

---

## L'utilisation de la queue préhensile durant les interactions sociales chez les singes hurleurs à manteau (*Alouatta palliata*)

---

Apolline Guillarme, Iulia Bădescu et Laura M. Bolt

L'UTILISATION de la queue préhensile est un trait évolutif bien particulier. En effet, sur les quelque 200 espèces de primates connues, certains seulement sont néotropicaux, c'est-à-dire vivant sur le continent américain, et possèdent une telle queue (**figure 1**; EMMONS & GENTRY 1983, 521; ROSENBERGER & STRIER 1989; LAWLER & STAMPS 2002). Cette caractéristique spéciale a de nombreuses fonctions différentes et agit comme un membre préhensile additionnel qui permet à l'animal de suspendre tout le poids de son corps en s'appuyant uniquement sur la queue, ou d'utiliser celle-ci en conjonction avec un ou plusieurs membres pour se suspendre et maintenir leur équilibre dans un environnement arboricole (ROSENBERGER & STRIER 1989; LAWLER & STAMPS 2002). Cette accommodation est présente dans tous les genres de la famille *Atelidae*, y compris le genre *Alouatta* dont font partie les singes hurleurs à manteau (*Alouatta palliata*) étudiés dans cette recherche (**figure 2**; EMMONS & GENTRY 1983, 521; ROSENBERGER & STRIER 1989; LAWLER & STAMPS 2002). La queue préhensile se retrouve également dans le genre voisin *Cebus* de la famille *Cebidae* dont font partie les capucins (**figure 2**; EMMONS & GENTRY 1983). Néanmoins, bien qu'elle soit fonctionnellement préhensile, la queue du genre *Cebus* n'est pas équipée du coussinet de friction ventrodorsal dont disposent les singes de la famille *Atelidae* (ANKEL-SIMONS 2017, 13). La queue préhensile représente donc une

solution adaptative au mode de vie arboricole qui a évolué dans les clades des genres *Alouatta* et *Cebus*, vraisemblablement de façon indépendante (ROSENBERGER 1983; LEMELIN 1995; PORTER *et al.* 1997). Bien que de nombreuses espèces de primates arboricoles soient dotés d'une queue, leur utilisation se limite généralement à une fonction de balancier ou d'appui supplémentaire lorsqu'ils grimpent; alors que la queue préhensile des *Atelidae* présente des caractéristiques musculaires spécialisées (LEMELIN 1995).

Ce cinquième membre préhensile (GARBER & REHG 1999) leur facilite l'accès à certaines ressources privilégiées qui ne peuvent être atteintes que par la suspension à un substrat (**tableau 1**; LAWLER & STAMPS 2002). Étant donné que les singes hurleurs pèsent plus lourd que la plupart des singes néotropicaux, la queue préhensile est devenue un outil indispensable pour avoir accès aux feuilles les plus nutritives, qui se trouvent au bout des branches (BEZANSON 2012). Bien que la queue préhensile soit principalement utilisée durant les comportements posturaux (BERGESON 1996, 1998; GRAND 1984; GARBER & REHG 1999; YOULATOS 1998; 1999) et durant les comportements de locomotion (LAWLER & STAMPS 2002) donc en tant qu'outil fonctionnel, elle pourrait également être utilisée à des fins sociales. En effet, si la queue préhensile offre un avantage similaire à celui d'une main additionnelle, elle est égale-

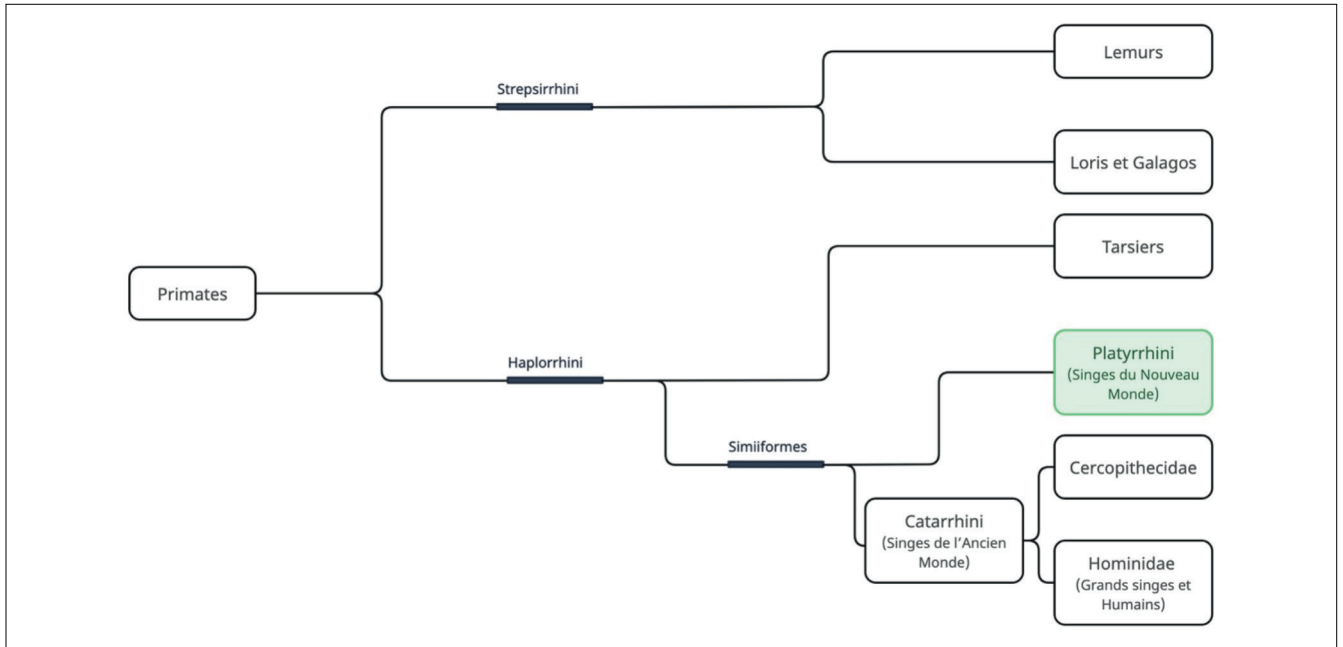


Figure 1. Arbre phylogénétique des primates. Le cadre vert englobe les Platyrrhiniens (ou singes néotropicaux) vivant sur le continent américain.

