

ARTICLE ORIGINAL / RESEARCH PAPER

Écologie, structure sociale et différences intersexuelles d'une population de singes hurleurs mantelés (*Alouatta palliata*) sur l'île d'Ometepe (Nicaragua)
Synthèse des résultats d'une recherche conduite en 1999¹

par
Céline DEVOS²

ABSTRACT : Ecology, social structure, and intersexual differences in a free-ranging population of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) on Ometepe Island (Nicaragua) : synthesis of a research conducted in 1999

From February to May 1999, we conducted a field study of the behaviour and ecology of a group of mantled howler monkeys at the *Ometepe Biological Research Station*, Nicaragua. Ecological data have been collected in order to characterize the studied population and to compare those with other populations of the same species. Special attention has been paid to examine evidence of intersexual differences in behaviour, and the degree to which female reproductive state influenced male and female social interactions. A total of 350 h of data were collected (activity budget, diet, spatial exploitation, social structure and interactions of adult group members) using a 2 min. instantaneous and a 90 min. focal animal sampling technique. Sex-based differences in behaviour were examined using a *chi*² test. The results indicate that males rested significantly more, fed less, and consumed more leaves and fewer flowers than did females. Males also spent more time than females in affiliative and sexual interactions, principally with females without offspring and with other males. However, none of these differences were statistically significant. Populational characteristics are very close to other howler monkey populations living in similar habitats, but variation in subgroup size and composition throughout the study strongly suggests that *Ometepe* howlers maintain a highly flexible pattern of troop cohesion. This flexibility is probably related to food distribution and fragmentation of the habitat.

¹ Travail réalisé dans le cadre d'un mémoire de licence en 1999 ; manuscrit accepté le 22 décembre 2000.

² Licenciée en Biologie animale, doctorante au laboratoire d'éthologie et de psychologie animale de l'Université de Liège, 22 quai Van Beneden, B-4020 Liège, et bénéficiant d'un mandat d'assistant chercheur à la section de Biologie de la Conservation de l'Institut Royal des Sciences Naturelles, 29 rue Vautier, B-1000 Bruxelles.

SUMARIO : Ecología, estructura social, y diferencias intersexuales en una población libre de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en la isla de Ometepe (Nicaragua) : Síntesis de los resultados de una investigación conducida en 1999

De Febrero a Mayo de 1999, condujimos un estudio en el campo del comportamiento y de la ecología de un grupo de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en la estación biológica de Ometepe, Nicaragua. Los datos ecológicos se han recogido para caracterizar a la población estudiada y compararla con otras poblaciones de la misma especie. Se ha prestado una atención especial a examinar las evidencias de diferencias intersexuales en el comportamiento, y el grado de influencia del estado reproductivo de las hembras sobre las interacciones sociales en el grupo. Un total de 350h de datos fue recogido (el budjecto de actividad, la dieta, la explotación espacial, la estructura y las interacciones sociales) con una técnica de muestreo de 2 minutos instantáneos y de 90 minutos focal animal. Las diferencias en comportamiento basadas en el sexo fueron examinadas usando una prueba χ^2 . Los resultados indican que los varones se reclinaron considerablemente más, alimentado menos, y consumido más hojas y menos flores que las hembras. Los varones también pasaron más tiempo que las hembras en interacciones sociales filiales y sexuales, principalmente con hembras sin descendiente y con otros varones. Sin embargo, ningunas de estas diferencias eran estadísticamente significativas. Las características de población están muy cerca de otras poblaciones de monos aulladores que viven en mismo hábitat, pero la variación de talla y de composición del grupo a través del estudio sugiere fuertemente que los aulladores de Ometepe mantienen un modelo altamente flexible de la cohesión de la tropa (relacionada probablemente con la distribución de los alimentos y la fragmentación del hábitat).

RÉSUMÉ

De février à Mai 1999, nous avons conduit une étude écologique et comportementale d'un groupe de singes hurleurs mantelés à la station biologique d'Ometepe, Nicaragua. Des données écologiques ont été prélevées dans le but de caractériser la population étudiée et de la comparer avec d'autres populations de la même espèce. Une attention particulière a été portée à la mise en évidence et à l'examen de différences intersexuelles dans le comportement, ainsi qu'à l'influence du statut reproducteur des femelles sur les interactions sociales des membres du groupe. Un total de 350 heures de données a été collecté (budget d'activité, régime alimentaire, exploitation de l'espace, structure et interactions sociales) en utilisant une technique d'échantillonnage d'instant à intervalles de deux minutes et suivi d'un animal focal de 90 minutes. Les différences comportementales relatives au sexe ont été analysées par un test de χ^2 . Les résultats indiquent que les mâles se reposent significativement plus, se nourrissent moins, et consomment plus de feuilles et moins de fleurs que les femelles. Les mâles passent aussi plus de temps que les femelles en interactions sociales affiliatives et sexuelles, et ce, principalement avec des femelles sans enfants et avec d'autres mâles. Cependant, aucune de ces différences n'est statistiquement significative. Les caractéristiques populationnelles sont très proches de celles observées dans d'autres populations de la même espèce vivant dans des habitats similaires. Cependant, les variations de taille et de composition du groupe au cours de l'étude suggèrent que les singes hurleurs d'Ometepe maintiennent un patron de cohésion des troupes très flexible (probablement lié à la distribution de la nourriture et à la fragmentation de l'habitat).

Introduction

L'Homme possède de telles affinités avec les primates non-humains — ressemblances morphologiques, sociales et intellectuelles — que celles-ci ne peuvent manquer de nous intriguer. Cette fascination qu'ils exercent depuis toujours sur leurs cousins dénudés, les primates en ont payé un lourd tribut : capturés pour alimenter le commerce des animaux de compagnie, cobayes dans la recherche scientifique, ou viande de brousse vendue sur les marchés, ils n'ont pas été épargnés. Ce n'est que récemment que l'Homme a commencé à s'intéresser aux primates pour ce qu'ils sont : des êtres vivants à part entière, proches et différents à la fois, cousins dans un passé lointain, qui méritent autant que tout autre une place sur cette terre dont nous pensons être les rois.

C'est dans les années 30 — avec l'étude pionnière de Clarence R. CARPENTER — que la primatologie prend naissance. Mais c'est entre 1965 et 1985 que les études naturalistes des primates vont prendre leur expansion la plus importante et que la discipline naissante va s'affirmer comme l'un des champs de recherche les plus stimulants, au carrefour de la biologie et des sciences sociales. Occupant les milieux les plus divers (des déserts aux forêts tropicales humides) et présentant des structures sociales et reproductrices très variées, les primates sont une source intarissable d'inspiration pour la recherche.

Première espèce à avoir été étudiée en milieu naturel, le singe hurleur n'a cependant pas fini de livrer ses secrets : la multiplication des études sur cette espèce révèle d'importantes variations inter- et intra-spécifiques. Par la présente étude, nous espérons apporter notre contribution à l'enrichissement des connaissances primatologiques.

Classification, répartition, et particularités des singes hurleurs

Classification

Les singes hurleurs (genre *Alouatta*) sont des singes du nouveau monde. Ils font partie de la famille des *Atelidae* et forment, avec les singes araignées, les singes laineux, et les singes araignées laineux, la sous-famille des *Atelinae* (cf. **Annexe** : classification des singes du nouveau monde). Ce sont les platyrrhiniens les plus grands : les individus les plus grands de chaque genre pèsent approximativement 10 kg.

