ASSISTANTS DE RECHERCHE**

---

- Thomas Jenkins (2010-2011). Assistant ingénieur, CEFÉ-CNRS.
- Depuis 2009 au Gabon, formation de deux assistants de recherche et de sept assistants de terrain.

#### **PARTICIPATION A DES JURYS ET COMITES DE THESE**

---

- Examinatrice de la thèse de Sophie Lardy (2012). Mécanismes évolutifs de la dominance chez les mammifères sociaux, application à la marmotte alpine. Université de Villeurbanne.
- Membre du comité de thèse :
  - Alice Banié (2013). Stratégies de reproduction chez les femelles babouins. UMII.
  - Mariona Ferrandiz Rovira (2012). Choix du partenaire pour le complexe majeur d'histocompatibilité: une approche intégrative. Université de Lyon I.
  - Arnaud Tognetti (2010-2013). Evolution de l'altruisme chez l'homme. Université de Montpellier II.
  - Erwan Quéméré (2008). Génétique du paysage de populations fragmentées de lémurins à Madagascar. Université de Toulouse.
- Membres de jurys de recrutement :
  - Maître de conférences en communication acoustique (2010). Université de St Etienne.

- Ingénieur d'Etudes en écologie de terrain (2011). CNRS Marseille.
- Membre de la section d'admission de la commission 29 CNRS (2013)

## ENSEIGNEMENTS

---

**2009** 2h de cours magistraux, Master 2 BEE, Université de Montpellier II.

**2001** 20h de TP en Ecologie Comportementale, Master 1, Université de Bourgogne.

## ACTIVITES EDITORIALES ET D'ÉVALUATION

---

### EDITION

---

**2010-...** **Editrice Associée.** Behavioral Ecology and Sociobiology.

**2009-...** **Membre du Comité Editorial.** International Journal of Primatology.

### EVALUATION DE LA RECHERCHE

---

- Evaluatrice pour différentes revues (PNAS, Mol Ecol, J Evol Biol, Heredity, Anim Behav, Behav Ecol Sociobiol, PlosOne, Behav Process, Ethology, Am J Primatol, Int J Primatol, Folia Primatol).
- Evaluatrice pour différentes fondations (ANR, FRB, National Science Foundation, Leakey Foundation, Bourse de Recherches Postdoctorales Canadiennes, Czech Scientific Foundation).

## PRIX ET FINANCEMENTS

---

### FINANCEMENTS ACQUIS

---

#### Présents

- **PROCOPE-DAAD\*** avec Prof. Peter Kappeler, DPZ (2013; 8000€)
- **PEPS\*** (INEE-CNRS; 2012; 10000€)
- **SEEG\* (Station d'Etude en Ecologie Globale)**, INEE-CNRS (2012-2015; ~20000€/4 ans)
- **DFG\* (German Research Foundation)** avec Prof. Peter Kappeler, DPZ (2012-2014; 603745€)
- **LIA\* (Laboratoire International Associé) CNRS-CIRMF (PI; 2010-2013; ~48000€/4 ans)**

## Passés

- **Marie Curie International Re-integration Grant\*** (2009-2011; 750000€)
- **National Science Foundation** avec Dr. Christine Drea (2007- 2010; ~450000€)
- **Marie Curie Outgoing fellowship\*** - bourse de post-doctorat (2007-2009; ~250000€)
- **Ministère des Affaires Etrangères\*** Volontaire International. CIRMF, Gabon (2002-2004)

\*PI

## PRIX

---

- **Prix Paoletti du CNRS** (2008).
- **Prix du ‘Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland’** (2001).

---

## CONGRES ET CONFERENCES (PARTICIPATIONS ORALES - PI)

---

- **2013. Conférence intra-laboratoire, CEFE, Montpellier.** Les projets de terrain à long-terme.
- **2013. Conférencière invitée, Jussieu, Paris.** Sélection de parentèle chez les primates.
- **2013. Conférencière invitée, Université de St Etienne.** Sélection de parentèle chez les primates.
- **2012. Conférence, CENAREST, Franceville, Gabon.** Le ‘Projet Mandrillus’ : un projet de recherche sur le long-terme au Gabon.
- **2012. Conférencière invitée, USTM, Franceville, Gabon.** Sélection de parentèle chez les primates.
- **2011. Conférence au GDR en Ecologie Chimique, Dijon.** Critical thinking in mammalian chemical ecology.
- **2011. Congrès international ‘European Federation of Primatology’, Portugal.** Kin selection in non-human primates.
- **2011. Congrès international ‘Human Behavior and Evolution Society’, Montpellier.** Some insights on kin selection in non-human primates.
- **2011. Conférence, Université de Freiburg, Allemagne.** Kin selection in primates.
- **2010. Conférencière invitée, DPZ (Deutsches Primatenzentrum GmbH), Allemagne.** Discrimination and biased behaviors between kin: Existing evidences, proximate mechanisms and ultimate consequences. University of Gottingen, Germany.
- **2009. Conférence au GDR en Ecologie Chimique, Marseille.** Olfaction as a mechanism guiding kin recognition and mate choice in *Lemur catta*.

- **2009. Congrès international ‘International Society of Chemical Ecology’, Switzerland.** Olfaction as a mechanism guiding kin recognition and mate choice in a primate species.
- **2009. Conférencière invitée (grand public) ‘Cité des Sciences de la Villette’, Paris.** La sexualité des primates.
- **2008. Conférencière invitée, symposium en Primatologie, Spain.** Kin selection and discrimination in primates: evidences, mechanisms and consequences.
- **2008. Congrès international ‘International Primatological Society’, Scotland.** Temporal change in hybridization patterns and effects of hybridity on maturation in a wild baboon population.
- **2007. Conférence, Université de Duke, Etats-Unis.** Smelling right: The scent of male lemurs advertises genetic quality and relatedness.
- **2007. Congrès international ‘American Society of Primatology’, Etats-Unis.** Inbreeding depression in *Lemur catta*: genetic diversity predicts parasitism, immunocompetence, and survivorship.
- **2007. Conférencière invitée, Max Planck Institute, Allemagne.** The use of genetic tools in the study of primate ecology and life-history traits.
- **2006. Congrès international ‘International Primatological Society’, Ouganda.** How inbreeding affect fitness traits in primates: growth, reproductive success and dominance in mandrills.
- **2005. Conférence, Université de Duke, Etats-Unis.** Mating system, kin relationships and social structure in *Mandrillus sphinx*: an approach integrating behavioral ecology and genetics.
- **2005. Conférence intra-laboratoire, CEFÉ, Montpellier.** Constraints on control: factors influencing reproductive success in male mandrills (*Mandrillus sphinx*).
- **2004. Congrès international ‘International Primatological Society’, Italie.** Reproductive success in alpha male mandrills.
- **2001. Congrès international ‘Société Francophone De Primatologie’, Rennes.** Socio-sexual development of adolescent male mandrills (*Mandrillus sphinx*).
- **2001. Conférence, GDR en Ecologie Comportementale, Montpellier.** Development of the dominance hierarchy in adolescent male mandrills (*Mandrillus sphinx*).

---

## PUBLICATIONS

---

### RESUME

---

- 2004-2013 : 36 articles parus dans des journaux à comité de lecture (21 en 1<sup>er</sup> auteur, 1 en dernier auteur), 1 chapitre de livre. H-facteur : 18 (Google Scholar).

Journaux	Nb d'articles	IF (5 ans)
<b>Ecology Letters</b>	1	17.949
<b>PNAS</b>	2	9.681
<b>Current Biology</b>	1	9.494
<b>Molecular Ecology</b>	5	6.275
<b>Functional Ecology</b>	1	4.861
<b>American Naturalist</b>	1	4.552
<b>Journal of Human Evolution</b>	1	4.530
<b>BMC Evolutionary Biology</b>	1	3.285
<b>Hormones and Behavior</b>	1	3.735
<b>PlosOne</b>	1	3.730
<b>Journal of Evolutionary Biology</b>	2	3.479
<b>Behavioral Ecology</b>	1	3.216
<b>Animal Behaviour</b>	3	3.068
<b>Behavioral Ecology and Sociobiology</b>	3	2.752
<b>Behavior Genetics</b>	1	2.606
<b>American Journal of Primatology</b>	2	2.459
<b>Conservation Genetics</b>	1	2.103
<b>International Journal of Primatology</b>	4	1.786
<b>Oryx</b>	1	1.624

#### LISTE COMPLETE D'ARTICLES PARUS DANS DES REVUES A COMITE DE LECTURE

1. **Charpentier MJE**, Mboumba S, Ditsoga C, Drea C. **2013**. Nasopalatine ducts and flehmen behavior in the mandrill: Reevaluating olfactory communication in Old World Primates. **American Journal of Primatology**. 75: 703-714.
2. Huchard E, **Charpentier MJE**, Marshall H, King A, Knapp L, Cowlshaw G. **2013**. Paternal effects on access to resources in a promiscuous primate society. **Behavioral Ecology**. 24: 229-236.
3. **Charpentier MJE**, Huchard E, Widdig A, Gimenez O, Sallé B, Kappeler P, Renoult JP. **2012**. Distribution of affiliative behavior across kin classes and their fitness consequences in mandrills. **Ethology** 118: 1198-1207.
4. **Charpentier MJE**, Barthes N, Proffit M, Bessièrè J-M, Grison C. **2012**. Critical thinking in the chemical ecology of mammalian communication: Roadmap for future studies. **Functional Ecology** 26: 769-774.



5. Tung J\*, **Charpentier MJE\***, Mukherjee S, Altmann J, Alberts SC. **2012**. Genetic effects on mating success and partner choice in a social mammal. **The American Naturalist** 180: 113-129. \*Contributions égales.
6. **Charpentier MJE**, Fontaine MC, ChereL E, Renoult JP, Jenkins T, Benoit L, Barthès N, Alberts SC, Tung J. **2012**. Genetic structure in a dynamic baboon hybrid zone corroborates behavioral observations in a hybrid population. **Molecular Ecology** 21: 715-731.
7. Renoult JP, Schaefer HM, Sallé B, **Charpentier MJE**. **2011**. The evolution of the multicoloured face of mandrills: insights from the perceptual space of colour vision. **PlosOne** 6: e29117.
8. **Charpentier MJE**, Crawford JC, Boulet M, Drea CM. **2010**. Message 'scent': lemurs detect the genetic relatedness and quality of conspecifics via olfactory cues. **Animal Behaviour** 80: 101-108.
9. Boulet M, Crawford JC, **Charpentier MJE**, Drea CM. **2010**. Honest olfactory ornamentation in a female-dominant primate. **Journal of Evolutionary Biology** 23: 1558-1563.
10. Starling AP, **Charpentier MJE**, Fitzpatrick C, Scordato ES, Drea CM. **2010**. Seasonality, sociality, and reproduction: Long-term stressors of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). **Hormones and Behavior** 57: 76-85.
11. Setchell JM, **Charpentier MJE**, Abbott KM, Wickings EJ, Knapp LA. **2010**. Opposites attract: MHC-associated mate choice in a polygynous primate. **Journal of Evolutionary Biology** 23: 136-148.
12. Boulet M\*, **Charpentier MJE\***, Drea CM. **2009**. Decoding an olfactory mechanism of kin recognition and inbreeding avoidance in a primate. **BMC Evolutionary Biology** 9: 281. \*Contributions égales.
13. Setchell JM, **Charpentier MJE**, Abbott KM, Wickings EJ, Knapp LA. **2009**. Is brightest best? Testing the Hamilton-Zuk hypothesis in mandrills. **International Journal of Primatology** 30: 825-844.
14. Huchard E, Benavides J, Setchell JM, **Charpentier MJE**, Alvergne A, King JA, Knapp LA, Cowlshaw G, Raymond M. **2009**. Studying shape in sexual signals: the case of primate sexual swellings. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 63: 1231-1242.
15. Alvergne A, Huchard E, Caillaud D, **Charpentier MJE**, Setchell JM, Ruppli C, Féjan D, Martinez L, Cowlshaw G, Raymond M. **2009**. Human ability to visually recognize kin within primates. **International Journal of Primatology** 30: 199-210.
16. **Charpentier MJE**, Boulet M, Drea CM. **2008**. Smelling right: the scent of male lemurs advertises genetic quality and relatedness. **Molecular Ecology** 17: 3225-3233.
17. Jones et al. 2008. Senescence patterns determined by species ranking on the fast-slow life-history continuum. **Ecology Letters** 11: 664-673.
18. **Charpentier MJE**, Van Horn RC, Altmann J, Alberts SC. **2008**. Paternal effects on offspring fitness in a multimale society. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA** 105: 1988-1992.

19. **Charpentier MJE**, Williams CV, Drea CM. **2008**. Inbreeding depression in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*): genetic diversity predicts parasitism, immunocompetence, and survivorship. **Conservation Genetics** 9: 1605-1615.
20. **Charpentier MJE**, Tung J, Altmann J, Alberts SC. **2008**. Age at maturity in wild baboons: genetic, environmental and demographic influences. **Molecular Ecology** 17: 2026-2040.
21. Tung J, **Charpentier MJE**, Garfield DA, Alberts SC. **2008**. Genetic evidence reveals temporal change in hybridization patterns in a wild baboon population. **Molecular Ecology** 17: 1998-2011.
22. **Charpentier MJE**, Prugnolle F, Gimenez O, Widdig A. **2008**. Genetic heterozygosity and sociality in a primate species. **Behavior Genetics** 38: 151-158.
23. **Charpentier MJE**, Deubel D, Peignot P. **2008**. Relatedness and social behaviors in *Cercopithecus solatus*. **International Journal of Primatology** 29: 487-495.
24. Leigh SR, Setchell JM, **Charpentier MJE**, Knapp LA & Wickings EJ. **2008**. Fitness and canine size in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). **Journal of Human Evolution** 55: 75-85.
25. Peignot P\*, **Charpentier MJE\***, Bout N, Bourry O, Massima U, Dosimont O, Terramorsi R, Wickings EJ. **2008**. The first release project of captive-bred mandrills, *Mandrillus sphinx*: Results of two-years' monitoring. **Oryx** 42: 122-131. *\*Contributions égales.*
26. **Charpentier MJE**, Widdig A, Alberts SC. **2007**. Inbreeding depression in primates: An historical review of methods used and empirical data. **American Journal of Primatology** 69: 1370-1386.
27. **Charpentier MJE**, Peignot P, Hossaert-McKey M, Wickings EJ. **2007**. Kin discrimination in juvenile mandrills (*Mandrillus sphinx*). **Animal Behaviour** 73: 37-45.
28. Setchell JM, **Charpentier MJE**, Bedjabaga IB, Reed P, Wickings EJ, Knapp LA. **2006**. Secondary sexual characters and female quality in primates. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 61: 305-315.
29. **Charpentier M**, Setchell JM, Prugnolle F, Wickings EJ, Peignot P, Balloux F, Hossaert-McKey M. **2006**. Life-history correlates of inbreeding depression in mandrills (*Mandrillus sphinx*). **Molecular Ecology** 15: 21-28.
30. **Charpentier M**, Setchell JM, Prugnolle F, Knapp L, Wickings EJ, Peignot P, Hossaert-McKey M. **2005**. Genetic diversity and reproductive success and in mandrills (*Mandrillus sphinx*). **Proceedings of the National Academy of Sciences USA** 102: 16723-16728.
31. **Charpentier M**, Peignot P, Hossaert-McKey M, Gimenez O, Setchell JM, Wickings EJ. **2005**. Constraints on control: factors influencing reproductive success in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). **Behavioral Ecology** 16: 614-623.
32. **Charpentier M**, Hossaert-McKey M, Wickings EJ, Peignot P. **2005**. Consequences of a one-male harem reproductive system and inbreeding in a captive group of *Cercopithecus solatus*. **International Journal of Primatology** 26: 695-708.

33. Setchell JM, **Charpentier M**, Wickings EJ. **2005**. Mate-guarding and paternity in mandrills (*Mandrillus sphinx*): factors influencing monopolisation of females by the alpha male. **Animal Behaviour** 70: 1105-1120.
34. Setchell JM, **Charpentier M**, Wickings EJ. **2005**. Sexual selection and reproductive careers in mandrills (*Mandrillus sphinx*). **Behavioral Ecology and Sociobiology** 58: 474-485.
35. Prugnolle F, Manica A, **Charpentier M**, Guégan JF, Guernier V, Balloux F. **2005**. Worldwide HLA diversity and pathogen-driven selection. **Current Biology** 15: 1022-1027.
36. **Charpentier M**, Peignot P, Hossaert-McKey M, Wickings EJ. **2004**. Changes in social interactions during adolescence in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). **American Journal of Primatology** 63: 63-73.

#### **CHAPITRES DE LIVRES**

---

37. Lucas C, **Charpentier MJE**. **2012**. Odeurs en sociétés. In: Ecologie chimique. Le langage de la nature. Cherche-Midi, Paris. p73-85.

---

# SOMMAIRE

---

<b>Introduction Générale : Recherches Passées... en Continuité avec le Présent</b>	<b>13</b>
<b>Chapitre 1. Relation Génotype-Phénotype : de la Consanguinité aux Croisements Interspécifiques</b>	<b>16</b>
I. Etude intra-populationnelle : Diversité génétique intra-individuelle et paramètres de valeur sélective	16
II. Etude inter-populationnelle : Hybridation et traits d'histoire de vie	17
III. Conclusion et Perspectives	18
<b>Chapitre 2. Reconnaissance et Interactions Différentielles entre Apparentés : Caractérisation, Mécanismes et Conséquences</b>	<b>20</b>
I. Etat-de-l'art	20
II. Apparentement et choix reproducteurs	22
III. Interactions sociales et apparentement paternel	23
IV. Mécanismes de reconnaissance entre apparentés : Apprentissage ou correspondance de phénotypes ?	24
V. Valeur adaptative de biais comportementaux entre apparentés	28
VI. Conclusions et perspectives	31
<b>Chapitre 3. Evolution de la Socialité et Parasitisme</b>	<b>32</b>
I. Manipulation parasitaire et stratégies comportementales de l'hôte pour lutter contre ses parasites : une perspective co-évolutive	32
II. Caractériser les changements phénotypiques de l'hôte induits par des parasites	33
III. Poly-parasitisme et effets compensatoires en réponse a la manipulation	35
IV. Stratégies de défense contre les parasites et virulence parasitaire	36
V. Conclusions	38
<b>Conclusion Générale</b>	<b>39</b>
<b>References Bibliographiques</b>	<b>40</b>
<b>Annexes</b>	<b>49</b>
Annexe 1 : 'Le Projet Mandrillus'	49
Annexe 2 : Les colliers détecteurs de proximités	50
Annexe 3 : Estimation de la variation des patrons de coloration	51
<b>Cinq Publications Significatives</b>	<b>52</b>

---

## INTRODUCTION GENERALE : RECHERCHES PASSEES... EN CONTINUITE AVEC LE PRESENT

---

Mes principaux travaux de recherche portent sur l'étude de l'évolution des traits d'histoire de vie, des systèmes de reproduction, des comportements et plus généralement de la dynamique sociale chez les primates. En d'autres termes, je cherche à comprendre quels sont les facteurs proximaux et ultimes qui façonnent les comportements, les interactions sociales et les stratégies reproductives entre individus vivant en groupes sociaux complexes.

Les primates sont des espèces longévives pour lesquelles les données s'accumulent lentement. Ainsi, réunir des informations sur plusieurs générations d'individus, informations nécessaires quand on s'intéresse, par exemple, à l'évolution des traits d'histoire de vie, prend un certain nombre d'années et nécessite de nombreuses heures d'observations sur le terrain. Les études que j'ai débutées pendant ma thèse et mes post-doctorats sont donc, pour certaines, toujours en cours. J'ai choisi de présenter mes travaux par thématique de recherche plutôt que de façon chronologique. Travaux antérieurs et projets en cours sont donc parfois juxtaposés dans les chapitres suivants. J'ai toutefois cherché à signifier clairement au lecteur quand une thématique concernait des recherches actuelles. Les deux prochains paragraphes présentent un résumé succinct de mes années d'étude (doctorat et post-doctorats) qui pourra également aider le lecteur à restituer la chronologie de mes travaux.