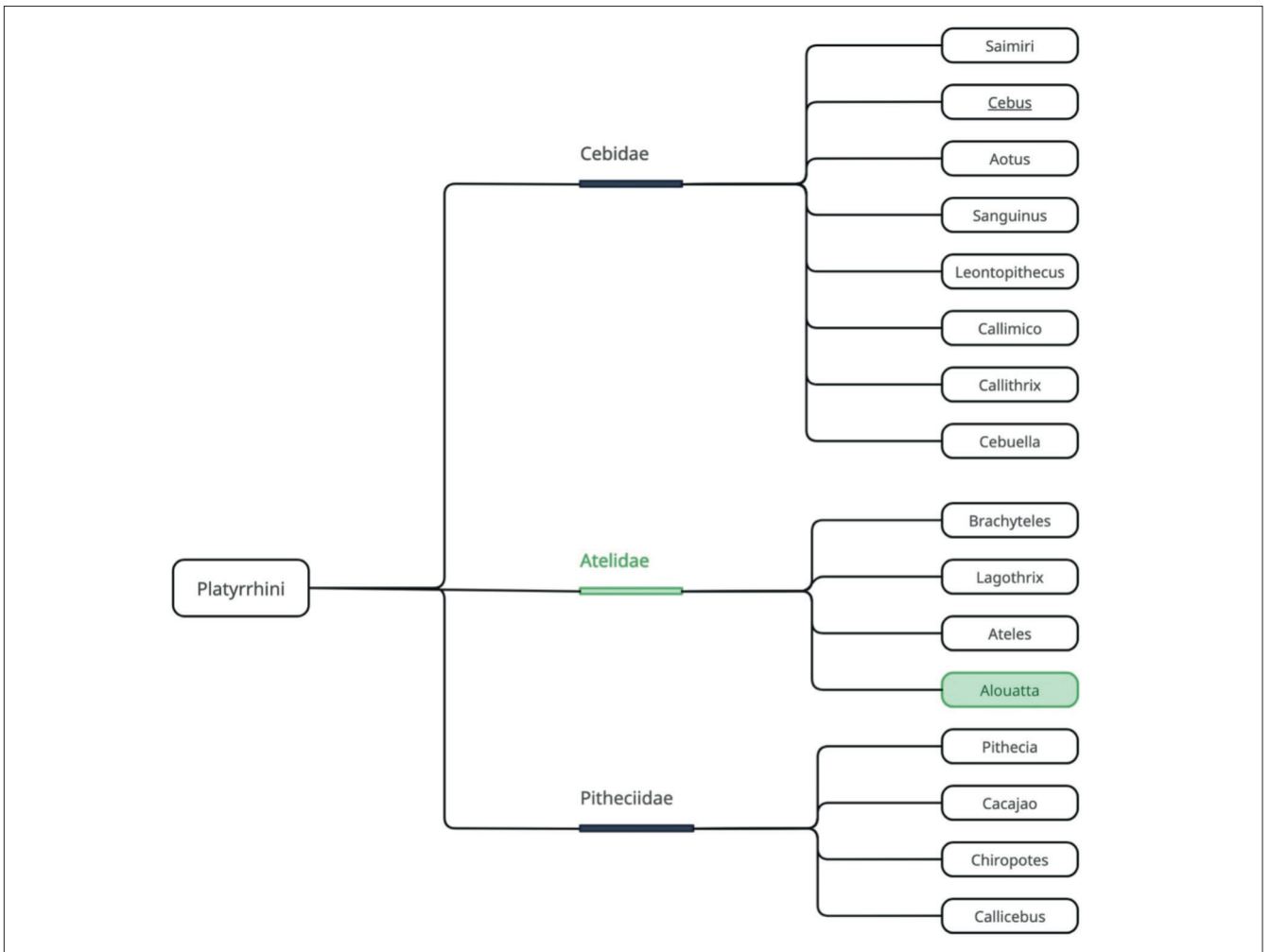


Figure 2. Arbre phylogénétique du Micro-ordre des Platyrrhiniens. Les singes hurleurs à manteau (*Aouatta palliata*) dans le cadre vert font partie de la famille *Atelidae*. Le genre *Cebus* de la famille des *Cebidae* est souligné.

Tableau 1. Éthogramme et définitions des comportements observés chez *Alouatta palliata*

Comportement de l'individu	Abréviation	Définition
Toilettage	T	Enlever les parasites de son propre corps ou du corps d'un autre individu.
Jeu	J	Interaction sociale énergique impliquant des contacts avec l'un des quatre membres du corps, des poursuites ou des agrippements de manière non agressive.
Contact direct	CD	Les individus se touchent pendant qu'ils sont au repos ou en train de se déplacer, le repos étant le fait de ne pas se déplacer de plus d'une longueur de corps, les yeux ouverts ou fermés.
Portage au repos	PR	Lorsqu'un individu, généralement un jeune ou un nourrisson, se trouve sur le dos d'un autre individu sans se déplacer de plus d'une longueur de corps; yeux ouverts ou fermés.
Portage en mouvement	PM	Lorsqu'un juvénile ou un nourrisson se déplace de plus d'une longueur de corps sur le dos d'un autre individu.
Agression	Agr	Interaction qui vise à harceler ou à nuire à un autre individu.
Autre	O	Tout comportement où l'individu n'est pas engagé dans une interaction sociale, tel que se nourrir, se déplacer ou se reposer.
Hors de vue	HV	L'individu n'est plus visible.

Comportement de la queue*	Abréviation	Définition
Enroulé	E	La queue est enroulée autour d'un substrat tel qu'une branche ou le tronc de l'arbre.
Suspension	S	La queue est utilisée par un individu pour se pendre la tête en bas.
Libre	L	La queue n'est attachée à aucun substrat et n'est soumise à aucune tension.
Active	A	La queue n'est pas engagée dans une activité spécifique, mais est en mouvement et utilisée pour chasser les insectes par exemple.
Contact	C	Lors de l'interaction, la queue de l'un des deux individus est en contact direct avec le corps de l'autre.
Contact queues	CQ	Lors de l'interaction, les queues des deux individus sont en contact direct l'une avec l'autre.
Non visible	NV	La queue de l'individu est hors de vue.

\* Dans le contexte de cette recherche, seuls les comportements de la queue intervenant dans des interactions sociales ont été analysés.

ment dotée du même système nerveux et possède donc, grâce à une peau fine très innervée, des capacités tactiles similaires (BERGESON 1996). À l'instar de l'utilisation des mains préhensiles lors du toilettage, les capacités tactiles de la queue des *Alouatta palliata* leur permettent d'avoir une perception sensible accrue de l'environnement (BERGESON 1996); il est donc possible que la queue soit utilisée sur le plan social.

Alors que les primates utilisent leurs mains pour se toiletter et créer des liens tout en réduisant le stress (HUTCHINS & BARASH 1976), la queue pourrait également être utilisée comme un moyen de création et de maintien des relations d'affiliation entre les individus. On connaît peu, cependant, son utilisation et sa fonction dans des contextes sociaux. Comme les communications émotionnelles et sociales sont difficiles à déchiffrer chez les primates non humains, l'étude du comportement de la queue pendant les interactions sociales entre individus pourrait

révéler des modèles susceptibles de nous aider à comprendre leurs comportements complexes. Ainsi, cet article a pour but d'analyser l'utilisation de la queue préhensile durant les interactions sociales au sein d'une population de singes hurleurs à manteau (*Alouatta palliata*) vivant dans une forêt tropicale fragmentée au Costa Rica. L'étude de Bezanson (2012), menée dans le même fragment de forêt tropicale que la présente recherche, se concentre sur l'utilisation de la queue préhensile et les comportements positionnels en fonction de l'activité de l'individu. Tout comme la chercheuse, nous nous attendions de manière générale à ce que l'utilisation de la queue varie en fonction du sexe et de la classe d'âge des individus lors des interactions sociales. De plus, dans la majorité des contextes comportementaux quotidiens, notamment l'alimentation, le déplacement et le repos, la queue est enroulée autour d'un substrat (LAWLER & STAMPS 2002). Dès lors, durant divers

comportements sociaux des individus, il était prévisible qu'on puisse observer, la majeure partie du temps l'enroulement de la queue autour d'un substrat (LAWLER & STAMPS 2002; voir tableau 1). Finalement, parce qu'elles doivent assurer le développement social et l'intégration de la progéniture (BROAD *et al.* 2006), nous nous attendions à ce que les femelles adultes aient plus d'interactions sociales impliquant le contact de la queue préhensile avec les individus immatures, comparativement aux mâles adultes.

Enfin, comme les femelles adultes passent plus de temps avec les individus immatures (BROAD *et al.* 2006), on s'attendait à observer davantage de contacts directs avec la queue entre les femelles adultes et les nourrissons, en comparaison avec les autres comportements de la queue tels que l'enroulement autour d'un substrat ou la suspension (tableau 1). Observer et évaluer la capacité d'enroulement de la queue d'un nourrisson est difficile lorsque celui-ci est porté par sa mère (BEZANSON 2012), d'où la pertinence de se pencher davantage sur les comportements de la queue entre la femelle adulte et le nourrisson dans le cadre de cette étude.

## MÉTHODES ET MATÉRIEL

La collecte des données a eu lieu entre le 5 et le 12 juillet 2022, à la station de terrain biologique de La Suerte, (10.44064° N, 83.78647° W) dans un fragment de forêt tropicale humide de 3 km<sup>2</sup> au nord-est du Costa Rica (BOLT *et al.* 2022; BALTENSPERGER & BROWN 2015). Les données ont été collectées par Apolline Guillaume durant l'école de terrain sous la supervision de la professeure Iulia Bădescu. La forêt compte 11 groupes différents de singes hurleurs à manteau (*Alouatta palliata*), ce qui inclut environ 143 individus différents sans compter les individus solitaires (BOLT *et al.* 2022). Les singes hurleurs partagent leur habitat avec des capucins (*Cebus capucinus*) et des singes araignées (*Ateles geoffroyi*).

