



**HAL**  
open science

# Étude de l'influence des facteurs attentionnels sur les performances cognitives des singes vervets en milieu naturel

Alice Beaud

► **To cite this version:**

Alice Beaud. Étude de l'influence des facteurs attentionnels sur les performances cognitives des singes vervets en milieu naturel. Médecine vétérinaire et santé animale. 2022. dumas-03970758

**HAL Id: dumas-03970758**

**<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-03970758v1>**

Submitted on 2 Feb 2023

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Année 2022

**ÉTUDE DE L'INFLUENCE DES FACTEURS  
ATTENTIONNELS SUR LES PERFORMANCES COGNITIVES  
DES SINGES VERVETS EN MILIEU NATUREL**

**THÈSE**

pour obtenir le diplôme d'État de  
**DOCTEUR VÉTÉRINAIRE**  
présentée et soutenue publiquement devant  
la Faculté de Médecine de Créteil (UPEC)  
le 18 juillet 2022

par

**Alice, Gabrielle BEAUD**

sous la direction de  
**Caroline GILBERT**

**JURY**

<b>Président du jury :</b>	<b>M. Laurent TIRET</b>	Professeur à l'EnvA
<b>Directrice de thèse :</b>	<b>Mme Caroline GILBERT</b>	Professeur à l'EnvA
<b>Examinatrice :</b>	<b>Mme Fanny PILOT-STORCK</b>	Professeur à l'EnvA



## Liste des enseignants intervenant dans l'encadrement des thèses de Doctorat vétérinaire



Version du 8 février 2022

### Liste des Professeurs et Maîtres de conférences titulaires de l'HDR

M	Adjou	Karim	Professeur	DPASP
M	Audigié	Fabrice	Professeur	DEPEC
M	Bellier	Sylvain	Professeur	DSBP
M	Blaga	Radu	Maître de conférences HDR	DPASP
M	Blot	Stephane	Professeur	DEPEC
M	Boulouis	Henri-Jean	Professeur émérite	DSBP
Mme	Chahory	Sabine	Professeur	DEPEC
M	Chateau	Henry	Professeur	DSBP
Mme	Chetboul	Valerie	Professeur	DEPEC
Mme	Crevier-Denoix	Nathalie	Professeur	DSBP
M	Degueurce	Christophe	Professeur	DSBP
M	Denoix	Jean-Marie	Professeur	DEPEC
M	Desquilbet	Loïc	Professeur	DSBP
Mme	Dufour	Barbara	Professeur émérite	DPASP
M	Eloit	Marc	Professeur	DSBP
M	Fayolle	Pascal	Professeur émérite	DEPEC
M	Fédérighi	Michel	Professeur	DPASP
M	Fontbonne	Alain	Professeur	DEPEC
Mme	Gilbert	Caroline	Professeur	DSBP
M	Grandjean	Dominique	Professeur	DEPEC
Mme	Grimard-Ballif	Bénédicte	Professeur	DPASP
Mme	Haddad-Hoang Xuan	Nadia	Professeur	DPASP
M	Jouvion	Gregory	Professeur	DSBP
M	Kohlhauer	Matthias	Maître de conférences HDR	DSBP
Mme	Le Poder	Sophie	Professeur	DSBP
M	Manassero	Mathieu	Professeur	DEPEC
Mme	Maurey-Guénec	Christelle	Maître de conférences HDR	DEPEC
M	Millemann	Yves	Professeur	DPASP
M	Perrot	Sébastien	Maître de conférences HDR	DSBP
Mme	Pilot-Storck	Fanny	Professeur	DSBP
M	Ponter	Andrew	Professeur	DPASP
Mme	Rivière	Julie	Maître de conférences HDR	DPASP
Mme	Robert	Céline	Professeur	DSBP
M	Tiret	Laurent	Professeur	DSBP
M	Tissier	Renaud	Professeur	DSBP
M	Verwaerde	Patrick	Professeur	DEPEC
Mme	Viateau	Véronique	Professeur	DEPEC

### Liste des Maîtres de conférences et Ingénieurs de recherche DMV

M	Arné	Pascal	Maître de conférences	DPASP
Mme	Barassin	Isabelle	Maître de conférences	DPASP
Mme	Benckroun	Ghita	Maître de conférences	DEPEC
Mme	Bertoni	Lelia	Maître de conférences	DEPEC
M	Bolnot	Francois	Maître de conférences	DPASP
Mme	Canonne-Guibert	Morgane	Maître de conférences	DEPEC
Mme	Chevallier	Lucie	Maître de conférences	DSBP
Mme	Cochet-Faivre	Noëlle	Maître de conférences	DEPEC
Mme	Constant	Fabienne	Maître de conférences	DPASP
Mme	Cordonnier-Lefort	Nathalie	Maître de conférences	DSBP
Mme	Crepeaux	Guillemette	Maître de conférences	DSBP
Mme	De Paula Reis	Alline	Maître de conférences	DPASP
Mme	Decambon	Adeline	Maître de conférences	DEPEC
M	Delsart	Maxime	Maître de conférences associé	DPASP
M	Desbois	Christophe	Maître de conférences	DEPEC
M	Deshuillers	Pierre	Maître de conférences	DSBP
M	Gauthier	Michel	Maître de conférences associé	DPASP
Mme	Guétin-Poirier	Valentine	Maître de conférences	DPASP
Mme	Jacquet	Sandrine	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
Mme	Lagrée	Anne-Claire	Maître de conférences	DSBP
Mme	Le Roux	Delphine	Maître de conférences	DSBP
Mme	Legrand	Chantal	Maître de conférences associé	DSBP
Mme	Marignac	Genevieve	Maître de conférences	DSBP
M	Mauffré	Vincent	Maître de conférences	DPASP
Mme	Mimet	Narjès	Maître de conférences	DPASP
Mme	Mespouhès-Rivière	Céline	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
M	Mortier	Jérémy	Maître de conférences associé	DEPEC
M	Nudelmann	Nicolas	Maître de conférences	DEPEC
M	Pignon	Charly	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
M	Polack	Bruno	Maître de conférences	DSBP
Mme	Ravary-Plumioën	Bérangère	Maître de conférences	DPASP
M	Reyes-Gomez	Edouard	Maître de conférences	DSBP
Mme	Risco-Castillo	Véronica	Maître de conférences	DSBP
Mme	Rose	Hélène	Maître de conférences associé	DSBP



# Remerciements

**Au Président du Jury de cette thèse, Laurent TIRET, Professeur à l'EnvA,**

Que je remercie de m'avoir fait l'honneur de faire partie du jury et de le présider.

**A Mme Caroline GILBERT, Professeur à l'EnvA,**

Pour les corrections et conseils avisés qui m'ont permis d'achever ce manuscrit. Je vous remercie de votre enthousiasme à avoir été ma directrice de thèse.

**A Mme Fanny PILOT-STORCK, Professeur à l'EnvA,**

Pour l'aide précieuse dans l'achèvement de ce manuscrit et les corrections apportées. Je vous remercie pour l'intérêt porté à mon sujet.

**Aux institutions qui m'ont permis de réaliser ce projet,**

Je remercie l'Ecole Vétérinaire Nationale d'Alfort, l'Ecole Normale Supérieure de Paris-Saclay et le Master de Sciences Cognitives de l'Université de Paris, de l'Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales et de l'Ecole Normale Supérieure de Paris de m'avoir permis de réaliser mon stage de Master 2 à l'étranger.

Je remercie l'Inkawu Vervet Project, le Professeur Erica Van de Waal de l'Université de Lausanne et la doctorante Tecla Mohr de l'Université de Lausanne, de m'avoir encadrée tout au long de ce projet.

**A mes proches,**

Je remercie chaleureusement mes parents, mes petites sœurs, mon compagnon et mes grands-parents, de m'avoir soutenue tout au long de mes études et surtout lors de ce projet difficile à mener et sans qui ce manuscrit n'aurait jamais pu être achevé.



# Table des matières

---

<b>Liste des figures</b> .....	<b>3</b>
<b>Liste des tableaux</b> .....	<b>5</b>
<b>Liste des abréviations</b> .....	<b>7</b>
<b>Liste des annexes</b> .....	<b>7</b>
<b>Introduction</b> .....	<b>9</b>
<b>Première partie : Bibliographie</b> .....	<b>13</b>
1. Caractéristiques biologiques et physiologiques du singe vervet .....	13
A. Taxonomie .....	13
B. Distribution et habitat .....	15
C. Caractéristiques physiques .....	17
D. Organisation sociale et comportement .....	21
E. Régime alimentaire .....	22
F. Reproduction et développement .....	23
2. Capacités cognitives chez les animaux .....	24
A. Diversité des études en cognition animale .....	24
B. Historique de l'automatisation des tests cognitifs .....	27
C. Avantages et inconvénients respectifs des études cognitives en captivité ou en milieu naturel .....	29
D. Les facteurs pouvant influencer les résultats de performances à une tâche cognitive .....	30
a. Les facteurs externes .....	30
b. Les facteurs internes .....	31
3. Les études en cognition chez le singe vervet .....	34
A. Une espèce modèle intéressante .....	34
B. Etudes sur la communication vocale .....	34
C. Etudes de cognition sociale chez les vervets .....	36
a. Toilettage et cohésion sociale .....	36
b. Apprentissage social .....	38
<b>Deuxième partie : Présentation de la structure et du site de recherche</b> .....	<b>41</b>
1. Présentation du site d'étude : Mawana Game Reserve .....	42
A. Localisation .....	42
B. Paysage et flore .....	42
C. Faune .....	44
2. Organisation et suivi des groupes de singes vervets : le travail de terrain .....	45
A. Distribution des groupes de vervets suivis .....	45
B. Organisation du suivi des groupes .....	48
<b>Troisième partie : Etude expérimentale</b> .....	<b>53</b>
1. Introduction .....	53
3. Methods .....	55
A. Study site and subjects .....	55
B. Experimental procedure .....	56
a. Material and procedure .....	56
b. Cognitive task .....	58
c. Video analysis .....	58
d. Statistical analyses .....	60
4. Results .....	61
a. Effect of the age, sex and group on touch result .....	61
b. Effect of attention on touch results .....	62
c. Distribution of the body part used .....	63



d. Time interacting and performance .....	64
5. Discussion.....	67
<b>Conclusion.....</b>	<b>71</b>
<b>Liste des références bibliographiques .....</b>	<b>73</b>
<b>Annexes .....</b>	<b>89</b>

# Liste des figures

---

Figure 1 : Arbre phylogénétique des primates (adapté de Mertz <i>et al.</i> , 2019) .....	13
Figure 2 : Six espèces majeures du genre <i>Chlorocebus</i> .....	14
Figure 3 : Zones géographiques de distribution des populations de singe vervet ( <i>Chlorocebus pygerythrus</i> ) (d'après Kingdon et Happold, 2013) .....	15
Figure 4 : Milieux de vie des singes vervets .....	16
Figure 5 : Singe vervet nouveau-né d'un des groupes suivis par Inkawu Vervet Project (source : Henshall, 2021b).....	17
Figure 6 : Une femelle vervet (à gauche) et d'un mâle vervet (à droite) .....	18
Figure 7 : Dimorphisme sexuel chez les singes vervets .....	19
Figure 8 : Exemples d'identifications morphologiques de trois singes vervets suivis par Inkawu Vervet Project .....	20
Figure 9 : Singes vervets au réveil, dans leur lieu de coucher .....	22
Figure 10 : Singe vervet suivi par Inkawu Vervet Project se nourrissant de baies d'Ivoires roses ( <i>Berchemia zeyheri</i> ) (source : Alice Beaud).....	22
Figure 11 : Observation rare d'un singe vervet mangeant un caméléon (source : Alice Beaud).....	23
Figure 12 : Illustration de deux exemples de tâches cognitives .....	25
Figure 13 : Dispositif expérimental automatisé avec écrans tactiles en accès libre par les individus .....	28
Figure 14 : Toilettage sociale entre singes vervets suivis par Inkawu Vervet Project (source : Alice Beaud) .....	37
Figure 15 : Localisation de la réserve de Mawana .....	42
Figure 16 : Vue satellite de la réserve de Mawana (échelle 1 : 21 500, source : Google, INEGI, 2022c).....	43
Figure 17 : Paysage de la réserve de Mawana .....	43
Figure 18 : Un impala ( <i>Aepyceros melampus</i> , source : Alice Beaud).....	44
Figure 19 : Territoire du groupe Kubu et femelle vervet traversant la rivière .....	46
Figure 20 : Interaction des singes vervets avec d'autres espèces .....	47
Figure 21 : Exemple de dessin permettant de s'orienter dans la réserve de Mawana .....	48