L'objectif de ma thèse de doctorat (2001-2004, CEFÉ, Montpellier) a été de comprendre **la structuration et la dynamique sociales et reproductives d'une population de primates** de l'Ancien Monde, le mandrill (*Mandrillus sphinx*) et comment les relations hiérarchiques, les relations d'apparentement<sup>1</sup> et les caractéristiques intrinsèques génétiques des individus influençaient leurs interactions socio-sexuelles. J'ai tout d'abord analysé *in situ* (Gabon) la variance du succès reproducteur entre mâles mandrills d'une population en semi-liberté (Centre International de Recherches Médicales de Franceville – CIRMF) et évalué les causes proximales

---

<sup>1</sup> De manière générale, dans mes études, les relations d'apparentement ont été établies via des pedigrees bien résolus. Ainsi, je considérais comme 'apparentés' des individus présentant des ancêtres communs proches (sur trois à cinq générations) et comme 'non-apparentés' des individus ne présentant pas d'ancêtres communs aux niveaux de ces pedigrees. Toutefois, pour certaines populations étudiées, les pedigrees étant pauvrement résolus, je n'ai eu accès qu'à des données génétiques. L'apparentement était alors estimé par des indices (Goodnight et Queller). Dans ces cas-ci, l'apparentement génétique entre individus était relatif aux individus présents dans la population (ainsi, certains couples d'individus étaient plus apparentés que d'autres, sans pour autant pouvoir leur attribuer un lien de parenté particulier).

et ultimes d'une telle variance. La mise en évidence de processus d'évitement de l'inceste dans cette population m'a conduit à étudier les effets de la consanguinité sur plusieurs traits influençant la valeur sélective. Enfin, une des conséquences génétiques, au niveau populationnel, d'un système reproducteur limité à quelques mâles pendant une même saison de reproduction – comme observé chez le mandrill – c'est une structuration en classes d'âge d'individus apparentés *via* la lignée paternelle. J'ai finalement évalué si, à l'instar de l'apparentement maternel, l'apparentement paternel influençait les comportements sociaux chez cette espèce. Pendant cette thèse, je me suis donc principalement intéressée à des problématiques de sélection sexuelle et de sélection de parentèle.

Mon séjour post-doctoral (2005-2008, Université de Duke, Durham, Etats-Unis) m'a permis de travailler sur trois objectifs principaux allant de l'étude de mécanismes proximaux de communication, comme les signaux chimiques, à l'étude de l'évolution des traits d'histoire de vie. En détails, le premier objectif a été de comprendre le rôle de facteurs génétiques sur l'évolution des comportements socio-sexuels chez deux espèces de primates (rhésus macaques *Macaca mulatta* à Porto Rico ; babouins jaunes *Papio cynocephalus* au Kenya). Le second objectif de mes recherches post-doctorales a été de comprendre les mécanismes proximaux (signaux chimiques) responsables de la reconnaissance entre apparentés chez une espèce de lémurien (*Lemur catta*), ainsi que les conséquences sur la valeur sélective de la capacité à reconnaître et à interagir de manière spécifique avec ses apparentés, chez le babouin jaune. Enfin, et dans un cadre théorique beaucoup plus général que celui de la sélection de parentèle, la communication olfactive chez *Lemur catta* a constitué le troisième champ thématique abordé. J'ai cherché à déchiffrer les informations encodées dans les messages chimiques émis par des individus mais aussi les réponses comportementales des conspécifiques réceptionnant cette information.

L'expérience acquise en primatologie évolutive tout au long de mon cursus universitaire et en tant que jeune chercheuse m'a récemment permis de mettre en place, au Gabon (Parc de La Lékédi, SODEPAL, Bakoumba), une station de recherche pour étudier la seule population au monde de mandrills habitués à l'homme (Annexe 1). Cette station est l'aboutissement de d'un travail conséquent tant en termes d'élaboration d'une méthodologie pertinente pour répondre à des questions fondamentales de la biologie évolutive que de recherches financières ou de mise en place et de gestion d'une équipe d'assistants de terrain (sept), d'étudiants (quatre en 2013) et de collaborateurs (une dizaine). En tant que chercheuse en biologie évolutive, mon objectif est de comprendre les processus responsables de la mise en place et du maintien de sociétés animales ; travailler sur des espèces à longs cycles de vie nécessitent donc, par essence, des données acquises sur du long-terme. Seule la pérennité de ce projet permettra de répondre à des questions fondamentales en écologie et en évolution sur une espèce comme le mandrill. La création en Janvier 2012 de cette station de terrain était donc une étape-clef, déterminante dans ma carrière,

mais aussi un passage obligé pour acquérir une indépendance et une crédibilité scientifique dans le domaine de la primatologie.

Sélection sexuelle, sélection de parentèle, communication olfactive constituent les thématiques principales de mes travaux. Pour répondre aux questions que je me pose, j'emprunte différents outils de la génétique moléculaire, l'écologie comportementale, la chimie, la parasitologie, l'endocrinologie, la radio-télémetrie et de la dynamique des populations. Ainsi, les trois prochains chapitres traitent des thématiques majeures abordées depuis ma thèse jusqu'à aujourd'hui : 1. Conséquences de la consanguinité et des reproductions interspécifiques sur des traits d'histoire de vie ; 2. Influence de la sélection de parentèle sur l'évolution de la socialité ; 3. Pressions parasitaires et dynamique sociale.

---

# CHAPITRE 1. RELATION GENOTYPE-PHENOTYPE : DE LA CONSANGUINITE AUX CROISEMENTS INTERSPECIFIQUES

---

La première partie de mes travaux concerne l'étude de l'influence de la diversité génétique sur l'évolution de traits d'histoire de vie. J'ai étudié plusieurs populations de primates (Tableau 1), captives ou naturelles, caractérisées par différents types de croisements – des croisements consanguins aux hybridations interspécifiques – avec différents effets sur la valeur sélective. Seuls les principaux résultats sont présentés pour ce chapitre qui réunit des travaux qui sont, pour la plupart, achevés.

## I. ETUDE INTRA-POPULATIONNELLE : DIVERSITE GENETIQUE INTRA-INDIVIDUELLE ET PARAMETRES DE VALEUR SELECTIVE

---

Un moyen d'étudier la dynamique des interactions entre diversité génétique individuelle et valeur sélective est d'analyser la dépression de consanguinité et ses conséquences évolutives potentielles [Charlesworth and Charlesworth, 1987; Coltman and Slate, 2003]. Bien que les études sur les effets de la consanguinité soient nombreuses [Keller and Waller, 2002] et les mécanismes relativement bien connus, ces thématiques sont moins fréquemment abordées chez les espèces à temps de génération long, pour des raisons essentiellement pratiques et logistiques.

Lors de mes études, l'accès à plusieurs générations d'individus chez différentes espèces de primates (Encadré 1 et Tableau 1) m'a permis d'étudier finement la relation entre diversité génétique et valeur sélective, en utilisant à la fois des données de pedigree ou des estimateurs de diversité génétique (hétérozygotie de marqueurs neutres). J'ai montré que **la consanguinité affectait fortement et de façon récurrente différents paramètres de valeur sélective** d'individus issus de reproductions entre apparentés (voir pour revue : [Charpentier et al., 2007a]<sup>1</sup>): paramètres morphologiques [Charpentier et al., 2006], paramètres reproductifs [Charpentier et al., 2005a; Charpentier et al., 2005b], mais aussi santé [Charpentier et al., 2008c] et survie ([Charpentier et al., 2008c] ; Figure 1).

Je me suis ensuite demandée si la diversité génétique pouvait aussi influencer des phénotypes complexes comme les comportements sociaux. En effet, une large majorité des comportements présente une base génétique forte [Plomin et al., 2001] et chez certaines espèces, taux d'hétérozygotie et agressivité sont corrélés négativement (e.g., saumon : [Tiira et al., 2003], souris : [Eklund, 1996]). Chez le macaque rhésus, j'ai montré que **les individus les plus**

---

<sup>1</sup> Mes propres articles sont écrits en italique dans le texte.



**homozygotes de la population étudiée étaient socialement désavantagés** puisqu'ils recevaient plus d'agressions de la part de leurs partenaires sociaux mais aussi moins de comportements bénéfiques<sup>1</sup> [Charpentier et al., 2008b]. Chez les mandrills, les mâles dominants les plus hétérozygotes conservent leur dominance plus longtemps que les mâles dominants plus homozygotes [Charpentier et al., 2005a]. Les individus les plus hétérozygotes seraient donc potentiellement de meilleurs compétiteurs, comme chez la souris [Meagher et al., 2000] ou la drosophile [Latter and Sved, 1994]. Ils pourraient également être socialement avantagés (e.g., moins agressés) parce qu'ils constituent des partenaires socio-sexuels plus avantageux.

## **II. ETUDE INTER-POPULATIONNELLE : HYBRIDATION ET TRAITS D'HISTOIRE DE VIE**

---

L'hybridation interspécifique constitue un mécanisme clef en biologie évolutive pour comprendre les processus d'introgression, d'isolement reproducteur et de spéciation [Arnold, 1992; Arnold and Hodges, 1995; Barton and Hewitt, 1985; Mayr, 1942]. Par l'introduction de nouvelles variations génétiques et de combinaisons alléliques, l'hybridation peut influencer la trajectoire évolutive de la population hybride et des populations parentales [Arnold, 1992; Rieseberg, 1998; Rieseberg et al., 2000]. Les conséquences évolutives de l'hybridation dépendent de ses effets sur la valeur sélective des hybrides, de la fréquence des reproductions interspécifiques et de la distance génétique entre les espèces parentales.

L'étude de la dynamique d'une zone hybride entre deux espèces de babouins et des conséquences adaptatives de cette hybridation m'ont conduit à changer d'échelle d'étude pour passer d'un niveau intra-populationnel à un niveau inter-populationnel. Dans le Parc National d'Amboseli, au Sud du Kenya, une population principalement constituée de babouins jaunes est étudiée depuis plus de 45 ans (voir par exemple [Alberts et al., 2003; Altmann and Alberts, 2003; Altmann et al., 2010]). Cette population reçoit rarement mais régulièrement des mâles migrants d'une autre espèce, le babouin olive (*Papio anubis*). Des analyses de génétique des populations ont permis de montrer que les événements d'hybridation sont ponctuels dans cette population de babouins jaunes mais que les migrants de babouins olives ainsi que leurs descendants hybrides se reproduisent [Tung et al., 2008]. De plus, les hybrides présentent des avantages sélectifs importants au niveau de marqueurs de maturation sexuelle, comparés aux babouins jaunes de la population étudiée [Charpentier et al., 2008d]. Ces effets de l'hybridation sur des estimateurs de valeur sélective sont toutefois linéaires : les hybrides présentent probablement un phénotype intermédiaire entre les deux espèces parentales.

Puisque les hybrides sont capables de se reproduire dans la population d'Amboseli et semblent même être avantagés par rapport aux babouins jaunes, mes collègues et moi avons

---

<sup>1</sup> Par comportement bénéfique, j'entends tous les comportements qui maintiennent des liens sociaux forts entre individus, comme tous les comportements d'affection (ci-après dénommés 'affiliation') ou de support. Ces comportements bénéfiques présentent une valeur adaptative par leur fonction hygiénique et/ou apaisante (toiletage) ou par leur fonction défensive (support en cas de conflit).

utilisé cette situation exceptionnelle pour examiner, en population naturelle, l'influence du degré d'hybridation sur le choix de partenaires sexuels. La probabilité de former des paires reproductives est plus grande entre individus de même origine génétique et ceci est d'autant plus fort entre individus d'origine olive (Figure 2). Les mâles olives présentent également une plus grande probabilité de s'apparier avec les femelles de leur groupe (jaunes et hybrides) que les mâles jaunes. **Un bagage génétique ancestral de type majoritairement olive implique donc tout un syndrome de traits avantageux chez les mâles.** Ces résultats nous ont suggéré que les babouins olives augmentaient certainement progressivement leur distribution spatiale au détriment des babouins jaunes (comme suggéré par [Jolly, 1993]) mais l'homogamie pour le degré d'hybridité ralenti toutefois fortement ce processus en cours et constitue possiblement une barrière isolante entre babouin olive et babouin jaune.

Cet ensemble de résultats nous a conduit à nous intéresser à la dynamique de cette zone hybride. Nous avons alors changé d'échelle géographique. Des populations 'pures' des deux espèces ainsi que des populations situées au cœur de la zone hybride ont été échantillonnées pour analyses génétiques, le long d'un transect Est-Ouest au Sud du Kenya. Des analyses d'isolement génétique incluant un processus de migration ont révélé un flux de gènes asymétrique entre les deux espèces dans cette région, avec une migration plus importante des mâles olives vers les populations de babouins jaunes [Charpentier et al., 2012a]. Ces résultats génétiques sont donc en accord avec les avantages phénotypiques des mâles olives et des hybrides trouvés dans la population d'Amboseli. Les populations de babouins jaunes étudiées qui reçoivent des flux de gènes de mâles olives montrent une plus grande diversité génétique que les populations situées plus loin du front d'introgession [Charpentier et al., 2012a]. Cet ensemble de résultats confortent des travaux antérieurs indiquant **une longue histoire d'évènements d'hybridation et d'introgession entre les différentes espèces de babouins d'Afrique de l'Est.** Plus précisément, ils indiquent que **le babouin olive est en train d'absorber génétiquement le babouin jaune**, possiblement *via* des avantages comportementaux et de traits d'histoire de vie.

### III. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

---

Mon approche intra- et inter-populationnelle a permis de comprendre comment différents types de croisements (consanguins et interspécifiques) engendraient des conséquences importantes au niveau de la valeur sélective individuelle mais aussi au niveau de l'histoire démographique des populations. J'ai démontré que la constitution génétique intra-individuelle influençait fortement des phénotypes complexes, tels que des paramètres de maturation, des comportements sociaux et sexuels et plus généralement différents paramètres de valeur sélective. Au même titre que les variations environnementales et les relations hiérarchiques, la variation génétique intra-individuelle semble avoir un fort impact sur la dynamique des relations sociales et reproductives. Mon approche, combinant données génétiques, démographiques et comportementales, a donc permis de tester des hypothèses relativement originales.

Une extension de cette première partie de mes travaux est le séquençage de marqueurs mitochondriaux et de marqueurs situés sur le chromosome-Y dans les populations échantillonnées au niveau de la zone hybride de babouins (en cours, dans le cadre du projet 'Bibliothèque du Vivant'). La combinaison de ces données de séquençage aux données de génotypage de microsatellites déjà disponibles permettra d'étudier plus finement la dynamique de cette zone hybride. Ces travaux s'insèrent dans une collaboration en cours avec **Jenny Tung** et **Susan Alberts**<sup>1</sup> de l'Université de Duke (Etats-Unis). Ils constituent toutefois une proportion limitée de mes activités de recherche et devraient être achevés dans les mois à venir.

Enfin, en Septembre 2013, Felix Ndagijimana débutera une thèse sur les choix reproducteurs et les conséquences de reproductions consanguines dans une population sauvage de gorilles de montagne étudiée depuis plus de 45 ans (collaboration avec le Karisoke Research Center). La plupart de mes travaux passés sur les effets de la consanguinité avaient pour objet des populations semi-naturelles. La dispersion était donc limitée et les risques de reproductions consanguines beaucoup plus élevés qu'attendus en population naturelle. Les populations des gorilles de montagne, bien que 'naturelles', ont vu leur densité diminuer drastiquement depuis les 20 dernières années. Elles ont donc potentiellement subi un goulot d'étranglement avec des conséquences possibles sur leur diversité génétique et sur la valeur sélective des individus. Ainsi, depuis quelques années, des phénomènes comme de la syndactylie sont observés. De plus, la destruction croissante de l'habitat des gorilles de montagne a pu contraindre la dispersion des individus et favoriser les reproductions consanguines. La thèse de Felix Ndagijimana s'inscrit dans cette problématique.

---

<sup>1</sup> Le nom de mes collaborateurs actuels sont écrits en gras alors que celui de mes étudiants sont soulignés.

---

## CHAPITRE 2. RECONNAISSANCE ET INTERACTIONS DIFFERENTIELLES ENTRE APPARENTES : CARACTERISATION, MECANISMES ET CONSEQUENCES

---

Dans l'étude des sociétés animales, l'apparementement entre individus est l'une des forces majeures influençant leurs relations sociales ainsi que la structure et la dynamique des réseaux sociaux. Comprendre son impact sur l'évolution de la socialité est l'une des questions les plus explorées en écologie comportementale [Clutton-Brock et al., 2009; Foster et al., 2006]. La sélection de parentèle, définie comme la sélection naturelle promouvant les apparentés génétiques [Hamilton, 1964], joue un rôle-clef dans l'évolution de l'eusocialité ([Hughes et al., 2008]; mais voir aussi [Wilson and Hölldobler, 2005]) et elle est fréquemment invoquée pour expliquer les comportements de coopération [Clutton-Brock, 2002; Hatchwell, 2009]. De plus, comprendre comment les animaux reconnaissent leurs apparentés est devenu un thème central des recherches sur les mécanismes proximaux de la coopération et de la sélection sexuelle [Penn and Frommen, 2010; Tang-Martinez, 2001].

Les primates non-humains vivent dans certaines des plus complexes sociétés animales, mais les effets de la sélection de parentèle sur l'évolution des comportements sociaux et les mécanismes sous-jacents sont relativement peu explorés. L'une de mes activités principales de recherche sur ces cinq dernières années a été/est de comprendre comment la sélection de parentèle façonne ces sociétés animales. Ainsi, le projet initial, fondateur, du 'Projet Mandrillus' (Annexe 1), concerne ces thématiques chez le mandrill et constitue l'aboutissement de toute une série d'études menées au cours de ma thèse et de mes post-doctorats. Les paragraphes suivants donnent un aperçu de mes études passées et des questions auxquelles je cherche à répondre depuis quelques mois dans le cadre d'un financement allemand (DFG) obtenu avec **Peter Kappeler** (DPZ, Allemagne).

### I. ETAT-DE-L'ART

---

L'ordre des primates est bien adapté à l'étude de thématiques comme la sélection de parentèle car la plupart des espèces vivent dans des sociétés complexes et hiérarchisées souvent structurées autour de réseaux sociaux d'apparentés élaborés [Silk, 2009]. L'apparementement maternel, en particulier, influence de manière significative la formation, la structure et la stabilité de ces réseaux parce que les femelles sont généralement le sexe philopatrique chez les primates [Greenwood, 1980; Pusey and Packer, 1987]. De plus, il existe des liens obligatoires, sur du long-terme, entre une mère et sa progéniture, établis initialement *via* l'allaitement et poursuivis pendant une période étendue de juvenescence [Gouzoules and Gouzoules, 1987]. La résultante est

que les réseaux sociaux de plusieurs groupes de primates sont structurés autour de familles matrilineaires composées de femelles apparentées *via* la lignée maternelle, qui sont associées spatialement et ont des relations sociales différenciées [Clutton-Brock et al., 1982; Engh et al., 2000; Gouzoules and Gouzoules, 1987; Rossiter et al., 2002; Sherman, 1981; Smith et al., 2003; Vanstaaden et al., 1994; Walters, 1987]. Les liens forts unissant les apparentés maternels ont évolué par sélection de parentèle et confèrent des avantages au niveau de la valeur sélective, quoique les preuves directes restent limitées [Chapais, 2001]. Chez de nombreux groupes sociaux primates de type multimâles-multifemelles, la reproduction est souvent biaisée en faveur d'un ou de quelques mâles, généralement le ou les plus dominant(s) [Alberts et al., 2003; Charpentier et al., 2005c; Schülke and Ostner, 2008; Widdig et al., 2004]. Une conséquence génétique de ce biais est qu'à chaque saison de naissances, de nombreux nouveau-nés présentent une probabilité non-nulle d'être apparentés *via* la lignée paternelle (puisque'ils partagent un même père).