Le singe hurleur à manteau (*Alouatta palliata*) est une espèce folivore qui vit en groupe multimâle-multifemelle avec une double dispersion; aussi bien le mâle que la femelle quittent le groupe natal pour se reproduire ailleurs (CLARKE & GLANDER 2004). Les femelles donnent généralement naissance à un enfant à la fois, tous les 20 mois environ (FEDIGAN & ROSE 1995). Les nourrissons sont dotés d'un «manteau de naissance» argenté qui s'estompe quand ils ont environ trois mois (DI FIORE *et al.* 2011). De plus, les mâles singes hurleurs ont la particularité d'être parmi les mammifères terrestres les plus bruyants de la planète par leurs vocalisations très puissantes, aidées par un os hyoïde très spécialisé (DUNN *et al.* 2015). On présume que ces vocalisations servent à jauger l'espacement intergroupe ainsi qu'à localiser les membres intragroupe (WHITEHEAD 1987), par exemple lors de pluies tropicales.

### Collecte de données

La récolte des données a été réalisée par Apolline Guillaume de 5h00 à 17h30 à des intervalles d'une minute pour des échantillons temporels de 20 minutes en utilisant la méthode d'échantillonnage ponctuel (ou échantillonnage instantané) et

en suivant un éthogramme spécifique (tableau 1; ALTMANN 1974). Ce dernier est présenté sous la forme d'une liste détaillée et complète des actions et comportements d'une espèce animale, ce qui permet d'orienter la collecte de données en fonction de la question de recherche. Bien qu'il soit possible que tous les individus des 11 groupes de singes hurleurs aient été échantillonnés et inclus dans cette étude, les conditions de collecte des données n'ont pas permis d'affirmer avec certitude quels individus Apolline Guillaume a observés chaque jour. La collecte a été effectuée de manière opportuniste sur un maximum de 11 groupes sociaux différents qui vivent dans cette forêt fragmentée (BOLT *et al.* 2022). Étant donné que les singes hurleurs à manteau vivent au milieu de la canopée dans cette forêt dense, il était parfois difficile de les observer, et souvent impossible de distinguer les groupes les uns des autres. De ce fait, la comparaison des comportements interindividuels entre les groupes n'est pas réalisable : il n'était pas possible de connaître le nombre exact d'individus par groupe lors des observations. Ces contraintes ont un impact direct sur la façon d'aborder l'analyse des données. Enfin, en raison de la difficulté à identifier les individus en liberté dans la canopée, certains individus ont pu être échantillonnés à une fréquence d'au maximum deux fois par jour pendant la durée de la collecte de données.

### Stratégies d'échantillonnage

Tous les individus des différents sexes et classes d'âge ont été échantillonnés, notamment les juvéniles, les mâles adultes, un nourrisson, et les femelles adultes sans, ou avec un nourrisson (le nourrisson est défini comme tel lorsqu'il passe plus de la moitié de son temps porté ou en contact avec la femelle adulte). En raison de l'aloparentalité très présente chez les singes hurleurs, nous préférons employer le terme «adulte femelle avec un nourrisson», car il n'est pas possible de savoir avec certitude si la femelle adulte est en contact avec son nourrisson ou éventuellement avec celui d'une autre. Le sexe des individus adultes est facilement reconnaissable du fait du dimorphisme sexuel, les mâles étant considérablement plus grands que les femelles (DI FIORE *et al.* 2011). De plus, les mâles ont des organes génitaux proéminents et brillants, faciles à distinguer. La classe d'âge d'un individu juvénile est déterminée par la taille, plus petite que celle d'un adulte, et par des comportements distinctifs comme celui de jouer ou d'être porté sur le dos d'un adulte, généralement celui d'une femelle (CLARKE 1982). Finalement, le nourrisson est facilement reconnaissable grâce à son pelage natal brillant et argenté, qu'il conserve généralement jusqu'à l'âge de trois mois chez les singes hurleurs à manteau (DI FIORE *et al.* 2011). Le nourrisson se distingue d'un juvénile par le fait qu'il reste plus de 50% du temps accroché à un adulte.

Un total de 1 629 points d'échantillonnage représentant 25h31 d'observation a été collecté. Parmi tous les comportements observés recueillis, 431 étaient sociaux, soit 7h18 de données sur le comportement social sur le total de 25h31. Les mâles adultes ont été échantillonnés pendant 6h57, les femelles adultes pendant 13h34, les femelles adultes avec des nourrissons pendant 1h30, et les juvéniles pendant 3h10. À

des fins d'analyse, les femelles adultes et les nourrissons seront considérés comme formant une seule et même entité, puisqu'ils interagissent la majorité du temps et que les nourrissons, étant très petits, sont difficiles à observer individuellement. Toutefois, un échantillon d'un nourrisson d'une durée de 20 minutes a quand même été enregistré. Ce dernier recense des comportements intéressants qui seront discutés à la fin de cet article.

## Éthogramme

Les comportements sur lesquels porte l'éthogramme sont classés en trois catégories différentes : le comportement de l'individu, le comportement du destinataire qui reçoit le comportement social, et le comportement de la queue au moment précis de l'interaction (tableau 1). La première catégorie regroupe les comportements sociaux de l'individu observé et considéré comme référentiel pour la durée de l'échantillon. Les comportements sociaux annotés furent définis lors d'observations aléatoires durant la première semaine, et ont été sélectionnés spécifiquement en fonction de la question de recherche. Si l'individu n'était pas impliqué dans un comportement social au moment de l'échantillonnage ponctuel, son comportement était marqué comme « Autre » (tableau 1). La deuxième catégorie se concentre sur le destinataire du comportement social ; le sexe et la classe d'âge de cet individu ont alors été notés. Comme l'interaction peut se produire avec n'importe quel autre membre du groupe, les juvéniles (J), les nourrissons (N), les mâles adultes (MA) et les femelles adultes avec nourrisson (FAN) ou sans nourrisson (FA) peuvent être considérés comme les destinataires du comportement. La troisième catégorie se concentre sur les comportements de la queue lorsque l'individu est en interaction avec un autre. Ce sont les comportements généraux de la queue préhensile qui peuvent être observés chez *Alouatta palliata*, que ce soit lors d'une interaction sociale ou non. Ces différents comportements de la queue que précise notre éthogramme ont été définis en partant de ceux de Bezanson (2012) et de Lawler et Stamps (2002). Les trois catégories de l'éthogramme permettent d'identifier globalement le type d'interaction sociale et le type d'individu qui y participent. Cela permet aussi de comprendre, selon le type d'individus, le type de comportement de queue adopté. Étant donné qu'il est impossible de savoir vers qui ou quoi les vocalisations sont dirigées, celles-ci, en dépit de leur qualité d'interactions sociales, ont dû être écartées des analyses.

## Analyses statistiques

Les fréquences des données collectées ont été converties en pourcentages en utilisant la fréquence des échantillons ponctuels pour un comportement spécifique de la queue. Ces fréquences furent par la suite divisées par le nombre total d'échantillons pour une classe d'âge et de sexe spécifique, puis multipliées par 100. En raison de l'échantillonnage opportuniste, de la distribution, et de la difficulté à identifier les groupes et les individus entre eux, soit des données non normalisées, nous avons procédé à une analyse par des tests statistiques non paramétriques. Des tests de Kruskal-Wallis ont permis de déterminer s'il existe des différences statistiques significatives des pourcentages comportementaux entre les

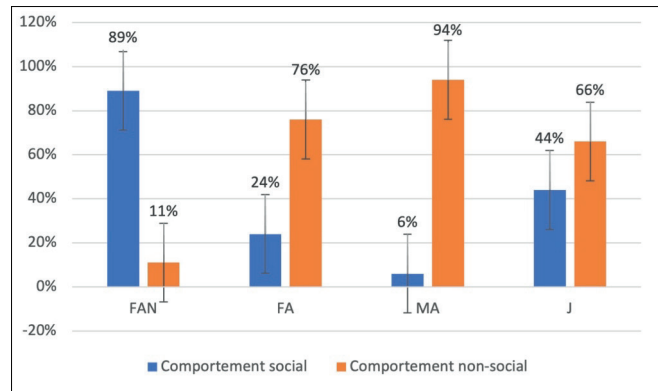


Figure 3. Pourcentage moyen de comportements sociaux par sexe et classe d'âge des individus avec FAN = femelle adulte avec nourrisson, FA = femelle adulte, MA = mâle adulte et J = juvénile de l'espèce *Alouatta palliata*.

quatre groupes – mâle adulte (MA), femelle adulte (FA), juvénile (J) et femelle adulte avec un nourrisson (FAN). Dans les cas où le test de Kruskal-Wallis a révélé la présence d'une différence significative entre deux groupes, nous avons procédé à un test de Wilcoxon-Mann-Whitney (test U de Mann-Whitney). Cela nous a permis d'identifier et d'évaluer les groupes significativement différents dans leur comportement. Les valeurs *P* résultantes furent ajustées à l'aide d'une correction de Bonferroni pour tenir compte des tests statistiques multiples sur les mêmes échantillons (NAHM 2016). Ces tests statistiques non paramétriques furent menés par l'intermédiaire du logiciel IBM SPSS Statistics 28, version 28.0.1.0 (142).