<b>Figure 22 : Matériel utilisé pour localiser les groupes de singes vervets suivis .....</b>	<b>49</b>
<b>Figure 23 : Une assistante de recherche collectant des données à l'aide d'une tablette (source : Alice Beaud).....</b>	<b>50</b>
<b>Figure 24: Schema of the experimental procedure .....</b>	<b>56</b>
<b>Figure 25 : Pictures of the experimental procedure.....</b>	<b>57</b>
<b>Figure 26: Percentage of touches correct and incorrect in function of the age. ....</b>	<b>62</b>
<b>Figure 27: Percentage of touches correct and incorrect in function of the head orientation</b>	<b>63</b>
<b>Figure 28: Percentage of body part used among the total number of correct touches and incorrect touches. ....</b>	<b>64</b>
<b>Figure 29: Comparison of the progression of the number of touches, the number of correct touches, the time looking and the time interacting over session. ....</b>	<b>65</b>
<b>Figure 30: Total performance in function of total time interacting .....</b>	<b>66</b>

# Liste des tableaux

---

<b>Tableau 1 : Poids et taille moyens d'un singe vervet mâle et femelle (d'après Isbell et Enstam Jaffe, 2013).....</b>	<b>18</b>
<b>Table 2 : Group composition of Baie Dankie and Kubu vervet monkey groups in February 2021 at the start of data collection. ....</b>	<b>55</b>
<b>Table 3: Ethogram of behaviours analysed by video coding with the software BORIS .....</b>	<b>59</b>



# Liste des abréviations

---

IVP : Inkawu Vervet Project

# Liste des annexes

---

Annexe 1: Comparison of the progression of the number of correct touches over sessions between individuals.

Annexe 2 : Comparison of the progression of the number total of touches over sessions between individuals.

Annexe 3: Comparison of the progression of the time spent looking at the screen over sessions between individuals.

Annexe 4: Comparison of the progression of the time spent interacting with the screen over sessions between individuals.



# Introduction

---

La cognition se définit comme l'ensemble des processus par lesquels les animaux collectent, retiennent et utilisent les informations de leur environnement (Shettleworth, 2010). Les fonctions cognitives ont évolué et évoluent en continu de façon différentielle selon les espèces et leurs contraintes environnementales spécifiques. Elles jouent un rôle majeur dans la flexibilité des comportements et leurs adaptations face à un environnement changeant (Dukas, 2004). La compréhension de l'espèce humaine et des fonctions cognitives qui la rendent unique par rapport aux autres espèces animales est au centre de la recherche en sciences cognitives (Anderson, 1991 ; Burkart *et al.*, 2017, 2009 ; Kinzler et Spelke, 2007 ; Tomasello, 1999). Mais comprendre l'origine de certaines de nos plus fondamentales facultés cognitives, comme le langage, demande d'étudier la diversité des fonctions cognitives des animaux non-humains. Comprendre l'histoire évolutive de traits cognitifs implique en effet de comparer les performances cognitives d'espèces issues de différents taxons (Dukas, 2004 ; Martins et Hansen, 1997). Ainsi, l'étude de la cognition chez les primates non-humains permet de comprendre quelles fonctions cognitives sont partagées parmi plusieurs espèces de primates, et lesquelles en revanche, seraient uniques à l'espèce humaine (Griffin et Guez, 2014 ; Premack et Woodruff, 1978 ; Rodrigues *et al.*, 2021 ; Rosati *et al.*, 2010).

L'étude de la cognition chez les primates a donc une importance scientifique mais également une importance écologique. La plupart des espèces de primates non-humains (ci-après primates) sont méconnues scientifiquement. En effet, les études de primatologie ne concernent que la moitié des espèces de primates (étude de seulement 240 espèces sur les 504 reconnues), et la majorité des études se concentrent sur dix espèces parmi les chimpanzés (*Pan spp.*), les macaques (*Macaca spp.*), les singes hurleurs (*Alouatta spp.*), les capucins (*Cebus spp.* / *Sapajus spp.*), et les gorilles (*Gorilla gorilla spp.*) (Bezanson et McNamara, 2019). D'une part, la recherche en biologie et en cognition sur une grande diversité de primates est cruciale pour comprendre la dynamique écologique d'une région. L'étude d'espèces de primates abondantes, comme le singe vervet (*Chlorocebus pygerythrus*), peut aider à une meilleure gestion des populations en zone protégée mais aussi à favoriser une meilleure cohabitation avec l'espèce humaine. Par ailleurs, augmenter la diversité des espèces de primates étudiés peut servir à la protection de ces espèces. En effet, 30 % des espèces de primates sont en danger critique d'extinction (International Union for Conservation of Nature, 2021) et peu de ces espèces font l'objet d'études dans le domaine de la conservation (Bezanson et McNamara, 2019).

Cette thèse vétérinaire est consacrée à l'étude des capacités cognitives du singe vervet (*Chlorocebus pygerythrus*) en milieu sauvage, à l'aide d'une tâche présentée sur un écran tactile. Le singe vervet est un primate du genre *Chlorocebus* qui vit en groupes sociaux organisés par une hiérarchie linéaire entre mâles et femelles (Cheney et Seyfarth, 1990). Plusieurs études sur les singes vervets ont déjà contribué à comprendre l'évolution de la cognition. Ils ont été bien étudiés pour leur communication vocale à l'approche de prédateurs (Cheney et Seyfarth, 1980 ; Struhsaker, 1967a). Les singes vervets possèdent un système social complexe où l'épouillage est échangé contre la tolérance sociale (Borgeaud *et al.*, 2017 ; Borgeaud et Bshary, 2015). Il a été démontré qu'ils présentent une capacité d'apprentissage social par imitation (van de Waal et Whiten, 2012) et par conformité (van de Waal *et al.*, 2013 ; Whiten et van de Waal, 2016). Mais peu d'études (Kumpan *et al.*, 2020) ont réellement examiné la flexibilité cognitive dans un



paradigme d'apprentissage associatif chez les singes vervets dans des conditions écologiquement valides. Le but de mon projet était de participer à la compréhension du comportement et de la cognition de cette espèce en utilisant une méthode innovante : l'utilisation d'un écran tactile portatif dans la nature.

Ce projet, en clôturant ma formation vétérinaire, m'ouvrait la voie à la recherche en cognition animale. L'importance vétérinaire de ce sujet résidait dans le fait qu'il contribuait non seulement à accroître les connaissances sur les capacités cognitives d'une espèce de primate non-humain, mais aussi qu'il complète la vision vétérinaire sur le monde animal. Le vétérinaire dans son activité majoritaire a pour rôle de soigner et de gérer les populations d'animaux domestiques ou sauvages en captivité. Cependant, il est important de ne négliger aucune population animale, y compris celles vivant en milieu naturel. Ce projet m'a donné l'opportunité de travailler avec des singes vervets, habitués à l'homme mais vivant dans leur milieu naturel, dans la réserve de Mawana, en Afrique du Sud, Kwazulu Natal. Il m'a offert des perspectives différentes sur le mode de vie et les besoins des espèces animales non domestiques.

Cette étude s'inscrivait au sein de la thèse de la doctorante Tecla Mohr de l'Université de Lausanne, qui m'a supervisée durant mon stage de M2 (Master en Sciences Cognitives de l'Université de Paris, Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales et Ecole Normale Supérieure) en Afrique du Sud. L'objectif de son projet était d'étudier à terme la reconnaissance sociale des individus. Deux photos de visage de singe, l'une provenant d'un individu familier, l'autre appartenant à un individu inconnu, seraient présentées sur un écran tactile à l'individu testé. Une fois qu'il aurait appris à associer la photo du visage familier avec l'obtention d'une récompense, il serait possible de tester des visages de plusieurs individus et d'évaluer sa capacité de reconnaissance sociale. En 2018, Tecla Mohr a réalisé une étude pilote visant à valider l'utilisation d'un écran tactile portatif comme méthode de mesure de la performance cognitive dans la nature. Deux groupes de singes vervets vivant en milieu sauvage ont été habitués et entraînés à toucher l'écran tactile grâce à une tâche d'apprentissage par association d'un stimulus (un carré bleu) à une récompense (grain de maïs). Les résultats ont montré que les individus étaient capables d'apprendre une tâche par association sur l'écran tactile. Cependant, afin de valider ces résultats et notamment de pouvoir comparer les performances cognitives des individus, il était nécessaire de contrôler l'effet de plusieurs facteurs de confusion non maîtrisables par le protocole expérimental dans la nature. En effet, le dispositif d'écran tactile apporté sur le lieu de repos des singes, ne permettait pas d'isoler ni de choisir les individus qui participaient à la tâche. Les individus venaient sur la base du volontariat et pouvaient être dérangés par les autres congénères présents autour. Or, l'apprentissage social qui n'est pas contrôlé, est un facteur qui peut influencer la performance (van de Waal *et al.*, 2015). D'autres facteurs importants, comme l'attention ou le temps passé à proximité du dispositif pourraient également modifier la performance des individus (Cauchard *et al.*, 2013 ; Schubiger *et al.*, 2015).

Dans cette étude, nous cherchions donc à étudier certains facteurs qui pouvaient influencer la performance d'une tâche d'apprentissage par association, lors de la phase d'entraînement au dispositif d'écran tactile portatif présenté chez deux groupes de singes vervets vivant en liberté. L'objectif de mon travail était d'évaluer l'impact de l'attention, du temps passé à interagir avec le dispositif, de la partie du corps utilisée pour toucher l'écran, de l'âge, du sexe et du groupe des individus sur leurs performances cognitives à la tâche présentée. J'ai mené ce projet au sein de l'organisation Inkawu Vervet Project (IVP) co-dirigée par l'Université de Lausanne. Au cours de ce projet, j'ai pu conduire la majorité des expériences sur le terrain et analyser l'ensemble des vidéos des expériences permettant la mesure de l'attention et du temps d'interaction avec l'écran tactile.

Une première partie bibliographique sera dédiée à la présentation des recherches effectuées sur les performances en cognition animale et à la biologie du singe vervet. Dans une deuxième partie, je présenterai le site de recherche et l'organisation du travail de terrain. La dernière partie exposera les hypothèses de travail ainsi que l'étude expérimentale réalisée. Cette dernière partie regroupe une majorité du contenu du rapport écrit dans le cadre de mon stage de Master 2 du Master en Sciences Cognitives de l'Université de Paris, Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales et Ecole Normale Supérieure. Elle sera donc en anglais étant donné que mes superviseurs parlaient anglais et que j'ai pu interagir en anglais tout au long de mon stage.