Dans des groupes matrilineaires, multimâles-multifemelles, 'typiques' de primates, des sous-groupes d'individus interagissent préférentiellement entre eux : les apparentés maternels d'une même lignée maternelle. Ces apparentés se connaissent et se reconnaissent depuis leur naissance, ils sont 'familiers' les uns des autres. Mais dans ce même groupe évoluent aussi des apparentés paternels (nés d'un même père), qui sont *a priori* 'non-familiers' (ou 'moins familiaux') les uns des autres car ils naissent généralement dans des lignées maternelles différentes et sont peu ou pas associés spatialement et socialement (*via* des comportements bénéfiques par exemple) durant leur développement (voir pour revue [Widdig, 2007]). Ce schéma classique qu'on retrouve chez de nombreuses espèces de primates présente un grand intérêt pour étudier l'impact de l'apparentement sur l'évolution de la socialité car on a accès à des apparentés de même degré génétique mais dont l'origine (paternelle vs. maternelle) et l'histoire de vie (familier vs. non-familier) sont tout à fait contrastées.

Alors que l'apparentement maternel est reconnu comme étant un déterminant majeur de la socialité, **on ne connaît quasiment rien de l'influence de l'apparentement paternel sur la structuration et la dynamique des groupes**. Pourtant, comme pour les apparentés maternels, la sélection de parentèle devrait agir sur les relations sociales entre apparentés paternels, au moins dans trois contextes principaux : 1. minimiser la dépression de consanguinité ; 2. favoriser l'évolution de soins paternels pour contrebalancer les risques d'infanticide ; 3. favoriser des interactions sociales bénéfiques. Quoique logiques, ces prédictions sont débattues et l'importance des relations entre apparentés, en particulier paternels, est remise en cause dans l'évolution des sociétés primates. Tout d'abord, certains primatologues ont, de longue date, ignoré les relations entre apparentés paternels parce que les primates ne possèderaient pas les capacités cognitives nécessaires pour reconnaître des apparentés 'non-familiers' (mon opinion est que les raisons d'un tel postulat ne sont pas fondées sur des bases scientifiques claires). De plus, la théorie de la sélection de parentèle, depuis sa formulation par Hamilton en 1964 [Hamilton, 1964], est régulièrement remise en question (voir dernièrement [Nowak et al., 2010]). Par exemple, on avance que les coûts de compétition entre apparentés pourraient surpasser les bénéfices [Griffin

and West, 2002; West et al., 2001], que les associations entre apparentés maternels résulteraient d'un simple sous-produit de la proximité à la mère [Chapais, 2001], ou encore que chez un certain nombre d'espèces, la coopération aurait aussi lieu entre non-apparentés [Clutton-Brock et al., 2001; Goldberg and Wrangham, 1997; Mitani et al., 2000]. La théorie de la sélection de parentèle reste donc un sujet sensible en écologie évolutive. De manière empirique, j'ai tenté de lui réattribuer un rôle central dans l'évolution des sociétés en montrant, entre autres, que l'apparentement entre apparentés 'familiers' (maternels) et 'non-familiers' (ou 'moins familiaux' – paternels) présentait une valeur adaptative importante. Ainsi, j'ai étudié les biais comportementaux entre apparentés, qu'ils soient de nature sexuelle ou sociale, les mécanismes proximaux responsables de la reconnaissance des apparentés et les conséquences ultimes d'interagir avec des apparentés. Les prochains paragraphes traitent de ces questions en abordant mes études passées et les perspectives qu'elles ont engendrées au cours de ma carrière.

## **II. APPARENTEMENT ET CHOIX REPRODUCTEURS**

---

Au moment de la reproduction, les individus effectuent des choix de partenaires en fonction de certaines de leurs caractéristiques afin de maximiser leur valeur sélective ou celle de leurs descendants [Andersson and Simmons, 2006; Bateson, 1983; Jennions and Petrie, 2000; Mays and Hill, 2004]. Chez les primates, le rang social et l'âge sont des critères importants sur lesquels les femelles [Bercovitch, 1987; Huchard et al., 2010] et dans une moindre mesure les mâles [Muller et al., 2006; Parga, 2006; Setchell and Wickings, 2006] fondent leurs choix. Le chapitre précédent nous a indiqué les conséquences hautement négatives des reproductions consanguines et cette dépression a induit, au cours de l'évolution, différents mécanismes d'évitement des reproductions entre apparentés [Blouin and Blouin, 1988], incluant une dispersion biaisée en faveur d'un sexe [Pusey, 1987], généralement les mâles chez les mammifères. Toutefois, chez de nombreuses espèces de primates, ces mâles dispersent alors qu'ils ont déjà atteint leur maturité sexuelle [Pusey and Packer, 1987]; ils peuvent donc se reproduire avec leur mère et leurs demi-sœurs maternelles ou paternelles. Dans la littérature, les exemples d'évitement des reproductions consanguines ne se comptent plus [Pusey, 1987; Pusey and Wolf, 1996] mais concernent généralement les apparentés maternels. On sait quand même que les reproductions pères-filles chez le capucin sont significativement évitées [Muniz et al., 2006] et que les demi-frères/sœurs paternels chez le babouin jaune présentent moins de comportements sexuels entre eux que les non-apparentés [Alberts, 1999].

Dans le cadre de mes propres études, mes collègues et moi avons montré, dans une population sauvage de babouins jaunes, que la probabilité de former des paires reproductives entre individus génétiquement proches est plus faible qu'attendue sous l'hypothèse de reproductions aléatoires [Tung et al., 2012]. Dans ce cas, la dépression potentielle due à des reproductions consanguines semble être évitée. De la même façon, dans une population de mandrills en semi-liberté où la dispersion des mâles est limitée – voire inexistante – la probabilité

de reproduction des mâles dominants est plus faible quand l'apparement moyen avec les femelles de leur groupe augmente [Charpentier et al., 2005c]. Ces deux études nous montrent donc que des mécanismes d'évitement de la consanguinité, autres qu'une dispersion biaisée en faveur d'un sexe, ont évolué certainement pour limiter la dépression.

### III. INTERACTIONS SOCIALES ET APPAREMENT PATERNEL

---

Chez des populations captives de plusieurs espèces de primates, des études ont montré que les individus interagissaient de manière bénéfique essentiellement avec des individus familiers (élevés ensemble) qu'avec des inconnus et ce, quel que soit le lien d'apparement (voir la revue [Widdig, 2007]). Ces résultats ont convaincu pendant des années certains primatologues que le népotisme – ou traitement préférentiel des apparentés – était un sous-produit direct de la familiarité et que les primates ne pouvaient donc pas reconnaître des apparentés avec lesquels ils n'étaient pas élevés. Récemment, des études en milieu naturel combinant données génétiques et comportementales sur du long-terme ont cependant démontré que les macaques rhésus et les babouins jaunes étaient capables de discriminer leurs apparentés paternels 'non-familiers' de leurs non-apparentés dans de nombreux contextes sociaux : évitement de l'inceste, affiliation, agression, coopération [Alberts, 1999; Buchan et al., 2003; Smith et al., 2003; Widdig et al., 2001; Widdig et al., 2006]. De plus, chez le babouin jaune, il existe une 'compensation sociale' : les femelles investissent plus dans leurs relations avec leurs apparentés paternels après la perte de leur apparenté maternel favori [Silk et al., 2006]. Ces études ont donc relancé le débat autour des mécanismes responsables de la reconnaissance des apparentés (voir paragraphe suivant).

C'est dans ce contexte que je me suis penchée sur la nature des liens sociaux qui unissaient les apparentés paternels, dans une population de mandrills vivant en semi-liberté. Tout d'abord, grâce à un suivi comportemental *in situ*, j'ai mis en évidence que les juvéniles mandrills interagissent préférentiellement avec leurs apparentés maternels (mère et demi-frère/sœurs maternels) et paternels (père et demi-frère paternels) mais peu ou pas avec leurs non-apparentés. De plus, les liens entre demi-frères/sœurs paternels et demi-frères/sœurs maternels sont de même nature et force [Charpentier et al., 2007b]. **Mon étude confirme donc qu'il existe bien une discrimination et un traitement préférentiel des individus apparentés non-familiers.** Pour aller plus loin, j'ai également étudié la co-variation de comportements bénéfiques (affiliation) entre classes d'apparentés. Alors que les niveaux d'affiliation avec la mère et les demi-frères/sœurs maternels co-varient fortement et positivement, l'affiliation entre demi-frères/sœurs paternels est négativement corrélée à celle observée entre individus provenant de la même lignée maternelle mais relativement distants génétiquement (tante-nièce par exemple). Ce dernier résultat est possiblement lié à la disponibilité en apparentés dans chaque classe et met le doigt sur **le caractère dynamique des relations sociales entre apparentés** [Charpentier et al., 2012b].

Cet ensemble de résultats obtenus dans une population en semi-liberté, où la dispersion des mâles est limitée, a constitué au cours de ma carrière une étape-clef pour la suite de mes

travaux. En effet, montrer une discrimination entre apparentés paternels était requis pour débiter une étude à long-terme sur l'impact de l'apparentement (paternel, maternel) sur l'évolution de la socialité. Ainsi, le 'Projet Mandrillus' a vu le jour au Gabon (Annexe 1) afin d'étudier ces questions dans une population de mandrills sauvages. La société mandrill est de type matrilineaire et les apparentés maternels interagissent préférentiellement. Cette espèce forme aussi de grands groupes sociaux de type multimâles-multifemelles où la reproduction est limitée à un ou quelques mâles [Charpentier et al., 2005c]. Chaque cohorte de naissances comprend donc une proportion importante d'apparentés paternels [Charpentier et al., 2007b]. Dans le cadre de cette étude, le 1<sup>er</sup> objectif est de caractériser finement la nature, la force, la stabilité temporelle et la qualité (équité) des liens sociaux entre apparentés paternels en fonction de la disponibilité en apparentés maternels. La thèse de Timo Brockmeyer (2012-2015) s'inscrit dans cette problématique. Pour atteindre ce 1<sup>er</sup> objectif, nous étudions la dynamique des réseaux sociaux reliant les individus du groupe les uns aux autres. L'idée est d'analyser les connexions qui existent entre un réseau d'apparentement, un réseau social (comportemental) et un réseau d'associations spatiales. A des méthodes classiques de génétique (analyses de paternité) et d'observations comportementales effectuées par les assistants de terrain du projet, nous associons des données issues d'outils sophistiqués de télémétrie. Ainsi, nous équipons une cinquantaine d'individus de colliers détecteurs de proximité (en cours ; Annexe 2). Toutes les cinq minutes, chaque collier enregistre quels autres colliers sont à proximité (0-10m). Ainsi, nous pouvons reconstruire les réseaux reliant tous les individus les uns aux autres à intervalles de temps courts. Ces colliers ont une autonomie d'un an : pour chaque individu, nous aurons à la fois une image précise, à un moment donné, de son réseau d'associations mais aussi une vue dynamique de ces réseaux au cours de la journée, du mois, de l'année. Cette approche puissante est un complément essentiel pour caractériser finement un réseau social.

#### **IV. MECANISMES DE RECONNAISSANCE ENTRE APPARENTES : APPRENTISSAGE OU CORRESPONDANCE DE PHENOTYPES ?**

---

Comme abordé plus haut, la reconnaissance des apparentés maternels peut s'effectuer au cours du développement par un simple apprentissage de la familiarité ([Bernstein, 1991; Walters, 1987] et voir aussi Encadré 2). En revanche, les apparentés paternels partagent un même père, mais sont pour la plupart issus de mères différentes pouvant être non-apparentées et donc non-familiales. Pourtant, les précédents paragraphes nous ont appris que des comportements différenciés entre apparentés paternels avaient bien lieu chez plusieurs espèces de primates. La question est donc maintenant de savoir quels sont les mécanismes responsables de cette reconnaissance [Mateo and Holmes, 2004; Widdig, 2007]. L'une de mes activités de recherche actuelle concerne l'exploration de deux de ces mécanismes [Hepper, 1991; Mateo and Holmes, 2004; Widdig, 2007]. A l'instar des apparentés maternels, les apparentés paternels pourraient, pendant une période critique de leur développement, être spatialement et/ou socialement associés



les uns aux autres. La familiarité qu'il en résulterait pourrait être apprise et permettrait donc la reconnaissance. Un tel processus n'est toutefois envisageable que par la médiation d'un individu tiers, comme la mère ou le père (et voir Figure 1 dans [Widdig, 2007]). Par exemple, deux femelles qui se sont reproduites avec le même mâle pourraient établir des liens entre elles à la naissance de leurs descendants respectifs qui seraient alors associés en retour. De la même façon, ces deux femelles pourraient établir des liens avec le même mâle qui a engendré leurs descendants. Ces derniers, à nouveau, seraient alors associés de façon privilégiée. Ceci suppose que les femelles et/ou les mâles aient des informations à propos des patrons d'accouplement dans le groupe, ce qui n'est pas inenvisageable. Tester ces hypothèses nécessitent une étude comportementale fine sur du long-terme, étude que nous avons débuté avec le 'Projet Mandrillus' (en cours à ce jour).

Alternativement, l'hypothèse de la 'correspondance de phénotypes' (Encadré 2) ne nécessite aucun lien social passé entre apparentés. Ce sont des traits phénotypiques partagés qui, cette fois, vont permettre à un individu donné d'identifier les apparentés avec lesquels il n'a pas été élevé. Par exemple, les rongeurs utilisent la similarité des odeurs pour la reconnaissance des apparentés [Mateo, 2003]. Les vocalisations, l'apparence générale ou la personnalité sont autant d'indices potentiels (voir pour revue [Widdig, 2007]). Pourtant, distinguer l'hypothèse de la familiarité de celle de correspondance de phénotypes est un vrai défi en population naturelle car elles ne sont pas mutuellement exclusives et tester la seconde nécessite l'accès à des individus apparentés mais n'ayant eu aucun contact social préalable (pour éviter une quelconque familiarité confondante). Il est important de noter qu'avec ce genre de problématique, travailler sur des populations captives, où des tests expérimentaux sont réalisables, prend alors tout son sens. Alors que familiarité et correspondance de phénotypes sont connues chez plusieurs espèces de petits mammifères [Mateo, 2003; Widdig, 2007], aucune étude à ce jour n'a pu démontrer l'existence de correspondance de phénotypes chez de grands mammifères, dont les primates. De plus, savoir si ces derniers possèdent les capacités cognitives pour mettre en place un tel mécanisme reste controversé [Fredrickson and Sackett, 1984; Widdig, 2007] comme indiqué précédemment. D'un point de vue purement logique, il n'y a pourtant aucune raison de penser que de tels mécanismes n'aient pu évoluer chez les primates alors que c'est le cas chez d'autres mammifères. Pendant mes études et encore aujourd'hui, je cherche à explorer ce mécanisme chez plusieurs espèces.

Les lémuriniens sont des primates strepsirrhiniens caractérisés, entre autres, par une communication olfactive extrêmement développée et élaborée [Heymann, 2006]. En effet, chez ces espèces, on retrouve des glandes odoriférantes spécifiques, des marquages olfactifs élaborés et l'encodage d'informations cruciales dans les odeurs sur l'individualité, le sexe, l'état reproducteur, la saison (etc) [Scordato and Drea, 2007; Scordato et al., 2007]. J'ai donc étudié une population de *Lemur catta* (Encadré 1) en cherchant à savoir si 1. les odeurs pouvaient encoder le degré d'apparentement entre individus et si 2. les individus répondaient de manière différenciée à des odeurs provenant d'apparentés. J'ai montré que **la similarité chimique entre odeurs provenant des glandes sexuelles était positivement corrélée à l'apparentement**

**génétique**, chez les mâles, chez les femelles, mais aussi entre mâles et femelles ([Boulet et al., 2009; Charpentier et al., 2008a] et voir Figure 3). Ce dernier résultat est d'autant plus intéressant quand on sait que les profils d'odeurs comparés proviennent de deux glandes distinctes (glande scrotale pour les mâles vs. glande labiale pour les femelles) dont les structures anatomique et histologique n'ont rien de comparable. Il semble donc exister **une convergence olfactive chez les deux sexes**, convergence qui permettrait le codage de l'apparentement entre eux. De façon encore plus étonnante, ces corrélations odeur-apparentement ne sont détectables qu'en saison de reproduction (Figure 3), possiblement parce que c'est à cette saison qu'il devient crucial que l'apparentement soit détectable afin d'éviter les reproductions consanguines et/ou la compétition entre apparentés. Dans une dernière étude, j'ai cherché à savoir si cet apparentement détectable dans les profils chimiques l'était par les individus, lors de tests olfactifs de choix (Photo 1). Pour cela, nous avons présenté des odeurs d'individus apparentés et non-apparentés à des acteurs isolés et 'naïfs', dans le sens où les odeurs proposées provenaient d'individus qui ne vivaient pas dans le même groupe social que l'acteur. A l'instar des résultats précédents, on a montré une réponse comportementale très différente envers les odeurs d'apparentés vs. de non-apparentés [Charpentier et al., 2010]. Cet ensemble de résultats nous indique que **l'hypothèse de la correspondance de phénotypes est tout à fait envisageable comme mécanisme actif responsable de la reconnaissance entre apparentés chez les primates**. Toutefois, les tests comportementaux mis au point chez *Lemur catta* présentaient un biais : alors que les acteurs étaient non-familiers des individus prélevés pour leurs odeurs, ils ne leurs étaient pas complètement inconnus. On ne peut donc pas tout à fait écarter un mécanisme de reconnaissance lié à une forme de familiarité.