## RÉSULTATS

### Comportements sociaux versus comportements quotidiens non sociaux

La répartition quotidienne du temps entre comportements sociaux et non sociaux (repos, voyage, recherche de nourriture, alimentation) varie selon les classes d'âge et de sexe des individus (figure 3). Sur l'ensemble des données recueillies, les analyses démontrent que les femelles adultes avec un nourrisson passent la plupart de leur temps impliquées dans des interactions sociales étant donné qu'elles sont majoritairement en contact avec leur nourrisson. En revanche, les femelles adultes sans nourrisson passent en moyenne le quart de leur temps à interagir avec d'autres individus. Les mâles adultes de leur côté ne sont presque pas impliqués dans de telles interactions. Les juvéniles investissent presque la moitié de leur temps dans des interactions sociales. Pour l'ensemble des individus, l'occurrence des comportements non sociaux (médiane = 71 % pour tous les comportements) est plus élevée que celle des comportements sociaux (médiane = 34 % pour tous les comportements). Nous n'avons pas observé de différences significatives entre le pourcentage total de temps passé dans des interactions sociales et non sociales lorsque tous les individus sont regroupés (Wilcoxon pour échantillons appariés,  $p = 0.465$ ).

Tableau 2. Pourcentages principaux d'interactions entre les différentes classes d'âges et de sexe d'individus

Individus en interaction *	Pourcentage d'interaction
Femelle Adulte envers Femelle Adulte	8,50
Femelle Adulte envers Mâle Adulte	2,60
Femelle Adulte envers Juvénile	88,90
Juvénile envers Femelle Adulte	94,38
Juvénile envers Mâle Adulte	1,12
Juvénile envers Juvénile	4,50
Mâle Adulte envers Femelle Adulte	62,96
Mâle Adulte envers Mâle Adulte	3,70
Mâle Adulte envers Juvénile	18,52
Mâle Adulte envers Nourrisson	14,82

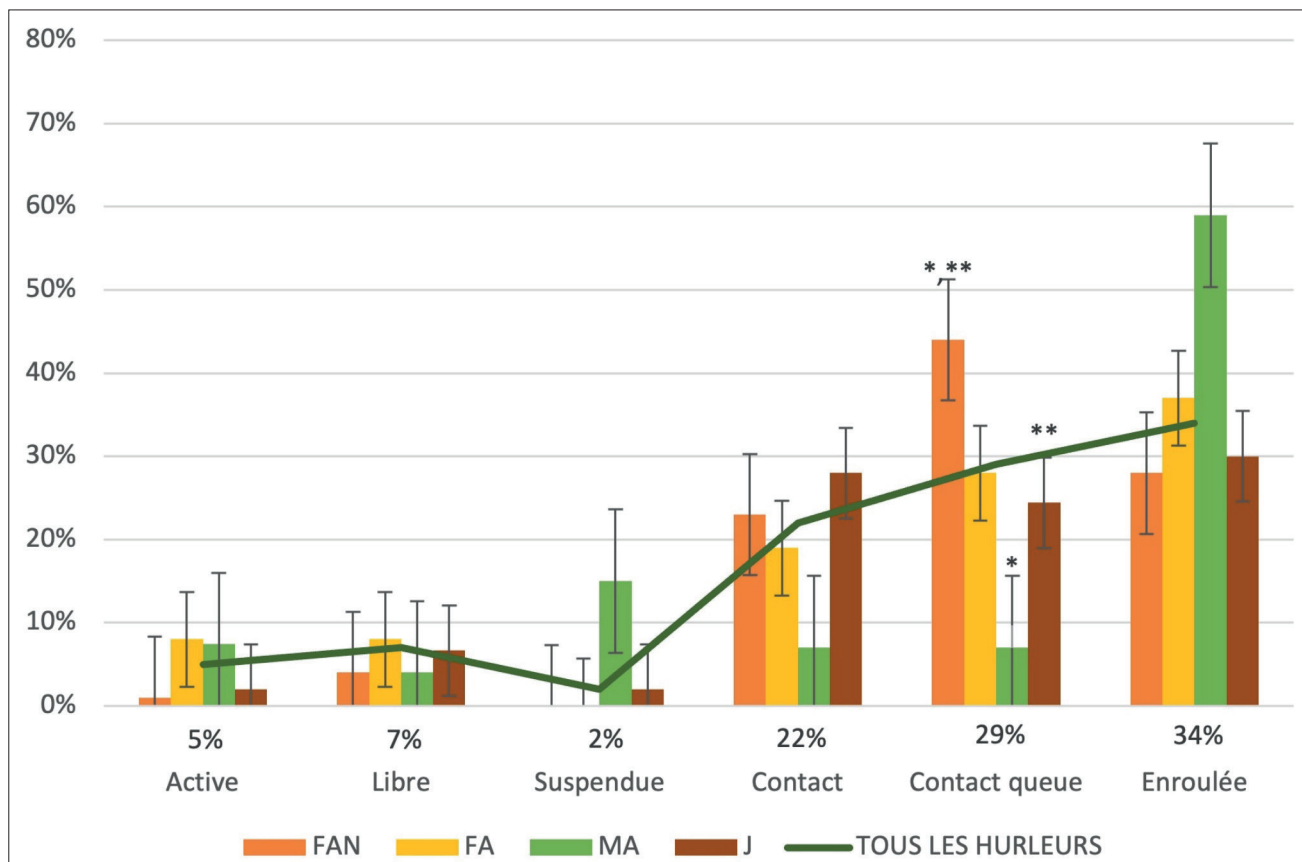
**Valeur de Kruskal-Wallis :  $H(2) = 0.2, p = 0.905$**

\* Le premier est celui observé et sur lequel les données ont été récoltées. Le second est le destinataire du comportement social lors de l'interaction.

Tableau 3. Test de Kruskal-Wallis sur les principaux comportements de la queue durant les interactions sociales

Comportement de la queue observé	Degrés de liberté	H	P
Enroulée vs Contact vs Contact Queue pour tous les individus	2	5.02	0.08
Contact-Juvénile vs Femelle Adulte vs Femelle Adulte avec Nourrisson	2	1.79	0.41
Contact des queues - Femelle Adulte avec un Nourrisson vs autres catégories d'individus	3	10.31	<b>0.02*</b>

\* Sous le seuil de significativité de 0.05 du test statistique.



\* Les nombres d'astérisques similaires représentent des différences significatives provenant d'un test U de Mann-Whitney dans les taux de contact entre les queues de deux individus (FAN vs. MA \* et FAN vs. J \*\*,  $p < 0.05$ ).

Figure 4. Pourcentage de temps pour l'occurrence des comportements de la queue lors d'interactions sociales par classe d'âge et de sexe avec FAN = femelle adulte avec nourrisson, FA = femelle adulte, MA = mâle adulte et J = juvénile de l'espèce *Alouatta palliata*.

## Interactions sociales interindividuelles

Ce sont les femelles adultes sans nourrisson qui interagissent le plus avec des juvéniles (**tableau 2**). De leur côté, les juvéniles consacrent la quasi-totalité (94.38 %) de leurs interactions sociales avec les femelles en question. Finalement, les mâles adultes passent plus de la moitié de leurs comportements sociaux avec des femelles adultes sans nourrisson. Ils interagissent très peu avec des juvéniles et des nourrissons. Les données concernant les femelles adultes avec un nourrisson n'ont pas été incluses dans cette analyse car nous considérons leurs interactions comme étant exclusives ; c'est-à-dire qu'elles impliquent seulement la femelle adulte et le nourrisson avec lequel elle interagit. Les résultats statistiques ne montrent pas de variations significatives entre les différents groupes d'âge et de sexe ( $p = 0.88$  ; **tableau 2**).