On reconnaît couramment six espèces au sein du genre *Alouatta* : le hurleur aux mains rouges (*A. belsebul*), le hurleur noir et or (*A. caraya*), le hurleur brun (*A. fusca*), le hurleur noir (*A. pigra*), le hurleur rouge (*A. seniculus*), et enfin le hurleur mantelé (*A. palliata*) (EMMONS et FEER, 1990). Le nom commun de chaque espèce décrit adéquatement la particularité du pelage de chacun. Chez *A. palliata*, par exemple, la totalité du pelage est noire, hormis une frange latérale de poils plus longs, couleur or-chamois, présentant l'aspect d'un manteau recouvrant l'animal (ROWE, 1996).

Répartition géographique

Les singes hurleurs sont les singes du Nouveau Monde les plus largement distribués, en termes de répartition géographique et de types d'habitats. On trouve des représentants du genre *Alouatta* dans les forêts tropicales sèches et humides, primaires et secondaires ; du sud du Mexique au nord de l'Argentine ; et du niveau de la mer à des altitudes aussi élevées que 3200 mètres dans les Andes centrales (PERES, 1997).

Particularités

La particularité anatomique la plus remarquable du genre *Alouatta* est la possession d'un **os hyoïde élargi**. Celui-ci agit comme un résonateur et un amplificateur permettant aux singes de produire leur hurlement caractéristique. Un os hyoïde plus large produit des fréquences fondamentales plus basses et affecte la qualité générale du ton (SEKULIC, 1981). Le hurlement résultant est décrit comme un « rugissement » ou un « long cri ». La fonction principale de ces cris est le maintien de l'espacement intergroupe. En effet, il a été démontré que les différents groupes sociaux évoluant au sein d'un même espace forestier s'évitent les uns les autres et que leurs cris fournissent aux différents groupes des informations sur leur localisation relative (BALDWIN et BALDWIN, 1976).

Comme tous les *Atelinae*, les singes hurleurs possèdent une longue **queue préhensile** dont le tiers distal de la face ventrale est nu (ROWE, 1996). La peau y est parcourue par un patron de sillons propre à chaque individu et comparable à des empreintes digitales. Cette zone très flexible et hautement innervée augmente les capacités de préhension de la queue. Ce « cinquième membre » est intensivement utilisé durant la locomotion afin de maintenir l'équilibre, ainsi qu'au cours du nourrissage, en vue d'optimiser la récolte des aliments, les postures suspensatoires augmentant grandement la sphère nutritive de l'animal (GRAND, 1972).

Les six espèces de singes hurleurs sont **sexuellement dimorphiques** en taille corporelle. Les mâles sont invariablement plus grands que les femelles, mais l'importance du dimorphisme varie au sein du genre. *Alouatta palliata* est l'espèce la moins dimorphique : le poids des femelles équivaut à 84 % du poids des mâles, tandis que chez *A. seniculus* et *A. caraya*, les femelles n'atteignent que 69 et 68 % du poids des mâles (CROCKETT et EISENBERG, 1987). Les mâles *A. palliata* adultes pèsent de 7 à 9 kilogrammes, alors que les femelles dépassent rarement les 7 kilos (de 5 à 7 kg). Les deux sexes atteignent leur poids adulte entre 5 et 6 ans (FROELICH, THORINGTON et OTIS, 1981). Diverses hypothèses ont été avancées pour expliquer l'apparition d'un dimorphisme sexuel chez les primates : la sélection sexuelle, le rôle social des mâles, les exigences bioénergétiques et l'exploitation de niches écologiques différentes. Chez *Alouatta*, l'apparition du dimorphisme sexuel est couramment attribuée à la sélection sexuelle : la compétition entre mâles pour l'accès aux femelles favori-

serait le développement de caractéristiques physiques particulières (par exemple, une augmentation de taille qui favorise la victoire lors des conflits) et le choix des femelles pour ces mâles exerceraient une pression de sélection sur ces caractères physiques. Si la plupart des espèces de singes du Nouveau Monde apparaissent être positivement dimorphiques sexuellement (c'est-à-dire que le mâle est plus grand que la femelle), aucun singe du nouveau monde n'approche le dimorphisme extrême trouvé chez beaucoup de singes de l'ancien monde, où le mâle peut approcher ou même dépasser deux fois la taille de la femelle. Une seule espèce néotropicale présente un dimorphisme négatif (où la femelle est plus grande que le mâle) : *Ateles paniscus* (FORD et DAVIS, 1992).

D'un point de vue social, les singes hurleurs mantelés s'organisent en groupes multi-mâles/multi-femelles (16 à 20 individus), au sein desquels les individus les plus jeunes sont les plus dominants. Les juvéniles — aussi bien mâles que femelles — quittent leur groupe natal avant d'atteindre la maturité sexuelle et vivent un temps en solitaire, avant d'immigrer dans un nouveau groupe. Ils ne pourront y demeurer que s'ils parviennent à atteindre la position *alpha* dominante (GLANDER, 1992). Les groupes sociaux sont ainsi formés d'individus non-apparentés, ce qui est un des facteurs pouvant expliquer la faible fréquence des interactions sociales intra-groupe.

Objectifs de l'étude

Si des données sont, à l'heure actuelle, disponibles sur les singes hurleurs en de nombreuses localités, la troupe que nous avons étudiée n'avait précédemment fait l'objet que de suivis très précaires, et de court terme. Le premier objectif de l'étude a donc été une contribution à l'établissement d'une base de données sur une population non encore étudiée. Nous nous sommes donc efforcés de prélever des données d'ordre général permettant de caractériser la population et de la comparer aux autres populations de la même espèce.

Notre second objectif a été la mise en évidence de différences éventuelles dans le comportement des sujets en fonction de leur sexe. En effet, les primates non-humains exhibent souvent des différences intersexuelles frappantes dans leur comportement (SMUTS, 1987). Chez l'adulte, les différences apparaissent dans quatre domaines principaux : (1) les relations interindividuelles (principalement influencées par la structure sociale et le degré de parenté entre les membres du groupe) ; (2) le budget d'activité ; (3) le régime alimentaire ; et (4) l'utilisation de l'habitat. Ces trois derniers domaines sont influencés, d'une part, par des facteurs imposés par l'environnement comme le risque de prédation ou la disponibilité des ressources et, d'autre part, par des facteurs intrinsèques incluant le taux métabolique, les préférences spatiales et les préférences d'activités, et encore les compétences dans la recherche de la nourriture (FRAGAZY, 1990). Des différences dans le régime alimentaire ou dans

la répartition spatiale seraient des moyens de réduire la compétition entre les sexes et auraient ainsi une valeur adaptative non négligeable. De telles séparations écologiques entre les sexes ont été principalement observées chez des espèces dimorphiques telles que les chimpanzés (*Pan troglodytes*) (MC GREW, 1979), les orangs-outangs (*Pongo pygmaeus*) (GALDIKAS, 1979), les mandrills (*Mandrillus sphenx*) (JOUVENTIN, 1975), et encore deux espèces néotropicales : *Cebus olivaceus* et *C. capucinus* (FRAGAZY, 1990 ; ROSE, 1994). Il est donc opportun de se pencher sur le cas du singe hurleur, lui aussi dimorphique.