Ces résultats chez un strepsirrhinien m'ont conduit à me poser le même type de question dans une population de mandrills vivant en enclos de semi-liberté. Ainsi, en 2008, j'ai débuté une étude sur la communication olfactive chez cette espèce, en collaboration avec **Christine Drea** (Université de Duke, Durham, Etats-Unis). Plusieurs raisons nous ont conduites à choisir ce modèle d'étude. D'une part, la population étudiée est idéale car elle dispose de centaines d'individus vivant en semi-liberté : les odeurs de 173 individus de tous les âges et des deux sexes ont été collectées sur trois ans. Mais surtout, le CIRMF dispose d'une vingtaine d'individus vivant en grandes volières qui sont, pour certains, apparentés aux individus des enclos mais ne les ont jamais connus. Des tests comportementaux de choix étaient aussi faciles à mettre en place sur ces individus de volière (environ 250 tests ont été effectués sur deux ans). Tester la reconnaissance des apparentés par correspondance d'odeurs devenait donc possible. Enfin, le mandrill est un primate de l'Ancien Monde. Ainsi, la communication olfactive chez ce taxon a été totalement négligée, jusqu'à considérer les espèces qui le compose comme microsmatiques (voir pour revue [Heymann 2006]). Ce postulat est certainement en partie lié au fait que l'organe vomero-nasal, impliqué dans la reconnaissance des molécules odorantes liées à la reproduction [Del Punta et al., 2002; Kimchi et al., 2007], est *a priori* vestigial chez les primates de l'Ancien Monde [Ankel-Simons, 2000; Maier, 1997]. Pourtant, cette atrophie (qui reste encore à prouver, voir [Smith et

al., 2001a; Smith et al., 2001b)) ne signifie pas que les primates de l’Ancien Monde ne présentent pas une communication olfactive élaborée (voir la revue [Charpentier et al., 2013]). Et de façon assez exceptionnelle, le mandrill possède une glande sternale odoriférante [Hill, 1970], présente des comportements de marquages olfactifs [Feistner, 1991] et de flehmen, ce dernier comportement étant généralement associé à un organe vomero-nasal fonctionnel [Charpentier et al., 2013]. Des analyses chimiques sur des échantillons prélevés sur différents fluides (salive, glande sternale, parties génitales) des 173 individus de l’étude nous indiquent : 1. une forte signature du fluide d’origine de l’odeur, mais une signature individuelle encore plus forte ; 2. une signature chimique de la dominance, chez les deux sexes (les individus dominants présentent des profils chimiques similaires alors que les odeurs de dominés ne se ressemblent pas) ; 3. un effet de la saison (reproduction vs. naissance) sur les profils chimiques ainsi que de l’état reproducteur des femelles (données non publiées). Ces données chimiques ont été couplées à des tests comportementaux qui, pour certains des paramètres étudiés, confirment les résultats sur les profils d’odeur. Par exemple, les individus ‘acteurs’ présentent des comportements différents face à des odeurs de dominants par rapport à des odeurs de dominés. Cet ensemble de résultats nous informe donc que **les primates de l’Ancien Monde sont a priori équipés pour déchiffrer les informations socio-sexuelles de leurs conspécifiques qui sont encodées chimiquement** – rôle qui avait été précédemment attribué à l’organe voméro-nasal – redonnant ainsi à **l’olfaction un rôle majeur dans la communication chez ces primates**. Pour revenir au rôle de l’olfaction dans la reconnaissance des apparentés, nos résultats préliminaires indiquent que les individus acteurs, que ce soient des mâles ou des femelles, lors de tests olfactifs de choix, sont beaucoup plus intéressés par les odeurs de mâles non-apparentés que par celles de mâles apparentés (données non publiées ; Figure 4). Étonnement, on ne retrouve pas de relation significative quand les odeurs présentées sont échantillonnées sur des femelles. Ceci pourrait s’expliquer par le fait que les femelles vivent dans le même groupe social toute leur vie, elles n’ont donc pas ‘besoin’ de reconnaître leurs apparentés femelles par l’évaluation de leur phénotype. Par contre, elles ont tout intérêt de pouvoir reconnaître l’odeur de mâles qui immigrent dans leur groupe afin d’éviter de se reproduire avec d’éventuels apparentés (les mâles mandrills peuvent revenir dans leur groupe natal après dispersion). Le même raisonnement s’applique aux mâles acteurs qui ont tout intérêt à évaluer leur apparentement avec d’autres mâles afin d’éviter une compétition coûteuse avec des apparentés. Dans cette étude, les individus prélevés pour leurs odeurs et les acteurs étaient totalement inconnus les uns des autres ; ces résultats indiquent donc qu’un mécanisme de reconnaissance par correspondance de phénotypes (odeurs) est fort probable. À ma connaissance, un tel mécanisme n’a jamais été démontré chez un grand mammifère. Des analyses chimiques permettront éventuellement de trouver une signature de l’apparentement dans les odeurs de mandrills (en cours).

Afin d’explorer d’autres mécanismes potentiels grâce auxquels les individus pourraient identifier leurs apparentés non-familiers, Timo Brockmeyer, dans le cadre de sa thèse, évalue les traits faciaux des mandrills mâles et femelles de la population en mesurant les distances entre

des points homologues (Figure 5). De plus, il quantifie les patrons de colorations de ces individus (Annexe 3). Ces données morphométriques et colorimétriques peuvent ensuite être projetées sur un espace phénotypique et un indice de similarité entre individus est alors calculé (en cours). De même que pour les odeurs, nous planifions des tests comportementaux de choix pendant lesquels nous proposerons des images d'individus apparentés et non-apparentés à des mandrills captifs.

Dans les environnements hétérogènes que sont les forêts d'Afrique Centrale, les primates pourraient modifier ou adapter leur communication en fonction de l'ouverture du milieu. Par exemple, les vocalisations pourraient être utilisées pour détecter la proximité des apparentés quand les signaux olfactifs et/ou visuels sont altérés (sur de longues distances, ou au niveau du sol où la végétation est la plus dense). Ainsi, nous avons également débuté une étude sur les vocalisations. Nous avons étudié le même système – mandrills de semi-liberté et de volière – apparentés mais inconnus. Cette étude est l'objet du stage de master 2 de Greta Carrete Vega (MEME) et est issue d'une collaboration avec **Florence Levréro** (Université de St Etienne). Les résultats préliminaires nous indiquent que, comme pour les odeurs, **les mandrills sont capables de discriminer les vocalisations d'individus apparentés par rapport à des non-apparentés**, mais sont cette fois plus répondant envers des sons d'apparentés que de non-apparentés (données non publiées). Les analyses de la signature acoustique des vocalisations de mandrills permettront éventuellement de renforcer ses résultats si un signal d'apparentement est détectable (en cours).

Cet ensemble de résultats encore très préliminaires constitue un **faisceau d'évidences assez clair nous permettant de valider le mécanisme de correspondance de phénotypes** chez cet espèce comme moyen de reconnaissance des apparentés non-familiers. A ma connaissance, aucune autre étude n'a démontré un tel mécanisme chez un grand mammifère.

## **V. VALEUR ADAPTATIVE DE BIAIS COMPORTEMENTAUX ENTRE APPARENTES**

---

Chez les espèces sociales, l'absence de contacts sociaux ou les carences en interactions sociales ont des conséquences importantes sur la valeur sélective des individus. L'isolement social augmente la fréquence de maladies vasculaires [Shively et al., 1989] et diminue la réponse immunitaire [Cohen et al., 1992] chez les macaques. Chez l'homme, cet isolement se traduit par une augmentation des risques de maladies, des accidents et de toute une gamme de désordres psychiques [House et al., 1988; Taylor et al., 2000] ; la solitude affecte également la survie [Cacioppo et al., 2000]. Vivre en groupe, au contraire, retarde la sénescence et augmente la longévité chez les rats [Lefevre and McClintock, 1992; Taylor et al., 2000]. Chez les babouins jaunes de savane, les femelles le mieux intégrées socialement ont une descendance qui présente une plus grande probabilité de survie infantile [Silk et al., 2003]. J'ai également montré que les femelles mandrills échangeant le plus de comportements affiliatifs avec leurs conspécifiques présentaient un âge de première reproduction **diminué d'environ un an** par rapport à des femelles moins bien intégrées socialement [*Charpentier et al., 2012b*].

Ces études nous indiquent que cette intégration sociale, chez les espèces vivant en sociétés, présente une forte valeur adaptative [Silk, 2007]. Chez de nombreuses espèces, les apparentés constituent les partenaires sociaux privilégiés et sont aussi les ‘premiers’ partenaires – dans le temps et dans l’espace – des individus immatures en développement. Chez les primates, la qualité des liens entre apparentés maternels semble reliée à la valeur sélective des individus, mais les corrélations sont souvent indirectes [Silk, 2009]. De plus, chez les espèces formant des sociétés matrilineaires (avec des liens sociaux maternels forts), la question est de savoir si oui ou non les individus peuvent aussi bénéficier d’interactions privilégiées avec des apparentés paternels. Pourtant, chez ces espèces, la taille de chaque lignée maternelle varie énormément entre individus et, pour des raisons le plus souvent stochastiques, chaque individu ne dispose pas des mêmes apparentés maternels avec qui interagir. En conséquence, on s’attend à de la variation aux niveaux des pressions de sélection subies par les individus en fonction de leur réseau d’apparentés maternels disponible. En particulier, on s’attend à ce que les individus qui appartiennent à des lignées maternelles à effectif réduit, ou dont certains apparentés-clefs font défaut (comme la mère), retirent de plus grands bénéfices à interagir avec des apparentés paternels plutôt que des non-apparentés. Enfin, on s’attend à ce que ce ‘décalage social’ en faveur de ces apparentés soit plus prononcé les années où ils sont plus nombreux (c’est-à-dire les années où le succès reproducteur entre mâles est particulièrement biaisé). Le dernier objectif d’une partie de mes travaux passés et futurs est de caractériser la balance entre les coûts et les bénéfices d’investir en différents types d’apparentés, avec une attention particulière portée aux individus apparentés *via* la lignée paternelle (père-enfant ; demi-frères paternels), encore peu ou pas étudiés. Ainsi, j’ai tout d’abord étudié les conséquences du soin paternel sur la valeur sélective des descendants.

Chez de nombreuses espèces de primates, les femelles copulent avec plusieurs mâles en saison de reproduction [Dixson, 1998]. Dans ces sociétés, on ne s’attend pas à ce que du soin paternel ait évolué, pour deux raisons. D’une part, parce que des mécanismes de reconnaissance doivent aussi évoluer. Ainsi, le soin paternel est essentiellement retrouvé chez des espèces monogames où la paternité est *a priori* assurée [Moller and Cuervo, 2000; Sheldon, 2002] ou chez des espèces à fertilisation externe (voir la revue [Clutton-Brock, 1991]). D’autre part, s’engager dans du soin paternel peut restreindre les opportunités de reproduction d’un mâle [van Schaik and Paul, 1996]. Le soin paternel reste donc rare : chez les mammifères, il n’est présent que chez environ 10% des espèces [Kleiman and Malcolm, 1981; Woodroffe and Vincent, 1994]. Étonnement, plus de 40% des espèces de primates pratiquent le soin paternel [Kleiman and Malcolm, 1981] y compris chez celles où les femelles copulent avec plus d’un mâle en saison de reproduction [Fernandez-Duque et al., 2009]. Par exemple, chez le babouin jaune de savane, le soin paternel prend la forme de défense des jeunes en cas de conflits sociaux [Buchan et al., 2003]. Je me suis donc intéressée, chez cette même espèce de babouin, aux conséquences potentielles de ce type de soin paternel.

Au cours de leur vie adulte, les mâles babouins dispersent de façon répétée dans différents groupes sociaux, où ils restent plus ou moins longtemps. Le temps de présence des pères dans le groupe natal de leurs descendants varie donc entre les descendants. J'ai analysé les effets de ce temps de co-résidence père-descendant sur la maturation sexuelle des immatures. J'ai mis en évidence que **l'âge de maturité sexuelle chez les jeunes des deux sexes était inversement corrélé au temps de co-résidence avec le père** (Figure 6). Cet effet n'est pas lié à la qualité intrinsèque de certains mâles puisqu'on observe des variations pour chaque mâle (un même père peut avoir des jeunes qui mûrissent tôt ou tard, en fonction du temps passé dans leur groupe ; [Charpentier et al., 2008e]). Cette diminution de l'âge à maturité présente des conséquences importantes sur le succès reproducteur futur des individus [Alberts and Altmann, 1995]. Il existe donc un bénéfice direct à la présence du père pendant le développement de l'immature chez cette espèce. De façon étonnante, ce résultat n'était pas forcément attendu, car il est contraire aux observations faites sur des espèces à reproduction coopérative, ainsi que chez l'homme où la présence du parent de sexe opposé retarde la maturité sexuelle, mécanisme pouvant avoir évolué afin d'éviter l'inceste [Matchock and Susman, 2006; Pusey and Wolf, 1996]. Mes collègues et moi avons ensuite étudié les formes que pouvaient prendre le soin parental chez le babouin chacma (*Papio ursinus*), en particulier, si les associations père-enfant pouvaient faciliter l'accès aux ressources. Chez cette espèce, ce sont les descendants qui maintiennent l'association avec leur père génétique. L'association père-enfant est plus forte quand d'autres mâles sont en vue et quand leur mère est absente mais aussi quand l'enfant est entrain de se nourrir. Enfin, **être associé à son père permet aux juvéniles l'accès à des patches de nourriture de meilleure qualité** [Huchard et al., 2013]. Le soin paternel peut donc prendre plusieurs formes chez les primates, tant pour créer un environnement social tamponné que pour améliorer l'accès à des ressources limitées.

Dans le cadre de mon projet actuel sur les mandrills sauvages, je souhaite maintenant effectuer une analyse comportementale sur du long-terme sur les liens sociaux père-enfant : comment ces liens sont modulés par la présence d'apparentés maternels-clefs tels que la mère, et comment leur dynamique se traduit au niveau de la valeur sélective des jeunes. Les mécanismes proximaux reliant liens sociaux et valeur sélective ainsi que la nature des bénéfices obtenus par les apparentés sont encore peu explorés. Pourtant, une relation entre intégration sociale et stress a été démontrée dans plusieurs contextes : les mesures physiologiques du stress diminuent quand des femelles primates se réconcilient avec des anciens opposants [Aureli and Smucny, 2000]; la présence de conspécifiques familiaux tamponnent le stress induit expérimentalement chez le rat, la souris, la chèvre et le primate [House et al., 1988; Seeman and McEwen, 1996] ; le niveau basal de stress diminue chez le singe araignée quand celui-ci est hébergé avec des conspécifiques [Saltzman et al., 1991]. Ainsi, la socialité semble créer un environnement tamponné. Ainsi, depuis le début du 'Projet Mandrillus', les variations au cours de l'année des taux de cortisol (une hormone de stress) sont mesurées chez environ 70 individus, à partir d'échantillons de matière fécale collectée en routine. Pour compléter ces données, les colliers détecteurs de proximité

mesurent également l'accélération des individus (une mesure toutes les cinq minutes), qui servira à estimer leurs dépenses énergétiques. Nous posons l'hypothèse que les individus bien intégrés socialement et entourés de nombreux apparentés présentent des taux de cortisol moins élevés et ont moins de dépenses énergétiques du fait d'un plus faible nombre d'interactions agressives. Sur le plus long-terme, nous mesurerons l'impact de l'intégration sociale sur des paramètres tels que la croissance, la survie et le succès reproducteur des individus.

## **VI. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES**

---

En utilisant de nombreux outils, j'ai mis en évidence que les **relations d'apparentement entre individus primates façonnent très fortement leurs relations sociales et reproductives et peuvent avoir des conséquences majeures sur la valeur sélective des individus**. Les études en cours vont nous permettre de caractériser les mécanismes responsables de la reconnaissance des apparentés et les conséquences de cette reconnaissance en termes de valeur sélective. Nos résultats et les données issues de la littérature indiquent que la sélection de parentèle joue un rôle majeur sur l'évolution des comportements et de la dynamique de groupes sociaux primates.

---

## CHAPITRE 3. EVOLUTION DE LA SOCIALITE ET PARASITISME

---

Ce dernier chapitre concerne une thématique que j'ai récemment débuté. Il est donc organisé principalement autour de questions, celles auxquelles je souhaiterais répondre dans un futur proche. Comme les études en cours du chapitre précédent, les objectifs à atteindre ont pour objet principal la population de mandrills sauvages, dans le contexte du 'Projet Mandrillus', mais aussi la population de mandrills captifs du CIRMF, où des tests expérimentaux seront menés. Les thématiques abordées dans ce dernier chapitre sont relativement nouvelles pour moi et illustrent mes choix actuels d'une réorientation de mes recherches vers des questions portant sur la co-évolution entre hôtes et parasites.

### I. MANIPULATION PARASITAIRE ET STRATEGIES COMPORTEMENTALES DE L'HOTE POUR LUTTER CONTRE SES PARASITES : UNE PERSPECTIVE CO-EVOLUTIVE

---

En flânant dans les plantations de palmiers au Costa Rica, on observe très facilement des toiles d'araignées typiquement circulaires. Une nuit, cependant, certains individus – ceux parasités par une guêpe parasitoïde – vont détruire leur toile et commencer à tisser des toiles aberrantes qui vont permettre la survie et le développement des larves du parasite au détriment de la survie de l'araignée elle-même [Eberhard, 2000]. A partir des années 80, de tels exemples 'paradoxaux' d'effets de parasites sur certains comportements de leurs hôtes se sont accumulés, certains largement repris par la presse populaire (suicide du cricket ; [Thomas et al., 2002]). Ces effets bénéfiques pour le parasite mais coûteux pour l'hôte ont acquis un contexte théorique avec le concept du 'phénotype étendu' [Dawkins, 1982] qui propose que les gènes peuvent influencer des phénotypes en dehors de l'individu qui les portent. Ce concept a résolu l'apparent paradoxe évolutif de comportements mal-adaptés de l'hôte – comme ceux observés chez les araignées parasitées – parce que les changements phénotypiques de l'hôte issus de 'manipulations parasitaires'<sup>1</sup> sont vus comme l'expression des gènes du parasite au niveau du phénotype de l'hôte.

Les parasites 'manipulateurs' ne sont pas des cas exceptionnels : plusieurs taxa, pourtant phylogénétiquement distants, sont connus pour modifier à leur avantage les phénotypes de leurs hôtes, y compris des comportements complexes [Moore, 2002]. Pourtant, la littérature sur la manipulation parasitaire comporte encore aujourd'hui d'importantes lacunes. Tout d'abord, une large majorité des

---

<sup>1</sup> Certains auteurs interprètent les changements phénotypiques de l'hôte comme des effets secondaires non-adaptatifs de l'infection ou comme des modifications qui sont, par coïncidence, bénéfiques pour le parasite (e.g., [Clements 1999 ; Poulin 1995]). Ici, je considère que tout changement phénotypique de l'hôte qui améliore la transmission parasitaire est maintenu par sélection naturelle et peut-être vue comme une 'vraie' adaptation parasitaire (et voir [Lefèvre et al 2009 ; Reeve and Sherman 1993 ; Thomas et al. 2005]).



travaux concernent des hôtes infectés expérimentalement – souvent des invertébrés [Thomas et al., 2005]. Les données sur hôtes sauvages manquent donc cruellement. De plus, le poly-parasitisme chez un hôte donné et leurs actions possiblement antagonistes ou synergiques sont généralement négligés [Lafferty et al., 2000; Thomas et al., 2005]. Une approche à l'échelle de la communauté est pourtant nécessaire pour appréhender les stratégies de transmission des parasites dans leur ensemble.

Les parasites, qu'ils soient manipulateurs ou non, constituent une force sélective qui façonne les systèmes sociaux des animaux [Altizer et al., 2003; Nunn and Altizer, 2003; Nunn, 2004] au même titre que les pressions de prédation et la disponibilité des ressources [Janson, 2000; Wrangham, 1980]. Parce qu'ils évoluent rapidement, sont ubiquistes et sont distribués à travers le monde, les parasites sont des agents de sélection permanents agissant virtuellement sur toutes les espèces vivantes. Ce que nous savons aujourd'hui, c'est qu'il existe un lien intime entre les risques infectieux et la densité de l'hôte ou ses patrons d'occupation de l'environnement. Ce que nous ne connaissons pas, en revanche, ce sont les conséquences du parasitisme sur les interactions sociales 'fines' de l'hôte. A l'inverse, il semble évident que les patrons de socialité des hôtes peuvent influencer l'évolution des stratégies de transmission des parasites. Stratégies hôtes et stratégies parasitaires doivent donc être caractérisées de comprendre les interactions complexes qui lient les hôtes à leurs parasites.

**L'objectif principal de cette dernière partie de mes travaux est d'étudier les stratégies de transmission d'une communauté de parasites chez une espèce de primate hautement sociale et les stratégies comportementales d'individus parasités et de leurs conspécifiques pour prévenir la transmission parasitaire.** Les paragraphes suivants traitent des objectifs plus détaillés de ce chapitre.

## **II. CARACTERISER LES CHANGEMENTS PHENOTYPIQUES DE L'HOTE INDUITS PAR DES PARASITES**

---

Les parasites sont, depuis longtemps, connus pour modifier un large spectre de traits phénotypiques de leurs hôtes [Thomas et al., 2010]. Par exemple, plusieurs maladies modifient les profils d'odeurs des individus infectés (e.g., [Kavaliers et al., 2005a; Penn and Potts, 1998; Prugnolle et al., 2009]). Ces observations ont conduit les médecins à utiliser leur sens de l'olfaction comme outil diagnostique [Penn and Potts, 1998]. Les parasites peuvent aussi générer des modifications comportementales de leurs hôtes : les victimes de la rage montrent une agression accrue [Hemachudha et al., 2002]. De nombreux parasites à cycle complexe (avec hôte(s) intermédiaire(s)) et transmis de manière trophique améliorent leur transmission vers leur hôte définitif en induisant des comportements à risque [Moore, 2002]. Par exemple, les isopodes aquatiques parasités par un nématode acanthocéphale font face à leur prédateur (un poisson, hôte définitif du parasite) plutôt que de leur échapper, comme le font les individus non-parasités [Hechtel et al., 1993]. Les parasites à transmission vectorielle sont également connus pour manipuler les comportements de nourrissage de leurs hôtes afin d'améliorer leur transmission [Lefèvre and Thomas, 2008]. Alors que la manipulation parasitaire d'invertébrés est relativement bien documentée, les exemples de manipulation chez des hôtes mammifères sont rares. Parmi

eux, le protozoaire *Toxoplasma gondii* infecte un large panel d'animaux à sang chaud, humains compris, mais peut se reproduire uniquement dans leur hôte définitif, un félin. La toxoplasmose est connue pour détériorer les performances motrices, réduire l'anxiété et provoquer des déficits d'attention chez ses hôtes intermédiaires [Webster, 2001]. Les rats infectés perdent leur comportement inné d'évitement des odeurs de félins et développent même une attraction modérée envers elles [Berdoy et al., 2000; Vyas et al., 2007].