## Comportement de la queue durant les comportements sociaux

L'occurrence d'un contact direct (CQ) de la queue de deux individus lors d'une interaction sociale est presque aussi fréquente chez les femelles adultes sans nourrisson que chez les juvéniles (**figure 4**). Même si les mâles adultes ont les pourcentages les plus faibles de contacts par la queue (C et CQ), ils l'enroulent plus fréquemment autour d'un substrat lorsqu'ils sont engagés dans des interactions sociales. De manière générale, les comportements de la queue « active » (A), « libre » (L) et « suspendue » (S) sont plus rarement observés durant les interactions. La queue était non visible pour 6 % des comportements sociaux observés (**figure 4**).

Dans l'ensemble, les résultats montrent que les comportements de la queue les plus fréquemment observés lors des interactions sociales entre les membres d'un groupe sont l'enroulement autour d'un substrat (E), suivi du contact direct entre les queues des individus (CQ) et de celui du contact entre le corps et la queue d'un autre individu (C). Les résultats ne montrent pas de différences significatives pour les comportements « Enroulée » (E), « Contact » (C) et « Contact Queue » (CQ) lors des interactions sociales (**tableau 3**).

Si l'on compare les classes d'âge et de sexe pour le comportement « contact » (C), les jeunes, les femelles adultes avec un nourrisson et les femelles adultes sans nourrisson ne présentent pas de variations significatives (**tableau 3** ; **figure 4**). Néanmoins, les femelles adultes avec un nourrisson ont leur queue en contact avec celle de ce dernier (CQ) pour presque la moitié des interactions sociales, ce qui est plus élevé que pour l'ensemble des autres individus (Kruskal-Wallis :  $p < 0.05$  ; **tableau 3**). En particulier, elles ont un pourcentage significativement plus élevé de contact des queues (CQ) par rapport aux mâles adultes (Mann-Whitney U :  $p < 0.05$ ), ainsi que par rapport aux juvéniles ( $p < 0.05$ ) (**tableau 4**).

Tableau 4. Test U de Mann-Whitney sur les différences entre les groupes pour le comportement CQ

Individus en interaction	P ajusté
Femelle Adulte vs Mâle Adulte	0.77
Femelle Adulte vs Juvénile	1.00
Femelle Adulte vs Femelle Adulte avec un Nourrisson	0.26
Mâle Adulte vs Juvénile	1.00
<b>Mâle Adulte vs Femelle Adulte avec un Nourrisson</b>	<b>0.03</b>
<b>Juvénile vs Femelle Adulte avec un Nourrisson</b>	<b>0.04</b>

Tableau 5. Pourcentages d'occurrence des principaux comportements de la queue entre les femelles adultes sans nourrisson et les individus juvéniles durant les interactions sociales

Comportement de la queue	Pourcentage d'occurrence
Enroulement	33,18
Contact Queue	28,04
Contact	24,30
<b>Valeur de Kruskal-Wallis :</b> <b><math>H(2) = 1.62, p = 0.44</math></b>	
Active	6,07
Libre	7,94
Suspendue	0,47

## Interactions sociales entre les femelles adultes et les individus immatures

Lorsqu'elles interagissent avec un juvénile, la plupart des femelles adultes sans nourrisson ont leur queue enroulée autour d'un substrat ou en contact direct avec la queue du petit (**tableau 5**).

La queue de la femelle adulte avec un nourrisson est la majeure partie du temps en contact direct avec la queue de ce dernier (CQ), en comparaison avec les autres comportements de la queue (**figure 4**). Pour le reste des interactions sociales, la queue de la femelle adulte est soit enroulée autour d'un substrat, soit en contact direct avec le corps du nourrisson. Il n'existe pas de différence significative entre les différents comportements de la queue, « contact des queues », « enroulée » et « contact » (CQ, E et C) (Kruskal-Wallis :  $H(2) = 3.37, p = 0.186$ ). Il y en a une toutefois entre ces trois comportements et ceux où la queue est « active » ou « libre » ( $H(4) = 14.62, p = 0.006$ ). Nous n'avons pas observé de suspension par la queue.

## DISCUSSION

### Distribution des comportements sociaux en fonction des individus

L'analyse des comportements sociaux nous a d'abord permis de conclure que le temps alloué aux interactions sociales varie en fonction des différentes classes d'âge et de sexe des individus. Ainsi, les femelles adultes avec un nourrisson passent la majeure partie de leur temps à interagir avec ce dernier, alors que les mâles adultes n'en consacrent que très peu à interagir avec d'autres individus. Lorsqu'ils sont en interaction, c'est surtout avec des femelles adultes sans nourrisson. Les juvéniles passent un peu moins de la moitié de leurs activités quotidiennes à interagir avec des individus. La grande majorité de ces comportements sociaux sont le fait de femelles adultes sans nourrisson, qu'elles soient ou non leur mère, bien que les comportements d'aloparentage soient communs chez les singes hurleurs à manteau (CLARKE *et al.* 1998). Finalement, les femelles adultes sans nourrisson partagent environ le quart de leurs activités quotidiennes avec d'autres individus, et plus de la moitié de ces interactions sociales se font avec des juvéniles. Cette distribution s'explique en partie par la prolongation des soins maternels auprès des juvéniles, puisque ces femelles sans nourrisson poursuivent l'apprentissage de leur progéniture jusqu'à leur indépendance (ARROYO-RODRÍGUEZ *et al.* 2007).

Nous avons ensuite pu constater que les comportements de la queue durant les interactions sociales suivent des schémas qui dépendent eux aussi de la distribution des comportements sociaux plutôt que de celle des autres comportements quotidiens en fonction des classes d'âge et de sexe des individus. Les partenaires d'interactions varient aussi selon la classe d'âge et de sexe des individus.

### Comportement de la queue préhensile en contexte social

De nombreux chercheurs se sont intéressés à la façon dont la queue préhensile est utilisée au cours de différentes activités telles que l'alimentation, la recherche de nourriture, les déplacements ou le repos chez les singes hurleurs (BERGESON 1996; BEZANSON 2012; LAWLER & STAMPS 2002; LEMELIN 1995). Plus précisément, l'étude de Lawler et Stamps (2002) examine la relation entre l'utilisation de la queue et le comportement positionnel du singe hurleur à manteau et détaille de manière exhaustive la façon dont la queue est utilisée au cours des activités quotidiennes. La précision des données de cette étude permet de mieux comprendre l'utilisation fonctionnelle de la queue préhensile dans un environnement donné. Les conclusions de Lawler et Stamps sur l'utilisation générale de la queue peuvent nous aider à comprendre son usage dans des contextes sociaux. Leurs recherches montrent notamment que la queue est enroulée autour d'un substrat la plupart du temps, principalement lors de la locomotion verticale, et sur les branches terminales. Les résultats de notre recherche rejoignent les leurs et viennent valider notre première hypothèse selon laquelle le comportement de la queue le plus couramment observé lors des interactions sociales est également l'enroulement de la queue autour d'un substrat. Il est vraisemblable que l'enroulement de la queue soit très fréquente au sein de toutes

les classes d'âge et de sexe confondues, puisque les singes hurleurs à manteau sont les singes néotropicaux les plus lourds et qu'ils vivent très haut dans la canopée. En effet, la queue préhensile apporte de la stabilité, du support et de l'équilibre à l'individu (LAWLER & STAMPS 2002), qui sont des compétences primordiales pour la survie dans ce contexte écologique. Il est possible d'avancer que l'enroulement de la queue autour d'un substrat permet aux individus de conserver un équilibre important lors des interactions sociales. Nos résultats indiquent aussi que, pendant les interactions sociales, la queue est souvent en contact avec celle de l'autre individu ou de son corps. Cette fréquence élevée du contact entre les queues ou avec le corps est intéressante et peut refléter l'importance du contact physique lors des interactions. Le toilettage, en particulier, qui est un comportement social très observé et étudié en primatologie, permet de créer des liens entre les individus et de réduire le stress (DUNBAR 2010; HUTCHINS & BARASH 1976). Ce comportement est donc primordial pour la vie en groupe, et on comprend l'importance du contact physique.