Méthodes

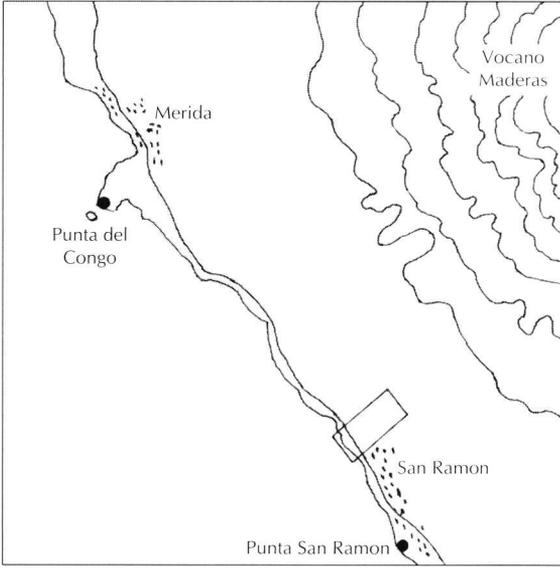
Site d'étude

La station biologique d'Ometepe a été établie en 1997 sur l'île du même nom dans le Sud-Ouest du Nicaragua (11° 50' N. ; 85° 50' W.) (**fig. 1b**). L'île (376 km²) est classée « réserve naturelle et héritage culturel » depuis 1995, mais la forêt qui la couvre subit toujours d'importants défrichages par les populations autochtones (environ 35 000 personnes). L'île est formée par deux volcans liés par un isthme (**fig. 1c**). Les flancs du volcan *Maderas* — au pied duquel se situe la station de recherche (**fig. 1d**) — sont couverts par une forêt semi-décidue sèche dont les arbres sont de hauteur moyenne (10 à 20 m). Le taux de précipitation annuel s'étend de 1200 à 1900 mm/m² et la température de 27 à 35 °C, avec les températures les plus élevées au cours de la saison des pluies (de mai à octobre).

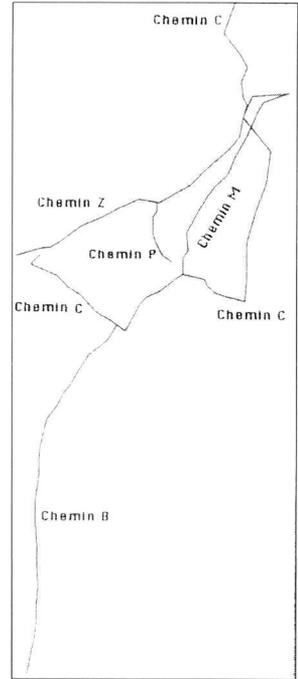


1b. Nicaragua.

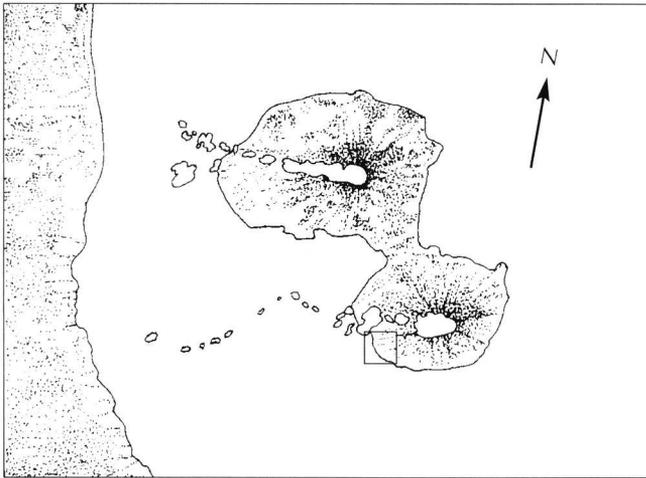
Fig. 1. Localisation du site d'étude.
Location of the study area.



1d. Station biologique.
Biological station.



1e. Zone d'étude.
Study area.



1c. Ile d'Ometepe.
Ometepe island.

Procédure

Un groupe de singes hurleurs mantelés a été suivi et observé durant 63 jours répartis du 1^{er} février au 22 mai 1999. La durée d'observation journalière variait entre 5 et 6 heures successives ; réparties en « matinée » (de 6h30 à 13h) et « après-midi » (de 12h30 à 18h). Certains jours ont cependant vu leur nombre d'heures d'observation réduit pour cause de difficultés de localisation de la troupe.

Le comportement des sujets a été enregistré selon la méthode d'« échantillon focal d'instant » (ALTMANN, 1974). Par cette méthode, l'observateur enregistre l'activité courante d'un individu donné à un moment prédéterminé ; dans notre cas, à intervalles réguliers de deux minutes. Une fois choisi, l'individu focal est suivi durant un laps de temps également prédéterminé, ici 90 minutes. Si le focal sort du champ de vision de l'observateur durant un temps excédant deux intervalles — à savoir 4 minutes — celui-ci est considéré comme étant perdu et l'observateur change d'animal focal. Cette méthode de collecte de données permet d'établir des fréquences d'observation et donne une indication de la durée des différentes variables (durée d'une activité, par exemple).

La proximité à laquelle nous parvenions généralement permettait une observation aux jumelles relativement aisée. Les observations ont été faites à l'aide de jumelles 10 x 50 Wide Angle, Bushnell 341 FT AT 1000 YDS. Les conditions d'observation ont été les meilleures durant la pleine saison sèche car les feuillages sont moins denses et les animaux ainsi plus facilement observables. Les données ont été enregistrées sur des feuilles de données journalières et retranscrites sous forme de tableaux dans un fichier informatique (Excell 5) afin d'en faciliter l'analyse.

Nature des données collectées

- a) L'activité du focal a été enregistrée de manière systématique à chaque intervalle de deux minutes et a permis de déterminer la fréquence des différentes activités dans le comportement diurne des sujets. Ces activités ont été définies comme rapportées dans l'éthogramme ci-contre.
- b) Au cours des sessions de nourrissage, la nature des aliments ingérés a été enregistrée de manière systématique afin de définir la proportion relative des différents aliments dans le régime des sujets. Les différentes classes ont été définies comme suit : *Feuilles, Fruits, Fleurs et bourgeons, Epiphytes*.
- c) Lors d'interactions sociales, nous avons enregistré la nature de l'interaction et l'identité des interacteurs, tels qu'appartenant à l'une des classes définies ci-après : *les mâles ; les femelles portant un enfant sur le ventre ou le dos ; les femelles suivies par un juvénile ; et, enfin, les femelles seules*.
- d) Les relations spatiales ont été mises en évidence par l'enregistrement systématique de l'identité, la distance et l'activité du voisin le plus proche de l'animal focal. Lorsque la distance entre l'animal focal et son voisin le plus proche excède 10 mètres, le focal est considéré comme se trouvant à l'écart du reste du groupe.
- e) Des informations sur la cohésion du groupe nous ont été apportées par l'enregistrement régulier du nombre total d'animaux en vue.
- f) Enfin, l'espace de vie de la troupe a été défini par un marquage systématique et une cartographie des arbres visités par les sujets durant le repos et le nourrissage. Seuls ont donc été délaissés les arbres traversés pendant les déplacements de la troupe.