# Première partie : Bibliographie

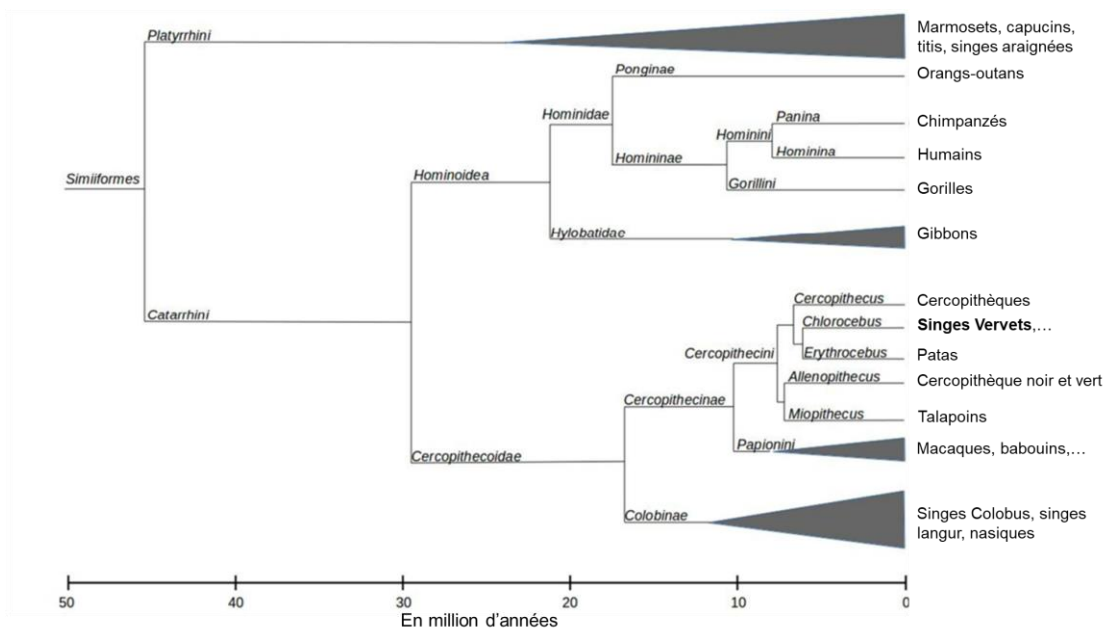
L'espèce étudiée au cours de ce projet est le singe vervet (*Chlorocebus pygerythrus*) dans son milieu naturel, en Afrique du Sud. Dans une première partie, nous détaillerons les caractéristiques biologiques et physiologiques de cette espèce. Dans une deuxième partie, nous proposerons une synthèse des différentes études testant les performances cognitives chez différentes espèces d'animaux, notamment en milieu naturel, qui ont amené à l'élaboration de ce projet. Enfin dans une troisième partie, nous présenterons quelles études en cognition ont déjà été menées chez le singe vervet et leur importance dans le domaine de la cognition animale.

## 1. Caractéristiques biologiques et physiologiques du singe vervet

### A. Taxonomie

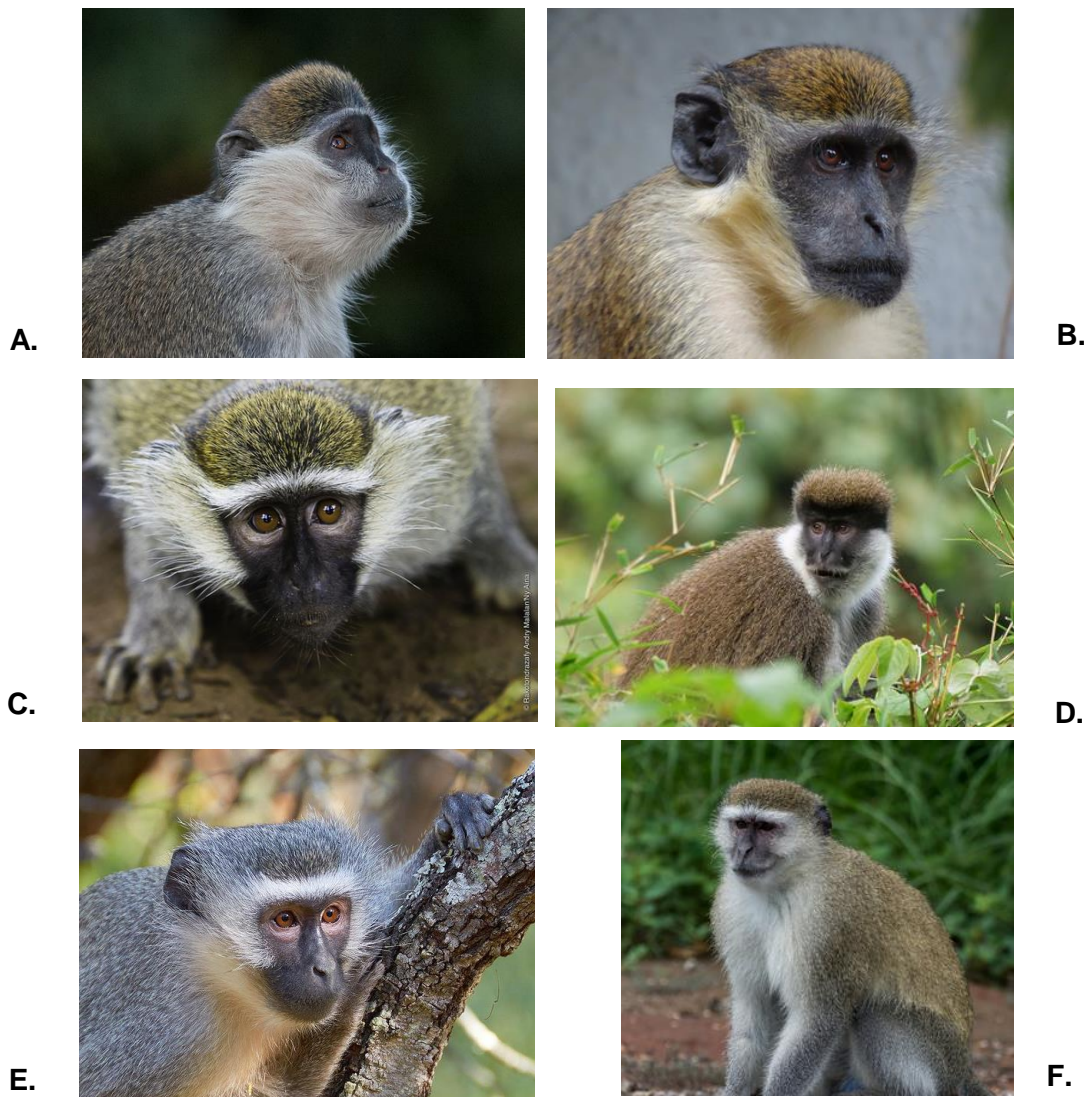
Le singe vervet (*Chlorocebus pygerythrus*) est une espèce qui appartient à l'ordre des Primates. Il est regroupé parmi les singes de l'Ancien Monde selon l'appellation traditionnelle (Thorington *et al.*, 1970) et aujourd'hui connu comme étant le micro-ordre *Catarrhini* (Figure 1). Il appartient au genre *Chlorocebus* aussi appelé *Cercopithecus aethiops* (Grubb, 2006).

Figure 1 : Arbre phylogénétique des primates (adapté de Mertz *et al.*, 2019)



Ce genre regroupe six espèces majeures (Figure 2) connues sous les noms de Grivet (*Chlorocebus aethiops*), Vervet Tantale (*Chlorocebus tantalus*), Singe Vert (*Chlorocebus sabaeus*), Vervet (*Chlorocebus pygerythrus*), Vervet Malbrouck (*Chlorocebus cynosuros*) et Cercopithèque du Balé (*Chlorocebus djamdjamensis*) (Isbell et Enstam Jaffe, 2013). Ces six espèces ont autrefois été confondues car elles sont toutes présentes en Afrique sub-saharienne et sont très proches par leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques (Isbell et Enstam Jaffe, 2013).

**Figure 2 : Six espèces majeures du genre *Chlorocebus***



**Légende :** A. *Chlorocebus aethiops* (de Jong et Butynski, 2018) ; B. *Chlorocebus sabaeus* (De Bear, 2016) ; C. *Chlorocebus tantalus* (Rakoto, s. d.) ; D. *Chlorocebus djamdjamensis* (Borrow, 2019) ; E. *Chlorocebus pygerythrus* (Henshall, 2021a) ; F. *Chlorocebus cynosuros* (Ferreira, 2018).

Il existe cinq sous-espèces de singes vervets *Chlorocebus pygerythrus* dont les caractéristiques morphologiques et la répartition géographique varient légèrement (Isbell et Enstam Jaffe, 2013).

La sous-espèce de singe vervet *Chlorocebus pygerythrus pygerythrus* est celle étudiée dans ce projet.

## B. Distribution et habitat

Le singe vervet est une espèce endémique de l'Est et du Sud du continent africain (Figure 3) (Struhsaker, 1967a). C'est une espèce abondante et répandue voire même considérée comme nuisible en Afrique du Sud où ils ont l'habitude de voler de la nourriture et saccager les cultures (Baldellou et Peter Henzi, 1992 ; Isbell et Enstam Jaffe, 2013). Elle est cependant sujette à une extinction au niveau locale dans certaines régions d'Afrique (Isbell et Enstam Jaffe, 2013).

**Figure 3 : Zones géographiques de distribution des populations de singe vervet (*Chlorocebus pygerythrus*) (d'après Kingdon et Happold, 2013)**



**Légende :** Représentation cartographique du continent africain avec en rouge les zones de distribution de l'espèce de singe vervet (*Chlorocebus pygerythrus*).

La sous espèce *Chlorocebus pygerythrus pygerythrus* est plus précisément présente au Botswana, au Zimbabwe, au Mozambique et en Afrique du Sud (Figure 3) (Isbell et Enstam Jaffe, 2013). Les singes vervets n'interagissent normalement pas avec d'autres espèces de primates bien qu'ils puissent vivre à proximité des babouins (*Papio spp.*), de singe de Sykes (*Cercopithecus mitis*) et de Galago ou *Bushbaby* (*Galago senegalensis*) (Isbell et Enstam Jaffe, 2013). Des cas d'interactions inter-espèces sont néanmoins possibles et ont été rapportées avec les babouins jaunes (Struhsaker, 1967b) ainsi qu'avec les singes de Sykes par exemple (communication personnelle : Tamsyn Henshall, 2021).



Les singes vervets vivent majoritairement dans la savane et les forêts ouvertes, où la végétation qui prédomine sont les Acacias (Figure 4) (Baldellou et Peter Henzi, 1992 ; Isbell et Enstam Jaffe, 2013). Leur habitat se situe généralement près d'un cours d'eau ou d'une rivière où l'accès aux ressources en eaux et à la végétation est facile (Isbell et Enstam Jaffe, 2013). Les singes vervets peuvent également s'adapter facilement aux zones perturbées par l'Homme et vivre en milieu urbain (Figure 4) (Saj *et al.*, 1999, 2001).

**Figure 4 : Milieux de vie des singes vervets**



**Légende :** Les deux photographies en haut représentent des singes vervets dans leur habitat naturel (photo de gauche : Shannon, 2021 ; photo de droite : Alice Beaud) et les deux photographies du bas représentent des singes vervets vivant en milieu urbain (photo de gauche : Turkuvaz, 2022, photo de droite : Ritchie, 2017).

### C. Caractéristiques physiques

Les singes vervets sont des primates de taille moyenne à longue queue qui se déplacent sur le sol ou dans les arbres. Leur pelage dorsal et recouvrant la partie externe des membres est majoritairement gris avec des reflets allant de l'argenté au brun. Leur pelage ventral et recouvrant la partie interne des membres est blanc. Leur visage est noir avec de la fourrure et des moustaches blanches formant un anneau autour du visage. Leurs yeux et leurs oreilles sont noirs. Leurs pieds et mains sont noirs (Isbell et Enstam Jaffe, 2013). Les nouveau-nés naissent avec le visage et les oreilles roses ainsi qu'un pelage noir foncé (Figure 5). A l'âge de six mois, les petits présentent une coloration du pelage et du visage identique aux adultes (Struhsaker, 1967b).