Le premier objectif de ce projet est d'étudier les variations de certains traits phénotypiques chez le mandrill, variations possiblement induites par les parasites. A nouveau, le mandrill est une espèce particulièrement intéressante dans ce contexte car elle est caractérisée par un dimorphisme sexuel extrême : les mâles adultes présentent, entre autres, des colorations intenses de la face et des parties génitales [Setchell et al., 2001]. De plus, il existe une grande variation de l'intensité des colorations entre mâles mais aussi chez chaque individu, dans le temps [Setchell and Dixson, 2001]. Enfin, nous avons montré, chez les mâles mandrills captifs du CIRMF, que le contraste entre le bleu et le rouge de leur face signalait leur rang de dominance [Renoult et al., 2011]. Le mandrill est également caractérisé par la présence d'une glande sternale odoriférante [Hill, 1970], des comportements de marquages stéréotypés [Feistner, 1991] et les odeurs corporelles agissent certainement pour signaler différents attributs tels que l'individualité, le rang de dominance, le statut reproductif (comme indiqué dans le chapitre précédent). Ainsi, nous savons que chez le mandrill, les couleurs et les odeurs communiquent des informations qui peuvent être utilisées par les conspécifiques. L'idée est maintenant de caractériser finement les variations des patrons de coloration chez les deux sexes au cours du temps (les femelles aussi présentent des couleurs de la face qui varient au cours de l'année [Setchell, 2008]) dans la population naturelle étudiée. Nous collectons (lors de captures ou de manière non-invasive) et analysons également les odeurs corporelles (salives, glande sternale, parties génitales) et les odeurs de matière fécale. Enfin, le suivi comportemental à long-terme effectué dans le cadre du 'Projet Mandrillus', nous permettra également de mesurer si des changements comportementaux de l'hôte peuvent favoriser la transmission parasitaire. En effet, en parallèle, dans le cadre d'une collaboration avec **Franck Prugnolle** (CIRMF et MIVEGEC, Montpellier), nous avons débuté un criblage de certains parasites-clefs : parasites gastro-intestinaux (nématodes, trématodes, protozoaires), parasites sanguins (schistosome, trypanosome, *Plasmodium*) ; rétrovirus ('simian immunodeficiency virus' – SIV –, 'simian T-cell leukemia virus' – STLV –, 'simian foamy virus' – SFV) et autres parasites (toxoplasmose, microfilaires). La relation entre odeurs, parasitisme et comportements est l'objet du master 2 de Clémence Poirotte.

Les résultats préliminaires que nous avons récemment obtenus montrent que le virus SIV influence la coloration rouge chez les mâles adultes mandrills captifs (données non publiées ; Figure 7). De plus, **la présence de deux parasites intestinaux (*Entamoeba histolytica* et *E. coli*) modifie fortement les odeurs de matières fécales** des mandrills (Figure 8). Ces résultats, de nature corrélative, seront complétés par des analyses de phénotypes (odeurs, couleurs, comportements) avant, pendant et après déparasitage d'une partie des individus composant la

population de mandrills sauvages. Toutefois, des tests de choix effectués chez l'homme nous ont récemment montré que notre espèce pouvait détecter de manière significative le parasitisme d'échantillons de matière fécale de mandrills : quand nous demandons quel échantillon présente l'odeur la plus désagréable, dans 58% des cas, la réponse correspond aux échantillons parasités (données non publiées). Enfin, nous avons mis au point des tests expérimentaux de choix, sur des individus captifs du CIRMF auxquels nous avons proposé des échantillons d'odeurs corporelles d'individus parasités (SIV et STLV) et d'individus non parasités. Les résultats préliminaires montrent que les individus discriminent les odeurs de conspécifiques parasités : les femelles présentent plus d'intérêts envers les odeurs de mâles SIV positifs (données non publiées). De façon ultime et grâce à un suivi à long-terme de la population, nous évaluerons si ces changements phénotypiques de l'hôte observés favorisent la transmission parasitaire (et pourraient donc être considérés comme des traits manipulés) ou alors sont de simples sous-produits de l'infection.

### **III. POLY-PARASITISME ET EFFETS COMPENSATOIRES EN REPOSE A LA MANIPULATION**

---

Dans les relations complexes entre les hôtes et leurs parasites, les manipulations comportementales de l'hôte ne devraient pas être vues comme une domination d'une espèce sur l'autre [Rigby et al., 2002]. Tout d'abord, manipuler engendrent très certainement des coûts aux parasites (voir par exemple [Seppälä et al., 2008]). De plus, si les parasites nuisent à leurs hôtes, ce qui est, par définition, toujours le cas, ces derniers devraient mettre en place des traits pour contrebalancer les coûts liés aux stratégies parasitaires. Par exemple, les crickets augmentent leur ponte en réponse à des infections bactériennes [Adamo, 1999] ; les souris femelles infectées par un nématode ont de plus grandes portées et des descendants plus gros que des femelles non-infectées [Kristan, 2004] ; les drosophiles mâles parasitées expérimentalement montrent des survies moins bonnes mais, avant de mourir, courtisent les femelles significativement plus longtemps que les mâles non-parasités engendrant un meilleur succès reproducteur [Polak and Starmer, 1998]. Ces exemples d'effets 'compensatoires' des hôtes suggèrent que les manipulations parasitaires impliquent des traits chez les hôtes et chez les parasites en constante co-évolution [Poulin et al., 1994; Wellnitz, 2005] et suggère que le conflit d'intérêt qui existe entre un parasite et son hôte s'apparente à une course aux armements aboutissant à des compromis stables. Ces compromis sont liés e.g., à la prévalence du parasite, aux coûts de la résistance des hôtes, aux coûts d'être manipulés et de la manipulation (voir la revue [Lefèvre et al., 2008]). Ce processus dynamique de manipulation et de défense va être modulé par la présence d'autres parasites (manipulant ou non). Certaines prédictions ont été émises quant aux stratégies de transmission de parasites cohabitant chez un même hôte [Lafferty et al., 2000]. Par exemple, si la manipulation est coûteuse aux parasites et que les parasites ont des intérêts partagés, des parasites non-manipulateurs devraient infecter préférentiellement des hôtes déjà manipulés afin d'augmenter leur chance de transmission sans avoir à investir dans de la manipulation ('stratégie

auto-stop' ; voir aussi [Thomas et al., 1997]). Quand deux parasites manipulateurs ont des intérêts communs mais affectent différents traits phénotypiques de manière à augmenter leur transmission de façon additive, la sélection naturelle devrait favoriser des mécanismes permettant à ces espèces d'être plus souvent associées dans un même hôte qu'attendu par chance. Quand des parasites présentent des conflits d'intérêt, par exemple, s'ils partagent le même hôte intermédiaire mais pas le même hôte définitif ou s'ils sont transmissibles à différents moments de leur cycle, ils devraient éviter les hôtes intermédiaires déjà infectés par un parasite 'conflictuel' [Lafferty et al., 2000]. Une perspective à l'échelle de la communauté (parasitaire) commence seulement à être adoptée, mais les études empiriques sont encore trop rares. De plus, seules quelques études ont exploré le fait que les comportements manipulés pouvaient être le résultat d'un compromis entre les stratégies parasitaires et celles de leurs hôtes (voir pour revue [Thomas et al., 2005]). Un de nos objectifs est d'étudier, toujours sur le long-terme et dans la population naturelle de mandrills, les effets des parasites susmentionnés sur la valeur sélective de leurs hôtes. Nous étudierons différents estimateurs, incluant l'âge de première reproduction, qui influence fortement le succès reproducteur chez les primates [Altmann et al., 1988] ; le nombre de descendants engendrés sur un pas de temps donné ; la survie infantile (...). Nous étudierons également des corrélats de valeur sélective : croissances des individus ; masse musculaire. Des analyses sanguines régulières compléteront ces estimateurs. Ces données nous permettront 1. d'estimer la virulence de chaque parasite étudié ; 2. d'évaluer les effets compensatoires mis en place par les individus parasités (et manipulés). Enfin, notre approche du poly-parasitisme nous permettra d'identifier si certaines stratégies parasitaires sont conflictuelles ou agissent en synergie en étudiant les patrons de transmission.

#### **IV. STRATEGIES DE DEFENSE CONTRE LES PARASITES ET VIRULENCE PARASITAIRE**

---

Au cours des processus de co-évolution hôte-parasite, les hôtes ont mis en place des stratégies pour limiter la transmission et lutter contre les effets négatifs des parasites, qu'ils soient d'ailleurs manipulateurs ou non. Ici, je vais considérer deux types de stratégies hôtes, non-mutuellement exclusive : les stratégies 'pré-infection' et 'post-infection'. Avec les stratégies de type 'pré-infection', les hôtes sont capables de détecter et d'évaluer les risques d'être infectés. Plusieurs mammifères sont, par exemple, connus pour leur usage de 'latrines' (voir la revue : [Perrot-Minnot and Cézilly, 2012]). Des mécanismes comportementaux existent également pour lutter contre les maladies sexuellement transmissibles (MST ; voir la revue : [Altizer et al., 2003]). Le toilettage post-copulatoire des parties génitales réduit la transmission de MST chez les rats mâles [Hart et al., 1987]. Uriner après copulation permet aussi de limiter la transmission des MST chez l'homme [Donovan, 2000]. Enfin, les comportements prophylactiques sont également des moyens d'éviter les contaminations ; ils consistent en l'utilisation de plantes répulsives ou toxiques en prévention d'une infection [Hart, 2005]. La prophylaxie est considérée comme adaptative si les plantes consommées présentent des propriétés biomédicales, s'il existe une

corrélation entre la fréquence des comportements prophylactiques et la prévalence parasitaire et si la charge parasitaire des individus utilisant la prophylaxie est plus basse que des individus ne l'utilisant pas [Hart, 2005]. Des comportements prophylactiques sont trouvés chez un large panel d'espèces, des fourmis aux primates [Perrot-Minnot and Cézilly, 2012]. Par exemple, la mésange bleue amène au nid des plantes aromatiques à l'éclosion pour protéger les poussins des piqûres de moustiques [Lafuma et al., 2001]. Alors que ces différents exemples illustrent des mécanismes mis en place à une 'échelle intra-individuelle', les hôtes peuvent aussi prévenir les infections en évaluant les phénotypes modifiés (adaptatifs ou non) de conspécifiques parasités et en les évitant. Les exemples les plus pertinents proviennent de la littérature sur la sélection sexuelle et le parasitisme (voir la revue [David and Heeb, 2012]). Les femelles effectuent des choix basés sur l'évaluation de caractères sexuels secondaires modifiés des mâles [Clayton, 1991]. Par exemple, les souris femelles détectent les odeurs urinaires de mâles infectés par des parasites intestinaux et évitent ces partenaires [Ehman and Scott, 2002; Kavaliers et al., 2005b]. Pour contrebalancer les risques infectieux liés la présence ou aux interactions avec des conspécifiques, les hôtes ont mis en place des stratégies comportementales complexes. Les primates, par exemple, évitent socialement les récents immigrants qui peuvent héberger de nouveaux parasites [Freeland, 1976]. Un des résultats-clé du master 2 de Clémence Poirotte a été de montrer un **évitement social fort des individus parasités par trois protozoaires (*Entamoeba histolytica*, *E. nana*, *E. coli*) à transmission directe** (via des contacts physiques) : les individus parasités sont en moyenne moins engagés dans des comportements d'allo-toilettage que les individus non-parasités. Pour l'un des parasites (*E. histolytica*), ce résultat est vrai à l'échelle intra-individuelle : les individus précédemment parasités qui se déparasitent voient leur socialité augmenter. Cet ensemble de résultats est d'autant plus intéressant quand on se rappelle que *E. histolytica* et *E. coli* modifient les odeurs de matière fécale des individus parasités (voir deux paragraphes au-dessus ; Figure 8). On est alors tout à fait en droit de se demander si les **odeurs de matières fécales pourraient agir comme un médiateur de la relation entre parasitisme et socialité** (les mandrills sentent très fréquemment les parties génitales et l'anus de leurs conspécifiques). A nouveau, ces études corrélatives vont être complétées dans un avenir proche par des tests expérimentaux *in natura*.

Avec les stratégies de type 'post-infection', les animaux n'évaluent plus les risques infectieux et n'évitent pas les infections (ou les coûts liés à de tels comportements sont trop élevés [Perrot-Minnot and Cézilly, 2012]) mais 'agissent' après infection. De telles stratégies incluent, par exemple, des comportements d'allo-toilettage. Chez les primates, ces comportements, dont une des fonctions est hygiénique en réduisant la charge en ectoparasites [Akinyi et al., 2013], sont généralement concentrés dans des endroits du corps inaccessibles à l'auto-toilettage [Barton, 1985]. Des comportements plus frappants encore sont ceux dits 'thérapeutiques' qui modifient l'environnement des parasites après ingestion de plantes présentant des propriétés bio-médicales. Par exemple, des chenilles parasitées par une mouche parasitoïde augmente de 83% leur consommation de certaines toxines trouvées dans certaines plantes qui sont toxiques pour les individus non-parasités mais qui permettent d'augmenter fortement la

survie des individus parasités [Singer et al., 2009]. Chez les primates, des comportements 'd'auto-médication' ont été ponctuellement observés en réponse à certaines maladies [Huffman, 1997], comme la géophagie [Aufreiter et al., 2001] ou l'absorption de nourriture amère [Hart, 2005; Huffman and Seifu, 1989; Lozano, 1998]. Le dernier objectif de ce chapitre consiste donc à étudier finement les réactions comportementales pré- et post-infection des hôtes mandrills (population sauvage). En particulier, le master 2 et la thèse (en cours) de Gontran Nsi-Akoué s'attache à étudier les comportements d'auto-médication chez cette espèce en réponse aux pressions parasitaires. Plusieurs espèces de parasites présentant différents modes de transmission et différents cycles de vie seront étudiées avec des prédictions différentes. Pour les parasites à cycle simple et à mode de transmission directe (rétrovirus, protozoaires gastro-intestinaux), je prédis que les individus parasités par des parasites non-manipulateurs seront socialement moins intégrés à leur groupe (ce que l'on observe déjà pour trois espèces de protozoaires). Parce que les interactions sociales ont une valeur adaptative forte, je prédis aussi que l'intensité de l'évitement comportemental dépendra quasiment uniquement de la virulence du parasite. Au contraire, si certains parasites à transmission directe manipulent leurs hôtes, je m'attends à une augmentation de la socialité de la part des individus parasités (nous tâcherons de déterminer la cause de la conséquence du parasitisme : est-ce d'être plus social qui facilite la transmission parasitaire ou s'agit-il de traits réellement manipulés ?). Pour les parasites présentant des cycles de vie complexes, avec hôtes intermédiaires, comme les parasites à transmission vectorielle (*Plasmodium*, trypanosome), je ne m'attends pas à une relation entre degré d'intégration sociale et parasitisme. Toutefois, si les parasites manipulent les phénotypes de leurs hôtes, je m'attends à ce qu'ils les rendent 'plus attractifs' pour des vecteurs invertébrés. Ainsi, nous effectuerons des tests olfactifs de choix chez les principaux vecteurs de parasites présents dans l'environnement de la population de mandrills sauvages (mouches, moustiques).

## V. CONCLUSIONS

---

L'écologie de la santé des primates humains et non-humains est actuellement considérée comme une approche fondamentale pour comprendre l'évolution et la dynamique des parasites. Ainsi, elle présente des applications importantes en santé publique. Comprendre comment des parasites peuvent être à la base même d'interactions comportementales entre leurs hôtes peut mener à de nouvelles perspectives sur l'évolution de la socialité. Nos résultats préliminaires indiquent que les parasites peuvent influencer des phénotypes complexes comme les odeurs ou les comportements sociaux (les uns pouvant justement agir comme médiatrices des autres) ouvrant ainsi des perspectives de recherches passionnantes pour les quelques années à venir.

---

## CONCLUSION GENERALE

---

Ces trois chapitres ont présenté relativement succinctement les principaux résultats que j'ai obtenus durant ces dix dernières années. Cet aperçu aura peut-être permis de mettre en valeur un des points forts de ma carrière, qui me semble être la mixité des champs disciplinaires et des approches méthodologiques que j'ai abordés. Bien que les modèles biologiques étudiés soient cantonnés à l'ordre des primates, je cherche à répondre à des questions variées en écologie, questions qui me permettent d'avancer dans la compréhension de processus évolutifs. Tout au long de mon parcours, j'ai pourtant essayé d'imprimer une cohérence à mes travaux afin de dérouler pas à pas le fil de certaines grandes questions. Au final, l'évolution de la socialité, ou plutôt ses déterminants, reste le thème majeur de mes recherches.

A l'heure où peu de questions restent sans réponse, je me suis également attachée à utiliser des outils relativement peu usités pour aborder sous un angle nouveau des thématiques bien établies, comme la sélection de parentèle. Mes études empiriques ont démontré une influence forte de l'apparentement sur la structuration et la dynamique des réseaux sociaux. D'autres facteurs influencent pourtant l'évolution de la socialité mais restent peu ou pas explorés. Je pense que les pressions parasitaires constituent un déterminant majeur, sous-estimé, de toutes les sociétés animales. Le vrai défi reste maintenant d'intégrer tous les paramètres, prédateurs, distribution des ressources, pressions parasitaires ainsi que les traits en découlant (relations d'apparentement, relations hiérarchiques) afin d'élucider pourquoi telle société présente telles caractéristiques dans un lieu et à un moment donné. Les analyses comparatives restent un outil puissant, mais les données doivent d'abord s'accumuler sur des espèces aux modes de vie et sociétés contrastées.

---

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

---

- Adamo SA. 1999. Evidence for adaptive changes in egg laying in crickets exposed to bacteria and parasites. *Animal Behaviour* 57:117-124.
- Akinyi MY, Tung J, Jenneby M, Patel NB, Altmann J, Alberts SC. 2013. Role of grooming in reducing tick load in wild baboons (*Papio cynocephalus*). *Animal Behaviour* 85:559–568.
- Alberts SC, Altmann J. 1995. Balancing costs and opportunities - dispersal in male baboons. *American Naturalist* 145:279-306.
- Alberts SC. 1999. Paternal kin discrimination in wild baboons. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 266:1501-1506.
- Alberts SC, Watts HE, Altmann J. 2003. Queuing and queue-jumping: long-term patterns of reproductive skew in male savannah baboons, *Papio cynocephalus*. *Animal Behaviour* 65:821-840.
- Altizer S, Nunn CL, Thrall PH, Gittleman JL, Antonovics J, Cunningham AA, Dobson AP, Ezenwa V, Jones KE, Pedersen AB et al. 2003. Social organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:517-547.
- Altmann J, Hausfater G, Altmann SA. 1988. Determinants of reproductive success in savannah baboons *Papio cynocephalus*. In: Clutton-Brock TH, editor. *Reproductive Success*. Chicago: University of Chicago Press. p 403-418.
- Altmann J, Alberts SC. 2003. Variability in reproductive success viewed from a life-history perspective in baboons. *American Journal of Human Biology* 15:401-409.
- Altmann J, Gesquiere L, Galbany J, Onyango PO, Alberts SC. 2010. Life history context of reproductive aging in a wild primate model. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1204:127-138.
- Andersson M, Simmons LW. 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology & Evolution* 21:296-302.
- Ankel-Simons F. 2000. *Primate anatomy: an introduction*. New York: Academic Press. 506 p.
- Arnold ML. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:237-261.
- Arnold ML, Hodges SA. 1995. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? *Trends in Ecology and Evolution* 10:67-71.
- Aufreiter S, Mahaney WC, Milner MW, Huffman MA, Hancock RGV, Wikn M, Reich M. 2001. Mineralogical and chemical interactions of soils eaten by chimpanzees of the Mahale Mountains and Gombe Stream National Parks, Tanzania. *Journal of Chemical Ecology* 27:285-308.
- Aureli F, Smucny DA. 2000. The role of emotion in conflict and conflict resolution. In: Aureli F, de Waal FBM, editors. *Natural Conflict Resolution*. Berkeley: University of California Press. p 193-224.
- Barton NH, Hewitt GM. 1985. Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:113-148.
- Barton R. 1985. Grooming site preferences in primates and their functional implications. *International Journal of Primatology* 6:519-532.
- Bateson P. 1983. *Mate choice*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bercovitch FB. 1987. Female choice and male reproductive success in savanna baboons. *International Journal of Primatology* 8:505-505.