### Interactions entre adultes et individus immatures

L'étude comparative de Bezanson (2012) sur l'ontogenèse de la queue préhensile entre les capucins à face blanche (*Cebus capucinus*) et les singes hurleurs à manteau (*Alouatta palliata*) se concentre sur les comportements positionnels en fonction de l'activité de l'individu de toutes classes d'âge et de sexe. Cette étude montre en partie que l'utilisation de la queue préhensile lors des interactions sociales est censée varier en fonction du sexe et de la classe d'âge des individus. En effet, nos résultats rejoignent les siens puisqu'on observe que son usage dans les interactions sociales diffère grandement en fonction des individus. La queue des mâles adultes est généralement enroulée autour d'un substrat durant le peu d'interactions qu'ils ont avec les individus immatures. Cependant, et bien qu'elles soient plus souvent que les mâles en interaction avec des immatures, les femelles adultes ont davantage la queue en contact avec celle du petit pendant les comportements sociaux, en comparaison avec les mâles. Lorsque l'on différencie l'utilisation entre un juvénile et un nourrisson, la queue de la femelle est légèrement plus souvent enroulée autour d'un substrat qu'en contact direct avec la queue ou le corps du juvénile, alors qu'il y a davantage de contact avec la queue du nourrisson. Ainsi, les données montrent une tendance à la diminution du contact physique de la queue avec l'augmentation de l'âge de la progéniture. Il est possible que ces résultats soient le reflet de besoins développementaux et de sécurité émotionnelle qui diminuent lors de la croissance. Des observations similaires ont été rapportées par Bezanson (2012) qui constate que l'utilisation de la queue préhensile suit une trajectoire croissante dès l'enfance, pour atteindre un pic pendant la juvénilité, puis diminue chez les jeunes plus âgés et les adultes des singes hurleurs. Nos résultats rejoignent donc l'hypothèse selon laquelle les femelles adultes ont davantage d'interactions impliquant la queue avec les nourrissons et les jeunes, qu'avec les autres individus du groupe.



## Cas spécifique : les femelles adultes avec un nourrisson

Dans le cadre de cette recherche, les données concernant les femelles adultes avec un nourrisson se basent sur l'observation du comportement de la queue de la femelle. Il en ressort un contact accru entre la queue de la femelle adulte et celle du nourrisson. L'enroulement de la queue de la femelle adulte autour d'un substrat et le contact entre le corps et la queue des deux individus sont moins récurrents. Ces observations rejoignent aussi les résultats de Bezanson (2012) qui a constaté une préhension de la queue accrue chez les nourrissons singes hurleurs portés dorsalement par leur mère. Il n'est pas si surprenant que les femelles adultes avec un nourrisson aient plus de comportements de contact avec la queue (C ou CQ) puisque dès les premières minutes de leur naissance, les nourrissons sont repliés dans la queue de leur mère qui les enveloppe et les couvre (SEKULIC 1982). À partir de ces données sur les relations mère-enfants, nous avons postulé qu'il y aurait davantage de comportements de contact entre la queue de la femelle adulte et la queue ou le corps du nourrisson. Les résultats de nos observations appuient cette hypothèse puisque le contact entre la queue de la femelle et celle du nourrisson représente le comportement le plus recensé.

## Réflexion sur l'importance de la préhension dans les relations mère-nourrisson

Les mains préhensibles font partie des traits dérivés communs à tous les primates et prouvent leur utilité dès la naissance lorsque se produit chez le nourrisson le réflexe de refermer sa main sur un objet ou de s'agripper aux poils de sa mère (PECKRE *et al.* 2016). Dans cette étude, nous avons constaté que les femelles adultes avec des nourrissons utilisaient leur queue beaucoup plus souvent que les autres classes d'âge et de sexe pour maintenir un contact corporel avec le nourrisson qu'elles tenaient, c'est-à-dire en l'enroulant autour de celle du nourrisson ou en touchant son corps. Ainsi, nos résultats indiquent que les femelles adultes et leur nourrisson passent la majeure partie de leur temps avec leurs queues en contact, ou que la femelle a sa queue enroulée autour d'un substrat (dans notre cas), ou encore que la queue d'un des deux individus est en contact direct avec le corps de l'autre.

Dès les premiers moments de la vie, la préhension est utile au bébé pour s'accrocher à sa mère, notamment lors des déplacements (PECKRE *et al.* 2016). La queue préhensile est donc très avantageuse pour les singes hurleurs, ainsi que pour d'autres primates qui en sont dotés, puisque le nourrisson a la possibilité de s'accrocher à la queue de sa mère, ce qui est à la fois plus sécuritaire et rassurant. En nous concentrant sur les contacts de la queue entre les femelles adultes et les nourrissons, nous avons remarqué que la queue du nourrisson est souvent enroulée autour de celle de sa mère pendant qu'elle le porte au repos et en déplacement. Bien que ce geste puisse aider le petit à y rester en équilibre, c'est un autre exemple où le contact avec le corps de sa mère sécurise son mouvement.

## Les particularités de la queue préhensile chez les *Atelidae*

Chez une espèce étroitement apparentée (*Cebus capucinus*), les bébés capucins à face blanche enroulent rarement leur queue autour du corps de la mère ou de sa queue pendant le transport (BEZANSON 2012), alors qu'ils sont aussi portés dorsalement. Il est important de noter ici que la queue préhensile des capucins (*Cebus capucinus*) diffère de celle des singes hurleurs en ce qu'elle est plus petite, entièrement poilue et dépourvue de coussinets tactiles (GARBER & REHG 1999). La queue des singes hurleurs (*Alouatta palliata*) est quant à elle dénudée de poils sur la partie inférieure distale et elle est abondamment innervée (GARBER & REHG 1999). Ceci procure une sensation accrue des textures, de la chaleur corporelle, de la douleur ou encore des vibrations, grâce au système de muscles somatosensoriel, le système sensoriel de la perception corporelle (SMITH 2000, cité dans ORGAN *et al.* 2011). Le corpuscule de Meissner, le principal ensemble de récepteurs présents dans les régions les plus sensibles au toucher (LAROUSSE EN LIGNE, s. d.), permet à la queue de profiter d'une perception sensorielle accrue de l'environnement, qui équivaut à celle que procurent les extrémités sensibles des mains, des pieds et des lèvres (ORGAN *et al.* 2011). Ainsi, grâce à la morphologie de la queue, les individus ont la capacité fine de ressentir la chaleur du corps d'un autre individu, celle de ses poils par rapport à celle de sa peau, et les moindres mouvements. Lorsque la queue d'un individu est en contact avec le corps de l'autre, la sensation qu'elle procure serait équivalente à celle d'une main touchant le corps.

Du fait de la physiologie et de la morphologie de la queue préhensile des *Atelines*, il ne serait pas étonnant que la proximité qu'elle permet soit surtout constatée dans le rapport entre une femelle adulte et son nourrisson dès sa naissance. Les comportements récurrents et singuliers de contacts directs entre les queues du nourrisson et de la mère semblent assurer le lien sécuritaire par le contact étroit avec sa mère pour le petit, et également pour la femelle adulte qui s'assure instantanément que son enfant est à proximité. La queue préhensile peut donc représenter un outil sensoriel qui crée un lien particulier lorsqu'elle est en contact avec le corps ou la queue d'un autre individu. Au vu de la sensibilité aigüe dont est dotée la queue préhensile des singes hurleurs à manteau, cette dernière pourrait jouer un rôle essentiel dans la formation de liens et de comportements socioémotionnels entre les individus, notamment entre la mère et le nourrisson. La queue préhensile pourrait donc hypothétiquement représenter un dispositif de communication socioémotionnel sophistiqué. En outre, si le toilettage social chez les primates crée des liens entre les individus (DUNBAR 2010; HUTCHINS & BARASH 1976), peut-être que la queue préhensile pourrait assurer des fonctions similaires. En effet, en tant que forme de communication tactile la plus étudiée, la fonction première du toilettage réside dans le maintien des liens sociaux et permet de réduire les tensions interindividuelles. La queue préhensile étant dotée de coussinets tactiles qui offrent une sensation accrue de l'environnement aux individus, les contacts par l'intermédiaire de la

queue entre les individus durant les interactions sociales pourraient potentiellement être une autre forme de communication tactile.