ETHOGRAMME**ACTIVITÉS**

Repos	Période d'inactivité
Nourrissage	Inspecter la nourriture, l'amener à la bouche, mâcher ou avaler
Recherche alimentaire	Déplacements à l'intérieur ou entre deux arbres ayant pour but d'atteindre la nourriture
Déplacement	Déplacements à l'intérieur ou entre deux arbres, n'ayant pas de but alimentaire
Hurllement	Vocalisation spécifique : faible fréquence, mais volume élevé [SCHÖN, 1971]

INTERACTIONS SOCIALES

(Activités clairement dirigées vers un congénère)

Comportement affiliatif

Grooming	Fouiller, peigner la fourrure d'un autre individu à l'aide des doigts ou des dents
Contact	Contact intentionnel avec un autre individu
Jeu	Jeu de mains entre 2 individus adultes, mordillements éventuels (*)
Vocalisations affiliatives	Vocalisations sans connotation agressive

Comportement antagoniste

Déplacer	Induire le déplacement d'un congénère par sa simple approche, ou en le poussant
Agression	Poursuivre, chasser, mordre, frapper un congénère
Soumission	Eviter un congénère en se déplaçant à son approche, s'enfuir, se recroqueviller
Vocalisations agonistiques	Vocalisations à connotation agressive

Comportement sexuel

Battement de langue	Invite à la copulation consistant en un battement rythmique de la langue à l'extérieur de la bouche
Présentation	Invite à la copulation consistant en une présentation des parties génitales au partenaire sexuel
Monte	Femelle montée par un mâle, habituellement suivi de l'intromission du pénis dans la vulve

(*) Ce comportement nous a initialement posé problème quant à son interprétation agressive ou affiliative. Cependant, étant donné la non-violence des gestes et leur contexte d'occurrence, nous l'avons classé dans les interactions affiliatives.

Traitement des données

Tests statistiques

Les données relatives à la composition du groupe ont été soumises à un test statistique de *t de Student* afin de déterminer si les différences du nombre de mâles et de femelles adultes enregistrées au cours des observations ont été significatives. Les fréquences d'observation des différentes variables ont été comparées entre mâles et femelles par un test de *Chi carré*.

Cartographie

La localisation des arbres visités par les membres du groupe a été déterminée par la mesure des distances et des angles par rapport à un point de référence, ceci à l'aide d'un mètre en fibre de verre d'une longueur de 30 mètres et d'une boussole (type BURTON & Co, USA, forme n° 600). Ces données ont été reportées sur papier millimétré. Afin d'estimer la surface exploitée, nous avons surimposé à la carte brute une grille quadrillée au centimètre. Deux surfaces ont alors été calculées : (1) une surface maximale, c'est-à-dire la surface du rectangle englobant les points extrêmes de la carte, et (2) une estimation minimale, qui est la surface globale (1) dont on soustrait la somme des carrés externes vides.

Résultats

Comparaison interpopulation

Le **tableau I** présente les données relatives à la structure sociale qui caractérise notre groupe et les compare avec d'autres populations de la même espèce. On observe que la taille du groupe et son sexe ratio ont tendance à être plus faibles à *Ometepe* que dans les autres sites. Un point important à signaler est l'intervalle dans lequel la taille des groupes varie. À *Ometepe*, l'intervalle « 2-20 » traduit une variation de taille au sein de l'unique groupe d'étude alors que dans les autres sites de recherche l'intervalle rapporte les minima et maxima de taille présentés par les différents groupes étudiés. Le groupe suivi dans la présente étude diffère donc des autres populations en ce qu'il tend à se diviser fréquemment, présentant une composition et une taille variables de jour en jour ainsi qu'au cours d'une même journée.

Les données cartographiques nous ont permis d'estimer la taille de l'espace de vie de notre groupe. Le rectangle englobant la totalité des arbres visités a une surface globale de 31,36 hectares, tandis que l'espace de vie minimal est estimé à 6,65 hectares. Le **tableau I** compare la taille de l'espace de vie des groupes dans les différents sites. On observe que dans les deux sites où les sujets évoluent dans un habitat semi-décidu sec (*Ometepe* et *La Pacífica*), la

taille de l'espace exploité par le groupe est nettement moindre que dans les habitats plus humides. La **fig. 2** présente les différentes zones de l'espace de vie exploitées par les membres du groupe au cours des quatre mois de l'étude. On observe que les zones exploitées varient avec le temps. Des points de taille variable ont été surimposés aux cartes afin de donner au lecteur une représentation visuelle de la variation de taille du groupe observé au cours du temps. On remarque que celle-ci varie grandement, aussi bien dans l'espace que dans le temps. Cependant, aucun de ces deux facteurs ne semble déterminant.

Tableau I. Comparaison des caractéristiques sociales entre différentes populations.

Comparison of social characteristics in different populations.

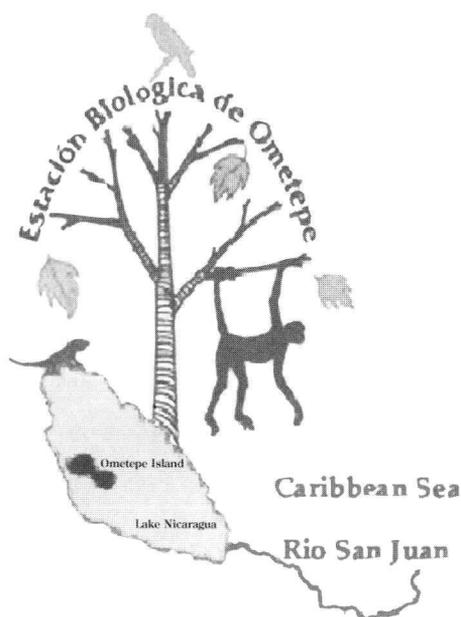
	Ometepe (Nicaragua)	La Pacífica (Costa Rica)	Barro Colorado (Panama)	Los Tuxtlas Mexico)
Type d'habitat	SDS	SDS	SDH	TV
Taille du groupe		(1)	(3)	(5)
Moyenne	7,1	8,9-15,4	9,1	8-23
Intervalle	2-20	2 - 39	5-16	2-45
Sexe-ratio Adulte (# femelles adultes /# mâles adultes)	1,2	(2) 1,16-4,11	(4) 1,81-3,75	(5) 1,37
Taille de l'espace de vie (ha)	6,65	(1) 10	(3) 31	(5) 60