- Berdoy M, Webster JP, Macdonald DW. 2000. Fatal attraction in rats infected with *Toxoplasma gondii*. *Proceedings of the Royal Society London B* 267:1591-1594.
- Bernstein IS. 1991. The correlation between kinship and behaviour in non-human primates. In: Hepper PG, editor. *Kin recognition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 6–29.
- Blouin SF, Blouin M. 1988. Inbreeding avoidance behaviors. *Trends in Ecology and Evolution* 3:230-233.
- Boulet M, Charpentier MJE, Drea CM. 2009. Decoding an olfactory mechanism of kin recognition and inbreeding avoidance in primates. *BMC Evolutionary Biology* 9:281.
- Buchan JC, Alberts SC, Silk JB, Altmann J. 2003. True paternal care in a multi-male primate society. *Nature* 425:179-181.
- Cacioppo JT, Ernst JM, Burleson MH, McClintock MK, Malarkey WB, Hawkley LC, Kowalewski RB, Paulsen A, Hobson JA, Hugdahl K et al. 2000. Lonely traits and concomitant physiological processes: The MacArthur Social Neuroscience Studies. *International Journal of Psychophysiology* 35:143-154.
- Chapais B. 2001. Primate nepotism: what is the explanatory value of kin selection? *International Journal of Primatology* 22:203-229.
- Charlesworth D, Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:237-268.
- Charpentier M, Setchell JM, Prugnolle F, Knapp LA, Wickings EJ, Peignot P, Hossaert-McKey M. 2005a. Genetic diversity and reproductive success in mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:16723-16728.
- Charpentier M, Hossaert-McKey M, Wickings EJ, Peignot P. 2005b. Consequences of a one-male harem reproductive system and inbreeding in a captive group of *Cercopithecus solatus*. *International Journal of Primatology* 26:697-710.
- Charpentier M, Peignot P, Hossaert-McKey M, Gimenez O, Setchell JM, Wickings EJ. 2005c. Constraints on control: factors influencing reproductive success in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Behavioral Ecology* 16:614-623.
- Charpentier M, Setchell JM, Prugnolle F, Wickings EJ, Peignot P, Balloux F, Hossaert-Mickey M. 2006. Life history correlates of inbreeding depression in mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Molecular Ecology* 15:21-28.
- Charpentier MJE, Widdig A, Alberts SC. 2007a. Inbreeding depression in non-human primates: A historical review of methods used and empirical data. *American Journal of Primatology* 69:1370-1386.
- Charpentier MJE, Peignot P, Hossaert-McKey M, Wickings JE. 2007b. Kin discrimination in juvenile mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Animal Behaviour* 73:37–45.
- Charpentier MJE, Boulet M, Drea CM. 2008a. Smelling right: the scent of male lemurs advertises genetic quality and relatedness. *Molecular Ecology* 17:3225-3233.
- Charpentier MJE, Prugnolle F, Gimenez O, Widdig A. 2008b. Genetic heterozygosity and sociality in a primate species. *Behavior Genetics* 38:151-158.
- Charpentier MJE, Williams CV, Drea CM. 2008c. Inbreeding depression in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*): genetic diversity predicts parasitism, immunocompetence, and survivorship. *Conservation Genetics* 9:1605-1615.
- Charpentier MJE, Tung J, Altmann J, Alberts SC. 2008d. Age at maturity in wild baboons: genetic, environmental and demographic influences. *Molecular Ecology* 17:2026-2040.

- Charpentier MJE, Van Horn RC, Altmann J, Alberts SC. 2008e. Paternal effects on offspring fitness in a multimale primate society. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 105:1988-1992.
- Charpentier MJE, Crawford JC, Boulet M, Drea CM. 2010. Message 'scent': lemurs detect the genetic relatedness and quality of conspecifics via olfactory cues. *Animal Behaviour* 80:101-108.
- Charpentier MJE, Fontaine MC, Cherel E, Renoult JP, Jenkins T, Benoit L, Barthes N, Alberts SC, Tung J. 2012a. Genetic structure in a dynamic baboon hybrid zone corroborates behavioral observations in a hybrid population. *Molecular Ecology* 21:715-731.
- Charpentier MJE, Huchard E, Widdig A, Gimenez O, Sallé B, Kappeler P, Renoult JP. 2012b. Distribution of affiliative behavior across kin classes and their fitness consequences in mandrills. *Ethology* 118:1198-1207.
- Charpentier MJE, Mboumba S, Ditsoga C, Drea CM. 2013. Nasopalatine ducts and flehmen behavior in the mandrill: Reevaluating olfactory communication in Old World Primates. *American Journal of Primatology* 75:703-714.
- Clayton DH. 1991. The influence of parasites on host sexual selection. *Parasitology Today* 7:329-334.
- Clutton-Brock T, West S, Ratnieks F, Foley R. 2009. The evolution of society. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:3127-3133.
- Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD. 1982. *Red deer: behavior and ecology of two sexes*. Chicago: University of Chicago Press.
- Clutton-Brock TH. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton: Princeton University Press.
- Clutton-Brock TH, Brotherton PNM, Russell AF, O'Riain MJ, Gaynor D, Kansky R, Griffin A, Manser M, Sharpe L, McIlrath GM et al. 2001. Cooperation, control and concession in meerkat groups. *Science* 291:478-481.
- Clutton-Brock TH. 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science* 296:69-72.
- Cohen S, Kaplan JR, Cunnick JE, Manuck SB, Rabin BS. 1992. Chronic social stress, affiliation and cellular immune response in nonhuman primates. *Psychological Science* 3:301-304.
- Coltman DW, Slate J. 2003. Microsatellite measures of inbreeding: a meta-analysis. *Evolution* 57:971-983.
- David P, Heeb P. 2012. Parasites et sélection sexuelle. In: Thomas F, Guégan J-F, Renaud F, editors. *Ecologie et évolution des systèmes parasités*. 2nd ed. Bruxelles: De Boeck. p 61-94.
- Dawkins R. 1982. *The extended phenotype: the long reach of the gene*. Oxford: Oxford University Press.
- Del Punta K, Leinders-Zufall T, Rodriguez I, Jukam D, Wsocki CJ, Ogawa S, Zufall F, Mombaerts P. 2002. Deficient pheromone responses in mice lacking a cluster of vomeronasal receptor genes. *Nature* 419:70-74.
- Dixson AF. 1998. *Primate sexuality: Comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and human beings*. Oxford: Oxford University Press. 546 p.
- Donovan B. 2000. The repertoire of human efforts to avoid sexually transmissible diseases: past and present. Part 2: Strategies used during or after sex. *Sex Transm Infect* 76:88-93.
- Eberhard WG. 2000. Spider manipulation by a wasp larvae. *Nature* 406:255-256.
- Ehman KD, Scott ME. 2002. Female mice mate preferentially with non-parasitized males. *Parasitology* 125:461-466.

- Eklund A. 1996. The effects of inbreeding on aggression in wild male house mice (*Mus domesticus*). *Behaviour* 133:883-901.
- Engh AL, Esch K, Smale L, Holekamp KE. 2000. Mechanisms of maternal rank 'inheritance' in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour* 60:323-332.
- Feistner ATC. 1991. Scent marking in mandrills, *Mandrillus sphinx*. *Folia Primatologica* 57:42-47.
- Fernandez-Duque E, Valeggia CR, Mendoza SP. 2009. The biology of paternal care in human and non-human primates. *Annual Review of Anthropology* 38:115-130.
- Foster KR, Wenseleers T, Ratnieks FLW. 2006. Kin selection is the key to altruism. *Trends in Ecology & Evolution* 21:57-60.
- Fredrickson WT, Sackett GP. 1984. Kin preferences in primates (*Macaca nemestrina*) - relatedness or familiarity? *Journal of Comparative Psychology* 98:29-34.
- Freeland WJ. 1976. Pathogens and the evolution of primate sociality. *Biotropica* 8:12-24.
- Goldberg TL, Wrangham RW. 1997. Genetic correlates of social behaviour in wild chimpanzees: evidence from mitochondrial DNA. *Animal Behaviour* 54:559-570.
- Gouzoules S, Gouzoules H. 1987. Kinship. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth R, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press. p 299-305.
- Greenwood PJ. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140-1162.
- Griffin AS, West SA. 2002. Kin selection: fact and fiction. *Trends in Ecology & Evolution* 17:15-21.
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour I/II. *Journal of Theoretical Biology* 7:1-52.
- Hart BJ, Korinek E, Brennan P. 1987. Postcopulatory genital grooming in male rats: prevention of sexually transmitted infections. *Physiology and Behavior* 41:321-325.
- Hart BL. 2005. The evolution of herbal medicine: behavioural perspectives. *Animal Behaviour* 70:975-989.
- Hatchwell BJ. 2009. The evolution of cooperative breeding in birds: kinship, dispersal and life history. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:3217-3227.
- Hechtel LJ, Johnson CL, Juliano SA. 1993. Modification of antipredator behaviour of *Caecidotea intermedius* by its parasite *Acanthocephalus dirus*. *Ecology* 74:710-713.
- Hemachudha T, Laothamatas J, Rupprecht C. 2002. Human rabies: a disease of complex neuropathogenetic mechanisms and diagnostic challenges. *The Lancet Neurology* 1:1101-1109.
- Hepper PG. 1991. Kin recognition. Hepper PG, editor. New York: Cambridge University Press. 457 p.
- Heymann EW. 2006. The neglected sense - olfaction in primate behavior, ecology, and evolution. *American Journal of Primatology* 68:519-524.
- Hill WCO. 1970. *Primates: Comparative Anatomy and Taxonomy, VIII - Cynopithecinae (Papio, Mandrillus, Theropithecus)*. Edinburgh: Edinburgh University Press. 680 p.
- House JS, Landis KR, Umberson D. 1988. Social relationships and health. *Science* 241:540.
- Huchard E, Knapp LA, Wang JL, Raymond M, Cowlshaw G. 2010. MHC, mate choice and heterozygote advantage in a wild social primate. *Molecular Ecology* 19:2545-2561.
- Huchard E, Charpentier MJE, Marshall H, King AJ, Knapp LA, Cowlshaw G. 2013. Paternal effects on access to resources in a promiscuous primate society. *Behavioral Ecology* 24:229-236.

- Huffman MA, Seifu M. 1989. Observations on the illness and consumption of a possibly medicinal plant *Vernonia amygdalina* (Del.), by a wild chimpanzee in the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates* 30:51-63.
- Huffman MA. 1997. Current evidence for self-medication in primates: a multidisciplinary perspective. *Yearbook of Physical Anthropology* 40:171-200.
- Hughes WOH, Oldroyd BP, Beekman M, Ratnieks FLW. 2008. Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality. *Science* 320:1213-1216.
- Janson CH. 2000. Primate socioecology: The end of a golden era. *Evol Anthropol* 9:73-86.
- Jennions MD, Petrie M. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews* 75:21-64.
- Jolly CJ. 1993. Species, subspecies and baboon systematics. In: Kimbel W, Martin L, editors. *Species, species concepts and primate evolution*. New York: Wiley. p 67-107.
- Kavaliers M, Choleris E, Pfaff DW. 2005a. Genes, odours and the recognition of parasitized individuals by rodents. *Trends in Parasitology* 21:423-429.
- Kavaliers M, Choleris E, Pfaff DW. 2005b. Recognition and avoidance of the odors of parasitized conspecifics and predators: differential genomic correlates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29:1347-1359.
- Keller LF, Waller DM. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution* 17:230-241.
- Kimchi T, Xu J, Dulac C. 2007. A functional circuit underlying male sexual behaviour in the female mouse brain. *Nature* 448:1009-1014.
- Kleiman DG, Malcolm JR. 1981. The evolution of male parental investment in mammals. In: Gubernick DJ, Klopfer PH, editors. *Parental Care in Mammals*. New York: Plenum Press. p 347-387.
- Kristan DM. 2004. Intestinal nematode infection affects host life history and offspring susceptibility to parasitism. *Journal of Animal Ecology* 73:227-238.
- Lafferty KD, Thomas F, Poulin R. 2000. Evolution of host phenotype manipulation by parasites and its consequences. In: Poulin R, Morand R, Skorping A, editors. *Evolutionary Biology of Host-Parasite Relationships: Theory Meets Reality*. Amsterdam: Elsevier Science. p 117-127.
- Lafuma L, Lambrechts MM, Raymond M. 2001. Aromatic plants in bird nests as a protection against blood-sucking flying insects? *Behavioural Processes* 56:113-120.
- Latter BDH, Sved JA. 1994. A re-evaluation of data from competitive tests shows high levels of heterosis in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 137:509-511.
- Lefevre JA, McClintock MK. 1992. Social modulation of behavioral reproductive senescence in female rats. *Physiology and Behavior* 52:603-608.
- Lefèvre T, Roche B, Poulin R, Hurd H, Renaud F, Thomas F. 2008. Exploiting host compensatory responses: the 'must' of manipulation? *Trends in Parasitology* 24:435-439.
- Lefèvre T, Thomas T. 2008. Behind the scene, something else is pulling the strings: Emphasizing parasitic manipulation in vector-borne diseases. *Infection, Genetics and Evolution* 8:504-519.
- Lozano GA. 1998. Parasitic stress and self-medication in wild animals. *Advances in the Study of Behavior* 27:291-317.
- Maier W. 1997. The nasopalatine duct and the nasal floor cartilages in catarrhine primates. *Zeitschrift fuer Morphologie und Anthropologie* 81:289-300.

- Matchock RL, Susman EJ. 2006. Family composition and menarcheal age: anti-inbreeding strategies. *American Journal of Human Biology* 18:481-491.
- Mateo JM. 2003. Kin recognition in ground squirrels and other rodents. *Journal of Mammalogy* 84:1163-1181.
- Mateo JM, Holmes WG. 2004. Cross-fostering as a means to study kin recognition. *Animal Behaviour* 68:1451-1459.
- Mayr E. 1942. *Systematics and the origin of species*. New York: Columbia University.
- Mays HL, Hill GE. 2004. Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. *Trends in Ecology & Evolution* 19:554-559.
- Meagher S, Penn DJ, Potts WK. 2000. Male-male competition magnifies inbreeding depression in wild house mice. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 97:3324-3329.
- Mitani JC, Merriweather DA, Zhang C. 2000. Male affiliation, cooperation and kinship in wild chimpanzees. *Animal Behaviour* 59:885-893.
- Moller AP, Cuervo JJ. 2000. The evolution of paternity and paternal care in birds. *Behavioral Ecology* 11:472-485.
- Moore J. 2002. *Parasites and the behavior of animals*. Oxford: Oxford University Press.
- Muller MN, Thompson ME, Wrangham RW. 2006. Male chimpanzees prefer mating with old females. *Current Biology* 16:2234-2238.
- Muniz L, Perry S, Manson JH, Gilkenson H, Gros-Louis J, Vigilant L. 2006. Father-daughter inbreeding avoidance in a wild primate population. *Current Biology* 16:R156-R157.
- Nowak MA, Tarnita CE, Wilson EO. 2010. The evolution of eusociality. *Nature* 466:1057-1062.
- Nunn CL, Altizer SM. 2003. Sociality and infectious disease in wild primate populations. *American Journal of Physical Anthropology*:160-160.
- Nunn CL. 2004. Parasites and the evolutionary diversification of primate clades. *Am Nat* 164 Suppl 5:S90-S103.
- Parga JA. 2006. Male mate choice in *Lemur catta*. *International Journal of Primatology* 27:107-131.
- Penn D, Potts WK. 1998. Chemical signals and parasite-mediated sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 13:391-396.
- Penn DJ, Frommen JG. 2010. Kin recognition: an overview of conceptual issues, mechanisms and evolutionary theory. In: Kappeler PM, editor. *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. Heidelberg: Springer. p 55-85.
- Perrot-Minnot M-J, Cézilly F. 2012. Parasites et comportement. In: Thomas F, Guégan J-F, Renaud F, editors. *Ecologie et évolution des systèmes parasités*. 2nd ed. Bruxelles: De Boeck.
- Plomin R, DeFries JC, McClearn GE, McGuffin P. 2001. *Behavioral Genetics*. New York: Worth Publishers.
- Polak M, Starmer WT. 1998. Parasite-induced risk of mortality elevates reproductive effort in male *Drosophila*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 265:2197-2201.
- Poulin R, Brodeur J, Moore J. 1994. Parasitic manipulation of host behavior: should hosts always lose? *Oikos* 70:479-484.
- Prugnolle F, Lefèvre T, Renaud F, Møller AP, Missé D, Thomas F. 2009. Infection and body odours: Evolutionary and medical perspectives. *Infection, Genetics and Evolution* 9:1006-1009.
- Pusey A. 1987. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 2:295-299.

- Pusey A, Wolf M. 1996. Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 11:201-206.
- Pusey AE, Packer C. 1987. Dispersal and philopatry. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate Societies*. Chicago: The University of Chicago Press. p 250-266.
- Renoult JP, Schaefer HM, Sallé B, Charpentier MJE. 2011. The evolution of the multicoloured face of mandrills: insights from the perceptual space of colour vision. *PlosOne* 6:e29117.
- Rieseberg LH. 1998. Molecular ecology of hybridization. In: Carvalho GR, editor. *Advances in Molecular Ecology*. p 243-265.
- Rieseberg LH, Baird SJE, Gardner KA. 2000. Hybridization, introgression, and linkage evolution. *Plant Molecular Biology* 42:205-224.
- Rigby MC, Hechinger RF, Stevens L. 2002. Why should parasite resistance be costly? *Trends in Parasitology* 18:116-120.
- Rossiter SJ, Jones G, Ransome RD, Barratt EM. 2002. Relatedness structure and kin-biased foraging in the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51:510-518.
- Saltzman W, Mendoza SP, Mason WA. 1991. Sociophysiology of relationships in squirrel monkeys. I. Formation of female dyads. *Physiology and Behavior* 50:271-280.
- Schülke O, Ostner J. 2008. Male reproductive skew, paternal relatedness, and female social relationships. *American Journal of Primatology* 70:695-698.
- Scordato ES, Drea CM. 2007. Scents and sensibility: information content of olfactory signals in the ringtailed lemur, *Lemur catta*. *Animal Behaviour* 73:301-314.
- Scordato ES, Dubay G, Drea CM. 2007. Chemical composition of scent marks in the ringtailed lemur (*Lemur catta*): Glandular differences, seasonal variation, and individual signatures. *Chemical Senses* 32:493-504.
- Seeman TE, McEwen BS. 1996. Impact of social environment characteristics on neuroendocrine regulation. *Psychosomatic Medicine* 58:459-471.
- Seppälä O, Valtonen ET, Benesh DP. 2008. Host manipulation by parasites in the world of dead-end predators: adaptation to enhance transmission? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275:1611-1615.
- Setchell JM, Dixson AF. 2001. Circannual changes in the secondary sexual adornments of semifree-ranging male and female mandrills (*Mandrillus sphinx*). *American Journal of Primatology* 53:109-121.
- Setchell JM, Lee PC, Wickings EJ, Dixson AF. 2001. Growth and ontogeny of sexual size dimorphism in the mandrill (*Mandrillus sphinx*). *American Journal of Physical Anthropology* 115:349-360.
- Setchell JM, Wickings EJ. 2006. Mate choice in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Ethology* 112:91-99.
- Setchell JM. 2008. Signal content of red coloration in female mandrills. *Folia Primatologica* 79:381-381.
- Sheldon BC. 2002. Relating paternity to paternal care. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 357:341-360.
- Sherman PW. 1981. Kinship, demography, and Belding's ground squirrel nepotism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8:251-259.
- Shively CA, Clarkson TB, Kaplan JR. 1989. Social deprivation and coronary artery atherosclerosis in female cynomolgus monkeys. *Atherosclerosis* 77:69-76.