## Enjeux et limites de la recherche

Bezanson (2012), qui a étudié le comportement des capucins et des singes hurleurs à La Suerte, a découvert que les jeunes utilisent leur queue comme support de masse, ce que nous identifions comme une « suspension », significativement plus souvent que les adultes. Dans cette recherche, nos résultats montrent que durant les interactions sociales, les mâles adultes adoptent plus fréquemment des comportements de suspension. Notre étude ne confirme pas ces résultats, même s'il semble logique que les juvéniles utilisent régulièrement la suspension pendant les interactions sociales, par exemple lorsqu'ils jouent. En raison du nombre limité d'échantillons de juvéniles, d'heures de données recueillies et du fait qu'un seul enregistrement de jeu fut recensé, nous pouvons dire que nos données ne sont pas assez consistantes pour représenter les tendances de port de masse chez les jeunes. Nous pensons qu'une étude axée davantage sur l'utilisation de la queue chez les juvéniles durant les relations sociales est nécessaire pour obtenir des résultats plus fiables.

Nous considérons également n'avoir pas suffisamment différencié le « port de masse » de la « suspension » dans l'éthogramme, car nous avons noté des comportements de suspension lorsque la queue de l'individu était enroulée au-dessus de lui, mais que son corps était posé en contrebas sur une branche. Nous supposons alors que les différences entre ces résultats proviennent des différentes définitions d'éthogramme que Bezanson (2012) et nous avons utilisées. En effet, dans sa définition, l'autrice précise que la suspension est caractérisée par le port de masse de l'individu. Alors que ses résultats et les nôtres diffèrent quant au comportement de suspension entre les mâles adultes et les juvéniles, nos résultats concernant les comportements de la queue des adultes pendant les interactions sociales concordent avec les siens. En effet, elle affirme que les comportements de la queue des adultes sont caractérisés par un grand nombre d'enroulements autour d'un substrat, ce que nous avons pu confirmer. Les mâles et les femelles adultes sans nourrisson sont ceux qui enroulent le plus fréquemment leur queue.

## Pistes de recherches futures

De futures recherches pourraient se concentrer davantage sur l'implication de la queue préhensile dans les relations sociales entre les femelles adultes, les nourrissons et les juvéniles, les mâles adultes n'étant pas beaucoup impliqués dans la parentalité au sein de cette espèce (CLARKE *et al.* 1998). Il serait pertinent de découvrir s'il existe un lien entre le développement des individus immatures et les comportements de la queue. De plus, si l'on se concentre sur les comportements de la queue entre le nourrisson et la mère, il serait intéressant d'observer si l'enroulement de la queue du nourrisson autour de celle de sa mère impacte la locomotion de cette dernière dans la canopée. La queue préhensile étant grandement utilisée pour maintenir l'équilibre lors des déplacements (LAWLER & STAMPS 2002),

nous pouvons nous demander si ce contact entre la queue du petit et celle de sa mère a un impact sur les mouvements de la femelle adulte.

Par ailleurs, comme les singes hurleurs à manteau utilisent la dispersion bisexuelle et vivent en groupes multimâles-multifemelles (BOLT *et al.* 2021), les individus socialisent dans leur enfance avec les membres du groupe natal qu'ils quittent à la puberté, qu'il s'agisse de mâles ou de femelles. Ces individus chercheront à entrer dans un nouveau groupe ou en formeront un nouveau avec d'autres individus, et devront alors sociabiliser pour la deuxième fois de leur vie (BOLT *et al.* 2021). Puisque chaque singe hurleur doit passer par le même chemin de socialisation en naissant dans un groupe et lorsqu'il le quitte et qu'il doit sociabiliser à nouveau, il pourrait y avoir des modèles de socialisation similaires entre les groupes et les individus. C'est pourquoi des recherches sur la socialisation des individus dans leur groupe natal, par rapport à la façon dont ils socialisent à nouveau dans le groupe d'accueil dans lequel ils se dispersent, pourraient mettre en lumière des modèles généraux de socialisation dans cette espèce.

## CONCLUSION

Bien qu'il y ait eu de nombreuses études précises sur l'utilisation écologique de la queue préhensile (BERGESON 1996; BEZANSON 2012; GARBER & REHG 1999; LAWLER & STAMPS 2002; LEMELIN 1995), nous ne savons pas grand-chose sur la façon dont elle est utilisée dans les interactions sociales entre individus. Chez les singes hurleurs à manteau (*Alouatta palliata*), mais aussi chez d'autres espèces comme les capucins à face blanche (*Cebus capucinus*), son utilisation diffère entre les différentes activités quotidiennes, notamment l'alimentation, le repos ou le déplacement, selon le sexe et la classe d'âge des individus (GARBER & REHG 1999; BEZANSON 2012). Notre étude démontre que l'utilisation de la queue préhensile varie également en fonction des classes d'âge et de sexe des individus durant les interactions sociales. Nos observations rejoignent celles de l'étude de Lawler et Stamps (2002) concernant une utilisation accrue du comportement d'enroulement de la queue lors de tous les contextes comportementaux et notamment lors des interactions sociales. Il est aussi récurrent que les queues des deux individus soient en contact lors de comportements sociaux. Les principales interactions observées impliquent les femelles adultes et les individus immatures, en raison notamment de leurs besoins développementaux (CANCELLIERE 2012). De plus, les juvéniles, les nourrissons, et les femelles adultes avec ou sans nourrisson ont plus d'interactions impliquant la queue, que l'une soit en contact avec le corps de l'autre, ou que les deux queues se touchent directement. Les mâles adultes, quant à eux, ont la plupart du temps la queue enroulée autour d'un substrat et des interactions limitées avec la queue. Principales responsables des soins maternels, les femelles adultes avec un nourrisson investissent la majeure partie de leur temps dans des interactions avec leur petit. Durant les déplacements ou les périodes de repos particulièrement, les queues de la femelle adulte et du nourrisson sont régulièrement en contact. Notamment, la queue du nourrisson est souvent enroulée autour de celle de la femelle. De plus, le système nerveux très

développé de la queue préhensile des *Atelidae* confère aux individus une perception des sensations tactiles fines (GARBER & REHG 1999) similaire à celle des mains ou des lèvres (ORGAN *et al.* 2011). En outre, les individus sont susceptibles de percevoir des sensations fines de leur environnement à travers leur queue préhensile. Au vu de cette physiologie spécifique, les contextes sociaux impliquant le contact entre les queues de deux individus seraient donc potentiellement porteurs de sensations accrues. Le contact prépondérant entre la queue de la femelle adulte et celle du nourrisson est intéressant dans le cadre du développement socioémotionnel des individus immatures. De par ces spécificités morphologiques, nous considérons que l'étude de la queue préhensile durant les interactions sociales mériterait d'être approfondie, notamment dans le cadre des relations mère-enfants chez les *Atelidae*.

## Remerciements

Nous souhaitons remercier Madison Grant pour son dévouement en tant qu'assistante pédagogique et pour son aide précieuse lors du traitement des données et la compréhension de leur analyse dans le cadre de ce projet de recherche. Sa patience et son empathie ont beaucoup contribué à cet article. Merci à Renee Molina et à sa famille pour le travail extraordinaire qu'elles accomplissent en conservant, en restaurant et en soutenant la diversité et la complexité des écosystèmes dans le cadre de leur approche "One-health". Enfin, nous remercions Denisse Aguilar et tous les membres du personnel de la station de terrain biologique de La Suerte pour avoir rendu cette expérience si sécuritaire et agréable. Enfin, nous remercions les évaluateurs anonymes pour leurs commentaires pertinents qui ont permis d'améliorer l'article.