**Figure 5 : Singe vervet nouveau-né d'un des groupes suivis par Inkawu Vervet Project (source : Henshall, 2021b)**





Les mâles sont plus gros et plus grands que les femelles. Leurs dimensions sont présentées dans le Tableau 1.

**Tableau 1 : Poids et taille moyens d'un singe vervet mâle et femelle (d'après Isbell et Enstam Jaffe, 2013)**

<b>Dimensions</b>	<b>Mâle adulte</b>	<b>Femelle adulte</b>
<b>Poids</b>	3,9 - 8,0 kg	3,4 - 5,3 kg
<b>Longueur du corps de la tête à la base de la queue</b>	490 mm	446 mm
<b>Longueur de la queue</b>	600 - 750 mm	485 - 653 mm

Outre leur musculature et leur taille plus importantes que celle des femelles, les mâles ont les mêmes caractéristiques morphologiques que les femelles, avec un pelage légèrement plus clairsemé (Figure 6) (Isbell et Enstam Jaffe, 2013).

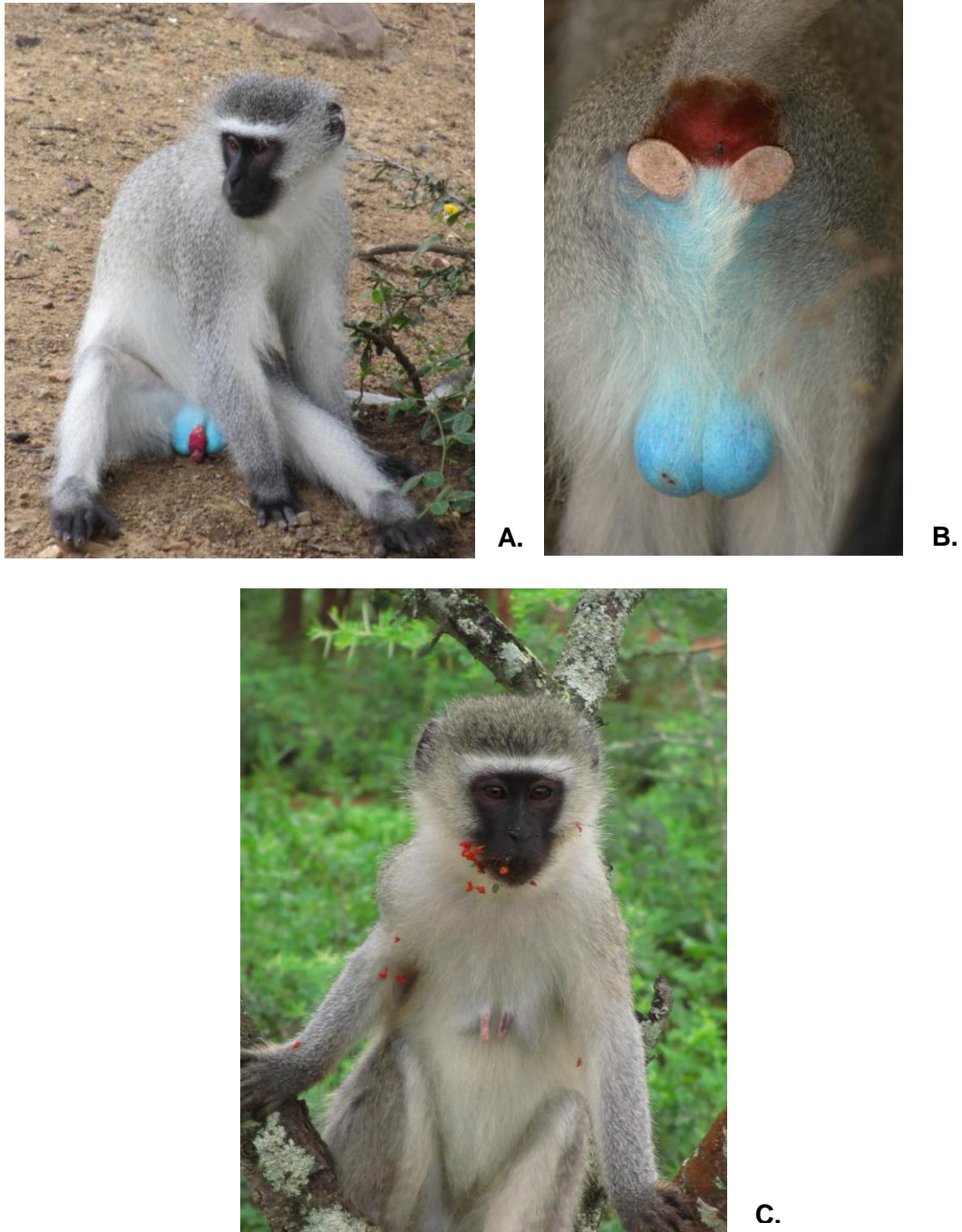
**Figure 6 : Une femelle vervet (à gauche) et d'un mâle vervet (à droite)**



**Légende :** Photographies de deux singes vervets suivis par Inkawu Vervet Project illustrant la différence de pelage entre une femelle sur la photo de gauche et un mâle sur la photo de droite (source : Alice Beaud).

Les mâles se distinguent néanmoins des femelles par leurs testicules apparents de couleur bleue vive et leur zone périnéale et génitale rouge vif (Figure 7A et 7B). Les femelles présentent une vulve bleue et des tétons plus apparents (Figure 7C) que les mâles surtout en période de lactation (Isbell et Enstam Jaffe, 2013).

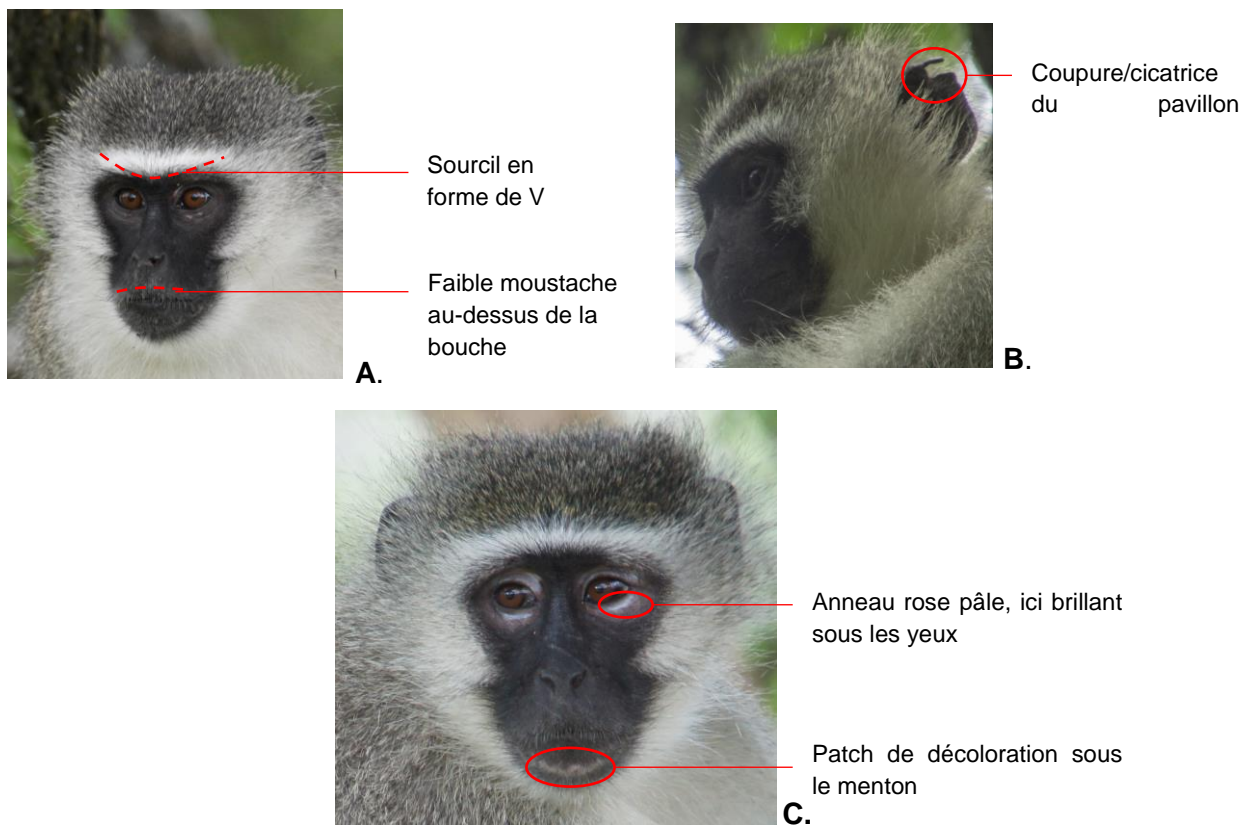
**Figure 7 : Dimorphisme sexuel chez les singes vervets**



**Légende :** Photographies de singes vervets suivis par Inkawu Vervet Project illustrant le dimorphisme sexuel. **A.** Mâle vervet avec organes génitaux visibles (source : Alice Beaud) **B.** Zone ano-génitale d'un singe vervet mâle montrant une zone périnéale rouge et des testicules bleus (source : d'après Young *et al.*, 2020) **C.** Femelle vervet avec des tétons développés (source : Alice Beaud).

Les singes vervets possèdent des caractéristiques morphologiques individuelles uniques permettant d'identifier les individus (Figure 8). Ainsi, toute distinction physique corporelle entre individus est utilisée pour les distinguer mais on observera plus particulièrement la présence, la forme et la couleur des parties du visage. Certains individus sont pourvus d'un anneau rose pâle entourant les yeux et paupières et de marques rose pâle sous le menton, d'intensité plus ou moins importante (Figure 8C). On observe également la forme de la fourrure séparant les yeux du front (les « sourcils »), la forme du visage, de la tête (de profil et de face) et des yeux (en amande, rond). On distingue des nuances de coloration dans la fourrure des individus. On peut utiliser la forme des oreilles ainsi que la présence et la forme de cicatrices présentes à leur niveau pour reconnaître les individus (Figure 8B). Enfin, certains individus présentent du duvet au-dessus de la bouche qui s'apparente à une moustache plus ou moins visible (Figure 8A).

**Figure 8 : Exemples d'identifications morphologiques de trois singes vervets suivis par Inkawu Vervet Project**



**Légende :** Ces trois photographies représentent trois singes vervets mâles différents (source : Alice Beaud). Ils sont reconnaissables par, entre autres, les quelques caractéristiques morphologiques du visage légendées. **A.** L'individu *Umbrella* est identifiable par son sourcil en forme de V et sa légère moustache. **B.** L'individu *Rheban* est reconnaissable grâce à sa coupure carrée sur le pavillon auriculaire gauche. **C.** L'individu *Propriano* se distingue par ses anneaux rose brillant autour des yeux et sa ligne de décoloration sous le menton.