- Silk JB, Alberts SC, Altmann J. 2003. Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science* 302:1231-1234.
- Silk JB, Altmann J, Alberts SC. 2006. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:183-195.
- Silk JB. 2007. The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 362:539-559.
- Silk JB. 2009. Nepotistic cooperation in non-human primate groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:3243-3254.
- Singer MS, Mace KC, Bernays EA. 2009. Self-medication as adaptive plasticity: increased ingestion of plant toxins by parasitized caterpillars. *PLoS ONE* 4:e4796.
- Smith K, Alberts SC, Altmann J. 2003. Wild female baboons bias their social behaviour towards paternal half-sisters. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 270:503-510.
- Smith TD, Siegel MI, Bonar CJ, Bhatnagar KP, Mooney MP, Burrows AM, Smith MA, Maico LM. 2001a. The existence of the vomeronasal organ in postnatal chimpanzees and evidence for its homology to that of humans. *Journal of Anatomy* 198:77-82.
- Smith TD, Siegel MI, Bhatnagar KP. 2001b. Reappraisal of the vomeronasal system of catarrhine primates: ontogeny, morphology, functionality, and persisting questions. *The Anatomical Record (New Anat)* 265:176-192.
- Tang-Martinez Z. 2001. The mechanisms of kin discrimination and the evolution of kin recognition in vertebrates: A critical reevaluation. *Behavioural Processes* 53:21-40.
- Taylor SE, Klein LC, Lewis BP, Gruenewald TL, Gurung RAR, Updegraff JA. 2000. Biobehavioral responses to stress in females: Tend-and-befriend, not fight-or-flight. *Psychological Review* 107:411-429.
- Thomas F, Mete K, Helluy S, Santalla F, Verneau O, De Meêus T, Cézilly F, Renaud F. 1997. Hitch-hiker parasites or how to benefit from the strategy of another parasite. *Evolution* 51:1316-1318.
- Thomas F, Schmidt-Rhaesa A, Martin G, Manu C, Durand P, Renaud F. 2002. Do hairworms (Nematomorpha) manipulate the water seeking behaviour of their terrestrial hosts? *Journal of Evolutionary Biology* 15:356-361.
- Thomas F, Adamob S, Moore J. 2005. Parasitic manipulation: where are we and where should we go? *Behavioural Processes* 68:185-199.
- Thomas F, Poulin R, Brodeur J. 2010. Host manipulation by parasites: a multidimensional phenomenon. *Oikos* 119:1217-1223.
- Tiira K, Laurila A, Peuhkuri N, Piironen J, Ranta E, Primmer CR. 2003. Aggressiveness is associated with genetic diversity in landlocked salmon (*Salmo salar*). *Molecular Ecology* 12:2399-2407.
- Tung J, Charpentier MJE, Garfield DA, Altmann J, Alberts SC. 2008. Genetic evidence reveals temporal change in hybridization patterns in a wild baboon population. *Molecular Ecology* 17:1998-2011.
- Tung J, Charpentier MJE, Mukherjee S, Altmann J, Alberts SC. 2012. Genetic effects on mating success and partner choice in a social mammal. *The American Naturalist* 180:113-129.
- van Schaik CP, Paul A. 1996. Male care in primates: Does it ever reflect paternity? *Evolutionary Anthropology* 5:152-156.

- Vanstaaden MJ, Chesser RK, Michener GR. 1994. Genetic correlations and matrilineal structure in a population of *Spermophilus richardsonii*. *Journal of Mammalogy* 75:573-582.
- Vyas A, Kim SK, Giacomini N, Boothroyd JC, Sapolsky RM. 2007. Behavioral changes induced by *Toxoplasma* infection of rodents are highly specific to aversion of cat odors. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:6442-6447.
- Walters JR. 1987. Kin recognition in non-human primates. In: Fletcher DJC, Michener CD, editors. *Kin recognition in animals*. Chichester: John Wiley and Sons. p 359–393.
- Webster JP. 2001. Rats, cats, people and parasites: the impact of latent toxoplasmosis on behaviour. *Microbes Infect* 3:1037-1045.
- Wellnitz T. 2005. Parasite-host conflicts: winners and losers or negotiated settlements? *Behavioural Processes* 68:245-246.
- West SA, Murray MG, Machado CA, Griffin AS, Herre EA. 2001. Testing Hamilton's rule with competition between relatives. *Nature* 409:510-513.
- Widdig A, Nurnberg P, Krawczak M, Streich WJ, Bercovitch FB. 2001. Paternal relatedness and age proximity regulate social relationships among adult female rhesus macaques. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98:13769-13773.
- Widdig A, Bercovitch FB, Streich WJ, Nürnberg P, Krawczak M. 2004. A longitudinal analysis of reproductive skew in male rhesus macaques. *Proceedings of the Royal Society London B* 271:819-826.
- Widdig A, Streich WJ, Nürnberg P, Croucher PJP, Bercovitch FB, Krawczak M. 2006. Paternal kin bias in the agonistic interventions of adult female rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:205–214.
- Widdig A. 2007. Paternal kin discrimination: the evidence and likely mechanisms. *Biological Reviews* 82:319–334.
- Wilson EO, Hölldobler B. 2005. Eusociality: Origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:13367-13371.
- Woodroffe R, Vincent A. 1994. Mother's little helpers: patterns of male care in mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 9:294-297.
- Wrangham RW. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75:262-300.



---

# ANNEXES

---

## ANNEXE 1 : ‘LE PROJET MANDRILLUS’

---

En Janvier 2012, j’ai mis en place une station de terrain de recherches à long-terme au Sud du Gabon, au parc de la Lékédi (SODEPAL, Bakoumba) afin d’étudier la seule population au monde de mandrills sauvages (100-120 individus) habitués à l’homme (‘Projet Mandrillus’ : <http://www.cefe.cnrs.fr/mandrillus/presentation>). Tout au long de la journée, une équipe d’assistants de terrain suit les mandrills en forêt dense afin de collecter des données importantes sur l’écologie de cette espèce. Mes collaborateurs et moi menons plusieurs études dans différents domaines de la biologie incluant des travaux empiriques en écologie évolutive (‘quels sont les déterminants proximaux et ultimes des réseaux sociaux complexes ?’), en anthropologie (‘qu’est ce que la micro-usure des dents peut nous apprendre à propos de la consommation de nourriture chez les premiers hominidés ?’), en écologie alimentaire (‘disponibilité en nourriture et mouvements des groupes’), mais aussi des études plus appliquées en épidémiologie (‘comment la structure des réseaux sociaux affecte la transmission de maladies ?’) et en conservation (‘quel est l’impact de la fragmentation des forêts sur la structure et la dynamique des réseaux sociaux, ainsi que sur leur flexibilité ?’). Pour atteindre ces objectifs variés, j’ai établi un réseau de spécialistes dans différentes disciplines et j’ai formé une équipe d’assistants de terrain Gabonais (sept). Des étudiants Européens et Gabonais sont également impliqués dans ces différentes études. De plus, au début du projet, un laboratoire de terrain a été mis en place où des analyses génétiques, parasitologiques et hormonales sont effectuées en routine, principalement à partir de matériel non-invasif (matière fécale). Enfin, nous avons déjà capturé plus de 70 individus afin d’équiper certains d’entre eux de colliers détecteurs de proximité et de collecter divers données et échantillons (sang, moulages de dents, données morphologiques, odeurs corporelles...). Cette approche multi-disciplinaire qui combine des technologies de pointe (loggers, analyses en réseaux, chimie) à des approches plus classiques (parasitologie, endocrinologie, écologie comportementale, génétique moléculaire, démographie) nous permettra, entre autres, d’étudier des thématiques de sélection de parentèle (Chapitre 2) et de relation entre parasitisme et socialité (Chapitre 3).

## ANNEXE 2 : LES COLLIERS DETECTEURS DE PROXIMITES

---



Pose d'un collier sur un juvénile anesthésié.



Individu équipé.



Détection et téléchargement des données issues des colliers sur PAD.

### ANNEXE 3 : ESTIMATION DE LA VARIATION DES PATRONS DE COLORATION

---



Dispositif mis en place pour mesurer les couleurs sur individus 'réveillés' ...



... ou endormi.



---

## CINQ PUBLICATIONS SIGNIFICATIVES

---

- Charpentier MJE**, Barthes N, Proffit M, Bessièrè J-M, Grison C. **2012**. Critical thinking in the chemical ecology of mammalian communication: Roadmap for future studies. **Functional Ecology** 26: 769-774.
- Charpentier MJE**, Crawford JC, Boulet M, Drea CM. **2010**. Message 'scent': lemurs detect the genetic relatedness and quality of conspecifics via olfactory cues. **Animal Behaviour** 80: 101-108.
- Charpentier MJE**, Boulet M, Drea CM. **2008**. Smelling right: the scent of male lemurs advertises genetic quality and relatedness. **Molecular Ecology** 17: 3225-3233.
- Charpentier MJE**, Van Horn RC, Altmann J, Alberts SC. **2008**. Paternal effects on offspring fitness in a multimale society. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA** 105: 1988-1992.
- Charpentier M**, Setchell JM, Prugnolle F, Knapp L, Wickings EJ, Peignot P, Hossaert-McKey M. **2005**. Genetic diversity and reproductive success and in mandrills (*Mandrillus sphinx*). **Proceedings of the National Academy of Sciences USA** 102: 16723-16728.

### **Encadré 1. Modèles biologiques étudiés.**

J'ai principalement travaillé sur cinq espèces de primates parmi lesquelles quatre appartiennent aux haplorrhiniens de l'Ancien Monde (famille des Cercopithecidae ; mandrill *Mandrillus sphinx* ; macaque rhésus *Macaca mulatta* ; babouin jaune *Papio cynocephalus* ; singe à queue de soleil (*Cercopithecus solatus*). Ces quatre espèces partagent des traits communs : ils vivent en groupes relativement grands, de type multimâles-multifemelles ou de type harem (*C. solatus*), caractérisés par une philopatrie des femelles et une dispersion reproductive des mâles. Les groupes sociaux sont organisés autour de matriarcats stables, où la hiérarchie est linéaire et transmise de mère en fille. Ces quatre espèces présentent toutes un dimorphisme sexuel important, jusqu'au cas extrême des mandrills. Cependant, leur environnement écologique diffère. Alors que les mandrills et les singes à queue de soleil peuplent les forêts équatoriales humides d'Afrique Centrale, les babouins jaunes de savane et les macaques rhésus vivent en milieu beaucoup plus aride, les premiers en Afrique de l'Est et les seconds en Asie. Ces quatre espèces présentent également des différences importantes dans leurs caractéristiques reproductrices. Les femelles mandrills présentent, par exemple, des tumescences exagérées autour de l'ovulation et sont reproductivement synchrones, tandis que les femelles babouins sont asynchrones, bien que présentant également des tumescences. Les femelles macaques sont synchrones mais n'ont pas de tumescences, comme chez les singes à queue de soleil. Ces différences entraînent des relations socio-sexuelles spécifiques et plus généralement une dynamique sociale différente entre ces espèces.

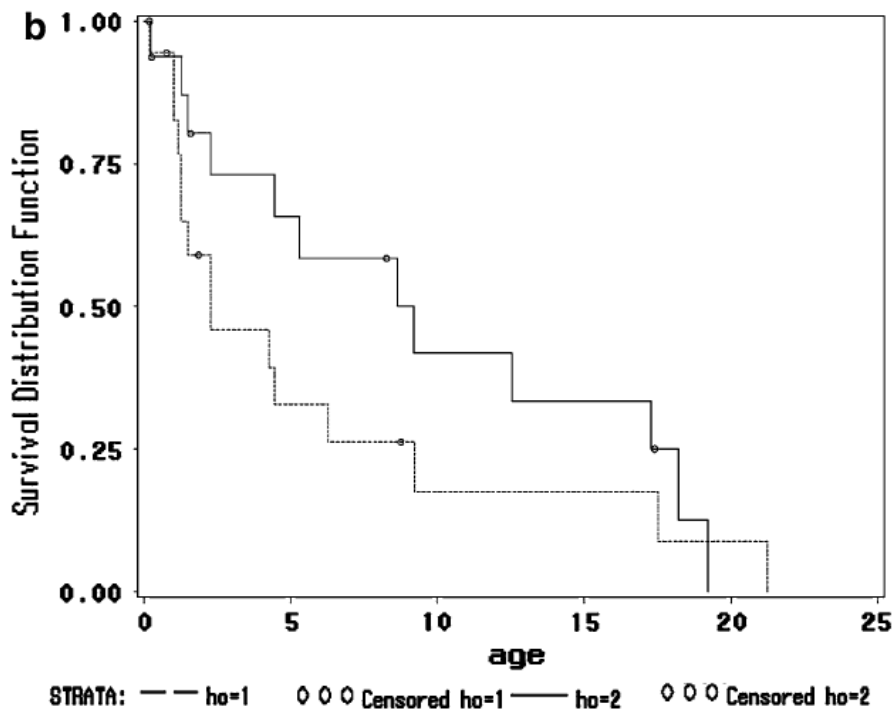
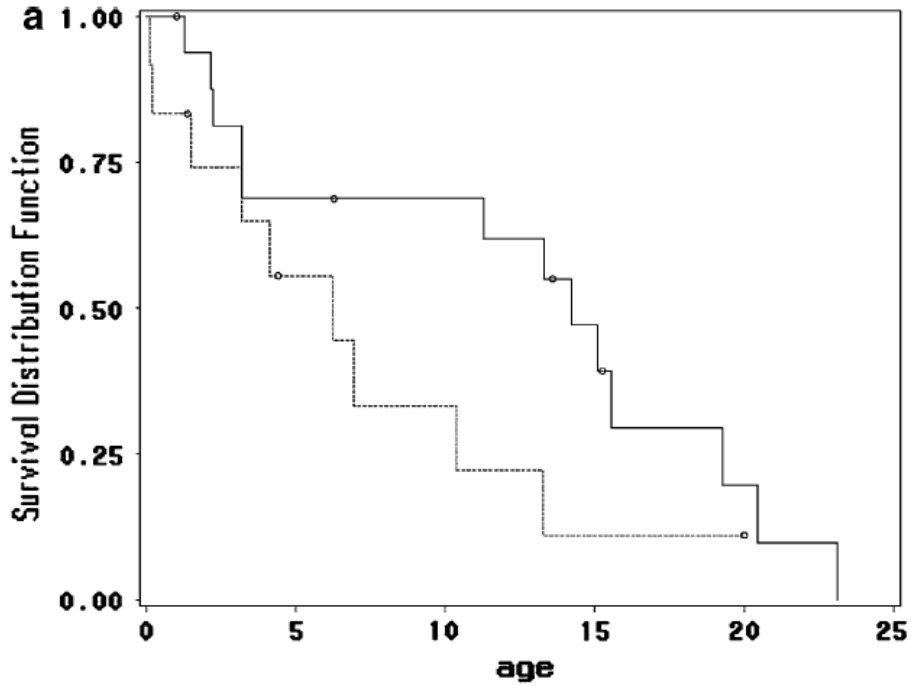
J'ai également travaillé sur un primate strepsirrhinien de la famille des Lemuridae, *Lemur catta*. Cette espèce vit dans les forêts caducifoliées de Madagascar et forme des groupes multimâles-multifemelles, les femelles étant philopatriques et les mâles migrant de groupes en groupes. Les femelles sont dominantes sur les mâles et le dimorphisme sexuel est quasiment inexistant. Comme d'autres lémuriens, *L. catta* est caractérisé par une communication olfactive extrêmement élaborée : les deux sexes présentent des glandes odoriférantes et marquent activement leur territoire. Les messages olfactifs contenus dans les sécrétions signalent, entre autres, l'identité individuelle, le sexe, le statut reproducteur ou la qualité individuelle. Alors qu'un des déterminants majeurs des interactions sociales chez les espèces de l'Ancien Monde étudiées jusqu'à présent est l'appareil olfactif, chez *L. catta* l'appareil olfactif ne détermine que peu les relations entre individus.

**Tableau 1. Populations étudiées et méthodes utilisées.**

<b>Espèces</b>	<b>Population (localisation)</b>	<b>Méthodes utilisées</b>
<i>Mandrillus sphinx</i>	-Semi-naturelle (Gabon)	-Suivis comportementaux -Analyses génétiques -Analyses chimiques -Analyses de la coloration
	-Naturelle (Gabon)	-Suivis comportementaux -Analyses génétiques -Analyses endocrinologiques -Analyses parasitaires -Radio-télémetrie -Analyses chimiques -Analyses morphologiques -Analyses démographiques -Analyses de la coloration -Analyses acoustiques
<i>Cercopithecus solatus</i>	Semi-naturelle (Gabon)	-Analyses génétiques -Traitement de données
<i>Papio cynocephalus</i>	Naturelle	-Traitement de données
<i>P. anubis</i>	(Kenya)	
<i>Macaca mulatta</i>	Semi-naturelle (Porto-Rico)	-Traitement de données
<i>Lemur catta</i>	Semi-captive (Etats-Unis)	-Analyses génétiques -Analyse chimiques

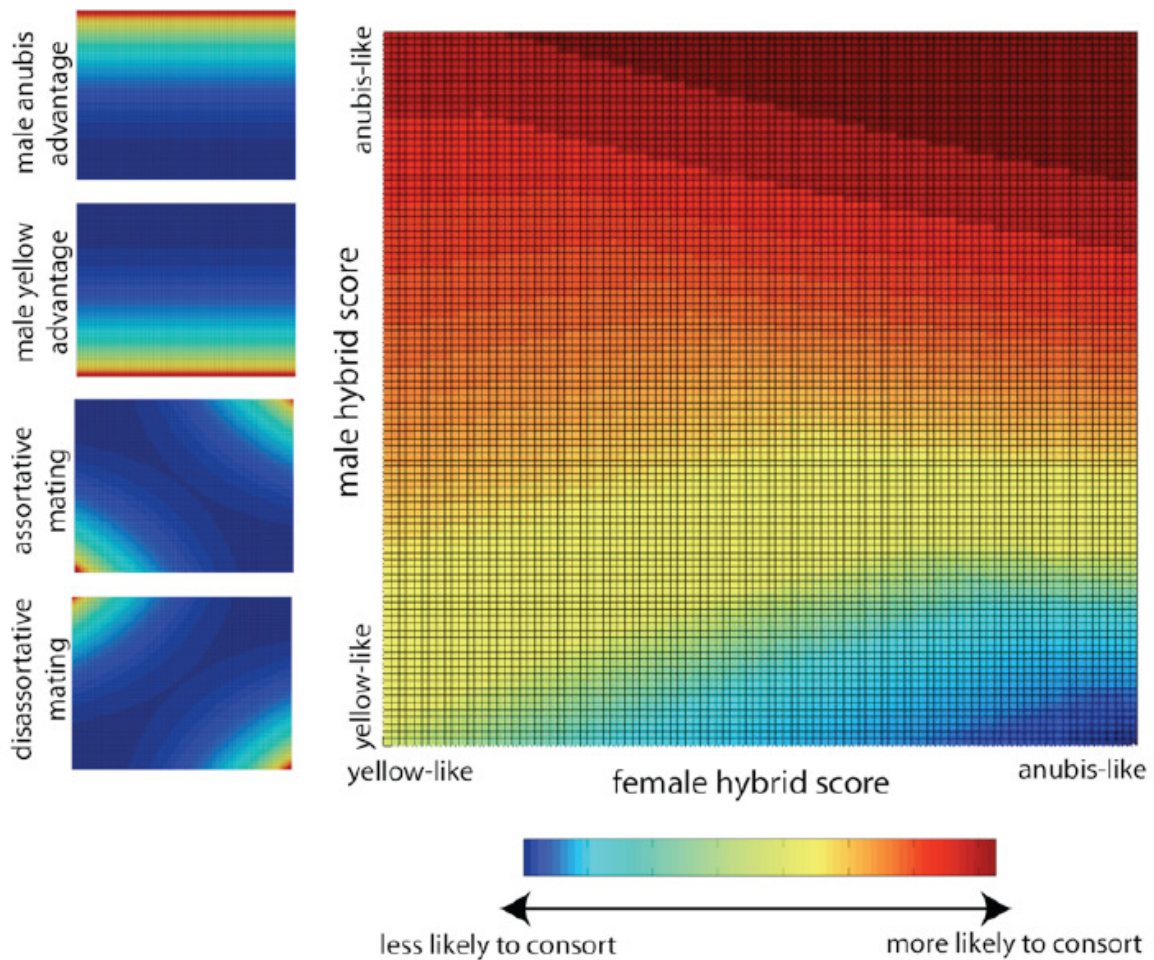
**Figure 1. Survie et hétérozygotie des marqueurs neutres.**

Courbes cumulatives indiquant les probabilités de survie en fonction de l'âge, chez (a) les mâles et (b) les femelles lémuriniens en fonction de l'hétérozygotie (d'après [Charpentier et al., 2008a]). Pour des raisons de clarté, les individus ont été séparés en deux classes: homozygotes (' $H_o=1$ ' où  $H_o < H_o$  moyen de la population) et hétérozygotes (' $H_o=2$ ' où  $H_o > H_o$  moyen de la population). Les cercles représentent des cas recensés. Lignes pointillées: probabilité de survie des individus homozygotes; lignes pleines: probabilité de survie des individus hétérozygotes.