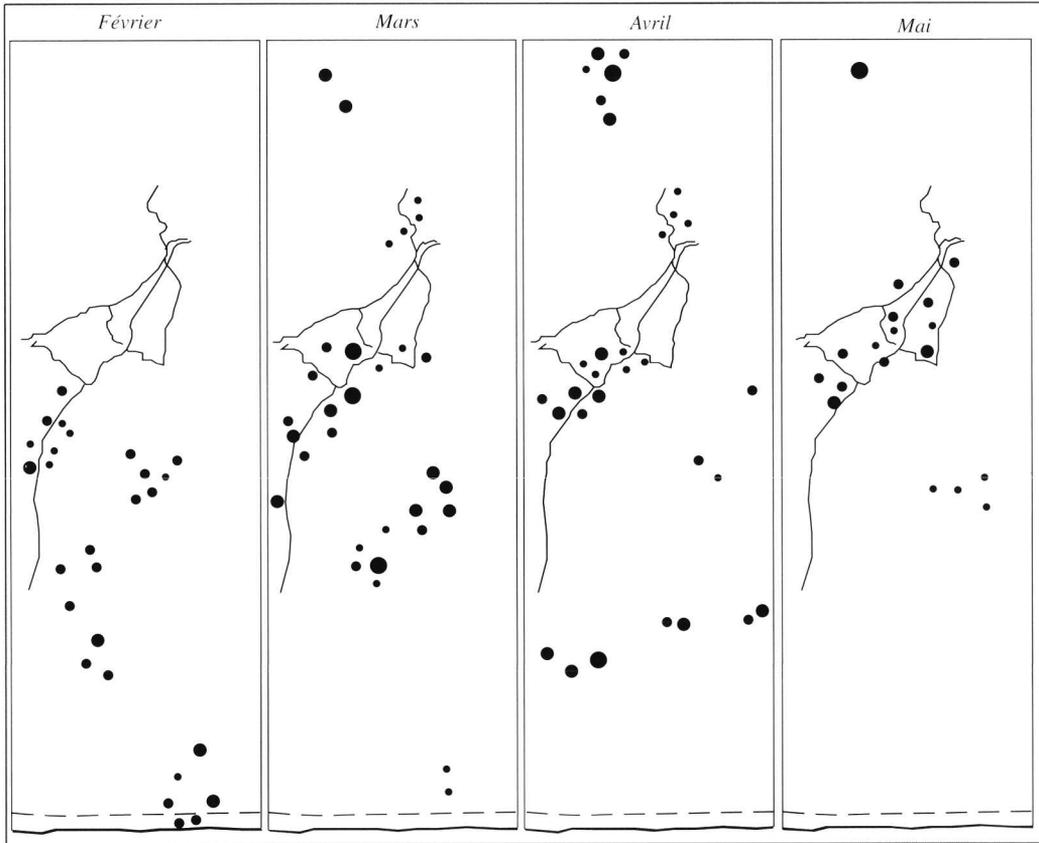
(1) GLANDER, 1978 ; (2) HELTNE, TURNER and SCOTT, 1976 ; (3) MILTON, 1980 ;

(4) MILTON, 1982 ; (5) ESTRADA, 1984.

SDS = semi décidu sec ; SDH = semi décidu humide ; TV = toujours vert.

SDS = dry semideciduous ; SDH = wet semideciduous ; TV = evergreen.





- Sentiers balisés à travers la forêt.
Marked trails throughout the forest.
- - - Route de terre battue (passage occasionnel de voitures et camions).
Mud floor road (occasional car and truck crossing).
- Côte de l'île.
Island's shore.

Fig. 2. Variation de la taille du groupe observé et déplacement de celui-ci dans une bande de forêt de 980 x 320 mètres. Les points précisent les différentes positions occupées par le groupe au cours du temps. La taille de ces points varie avec la taille du groupe observé (• - ● = 2 à 20 individus), la position des autres membres du groupe n'étant pas connue.

Size variation and displacement of the observed group throughout a forest ribbon of 980 x 320 m. Black dots show the different locations occupied by the group through the time. The size of dots varies with the size of the observed group (• - ● = 2 to 20 individuals), other group members location being unknown.

Le **tableau II** compare la composition relative du régime alimentaire dans les différents sites d'études. De nouveau, on observe que la composition du régime est la plus comparable dans les deux sites présentant le même habitat.

Tableau II. Comparaison de la composition du régime alimentaire entre différentes populations.

Comparison of diet composition in different populations.

	Ometepe (Nicaragua)	La Pacifica (Costa Rica)	Barro Colorado Panama)	Los Tuxtlas Mexico)
Type d'habitat	SDS	SDS	SDH	TV
Constituants du régime alim. (%)		(1)	(2)	(3)
Feuilles	54	69	49	48
Fleurs	33	18	<1	10
Fruits	11	13	51	42

(1) GLANDER, 1978 ; (2) MILTON, 1980 ; (3) ESTRADA, 1984.

SDS = semi décidu sec ; SDH = semi décidu humide ; TV = toujours vert.

SDS = dry semideciduous ; SDH = wet semideciduous ; TV = evergreen.

Différences intersexuelles

La **fig. 3** compare le budget d'activité des mâles et des femelles. Trois activités sont significativement différentes : le *nourrissage*, plus fréquent chez les femelles ; le *repos*, plus fréquent chez les mâles ; et les *hurlements*, quasi exclusivement pratiqués par les mâles. Les autres activités ont lieu à des fréquences similaires ou non significativement différentes chez les individus des deux sexes.

La **fig. 4** compare la composition relative du régime alimentaire des deux sexes. On notera que les mâles consomment significativement plus de *feuilles* que les femelles, alors que ces dernières consomment significativement plus de *fleurs*.

La **fig. 5** compare la fréquence d'observation et la nature des interactions sociales entre les deux sexes. Aucune différence n'est apparue significative, mais nous pouvons cependant relever certaines tendances intéressantes. La fréquence globale des interactions sociales enregistrées est plus importante chez les mâles que chez les femelles. Deux interprétations de cette observation peuvent être faites. Il est, d'une part, possible que les mâles aient été plus fréquemment impliqués dans les interactions sociales que ne l'ont été les femelles, mais il se peut également que la différence observée se situe dans la durée des interactions, les mâles entretenant peut-être des interactions plus longues que les femelles. La même remarque peut être faite quant à la nature des interactions dans lesquelles ils ont été impliqués. Des interactions affiliatives ont été plus souvent enregistrées chez les mâles que chez les femelles, alors que ces dernières ont été plus souvent observées en interactions antagonistes (*Dominance* et *Soumission*). La même ambiguïté d'interprétation se présente : variation dans la fréquence des interactions ou dans leur durée.

La **fig. 6** présente le sexe du voisin le plus proche pour les mâles et les femelles. On observe que chaque individu passe la majorité du temps à proximité d'un individu de sexe opposé au sien. Cette constatation est frappante chez les mâles qui se positionnent à proximité d'une femelle dans plus de 70 % des échantillons focaux, alors que leur plus proche voisin est un autre mâle dans moins de 10 % des cas. Chez les femelles, par contre, la différence de temps passé à proximité de l'un ou l'autre sexe est nettement moindre : 45,8 % aux côtés d'un mâle, et 39,0 % auprès d'une femelle.

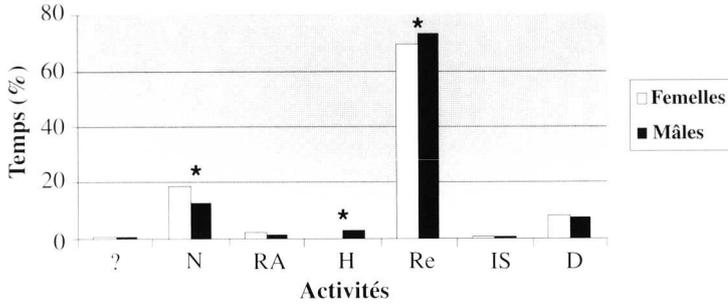


Fig. 3. Comparaison intersexuelle du budget d'activité.

? : indéterminé ; N : nourrissage ; RA : recherche alimentaire ; H : hurlements ; Re : repos ; IS : interactions sociales ; D : déplacements (* indique les différences statistiques significatives).

Intersexual comparison of activity budget (highlight statistical significance).*

? : undetermined ; N : feeding ; RA : foraging ; H : howling ; Re : resting ; IS : social interactions ; D : travelling.