## D. Organisation sociale et comportement

Le singe vervet est une espèce sociale vivant en groupes allant de cinq à 76 individus. Les groupes sont organisés selon une hiérarchie linéaire au sein des mâles et des femelles (Seyfarth et Cheney, 1990). Les rapports de dominance entre individus reflètent l'ordre d'accès aux ressources, comme de la nourriture ou des partenaires en vue d'interactions sociales (Seyfarth *et al.*, 1980 ; Wrangham et Waterman, 1981 ; Whitten, 1983). Les groupes suivent également une organisation matrilineaire (Seyfarth et Cheney, 1990). Les femelles restent ainsi toute leur vie au sein du même groupe. Elles constituent donc le noyau du groupe, phénomène renforcé par le temps important qu'elles consacrent aux interactions positives, comme le toilettage inter-individuel (Isbell et Young, 1993). La position hiérarchique au sein du groupe est transmise de mère en fille (Cheney et Seyfarth, 1983). Les mâles ayant atteint leur maturité sexuelle, à l'âge de quatre à cinq ans, se dispersent pour changer de groupe (Cheney et Seyfarth, 1983 ; Seyfarth et Cheney, 1990). Une fois qu'ils ont quitté leur groupe d'origine, ils ne restent pas solitaires longtemps mais intègrent rapidement un nouveau groupe (Henzi et Lucas, 1980 ; Cheney et Seyfarth, 1983 ; Isbell *et al.*, 2002). Un mâle peut changer plusieurs fois de groupe au cours de sa vie. La dispersion des mâles évite ainsi la consanguinité et assure un renouvellement du pool génétique.

Les vervets se déplacent en groupe et parcourent des distances relativement faibles par jour. Plus le groupe est de grande taille et l'habitat pauvre en ressources, plus la distance parcourue sera grande (Struhsaker, 1967b ; Isbell *et al.*, 1999). En moyenne, pour un groupe comprenant environ une vingtaine d'individus, la distance parcourue se situe entre 1 km et 1,5 km (Struhsaker, 1967b). Le budget temps du singe vervet est réparti selon les auteurs en différentes unités comportementales : la recherche de nourriture, les déplacements, le comportement de vigilance, le repos, et les comportements sociaux (Barrett, 2005 ; Isbell et Young, 1993). La majorité du temps est consacrée à la recherche de nourriture (Barrett, 2005 ; Isbell et Young, 1993) et aux comportements de vigilance (Isbell et Young, 1993). Mais le budget temps varie en fonction de la saison. Ainsi, les singes sont plus occupés à se déplacer et à rechercher de la nourriture au cours de la saison sèche, où la nourriture est moins abondante, tandis qu'au cours de la saison des pluies, les comportements sociaux, le repos et les comportements de vigilance prennent une place plus importante (Barrett, 2005 ; Isbell et Young, 1993). De même, le budget temps n'est pas réparti de la même façon selon le sexe, le rang et le stade physiologique des individus. Ainsi les mâles et individus dominants présenteront plus de comportements de vigilance que les femelles et individus subordonnés en général (Isbell et Young, 1993). Tout comme chez plusieurs mammifères, les femelles vervets en lactation vont passer la majorité de leur temps à la recherche de nourriture (Baldellou et Adan, 1997). Au coucher du soleil, le groupe se dirige vers un site préférentiel pour dormir (site dit « habituel » et réutilisé de façon récurrente par un groupe) dans les arbres, en groupe (Figure 9) (Isbell et Enstam Jaffe, 2013).

**Figure 9 : Singes vervets au réveil, dans leur lieu de coucher**



**Légende :** Photographies de singes vervets suivis par Inkawu Vervet Project dans leur lieu de coucher. Les singes vervets dorment en haut des arbres, serrés les uns contre les autres (source : Alice Beaud).

### **E. Régime alimentaire**

Les vervets sont des omnivores opportunistes (Estes, 1991). Ils consomment majoritairement des plantes (Figure 10) et occasionnellement des animaux (Figure 11) (Struhsaker, 1967b ; Isbell *et al.*, 1998).

**Figure 10 : Singe vervet suivi par Inkawu Vervet Project se nourrissant de baies d'Ivoires roses (*Berchemia zeyheri*) (source : Alice Beaud)**



Ils se nourrissent de fleurs, de fruits, de graines, de feuilles et champignons (Isbell et Enstam Jaffe, 2013). Ils peuvent se nourrir également de scarabées, termites, fourmis, papillons, sauterelles, araignées, escargots et rarement d'œufs et d'oisillons (Struhsaker, 1967b ; Isbell et Enstam Jaffe, 2013).

**Figure 11 : Observation rare d'un singe vervet mangeant un caméléon (source : Alice Beaud)**



## **F. Reproduction et développement**

Les singes vervets se reproduisent une fois par an de façon saisonnière (Estes, 1991 ; Isbell et Enstam Jaffe, 2013). La saison de reproduction est variable selon les localisations car elle dépend de l'abondance de nourriture ainsi que des durées respectives de la saison sèche et de la saison des pluies (Isbell et Enstam Jaffe, 2013). Ainsi, les accouplements se déroulent généralement d'avril à octobre (données recueillis à Amboseli au Kenya, Andelman 1987). Par exemple, ils se sont déroulés dans la réserve de Mawana de mi-avril à mi-août (observations personnelles, 2021). Au cours de cette période, les femelles copulent avec plusieurs mâles et sont réceptives à la demande d'accouplement des mâles tant qu'elles sont en chaleur (Estes, 1991 ; Isbell et Enstam Jaffe, 2013). La hiérarchie au sein du groupe ne joue finalement que peu de rôle dans la période la plus intense des accouplements (Andelman, 1987). En milieu naturel, la gestation dure en moyenne 156 à 161 jours (Isbell et Enstam Jaffe, 2013). La plupart des naissances se déroulent entre octobre et décembre ( $n = 75$  ; Cheney *et al.* 1988) et les femelles donnent naissance à un petit tous les un ou deux ans, selon la survie de la génération précédente et de l'abondance de nourriture. En effet, 41 % des petits ne vont pas survivre dans leur première année de vie (Isbell *et al.*, 2009). Les petits deviennent rapidement indépendants et commencent à interagir avec des membres du groupe (autre que leur mère) dès la première semaine de vie. Dans les trois premiers mois de vie, leurs interactions, et notamment le jeu avec les autres jeunes, augmentent

significativement (Lee, 1984). Le sevrage commence dès leurs trois mois et les petits sont sevrés définitivement au bout de 18 mois en moyenne (Isbell et Enstam Jaffe, 2013). La mère porte les petits 30 à 100 % du temps où elle se déplace au cours des trois premiers mois de leur vie et bien qu'elle continue à les porter jusqu'à leur un an, la fréquence diminue pour atteindre entre 1 et 20 % au bout du 4<sup>e</sup> mois de vie (Whitten, 1983 ; Lee, 1984 ; Struhsaker, 1971). Les petits de plus d'un an et non sexuellement matures sont considérés comme juvéniles. Au cours du développement, les mâles deviennent socialement plus périphériques au groupe tandis que les femelles s'investissent plus dans la vie sociale du groupe de par leurs nombreux et fréquents comportements sociaux affiliatifs comme le toilettage inter-individus ou le soin aux petits (Lee, 1983). Les mâles juvéniles sont considérés comme adultes vers l'âge de quatre ou cinq ans, lorsqu'ils quittent leur groupe natal pour rejoindre un nouveau groupe. Les femelles sont considérées comme adultes après avoir donné naissance à leur premier petit. La maturité sexuelle des femelles peut aller de l'âge de 3,5 ans (Isbell *et al.*, 2009) à en moyenne quatre à cinq ans (Cheney et Seyfarth, 1987).

## **2. Capacités cognitives chez les animaux**

### **A. Diversité des études en cognition animale**

Chaque espèce animale évolue dans un environnement changeant possédant des contraintes spécifiques. Faire face à ces contraintes implique une adaptation constante du comportement (Dukas, 2004). Les capacités cognitives jouent un rôle majeur dans la flexibilité des comportements. La cognition est définie comme l'ensemble des processus par lesquels les animaux collectent, retiennent et utilisent les informations de leur environnement (Shettleworth, 2010). Plusieurs études ont mis en évidence une corrélation positive entre la diversité des capacités cognitives et les variations évolutives de populations sauvages (Cole *et al.*, 2012 ; Morand-Ferron *et al.*, 2016 ; Ashton *et al.*, 2018). Ainsi, comprendre l'histoire évolutive de traits cognitifs implique de comparer les performances cognitives d'espèces issues de différents taxons (Martins et Hansen, 1997). Les principaux traits cognitifs (Dukas, 2004) sont mesurés chez différentes espèces grâce à une variété de tâches cognitives, plus ou moins spécifiques des capacités cognitives que l'on souhaite tester.

Plusieurs tâches standards visent à étudier les capacités de rétention d'information, autrement dit de mémoire. Parmi elles, on peut citer la tâche du labyrinthe de Morris, une tâche de mémoire spatiale, dans laquelle on peut tester la capacité d'une souris (*Mus musculus*) à se souvenir de l'emplacement de la plateforme de sortie de la piscine dans laquelle elles se trouvent (Vorhees et Williams, 2006). Des tâches d'appariement de la récompense à une localisation précise avec des délais de présentation différés, permettent de tester la mémoire à court terme et la mémoire de travail en captivité comme en milieu naturel (Kangas *et al.*, 2011).

D'autres tâches cherchent à comprendre les procédés cognitifs d'utilisation d'outils par les animaux. Cette capacité est naturellement présente chez plusieurs espèces comme par exemple les chimpanzés (*Pan troglodytes*), les corbeaux de Nouvelle-Calédonie (*Corvus moneduloides*) et les dauphins (*Delphinus spp.*) (Seed et Byrne, 2010). Pour tester expérimentalement l'utilisation d'outil, plusieurs tâches sont possibles dont celle du tube-piège (Figure 12). Elle consiste à présenter une récompense à l'intérieur d'un tube transparent. L'accès à la récompense se fait



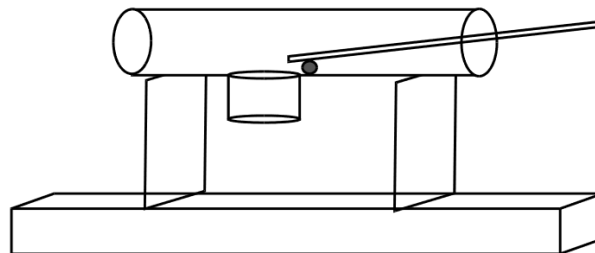
uniquement en la déplaçant vers le trou central du tube via l'utilisation d'un bâton (outil) (Tebbich et Bshary, 2004).

Des protocoles impliquant la résolution de problèmes physiques ont été conçus afin de mesurer le degré d'innovation et la flexibilité comportementale dans un nouveau contexte (Roth et Dicke, 2005 ; Reader, 2009). Ils consistent généralement à présenter une boîte (Figure 12) renfermant une source de nourriture, qui peut s'ouvrir de différentes façons selon un mécanisme inconnu de l'individu testé (Griffin et Guez, 2014 ; Borrego et Dowling, 2016).

**Figure 12 : Illustration de deux exemples de tâches cognitives**



**A.**



**B.**

**Légende :** **A.** Photographie d'une boîte-puzzle utilisée lors d'une tâche de résolution de problème avec des hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*, d'après Benson-Amram et Holekamp, 2012). **B.** Schéma du dispositif expérimental d'un tube-piège, tâche utilisée généralement pour tester la capacité d'animaux à utiliser des outils (d'après Tebbich et Bshary, 2004).