**Figure 2. Choix reproducteurs et influence du degré d'hybridation des mâles babouins.**

La probabilité de former des paires reproductives augmente avec le degré d'hybridation des mâles (plus grande proportion d'un bagage génétique ancestral de type *anubis*) et avec l'interaction entre degrés d'hybridation mâle et femelle (d'après [Tung et al., 2012]). La figure centrale montre la relation entre degré d'hybridation femelle, degré d'hybridation mâle et probabilité de former des paires reproductives ('consortships'), d'après le modèle statistique retenu. Les quatre graphes de gauche représentent différents modèles prédictifs.





## **Encadré 2. Mécanismes responsables de la reconnaissance entre apparentés.**

---

### **Apprentissage de la familiarité**

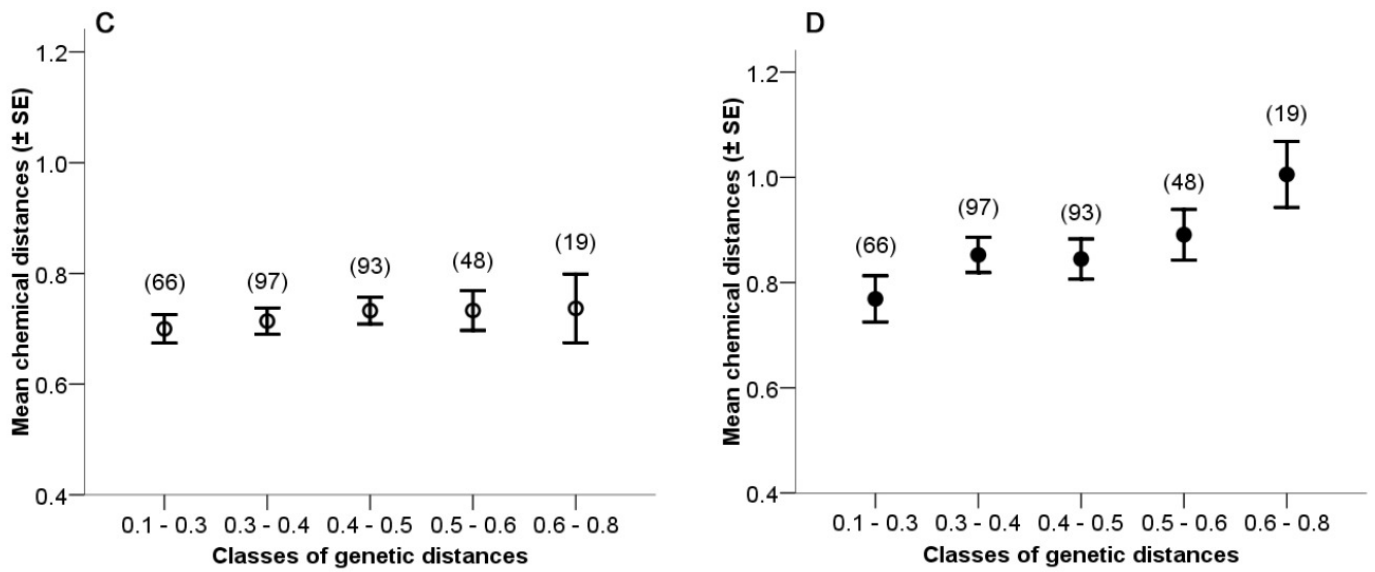
La reconnaissance entre apparentés par apprentissage prédit que les individus traiteront leurs conspécifiques comme apparentés s'ils ont interagi avec eux durant une période critique de leur développement ou s'ils ont été associés spatialement sur du long terme. Cette hypothèse suppose une corrélation entre apparentement et association spatiale et/ou sociale au cours du développement.

---

### **Correspondance de phénotypes**

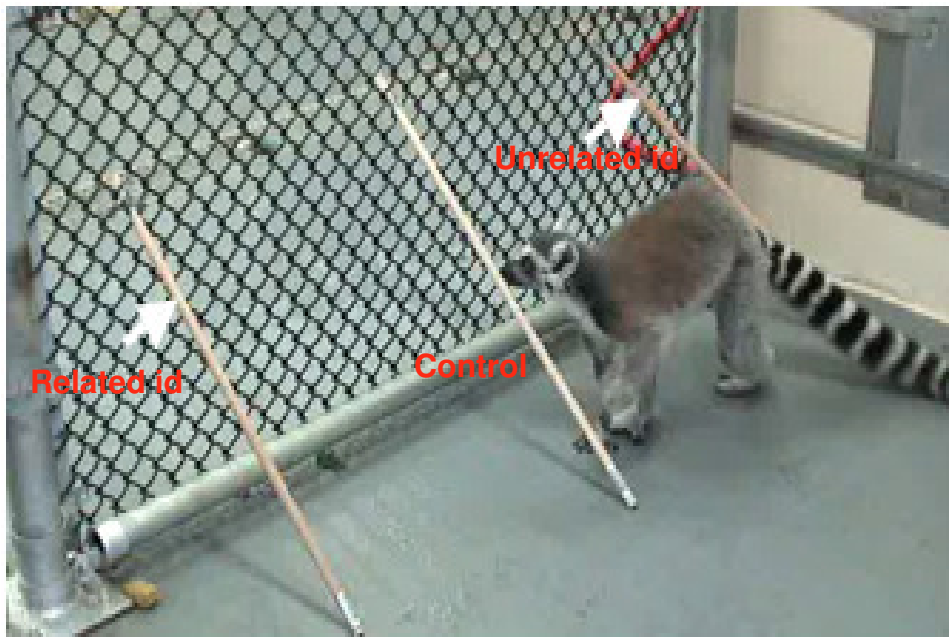
Un individu apprend ses propres attributs phénotypiques (odeurs, vocalisations ou apparence physique commune) ou les attributs d'apparentés connus et les fait correspondre à un apparenté potentiel afin d'évaluer son apparentement avec lui. Cette hypothèse suppose qu'il existe une corrélation entre similarités phénotypiques et génotypiques.

**Figure 3. Distance chimique et distance génétique chez *Lemur catta* en saison de reproduction (D) et en dehors de la saison de reproduction (C). D'après [Boulet et al., 2009]).**

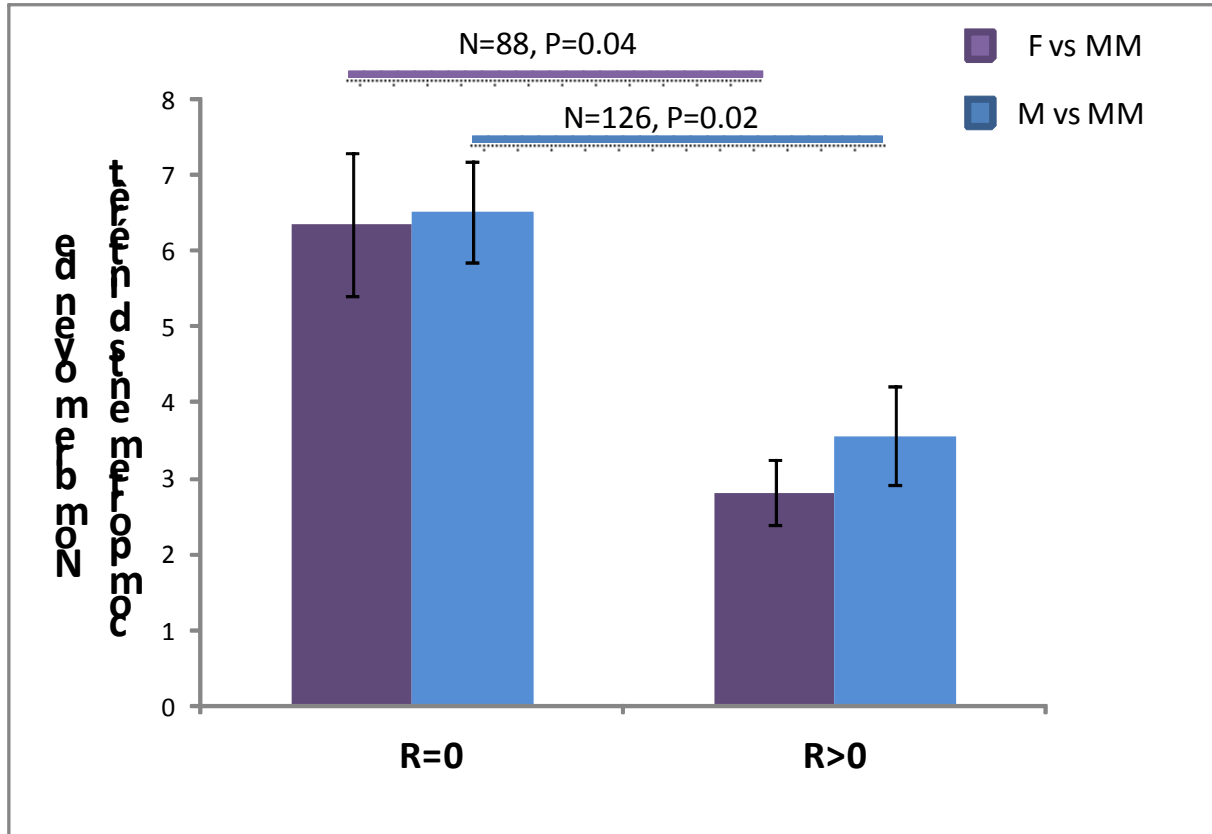


**Photo 1. Test olfactif de choix.**

Lors du test, deux odeurs sont proposées à un acteur isolé, l'une provenant d'un individu apparenté, l'autre d'un individu non-apparenté. Le bâton central sert de contrôle négatif.



**Figure 4. Réponses comportementales et apparentement.** La figure représente le nombre moyen ( $\pm$ erreur standard) de comportements d'intérêt des femelles envers les odeurs de mâles (F vs MM) et par les mâles envers les odeurs de mâles (M vs MM) en fonction de l'apparentement entre les acteurs et les donneurs des odeurs (modèle mixte généralisé ; données non publiées). Toutes les odeurs corporelles ont été regroupées.



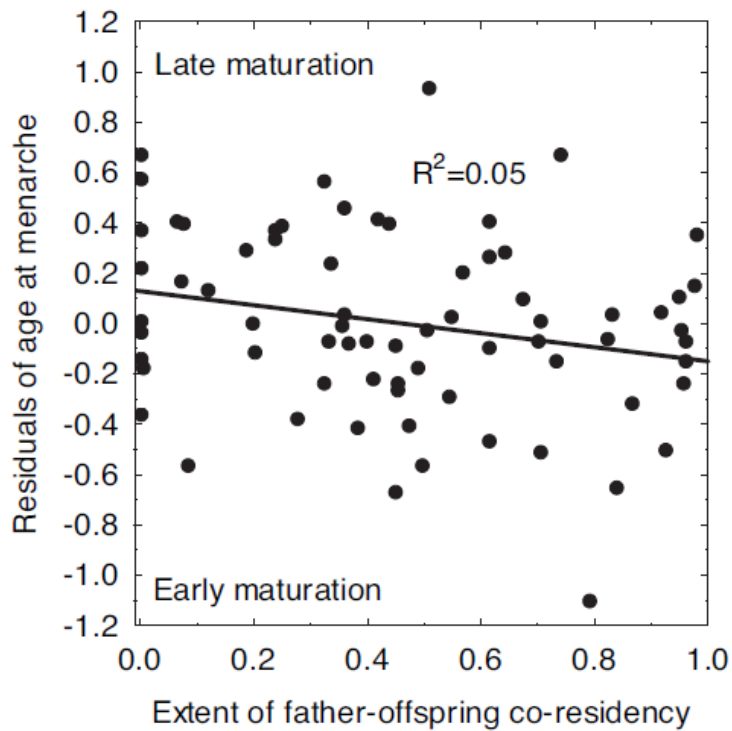
**Figure 5 : Repères communs pointés.** Ces différents repères seront ensuite transposés sur des diagrammes afin d'estimer la convergence (ou la divergence) morphologique entre individus.



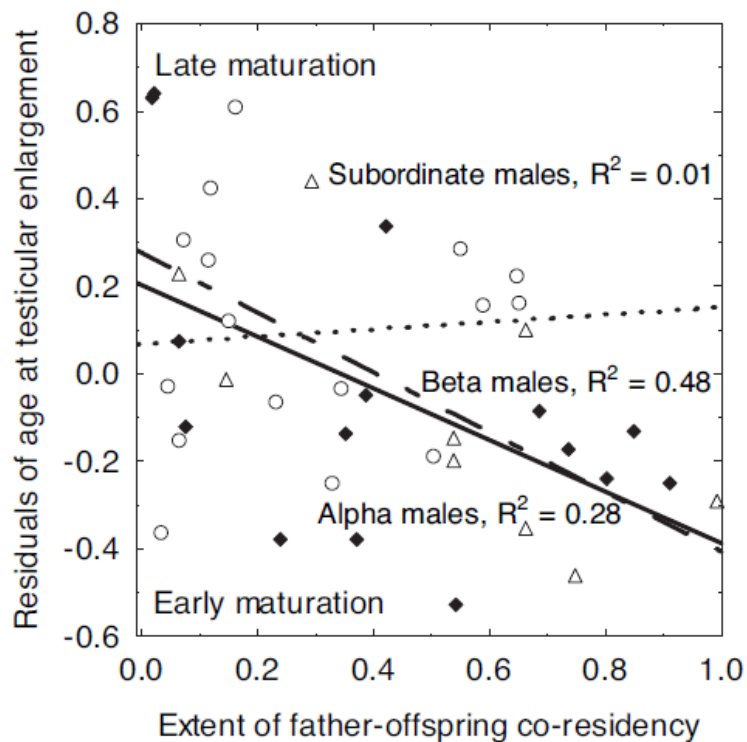
Landmarks  
Semilandmarks

**Figure 6. Age de maturation chez les femelles (a) et les mâles (b) babouins en fonction de la proportion de temps passé en co-résidence avec leur père.** La figure b indique une relation significative pour les fils issus de pères dominants seulement. D'après [Charpentier et al., 2008b].

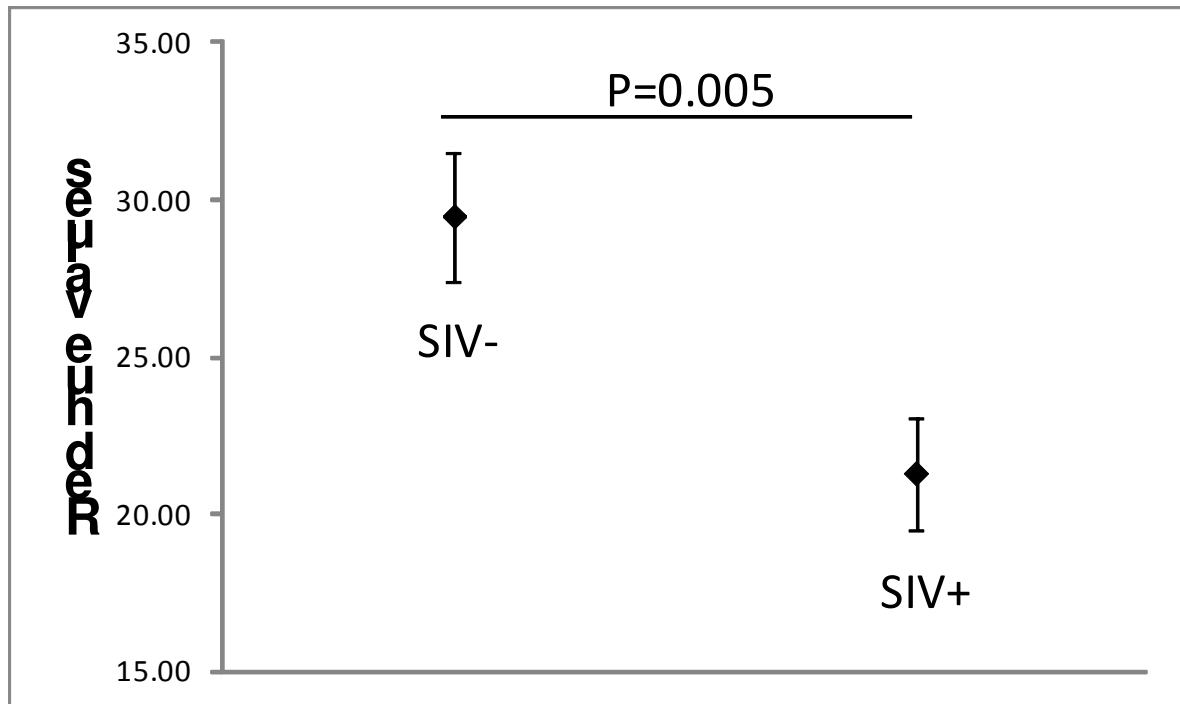
a)



b)



**Figure 7. Relation entre parasitisme et patrons de coloration de la face chez les mâles mandrills.** Les mâles SIV-positifs (N=16) sont moins rouges que les mâles SIV-négatifs (N=17 ; données non publiées).



**Figure 8. Parasitisme et similarités d'odeurs.** Les échantillons de matière fécale non-infectés par deux protozoaires intestinaux (*Entamoeba coli* et *E. histolytica*) présentent des odeurs très dissimilaires alors que les échantillons infectés présentent des odeurs les plus similaires. Figure issue du rapport de stage de M2 de Clémence Poirotte (données non publiées).