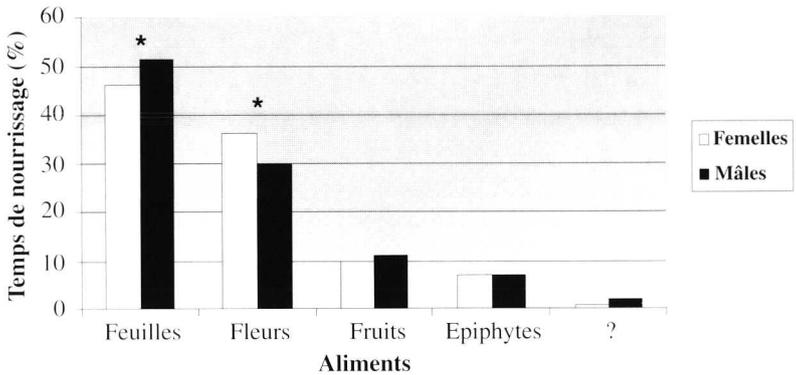


Fig. 4. Comparaison intersexuelle de la composition du régime (* indique les différences statistiques significatives).

Intersexual comparison of diet composition (highlight statistical significance).*

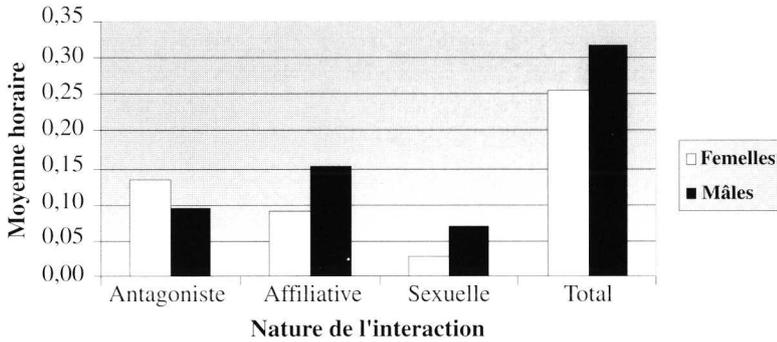


Fig. 5. Fréquence et nature des interactions sociales.
Frequency and nature of social interactions.

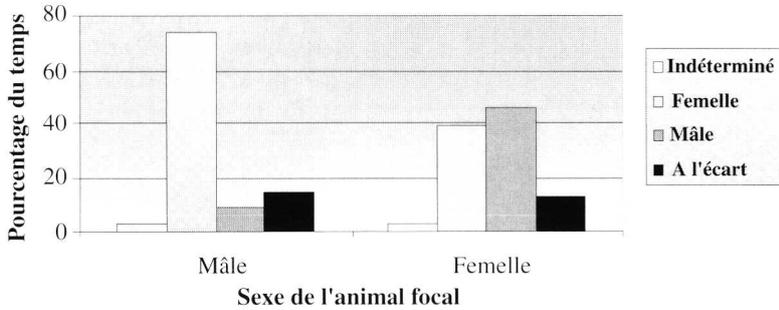


Fig. 6. Identité du voisin le plus proche en fonction du sexe de l'animal focal.
Identity of the nearest neighbour related to the focal animal's sex.

Discussion

Comparaison interpopulation

Structure sociale

La structure sociale du groupe étudié s'est révélée particulière sur plusieurs points : sa taille moyenne et son sexe ratio plus faible que ceux généralement rapportés, et la flexibilité de sa composition. En effet, les groupes de singes hurleurs mantelés sont généralement rapportés comme étant cohésifs et stables (CHIVERS, 1969 ; SMITH, 1977 ; MITTERMEIER, 1973 ; ESTRADA, 1984 ; MILTON, 1980). Or, nous avons observé dans notre étude une grande variation

de la taille et de la composition du groupe dans le temps. Quelques auteurs ont cependant rapporté des structures alternatives : (1) LEIGHTON et LEIGHTON (1982) ont observé des groupes qui voyagent en une seule entité et se divisent en plusieurs sous-groupes lorsqu'ils se nourrissent ; et (2) CHAPMAN a décrit un groupe de 40 individus qui se divise fréquemment en sous-groupes et restent séparés durant des périodes atteignant jusqu'à quatre semaines. Cette description semble très proche de celle des sociétés de « fusion-fission » observée chez les chimpanzés ou les singes araignées. Dans ces espèces, les groupes — nommés « communautés » — se divisent en sous-groupes de taille et de composition variables, qui se déplacent indépendamment les uns des autres, et ne se regroupent que très rarement (ROBINSON et JANSON, 1987). L'explication la plus courante de cette structure sociale dynamique est la répartition spatiale « en taches » des ressources alimentaires. La taille des sous-groupes serait ainsi ajustée à la taille et à la répartition des taches nutritionnelles dans l'environnement, qui sont les arbres fruitiers dans le cas des chimpanzés et des singes araignées. Cependant, dans notre groupe de singes hurleurs, nous avons vu que la proportion de fruits consommés est très faible comparativement à la proportion des autres aliments ingérés. Ceci suggère que les fruits ne sont pas l'unique ressource impliquant un patron de « fusion-fission ». Nous suggérons donc que toute ressource présentant une distribution en taches — incluant en ceci les jeunes feuilles et les fleurs hautement consommées par les membres du groupe étudié — exerce une pression comparable sur la structure et la dynamique des groupes.

Les résultats de récentes études tendent à démontrer que la variabilité de structure sociale au sein d'une même espèce n'est pas un phénomène si rare. En effet, on sait à présent que diverses espèces présentent des structures sociales alternatives (ex. : chez les singes écureuils, les tamarins, les capucins, les ouakaris, les sakis, les singes araignées et les singes hurleurs) (KINZEY et CUNNINGHAM, 1994). Il semble donc que la structure sociale des primates soit beaucoup plus flexible et adaptable qu'on ne l'a jamais pensé, et qu'elle change en fonction de l'intégration des divers facteurs. Il sera donc désormais impératif de modérer le concept encore en vogue à l'heure actuelle d'« une espèce caractérisée par une structure sociale unique », et de multiplier les études d'une même espèce dans des sites à habitats variables afin de définir au mieux les capacités d'adaptation des espèces.

Espace de vie et régime alimentaire

Divers facteurs interviennent dans la taille de l'espace de vie nécessaire à la subsistance d'un groupe de primates : le poids des animaux, la taille du groupe social, la densité et la distribution des aliments, ou encore la présence de compétiteurs alimentaires. Dans notre étude, la taille de l'espace de vie exploitée par les membres du groupe avoisine les 7 hectares. Nous avons vu que de précédentes études réalisées au Mexique et à Panama rapportent des surfaces exploitées de 31 et 60 ha, ce qui est nettement plus étendu que notre propre

estimation. Cependant, l'habitat dans lequel évoluent les sujets est, dans ces deux cas, beaucoup plus humide et moins saisonnier qu'en forêt semi-décidue sèche. Alors que les deux estimations faites sur des groupes évoluant dans ce dernier type d'habitat sont très proches l'une de l'autre. La taille de l'espace nécessaire à l'approvisionnement du groupe semble donc dépendre du type d'habitat dans lequel ils évoluent. À *Ometepe*, l'habitat est fortement modifié par l'homme. En effet, 40,3 % de la zone d'étude ont été défrichés pour les pâturages, l'agriculture ou l'exploitation du bois (GARBER *et al.*, 1999). Les individus se trouvent donc limités dans leur exploitation de l'habitat à de minces rubans de forêts subsistant entre les aires défrichées. Cependant, dans les fragments de forêt subsistants, les arbres nourriciers présentent une distribution groupée (GARBER *et al.*, 1999) qui permet aux singes hurleurs d'exploiter de manière efficace les petits fragments de forêt, même pendant la saison sèche. Le fait que les individus soient limités par la petitesse des fragments forestiers exploitables pourrait aussi être responsable de la petite taille du groupe — comparativement à la taille des groupes dans les autres sites — ainsi que de sa tendance à se diviser, notamment au cours des sessions de nourrissage. On peut en effet penser qu'un seul ruban forestier ne soit pas suffisant à fournir assez de nourriture à la totalité du groupe et que celui-ci se voit contraint à se diviser en plusieurs sous-groupes. Ceci n'étant que des hypothèses, il serait fort intéressant d'étudier plus en détail les facteurs responsables de la fission des groupes sociaux à *Ometepe* et la relation qui les lie à la disponibilité des ressources.