Enfin, les tâches centrées autour de l'apprentissage sont les plus répandues dans la littérature car toutes les espèces animales possèdent au moins la plus simple des formes d'apprentissage (Papini, 2002). L'apprentissage est la faculté à acquérir une représentation neuronale d'une nouvelle information (Dukas et Ratcliffe, 2009). Les tâches les plus courantes sont celles qui mettent en jeu un apprentissage par association. L'apprentissage par association, aussi appelé conditionnement, se sépare en deux types : le conditionnement classique ou « répondant » dans lequel l'animal prédit l'arrivée d'une récompense tout en restant passif, et le conditionnement opérant dans lequel l'animal doit effectuer une action pour obtenir une récompense associée (Dickinson, 2012). Dans les deux cas, un stimulus (par exemple un son) ou une action (un choix, actionner un levier ou encore fixer du regard une cible) neutre sera associé à



une récompense appétente ou aversive au cours de l'apprentissage (Carrere, 2016). Une des tâches de conditionnement opérant les plus connues est la tâche de discrimination (Bonté *et al.*, 2014). Un choix binaire entre deux stimulus de nature différente est présenté et un des deux items seulement correspond à l'obtention d'une récompense (Ben-Shahar *et al.*, 2000 ; Schmitt *et al.*, 2013). Grâce aux tâches de discrimination, il est possible non seulement d'étudier la sensibilité à diverses propriétés physiques d'objets ou de contextes, mais aussi d'étudier la flexibilité cognitive lors de l'inversion des contingences (Bartus *et al.*, 1979 ; Kumpan *et al.*, 2020 ; O'Hara *et al.*, 2015). Dans ce cas, le stimulus qui n'était pas récompensant auparavant le devient alors. Ces tâches permettent aussi d'apporter des informations sur les caractéristiques de l'apprentissage comme la vitesse ou la précision d'apprentissage et leurs variations entre espèces et individus (Morand-Ferron *et al.*, 2016).

Alors que ces diverses tâches cognitives sont principalement réalisées en captivité où les conditions peuvent être plus facilement contrôlées, de plus en plus d'études se concentrent sur les populations sauvages. Par exemple, les hyènes tachetées sauvages (*Crocuta crocuta*) montrent des capacités de résolution de problèmes fiables au cours du temps et en fonction du contexte. Il a été constaté qu'elles étaient capables d'inhiber une solution trouvée précédemment pour ouvrir une boîte-puzzle afin de produire un nouveau comportement et ouvrir d'une autre manière la boîte-puzzle qui leur était familière (Benson-Amram et Holekamp, 2012 ; Johnson-Ulrich *et al.*, 2020). Dans une autre variante de la même tâche, une population sauvage de lémuriers à front roux méridionaux (*Eulemur rufifrons*) fait preuve de comportements innovants face à une boîte-puzzle s'ouvrant de trois façons différentes, bien qu'ils possèdent moins de capacités de contrôle inhibiteur (Huebner et Fichtel, 2015). L'apprentissage associatif et l'apprentissage réversible sont des facultés présentes chez une grande variété de taxons, des insectes (Ben-Shahar *et al.*, 2000) aux primates (Bartus *et al.*, 1979 ; Seed et Tomasello, 2010). Certaines espèces, en revanche, ne fournissent pas de résultats aussi concluants en matière d'apprentissage. Le requin benthique (poisson éla-smobranche, *Heterodontus portusjacksoni*) par exemple, bien qu'il puisse associer par conditionnement opérant un son à une récompense, ne réussit pas à discriminer un stimulus connu d'un nouveau stimulus (Vila Pouca et Brown, 2018).

L'étude des capacités cognitives d'une grande variété d'espèces animales est donc possible, en captivité mais aussi en milieu naturel. Plusieurs types de tâches cognitives existent telles que des tâches d'apprentissage par association ou mesurant la flexibilité d'apprentissage, des tâches de mémoire, des tests cognitifs spatiaux, des tâches de résolution de problèmes et des tâches impliquant l'utilisation d'outils (Morand-Ferron *et al.*, 2016).

## B. Historique de l'automatisation des tests cognitifs

L'évaluation des capacités cognitives d'un large éventail de taxons implique d'adapter la méthode expérimentale à chaque espèce tout en permettant de les comparer sur des tâches cognitives similaires. Au cours des dernières décennies, les expériences en cognition, notamment en captivité, ont évolué avec l'émergence des nouvelles technologies. Depuis les années 1940, les systèmes de test informatisés ont permis d'automatiser l'entraînement des animaux à des tâches cognitives variées, avec par exemple la chambre opérante automatisée (Heron et Skinner, 1939) où la délivrance de récompenses et l'enregistrement des données est automatique. L'écran et les ordinateurs dans le domaine de la cognition animale ont d'abord servi à effectuer des mesures comportementales (temps de latence, choix) et ont été utilisés en tant que système d'affichage sans que les sujets n'interagissent directement avec l'écran (Leighty et Fragaszy, 2003).

Au début de notre siècle, des écrans tactiles avec lesquels le sujet pouvait directement interagir ont été développés pour tester les capacités cognitives chez le chimpanzé (Kawai et Matsuzawa, 2001). En parallèle, le développement des écrans tactiles en laboratoire a permis de standardiser des batteries de tests cognitifs présentés sur un même appareil dans des conditions hautement contrôlées. Des chambres dédiées aux tests sur écran tactile ont été conçues pour être adaptées aux rongeurs mais aussi à différentes espèces de singes (Kangas et Bergman, 2017). Weed *et al.* (1999) ont ainsi établi les capacités cognitives standards des macaques rhésus en testant la mémoire, l'attention, la motivation, le temps de réaction et la coordination motrice (Weed *et al.*, 1999). Non seulement l'utilisation d'écran tactile permet une flexibilité dans la tâche présentée, donc dans les capacités cognitives testées, mais elle peut aussi être adaptée à une variété de taxons. En laboratoire, la présentation d'une tâche sur écran tactile permet de tester de manière presque identique et de comparer de façon cohérente les performances d'apprentissage d'une tâche de discrimination chez le rat, le moustiquier, le singe écureuil et le macaque rhésus (Kangas et Bergman, 2017). Chow *et al.* (2017) ont adapté ce dispositif en plaçant un distributeur de nourriture de chaque côté de l'appareil, pour tester la flexibilité d'apprentissage de l'écureuil gris de l'Est (*Sciurus carolinensis*) dans une tâche de discrimination de couleurs (Chow *et al.*, 2017b). Aujourd'hui, cette technologie est ainsi couramment utilisée en cognition animale en captivité.

Les protocoles expérimentaux cognitifs sur écrans tactiles permettent de tester les animaux dans des conditions plus contrôlées puisque la tâche est standardisée entre les individus et la collecte des données est automatisée, sans intervention d'un expérimentateur. Celui-ci peut ainsi garder ses distances avec les individus testés et éviter un stress. En effet, la familiarité envers un expérimentateur ou son genre peut influencer le comportement du sujet dans une tâche cognitive (Schubiger *et al.*, 2015). De même, l'utilisation d'un écran tactile peut s'avérer clé pour par exemple, étudier l'influence de la personnalité sur les performances cognitives en évitant tout biais de l'expérimentateur lors de la phase de test (Altschul *et al.*, 2017). Cependant, l'écran tactile dans une chambre dédiée n'est adapté qu'aux études en captivité et présente l'inconvénient de devoir isoler les animaux de leur groupe social. La séparation du groupe social ou le fait d'être amené dans la chambre de test peut provoquer un stress connu pour avoir un impact sur les performances cognitives (Schubiger *et al.*, 2015). Bien qu'une réduction du stress soit possible à force d'habituer et d'entraîner le sujet à venir volontairement dans la salle de test, ce processus reste chronophage (Evans *et al.*, 2008).

Pour surmonter ce problème, Fagot et Paleressompoulle (2009) ont créé un dispositif (Figure 13) en communication directe avec l'enclos extérieur de babouins (*Papio papio*) où l'écran tactile

est librement accessible pour les individus (Fagot et Paleressompouille, 2009). L'identification automatique des sujets via un système d'identification par puces, permet d'ajuster automatiquement la tâche à l'identité du babouin interagissant avec l'écran. Ce système a l'avantage de collecter un grand nombre de données sans avoir recours à un expérimentateur.

**Figure 13 : Dispositif expérimental automatisé avec écrans tactiles en accès libre par les individus**



**A.**



**B.**

**Légende :** Deux exemples de dispositifs connectés utilisés pour présenter des tâches cognitives sur des écrans tactiles avec un système automatisé d'identification des individus, de distribution de récompenses et de collecte de données en libre accès dans l'enclos des individus. **A.** Photographie du dispositif connecté utilisé par des babouins (*Papio papio*) au Laboratoire de Psychologie Cognitives de l'Université d'Aix-Marseille (d'après Fagot et Paleressompouille, 2009). **B.** Photographie d'une vue de l'extérieur de l'endroit en libre accès où se situe le dispositif connecté utilisé par des macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*) au Centre de Primatologie (Ballesta *et al.*, 2021 ; Université de Strasbourg et SILABE (Simian Laboratory Europe), 2022).

Elle permet la présentation d'une grande diversité de tâches en fonction de l'étape d'entraînement dans laquelle se trouve le singe, tout en laissant les individus dans leur groupe social (ici en semi-liberté). Cette technologie avancée tend à se répandre en captivité (Ballesta *et al.*, 2021 ; Fizet *et al.*, 2017 ; Gazes *et al.*, 2013) où elle a l'avantage de réduire l'impact de l'expérimentateur, tout en assurant la prise d'un grand nombre de données en peu de temps. Cependant, aucune étude de cognition utilisant un écran tactile n'a à ce jour été menée en milieu sauvage.

### **C. Avantages et inconvénients respectifs des études cognitives en captivité ou en milieu naturel**

L'étude des capacités cognitives de populations animales en milieu sauvage n'a cessé d'augmenter (Byrne et Bates, 2011 ; Huebner et Fichtel, 2015 ; Morand-Ferron *et al.*, 2016 ; Shaw *et al.*, 2015 ; Whiten et van de Waal, 2016). L'étude en milieu naturel présente l'avantage d'avoir des conditions écologiquement valides. Les individus, en vivant dans leur habitat naturel, peuvent exprimer pleinement l'ensemble de leur répertoire comportemental qui reste influencé par la vie sociale de l'espèce et les pressions de sélection (territorialité, prédation, recherche de nourriture, recherche de partenaires sexuels). Par rapport aux individus captifs, les individus sauvages développent des compétences cognitives physiques et sociales liées aux défis quotidiens de la survie dans la nature (Pritchard *et al.*, 2016), ce qui est susceptible d'influencer leurs capacités cognitives. De plus, les capacités cognitives retrouvées dans ces populations sont les phénotypes cognitifs sélectionnés par l'environnement, qui témoignent plus justement de l'histoire évolutive de ces traits (Cole *et al.*, 2012 ; Morand-Ferron *et al.*, 2016).

Cependant, ces mêmes comportements naturels et facteurs environnementaux peuvent biaiser les résultats aux tests de performance cognitive. Les facteurs environnementaux et internes (liés au sujet) ne peuvent pas être autant contrôlés qu'en captivité. En effet, les conditions de captivité permettent de contrôler la motivation du sujet, son attention, les effets sociaux et les facteurs externes (habitat, température) (Morand-Ferron *et al.*, 2016).

En captivité, l'isolement de l'individu de son groupe social permet d'éviter les effets de l'apprentissage social, présent chez plusieurs espèces (Bono *et al.*, 2018 ; Formaux *et al.*, 2022). En milieu sauvage, il est plus difficile d'isoler, même visuellement, un individu. Néanmoins, isoler les individus peut engendrer selon les espèces un stress et perturber la performance à une tâche cognitive (Carere et van Oers, 2004 ; Valençon *et al.*, 2013). Un des avantages des études en milieu sauvage est alors qu'elles réduisent ce stress en proposant une participation volontaire, sans séparation du groupe social. La participation volontaire permettrait également de prendre en compte la motivation des individus. Seuls les individus les plus motivés participent ainsi à la tâche (Fagot et Bonté, 2010), bien que cela conduise à un problème de monopolisation du dispositif expérimental par des individus très motivés et dominants (Morand-Ferron *et al.*, 2016 ; Morand-Ferron et Quinn, 2011). Ainsi, le choix des individus sur la base du volontariat pourrait conduire à un biais d'échantillonnage bien que cela reste à prouver (Morand-Ferron *et al.*, 2016 ; Schubiger *et al.*, 2019).