## Ouvrages cités

- ALTMANN, Jeanne 1974. "Observational study of behavior: sampling methods." *Behaviour* 49: 227-265.
- ANKEL-SIMONS, Friderun 2007. "Chapter 4 - Survey of Living Primates." Dans *Primate Anatomy* (3<sup>e</sup> édition), Academic Press, Burlington: 47-160.  
<<https://doi.org/10.1016/B978-012372576-9/50006-1>>.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, Víctor, Juan Carlos SERIO-SILVA, Javier ÁLAMO-GARCÍA et Mariano ORDANO 2007. "Exploring immature-to-mother social distances in Mexican mantled howler monkeys at Los Tuxtlas, Mexico." *American Journal of Primatology* 69(2): 173-181.  
<<https://doi.org/10.1002/ajp.20344>>.
- BALTENSPERGER, Andrew P. & Casey L. BROWN 2015. "Mammalian Biodiversity Conservation at Two Biological Stations in Nicaragua and Costa Rica." Dans F. Huettman (dir.) *Central American biodiversity: Conservation, ecology and a sustainable future*, Springer Science + Business Media: 351-389.
- BERGESON, David John 1996. "The Positional Behavior and Prehensile Tail use of *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, and *Cebus capucinus*." Ph.D. diss., Washington University, St. Louis.  
<<https://www.proquest.com/dissertations-theses/positional-behavior-prehensile-tail-use-alouatta/docview/304273111/se-2>>.
- BEZANSON, Michelle 2012. "The Ontogeny of Prehensile-Tail Use in *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*." *American Journal of Primatology* 74: 770-782.  
<<https://doi.org/10.1002/ajp.22028>>.
- BOLT, Laura M., Maeve N. CAVANAUGH et Amy L. SCHREIER 2021. "Lone males: Solitary and group-living male howler monkey (*Alouatta palliata*) behavioral ecology in a Costa Rican rainforest." *American Journal of Physical Anthropology* 174: 201-212.
- BOLT, L.M., C. M. HADLEY et A.L. SCHREIER 2022. "Crowded in a Fragment: High Population Density of Mantled Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) in an Anthropogenically disturbed Costa Rican Rainforest." *Primate Conservation* 36: 1-9.
- BROAD, K. D., J. P. CURLEY & E. B. KEVERNE 2006. "Mother-infant bonding and the evolution of mammalian social relationships." *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 361: 2199-2214.  
<<https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2006.1940>>.
- CANCELLIERE, Emma 2012. "Behavioural Changes in Parenting Female Mantled Howler Monkeys (*Alouatta palliata*)." *Totem: The University of Western Ontario Journal of Anthropology* 20: 1.
- CLARKE, M. Ruth 1982. "Socialization, Infant Mortality, and Infant-Nonmother Interactions in Howling Monkeys (*Alouatta Palliata*) in Costa Rica." Ph.D. diss., University of California, Davis.  
<<https://www.proquest.com/dissertations-theses/socialization-infant-mortality-nonmother/docview/303218024/se-2>>.
- CLARKE, M. & K. GLANDER 2004. "Adult migration patterns of the mantled howlers of La Pacifica." *American Journal of Primatology* 62: 87.
- CLARKE, M.R., K.E. GLANDER et E.L. ZUCKER 1998. "Infant-Nonmother Interactions of Free-Ranging Mantled Howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica." *International Journal of Primatology* 19: 451-472.  
<<https://doi.org/10.1023/A:1020308405466>>.
- DI FIORE, Anthony, Andres LINK et Christina CAMPBELL 2011. "The Atelines: behavioral and sociological diversity in a New World monkey radiation." Dans Christina Campbell, Agustin Fuentes, Katherine MacKinnon, Melissa Panger et Simon Bearder (dir.) *Primates in Perspective*, Oxford University Press, New York: 155-188.
- DUNBAR, R.I.M 2010. "The social role of touch in humans and primates: Behavioural function and neurobiological mechanisms." *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 34(2): 260-268.  
<<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.07.001>>.
- DUNN, Jacob C., Lauren B. HALENAR, Thomas G. DAVIES, Jurgi CRISTOBAL-AZKARATE, David REBY, Dan SYKES, Sabine DENG, W. Tecumseh FITCH et Leslie A. KNAPP 2015. "Evolutionary Trade-Off between Vocal Tract and Testes Dimensions in Howler Monkeys." *Current Biology* 25(21): 2839-2844.  
<<https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.09.029>>.
- EMMONS, L. H. & A. H. GENTRY 1983. "Tropical Forest Structure and the Distribution of Gliding and Prehensile-Tailed Vertebrates." *The American Naturalist* 121(4): 513-524.  
<<https://doi.org/10.1086/284079>>.

- FEDIGAN, Linda M. & Lisa M. ROSE 1995 “Interbirth interval variation in three sympatric species of neotropical monkey.” *American journal of primatology* 37(1): 9–24.  
<<https://doi.org/10.1002/ajp.1350370103>>.
- GARBER P.A. & J.A. REHG 1999. “The Ecological Role of the Prehensile Tail in White-Faced Capuchins (*Cebus capucinus*).” *American Journal of Physical Anthropology* 110: 325–339.
- HUTCHINS, Michael & David P. BARASH 1976. “Grooming in primates: Implications for its utilitarian function.” *Primates* 17: 145–150.  
<<https://doi.org/10.1007/BF02382848>>.
- LAROUSSE EN LIGNE s.d. «Meissner». Dans *Dictionnaire en ligne*:  
<[https://www.larousse.fr/encyclopedie/divers/corpuscules\\_de\\_Meissner/69069](https://www.larousse.fr/encyclopedie/divers/corpuscules_de_Meissner/69069)>.
- LAWLER, Richard R. & Casey STAMPS 2002. “The relationship between tail use and positional behavior in *Alouatta palliata*.” *Primates* 43(2): 147–152.
- LEMELIN, Pierre 1995. “Comparative and functional myology of the prehensile tail in new world monkeys.” *Journal of Morphology* 224: 351–368.
- NAHM, F. S 2016. “Nonparametric statistical tests for the continuous data: the basic concept and the practical use.” *Korean Journal of Anesthesiology* 69(1): 8–14.
- ORGAN, Jason M., Magdalena N. MUCHLINSKI et Andrew S. DEANE 2011. “Mechanoreceptivity of Prehensile Tail Skin Varies Between Ateline and Cebine Primates.” *Anatomical Record* 294: 2064–2072.  
<<https://doi.org/10.1002/ar.21505>>.
- PECKRE, Louise, A.-C. FABRE, C. E. WALL, D. BREWER, E. EHMKE, D. HARING, E. SHAW *et al.* 2016. “Holding-on: co-evolution between infant carrying and grasping behaviour in strepsirrhines.” *Scientific Reports* 6: 37729.  
<<https://doi.org/10.1038/srep37729>>.
- PORTER, Calvin, Scott PAGE, John CZELUSNIAK, Horacio SCHNEIDER, Maria SCHNEIDER, Iracilda SAMPAIO et Morris GOODMAN 1997. “Phylogeny and Evolution of Selected Primates as Determined by Sequences of the  $\epsilon$ -Globin Locus and 5’ Flanking Regions.” *International Journal of Primatology* 18: 259–293.  
<<https://doi.org/10.1023/A:1026328804319>>.
- ROSENBERGER, Alfred L. 1983. “Tale of tails: Parallelism and prehensility.” *American Journal of Physical Anthropology* 60(1): 103–107.  
<<https://doi.org/10.1002/ajpa.1330600114>>.
- ROSENBERGER, Alfred L. & Karen B. STRIER 1989. “Adaptive radiation of the ateline primates.” *Journal of Human Evolution* 18(7): 717–750.  
<<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/0047248489901024>>.
- SEKULIC, Ranka 1982. “Birth in Free-ranging Howler Monkeys *Alouatta seniculus*.” *Primates* 23(4): 580–582.
- WHITEHEAD, James Mather 1987. “Vocally mediated reciprocity between neighbouring groups of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*.” *Animal Behaviour* 35(6): 1615–1627.  
<[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80054-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80054-4)>.
- YOULATOS, Dionisios 1998. “Positional behavior of two sympatric Guianan capuchin monkeys, the brown capuchin (*Cebus apella*) and the wedge-capped capuchin (*Cebus olivaceus*).” *Mammalia* 62: 35165.  
<<https://doi.org/10.1515/mamm.1998.62.3.351>>.
- 1999. “Tail use in capuchin monkeys.” *Neotropical Primates* 7: 1620.

---

Apolline Guillaume  
Département d’anthropologie, Université de Montréal  
[apolline.guillaume@umontreal.ca](mailto:apolline.guillaume@umontreal.ca)

Iulia Bădescu  
Département d’anthropologie, Université de Montréal

Laura M. Bolt  
Department of Anthropology, University of Toronto at Mississauga