Comme la taille de l'espace de vie exploité, la similitude de composition du régime alimentaire est la plus grande entre *Ometepe* et *La Pacifica*, 2 sites à habitat semi-décidu sec. En combinant les résultats des diverses études relatives au régime alimentaire des singes hurleurs, on peut émettre l'affirmation suivante : « Dans les habitats secs et hautement saisonniers, les hurleurs passent plus de temps à se nourrir de feuilles et de fleurs, tandis que dans les habitats plus humides, ils tendent à passer autant de temps à se nourrir de feuilles que de fruits, les fleurs n'étant que très peu consommées ».

Différences intersexuelles

Budget d'activité et régime alimentaire

Les différences intersexuelles les plus couramment rapportées dans le budget d'activité concernent la proportion de temps consacrée au *Nourrissage*, au *Repos* et aux *Comportements de vigilance*. Les femelles capucins et singes écureuils, par exemple, passent plus de temps à se nourrir et/ou à chercher la nourriture, alors que les mâles consacrent plus de temps au repos et aux comportements de vigilance (FRAGAZY, 1990 ; BOINSKI, 1988). Sachant que les hurlements sont utilisés par les singes hurleurs comme un outil en vue d'éviter les rencontres entre groupes, ainsi qu'en réponse à un danger (BALDWIN et BALDWIN, 1976), nous pouvons considérer ces hurlements comme étant un comportement de vigilance. Les différences intersexuelles que nous avons

relevées au cours de la recherche viennent donc confirmer les observations d'études réalisées sur d'autres espèces néotropicales. Elles sont également en accord avec les différences intersexuelles observées chez le singe hurleur noir et or (BICCA-MARQUES et CALEGARO-MARQUES, 1994). De même, les différences relevées dans le régime alimentaire confirment celles rapportées par Bicca-Marques et Calegario-Marques : les mâles consomment plus de feuilles tandis que les femelles consomment plus d'objets énergétiques (des fruits dans le cas des singes hurleurs noir et or, et des fleurs chez nos singes hurleurs mantelés). Ces différences peuvent s'expliquer par différents facteurs. D'une part, la consommation d'une proportion plus importante d'objets énergétiques par les femelles peut s'expliquer par les coûts énergétiques engendrés par la grossesse et la lactation. D'autre part, étant donné leur niveau d'activité moindre que celui des femelles, les mâles adultes pourraient consommer une proportion plus importante d'aliments fibreux (fibres de cellulose, hémi-cellulose, et lignine contenue dans les feuilles) nécessitant un temps de digestion plus important. Enfin, il a également été suggéré que les mâles herbivores présentent une capacité de détoxification des composés secondaires (substances toxiques comme les tanins et autres phénoliques, contenus majoritairement dans le bois, l'écorce, les racines et les feuilles) plus importante que les femelles (FREELAND et JANSEN, 1974), ce qui leur permettrait de consommer une quantité plus importante de ces « aliments à risque ».

Interactions sociales et proximité

Des différences comportementales entre mâles et femelles chez les singes hurleurs n'ont été que rarement décrites. Des observations relatives à la socialisation des jeunes hurleurs (CLARKE, 1990), ainsi que le patron de migration des juvéniles (GLANDER, 1992) suggèrent que les mâles sont moins sociables que les femelles. En effet, (1) les enfants mâles engagent moins d'interactions que les enfants femelles ; (2) les enfants mâles réagissent négativement aux interactions (ils se débattent, émettent des cris de détresse,...) alors que les enfants femelles se tournent vers l'interacteur, le suivent,... ; (3) lors du sevrage, les femelles présentent moins de stress que les mâles ; et enfin (4) ces derniers sont poussés à l'émigration plus tôt et restent solitaires plus longtemps que les femelles. Cependant, dans l'étude présente, les mâles ont, soit été plus souvent impliqués dans les interactions sociales que les femelles, soit ont présenté des interactions plus longues dans la durée que celles des femelles. La même tendance apparaît également chez les singes hurleurs noir et or (BICCA-MARQUES et CALEGARO-MARQUES, 1994). De plus, nos résultats tendent à démontrer que la nature des interactions dans lesquelles les mâles ont été impliqués s'est révélée plus souvent affiliative que celles des femelles. Ces deux résultats — supportés en partie par l'étude de BICCA-MARQUES et CALEGARO-MARQUES — suggèrent donc des conclusions contradictoires à celles rapportées par CLARKE et par GLANDER. Cependant, si l'on détaille l'identité des femelles (en fonction de leur association ou non avec un enfant ou un juvénile), on remarque que leur patron d'interactions varie avec leur statut reproducteur. En

effet, si les femelles avec enfant et les femelles avec juvéniles sont effectivement impliquées dans une faible proportion d'interactions, les femelles seules, par contre, sont plus fréquemment impliquées dans les interactions sociales que ne le sont les mâles. Et si l'on observe l'identité des interacteurs, on remarque que les mâles entretiennent majoritairement des interactions avec les femelles seules, et fort peu d'interactions avec d'autres mâles ou avec les femelles accompagnées de leur progéniture. Au sein des quatre classes préalablement définies, nous pouvons donc dire que les plus sociables d'entre elles sont la classe des femelles seules et la classe des mâles, alors que les femelles avec enfant ou juvénile ont peu d'interactions avec les autres membres du groupe. On pourrait penser que ces interactions ont lieu dans un but essentiellement reproducteur, les femelles sans progéniture étant plus probablement réceptives que les autres. Ceci est une tendance commune dans les groupes où les individus ne sont pas apparentés : la majorité des interactions ont lieu entre individus de sexe opposé. De même, si l'on se penche sur le sexe des individus voisins, nous avons observé que chaque individu passe plus de temps à proximité d'un individu de sexe opposé au sien.

Conclusions

Les deux principaux buts de notre étude ont été :

- 1) de caractériser la population étudiée dans le but de pouvoir la comparer à d'autres populations de la même espèce,
- 2) de révéler l'existence de différences éventuelles dans le comportement des mâles et des femelles.

De cette étude, nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

Lorsque tous les paramètres environnementaux sont pris en compte, les caractéristiques relatives au budget d'activité et au régime alimentaire des singes hurleurs d'Ometepe sont hautement comparables à celles d'autres populations de la même espèce. Cependant, le groupe s'est révélé particulier de par sa structure sociale : une taille et un sexe ratio quelque peu faibles, et surtout une dynamique de « fusion-fission ». Ces particularités semblent être le résultat d'un milieu fortement modifié par l'activité humaine. Des études approfondissant les liens entre la répartition des ressources dans l'environnement et la tendance à la fission présentée par les groupes sociaux seraient, dès lors, opportunes.