En outre, l'étude des capacités cognitives en captivité présente l'avantage de pouvoir contrôler beaucoup de facteurs environnementaux et liés au sujet. Cependant, l'étude de populations en milieu sauvage permet d'avoir accès à des informations de plus grande valeur

écologique sur la cognition d'une espèce. Ainsi, l'un des principaux défis de la cognition comparée, en particulier dans la nature, est de concevoir un test cognitif qui mesure effectivement la performance cognitive que le chercheur tente de mesurer (Schubiger *et al.*, 2020). Avant de conclure à une différence de capacités cognitives entre individus, il est donc crucial de déterminer l'impact d'autres paramètres sur les variations mesurées, d'autant plus en milieu sauvage où les facteurs externes et internes peuvent difficilement être contrôlés en amont.

## **D. Les facteurs pouvant influencer les résultats de performances à une tâche cognitive**

La nature et l'histoire évolutive des capacités cognitives sont déduites et construites à partir des performances individuelles mesurées par des tests cognitifs conçus par les humains pour une autre espèce (Schubiger *et al.*, 2020). L'enjeu est donc de s'assurer que les performances cognitives mesurées ne sont pas biaisées. Dès lors, comment contrôler et prendre en compte les facteurs de confusion dans les expériences cognitives menées dans la nature ?

### **a. Les facteurs externes**

De nombreux facteurs environnementaux dans la nature, qui sont généralement contrôlés en captivité, peuvent biaiser les performances cognitives. Par exemple, il a été montré que le parasitisme pouvait impacter les processus cognitifs chez les abeilles (*Anthophila*) (Gegear *et al.*, 2006). De même, l'habitat est un facteur qui jouerait sur les capacités cognitives des individus. Il a été observé que des souris vivant dans un environnement enrichi avaient une meilleure mémoire que des souris vivant dans une cage standard (Rampon *et al.*, 2000). Dans la nature, des différences de milieux de vie (urbain, paysage ouvert, milieu riche en nourriture, *etc.*) entre populations d'une même espèce pourraient ainsi créer une variabilité des performances cognitives intra-spécifique.

La tâche utilisée a également une grande importance dans la variation des résultats. Le format de la tâche peut entraîner une variation des performances en raison d'un biais perceptif ou physique. Par exemple, le perroquet kéra (*Nestor notabilis*) apprend plus rapidement une tâche d'apprentissage de discrimination-réversibilité face un choix de deux objets réels que lorsque le choix est présenté sur un écran tactile (O'Hara *et al.*, 2015). Une tâche peut être caractérisée par sa sensibilité (le seuil de détection des variations individuelles), sa validité (la confiance en la capacité cognitive mesurée) et sa répétabilité (l'absence de variation de résultats au cours de la répétition d'une même tâche) (Schubiger *et al.*, 2020). Ainsi, il est parfois nécessaire de modifier la difficulté de la tâche à atteindre (Huebner et Fichtel, 2015) ou de répéter plusieurs fois la même tâche pour mesurer et réduire l'effet des facteurs contextuels (Cauchoix *et al.*, 2018).

Ces facteurs externes peuvent donc être pris en compte grâce à des comparaisons de groupes, des mesures physiques et l'adaptation du protocole des tâches.

## ***b. Les facteurs internes***

Plusieurs facteurs individuels, dits aussi internes, doivent également être contrôlés pour que les résultats reflètent une mesure juste de la performance cognitive.

- *La motivation*

La motivation, définie comme la volonté de participer à une tâche, est un facteur contrôlé en captivité par la régulation de l'alimentation quotidienne des animaux et de la quantité de récompenses données lors des tâches apprises par conditionnement opérant (Morand-Ferron *et al.*, 2016). En milieu sauvage, une façon de contrôler le taux de motivation est d'opter pour un échantillonnage opportuniste où l'individu peut participer volontairement à la tâche. Plusieurs études se sont néanmoins intéressées à l'impact de la motivation sur les différences individuelles de performance en relation avec d'autres facteurs internes. Il semble que certains traits de personnalité d'un individu soient liés à sa motivation et corrélés à une variation dans la participation à la tâche (Altschul *et al.*, 2017). Chez les macaques de Barbarie (*Macaca sylvanus*), les auteurs ont constaté une diminution du temps d'exploration d'un nouvel objet (retrouvé également dans une tâche de résolution de problèmes) chez les sujets âgés de plus de 24 ans (Almeling *et al.*, 2016), suggérant une diminution de la motivation avec l'augmentation de l'âge (confirmé par Rathke et Fischer, 2020). Plusieurs facteurs confondants peuvent donc interagir entre eux et modifier les résultats d'une expérience cognitive.

- *Les facteurs démographiques*

L'effet direct de l'âge sur les performances cognitives ne fait pas consensus dans la littérature. Chez la hyène (*Crocuta Crocuta*) et l'écureuil gris de l'Est (*Sciurus carolinensis*), aucun effet de l'âge n'est constaté respectivement dans une tâche de résolution de problèmes et dans une tâche de discrimination et testant la flexibilité cognitive (Benson-Amram et Holekamp, 2012 ; Chow *et al.*, 2017b). Chez les pies australiennes (*Gymnorhina tibicen*) et les lémurins à front roux (*Eulemur rufifrons*), les adultes montrent de meilleures performances respectivement dans une tâche de mémoire spatiale et de résolution de problèmes (Ashton *et al.*, 2018 ; Huebner et Fichtel, 2015). Ces derniers résultats suggèrent qu'une plus grande expérience serait un atout dans la résolution de ces tâches cognitives. Concernant les grands singes, les chimpanzés (*Pan troglodytes*) ne montrent aucune différence de performance en fonction de l'âge dans les tâches de résolution de problèmes, bien que les individus les plus jeunes montrent une diminution de motivation plus importante (Padrell *et al.*, 2020). Alors que les jeunes chimpanzés ont de meilleures performances dans les tâches de cognition sociale, les individus plus âgés montrent de meilleures capacités dans une tâche de compréhension de la causalité de la batterie de tests *Primate Cognition Test Battery* (Lacreuse *et al.*, 2014). Chez les petits singes et autres primates, on constate que les performances diminuent lorsque l'âge augmente dans une tâche de discrimination-réversibilité chez les microcèbes (*Microcebus murinus*) (Joly *et al.*, 2014) mais que ce n'est pas le cas chez les macaques rhésus (*Macaca mulatta*), où l'effet de l'âge n'est présent que dans la tâche de réversibilité de l'apprentissage (Bartus *et al.*, 1979). Lorsque l'effet de la motivation est contrôlé, les macaques de Barbarie (*Macaca sylvanus*) âgés de 19 à 24 ans présentent des performances inférieures à ceux âgés de moins de 19 ans dans les tâches de résolution de problèmes (Almeling

et al., 2016). Les résultats obtenus chez les singes vervets (*Chlorocebus pygerythrus*) et les babouins (*Papio papio*) concluent également à un effet négatif de l'âge sur la performance (Bonté et al., 2014 ; Kumpan et al., 2020). En résumé, l'effet de l'âge sur les performances cognitives dépend à la fois de l'espèce étudiée et du type de tâche proposée, bien qu'il semble que chez les petits singes, les individus les plus jeunes obtiennent de meilleures performances que les plus âgés.

Le sexe est un autre facteur démographique susceptible d'avoir un impact sur les performances cognitives. Cependant, ce facteur ne semble pas avoir d'effet constant sur les performances d'une étude à l'autre (Schubiger et al., 2020) et n'a aucun effet chez plusieurs espèces de singes (Huebner et Fichtel, 2015 ; Kumpan et al., 2020 ; Schmitt et al., 2012 ; Schubiger et al., 2015). Ainsi, l'effet du sexe pourrait dépendre de la présence ou non d'une différence comportementale ou de la place dans le groupe social entre mâle et femelle, selon la biologie de l'espèce.

Enfin, il a été montré que pour les espèces sociales, la taille du groupe était positivement corrélée aux performances cognitives individuelles (Ashton et al., 2018 ; Morand-Ferron et Quinn, 2011). Ainsi, chez les espèces sociales notamment en milieu sauvage, plusieurs groupes sociaux doivent être étudiés et comparés afin d'éliminer tout biais liés à ce facteur.

- *L'attention*

L'attention, définie par l'orientation de la tête vers la tâche présentée au cours de l'expérience (Schubiger et al., 2015), est un facteur qui n'est pas souvent mesuré dans les études en captivité, car le protocole et le dispositif expérimental sont supposés éliminer tout biais attentionnel soit par une contrainte physique de s'asseoir sur une plateforme (Evans et al., 2008), soit en vérifiant d'avoir l'attention du sujet avant de commencer un essai (Schubiger et al., 2015).

Lors de tests sur des populations en milieu sauvage, l'attention des sujets ne peut pas être contrôlée par le dispositif expérimental. De nombreux facteurs externes tels que les bruits, les autres congénères, les prédateurs peuvent perturber l'attention du sujet pendant l'expérience. L'importance de l'attention varie en fonction de la tâche cognitive. Par exemple, dans une tâche d'apprentissage social chez le macaque de Tonkean (*Macaca tonkeana*), l'attention est l'un des paramètres déterminant dans la performance des individus (Canteloup et al., 2016). Chez les babouins (*Papio papio*), l'attention envers les indices présentés dans une tâche de discrimination influence la capacité des individus à résoudre la tâche (Fagot et al., 1998).

Schubiger et ses collègues (2015) ont spécifiquement évalué l'impact de la variation de l'attention dans une tâche de permanence d'objet chez des ouistitis captifs (*Callithrix jacchus*). En mesurant l'orientation de la tête au moment du positionnement et du déplacement de l'objet, ils ont montré que les individus ayant un haut degré de stress étaient moins attentifs et présentaient une performance plus faible. Lorsque les résultats de performance sont corrigés pour l'attention, par suppression des essais au cours desquels les individus n'étaient pas attentifs, les individus présentant un haut niveau de stress présentent des performances égales à celles des individus à faible niveau de stress (Schubiger et al., 2015). Par conséquent, l'attention influence significativement les performances et devrait être plus systématiquement contrôlée notamment dans les études menées dans la nature.

- *La diversité des comportements exploratoires*

Les tâches cognitives sont conçues par des expérimentateurs et de ce fait, le comportement d'un animal face à un nouveau dispositif est imprévisible et peut varier de façon importante selon l'espèce et les individus. Pour chaque protocole expérimental inconnu de l'individu, on peut alors mesurer ses comportements exploratoires et leur évolution au cours du temps passé à interagir avec le nouveau dispositif (Griffin et Guez, 2014).

Dans une tâche de résolution de problèmes, les hyènes (*Crocuta crocuta*) présentent différents comportements exploratoires face à la première présentation d'une boîte-puzzle. Benson-Amram *et al.* (2012) ont mesuré un score de diversité de l'exploration en comptant le nombre de comportements exploratoires différents présentés par les individus. Ils ont constaté des performances plus élevées chez les sujets qui présentaient une plus grande diversité de comportement exploratoire (Benson-Amram et Holekamp, 2012). Le même résultat est constaté chez les lémuriens à front roux (*Eulemur rufifrons*) (Huebner et Fichtel, 2015). Ainsi, empêcher les individus de pouvoir exprimer une grande variété de comportements face à un nouveau dispositif expérimental pourrait altérer leurs performances. En effet, face à un nouvel objet, les singes interagissent avec l'objet selon une séquence motrice spécifique dans laquelle ils utilisent différentes parties du corps successivement (Hong *et al.*, 2017).