Les différences intersexuelles relevées dans le budget d'activité et le régime alimentaire des singes hurleurs sont légères, mais significatives, et correspondent aux différences généralement rapportées pour d'autres espèces néotropicales. Par contre, le patron d'interactions sociales semble différer des théories générales en ce sens que les mâles sont apparus plus sociables que les femelles. Cependant, étant donné la faible fréquence des interactions sociales

chez les hurleurs, et l'ambiguïté d'interprétation des résultats, des études complémentaires seraient souhaitables à l'éclaircissement du phénomène. Ces études devraient utiliser une méthode d'échantillonnage différente (par ex. : échantillonnage d'événement ou « event sampling ») afin de prendre en compte la totalité des interactions observées et leur durée, ainsi que des animaux marqués afin de permettre une reconnaissance individuelle des sujets.

BIBLIOGRAPHIE

- ALTMANN J. (1974). — Observational study of behavior : sampling methods. *Behaviour*, **69** : 227-267.
- BALDWIN J.D. and J.I. BALDWIN (1976). — Vocalization of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Southwestern Panama. *Folia Primatologica*, **26** : 81-108.
- BICCA-MARQUES J.C. and C. CALEGARO-MARQUES (1994). — Activity budget and diet of *Alouatta caraya* : age-sex analysis. *Folia primatologica*, **63** : 216-220.
- BOINSKI S. (1988). — Sex differences in the foraging behavior of squirrel monkeys in a seasonal environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **23** : 177-186.
- CHIVERS D.J. (1969). — On the daily behaviour and spacing of howling monkey group. *Folia primatologica*, **10** : 48-102.
- CLARKE M.R. (1990). — Behavioral development and socialization of infants in a free-ranging group of howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *Folia primatologica*, **54** : 1-15.
- CROCKETT C.M. and J.F. EISENBERG (1987). — Howlers : variations in group size and demography. 54-68 in Smuts B.B., D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham, and T.T. Struhsaker (Eds) : *Primate Societies*. University of Chicago Press, Chicago.
- GLANDER K.E. (1978). — Howling monkey feeding behavior and plant secondary compounds : a study of strategies. 561-574 in Montgomery G.C. (Ed.) : *the ecology of arboreal folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- EMMONS L.H. and F. FEER (1990). — *Neotropical Rainforest Mammals : a Field Guide*. University of Chicago Press, Chicago.
- ESTRADA A. (1984). — Resource use by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *International Journal of Primatology*, **5** (2) : 105-131.
- FORD S.M. and L.C. DAVIS (1992). — Systematics and body size : implications for feeding adaptations in New World Monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, **88** : 415-468.
- FRAGASZY D.M. (1990). — Sex and age differences in the organization of behavior in wedge-capped capuchins, *Cebus olivaceus*. *Behavioral Ecology*, **1** (1) : 81-94.
- FROELICH J.W., R.W. THORINGTON and J.S. OTIS (1981). — The demography of howler monkeys (*Alouatta palliata*) on Barro Colorado Island, Panama. *International Journal of Primatology*, **2** (3) : 207-237.
- GALDIKAS B. (1979). — Orangutan adaptation at Tanjung Puting Reserve : mating and ecology. 195-223 in Hamburg D.A. and E.R. McCown (Eds) : *the Great Apes*. Benjamin Cummings Pub. Co, Menlo Park.
- GARBER P.A., J.D. PRUETZ, A.C. LAVALLEE and S.G. LAVALLEE (1999). — A preliminary study of mantled howling monkey (*Alouatta palliata*) ecology and conservation on Isla de Ometepe, Nicaragua. *Neotropical Primates*, **7** (4) : 113-117.

- GLANDER K.E. (1992). — Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *International Journal of Primatology*, **13** (4) : 415-436.
- GRAND T.I. (1972). — A mechanical interpretation of terminal branch feeding. *J. Mammal.*, **53** : 198-201.
- HELTNE P.G., D.C. TURNER and N.J. Jr SCOTT (1976). — Comparison of the census data on *Alouatta palliata* from Costa Rica and Panama. 10-19 in Thorington R.W. and P.G. Jr Heltne (Eds) : *Neotropical Primates : field studies and conservation*. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- JOUVENTIN P. (1975). — Observations sur la socio-écologie du mandrill. *Terre et vie*, **29** : 493-532.
- KINZEY W.G. and E.P. CUNNINGHAM (1994). — Variability in platyrrhine social organisation. *American Journal of Primatology*, **34** : 185-198.
- LEIGHTON M and D.R. LEIGHTON (1982). — The relationship of size of feeding aggregate to size of food patch : howler monkeys (*Alouatta palliata*) feeding in *Trichilia cipo* fruit trees on Barro Colorado Island. *Biotropica*, **14** : 81-90.
- MCGREW W.C. (1979). — Evolutionary implications of sex differences in chimpanzee predation and tool use. 441-463 in Hamburg D.A. and E.R. McCown (Eds) : *the Great Apes : perspectives on human evolution*. Menlo Park : Benjamin Cummings Pub. Co.
- MILTON K. (1980). — *The foraging strategy of howler monkeys : a study in primate economics*. Columbia university press, New York.
- MILTON K. (1982). — Dietary quality and demographic regulation in a howler monkey population. 273-289 in Leigh E.G. Jr, A.S. Rand, and D.M. Windsor (Eds) : *the ecology of a tropical forest : seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- MITTERMEIER R.A. (1973). — Group activity and population dynamics of the howler monkey on Barro Colorado Island. *Primate*, **14** : 1-19.
- PERES C.A. (1997). — Effects of habitat quality and hunting pressure on arboreal folivore densities in neotropical forests : a case study of howler monkeys (*Alouatta* spp.). *Folia primatologica*, **68** : 199-222.
- ROBINSON J.G. and C.H. JANSON (1987). — Capuchins, squirrel monkeys, and atelines : socioecological convergence with old world primates. 69-82 in Smuts B.B., D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham, and T.T. Struhsaker (Eds) : *Primate Societies*. University of Chicago Press, Chicago.
- ROSE L.M. (1994). — Sex differences in diet and foraging behavior in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology*, **15** (1) : 95-114.
- ROSENBERGER A.L. (1992). — Evolution of New World monkeys. In Jones S., R. Martin, and D. Pilbeam (Ed.) : *the Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- ROWE N. (1996). — *The Pictorial Guide to the Living Primates*. Pogonias Press, East Hampton, New York.
- SCHÖN M.A. (1971). — The anatomy of the resonating mechanism in the howling monkeys. *Folia primatologica*, **15** : 117-132.
- SEKULIC R. (1981). — The significance of howling in the red howler monkey (*Alouatta seniculus*). Ph.D diss. University of Maryland, College Park.
- SMITH C.C. (1977). — Feeding behavior and social organization in howling monkeys. 97-126 in Clutton-Brock T.H. (Ed.) : *Primate Ecology : studies of feeding and ranging behavior in lemurs, monkeys, and apes*. London Academic Press.
- SMUTS B.B., D.L. CHENEY, R.M. SEYFARTH, R.W. WRANGHAM and T.T. STRUHSAKER (1987). — *Primate Societies*. The university of Chicago Press, Chicago and London.

ANNEXE

Classification des singes du Nouveau Monde (ROSENBERGER, 1992)