Or, l'impact de la diversité des comportements exploratoires sur les performances face à un nouveau dispositif expérimental (en dehors des études testant spécifiquement le comportement face à un nouvel objet ou les tâches de résolution de problème) utilisé par exemple pour un apprentissage associatif, n'est pas souvent testé. En captivité, les sujets sont entraînés à interagir avec le dispositif par exemple en utilisant uniquement le doigt pour pointer (Canteloup *et al.*, 2015). Par ailleurs, le dispositif expérimental est parfois conçu pour éviter des comportements indésirables lors de l'interaction du sujet avec l'appareil (Gazes *et al.*, 2013). Par exemple, dans l'étude de Gazes *et al.* (2013) comparant les performances cognitives de macaques rhésus (*Macaca mulatta*) en captivité et dans une station de terrain, l'écran tactile affichant la tâche ne peut être atteint qu'avec la main. L'impact de telles restrictions dans l'interaction des singes avec tout type de nouveau dispositif expérimental sur la performance cognitive mesurée n'est pas étudié.

- *La persistance*

La persistance peut être mesurée comme le temps passé à résoudre une tâche (Benson-Amram et Holekamp, 2012) ou comme le nombre de tentatives d'interaction avec la tâche avant de la résoudre (Cauchard *et al.*, 2013 ; Chow *et al.*, 2017b ; Huebner et Fichtel, 2015). Plusieurs études menées en milieu naturel chez différentes espèces ont montré que les sujets qui persistaient à la tâche de résolution de problème possédaient des capacités cognitives supérieures (Cauchard *et al.*, 2013 ; Chow *et al.*, 2017b ; Huebner et Fichtel, 2015).

Cependant, peu de données évaluent l'impact de la persistance dans d'autres tâches cognitives, telles que les tâches d'apprentissage associatif. En effet, la plupart des études étant menées en captivité, le nombre d'essais et le temps d'interaction avec la tâche sont contrôlés. La réalisation d'expériences cognitives en milieu naturel, selon la tâche, nécessiterait de mesurer la persistance des individus pour mieux contrôler la performance cognitive.



### **3. Les études en cognition chez le singe vervet**

#### **A. Une espèce modèle intéressante**

Le genre *Chlorocebus* comprend de nombreuses espèces. Ces espèces sont largement répandues sur le continent africain (Baldellou, 1991 ; Fedigan & Fedigan, 1988), ayant même le statut de nuisible. L'abondance de singes vervets en Afrique du Sud notamment, offre de plus grandes possibilités quant aux populations à étudier en milieu naturel (Isbell et Enstam Jaffe, 2013). Le singe vervet n'est donc pas une espèce en danger de disparition. En effet, le statut d'espèce en danger des grands singes par exemple rend leur étude en milieu naturel plus difficile et soumise à plus de restrictions (International Union for Conservation of Nature, 2021). Ainsi, l'étude des singes vervets est relativement faisable d'un point de vue éthique et logistique comparée à l'étude d'autres espèces de primates.

Le singe vervet vit dans des habitats très différents en s'adaptant même aux zones urbaines façonnées par l'Homme. Sa grande capacité d'adaptation (Saj *et al.*, 1999, 2001) en fait une espèce plus facile à approcher et à habituer et moins néophobie aux protocoles expérimentaux proposés.

Le dimorphisme sexuel ainsi que les différentes caractéristiques physiques observables qui permettent d'identifier les individus (Figure 3) permettent des études observationnelles des comportements à l'échelle individuelle. Ainsi, la reconnaissance individuelle facilite la prise de données comportementales. L'identification des individus ainsi que leur suivi est rendu d'autant plus possible que l'espèce est partiellement arboricole. Les singes vervets se déplacent également par voie terrestre (Isbell et Enstam Jaffe, 2013) ce qui rend leur observation plus facile. Enfin, la faible distance parcourue par jour d'un groupe (Struhsaker, 1967b) permet le suivi d'une population sur plusieurs jours d'affilée assurant la continuité des données.

Ainsi, la facilité de reconnaissance, de suivi, l'adaptabilité et l'abondance des populations de singes vervets permet d'avoir un modèle d'étude de primate non-humain idéal en milieu naturel.

De plus, en tant qu'espèce sociale formant des groupes multi-mâles multi-femelles, le singe vervet est une espèce d'étude intéressante en cognition (Mertz *et al.*, 2019). Selon l'hypothèse de l'intelligence et du cerveau social (Byrne et Whiten, 1988), les espèces sociales auraient convergées évolutivement vers une possession de capacités cognitives plus complexes que les espèces non sociales. Les singes vervets, en présentant une vie sociale complexe à l'instar de l'espèce humaine, sont donc un bon modèle en cognition comparée.

#### **B. Etudes sur la communication vocale**

Les singes vervets, en tant qu'espèce sociale, ont beaucoup été étudiés pour leurs capacités de communication vocale (Seyfarth *et al.*, 1980 ; Struhsaker, 1967a). Les recherches sur la communication des vervets ont ainsi contribué à comprendre l'évolution du langage chez l'Homme. La communication se définit comme la transmission d'un signal (électrique, chimique, acoustique, visuel ou tactile) d'un émetteur vers un receveur ayant pour rôle d'induire une réponse comportementale chez le receveur du signal (Seyfarth et Cheney, 2003). La communication vocale

est donc la transmission d'un signal acoustique d'un individu émettant vocalement des sons à un individu capable d'entendre, d'interpréter ce signal et d'y répondre. D'un autre côté, le langage humain est défini comme un moyen de communication unique à l'Homme, qui génère des représentations mentales et est utilisé intentionnellement (Rodrigues *et al.*, 2021 ; Hauser *et al.*, 2002). Il se distingue notamment des autres moyens de communication animaux par sa récursivité. En effet, à partir d'un nombre fini d'éléments, le langage humain est capable de générer une infinité d'expressions discrètes (Rodrigues *et al.*, 2021 ; Hauser *et al.*, 2002). La recherche sur les systèmes de communications des primates non-humains, phylogénétiquement proches de l'espèce humaine, a ainsi pour but de comprendre l'origine du langage humain. Deux hypothèses sur l'origine du langage coexistent à ce jour. D'une part, Meguerditchian et Vauclair (2008) sont en faveur d'une origine gestuelle du langage qui s'appuie sur l'observation, chez les primates non-humains, de l'utilisation d'un répertoire gestuel variable, flexible et intentionnel (Rodrigues *et al.*, 2021 ; Vauclair et Meguerditchian, 2008). D'autre part, la théorie de l'origine vocale du langage portée par Zuberbühler et Hauser se base sur le caractère référentiel et sémantique des vocalisations rapportées chez des espèces de primates non-humains (Zuberbühler 2000 ; Hauser et Dewan, 2001).

Les recherches sur les vocalisations des vervets s'inscrivent dans ce contexte et ont permis d'alimenter l'hypothèse de la théorie de l'origine vocale du langage. En effet, les singes vervets produisent des cris d'alarmes distincts en fonction du prédateur rencontré. Parmi les 33 types de vocalisations produites par ces singes (Struhsaker, 1967a), certaines vocalisations sont sélectivement produites si le prédateur perçu est un prédateur rampant (ex : serpent), un prédateur aérien (ex : aigle) ou un prédateur terrestre (ex : léopard) (Seyfarth *et al.*, 1980 ; Struhsaker, 1967a). Les vervets catégorisent ainsi les espèces en tant que prédateur ou non prédateur car ils ne produisent ces cris qu'en réponse à la perception de certaines espèces. Chaque cri d'alarme entraîne une réponse comportementale unique adaptée au prédateur rencontré (Seyfarth *et al.*, 1980 ; Struhsaker, 1967a). Par exemple, en réponse à un "cri d'alarme aigle", les singes se positionnent à couverts et regardant vers le haut tandis qu'à la suite d'un "cri d'alarme serpent", les singes entourent le prédateur en regardant vers le bas (Cheney et Seyfarth, 1990 ; Enstam et Isbell, 2002 ; Seyfarth *et al.*, 1980 ; Struhsaker, 1967a). Ces observations comportementales ont été confirmées par la conduction d'expériences par Seyfarth et Cheney (1980) utilisant des sons « playbacks » (expériences de passage d'enregistrements) de chaque prédateur. Les résultats ont mis en évidence une réponse comportementale des singes spécifique en référence à un prédateur et ont écarté l'hypothèse d'une variabilité des réponses expliquée par différents niveaux d'alerte (Seyfarth *et al.*, 1980). Ainsi, la communication vocale des vervets en réponse à la prédation serait référentielle et posséderait une composante sémantique.

Cependant, il a été montré que ces mêmes vocalisations émises en cas d'alarme sont émises dans d'autres contextes (Price *et al.*, 2015). Par exemple, les cris émis spécifiquement en réponse à la présence d'un oiseau ou d'un serpent sont également retrouvés lors d'agressions intra-groupe ou lors d'agressions entre groupes différents. Les « grunts », des autres vocalisations produites par les mâles spécifiquement, semblent véhiculer des informations à propos de l'identité et la hiérarchie des membres du groupe mais dont la signification varie également en fonction du contexte (Struhsaker, 1967b ; Cheney et Seyfarth, 1982a ; Cheney et Seyfarth, 1982b ; Mercier *et al.*, 2017). Non seulement les individus sont capables d'évaluer le contexte dans lequel une vocalisation est émise, mais ils font attention à l'identité de l'émetteur et quel type de vocalisation il émet (Seyfarth et Cheney, 1990 ; Seyfarth *et al.*, 1980). Ainsi, en plus de capacités de communication qui semblent être référentielles, les singes vervets sont capables de prendre en

compte plusieurs facteurs pour adapter les informations transmises et leur réponse comportementale.

En revanche, le manque d'intention et de contrôle sur l'émission de vocalisation, remet en cause la flexibilité de ce système de communication en apparence complexe. Alors que les adultes produisent des cris d'alarme en réponse à la présence de prédateurs jugés et connus pour être dangereux, les singes vervets juvéniles émettent des cris d'alarme de façon moins sélective à tous types d'espèces qui s'apparentent à un prédateur (Seyfarth *et al.*, 1980). Au cours du processus d'apprentissage, les juvéniles n'attribuent cependant jamais le mauvais type de cri en réponse à un prédateur (cri d'alarme aigle en présence d'un serpent par exemple) (Wheeler et Fischer, 2012). Ceci témoigne d'un manque de flexibilité et du caractère inné des vocalisations émises qui remettent en cause la théorie d'origine vocale du langage (Rodrigues *et al.*, 2021). L'étude de la communication gestuelle des singes vervets est insuffisante à ce jour pour permettre une comparaison du système de communication gestuelle de ces primates non-humains avec les propriétés spécifiques du langage humain (Mertz *et al.*, 2019).

### **C. Etudes de cognition sociale chez les vervets**

Les singes vervets, à l'instar d'autres primates, ont une vie sociale complexe qui dépend non seulement de la communication vocale mais aussi de comportements affiliatifs nombreux et d'apprentissages. Les différents travaux de recherche menés sur les singes vervets (Borgeaud et Bshary, 2015 ; van de Waal *et al.*, 2015, 2013 ; van de Waal et Whiten, 2012), ont montré d'une part le rôle particulier du toilettage, au centre des relations sociales affiliatives et d'autre part, l'importance de l'apprentissage social dans le comportement du groupe.

#### ***a. Toilettage et cohésion sociale***

Le toilettage social (Figure 14) implique deux ou plusieurs individus qui s'épouillent mutuellement le pelage (Goosen, 1981 ; Lopez-Vergara *et al.*, 1989). En plus d'avoir une fonction hygiénique, ce comportement a une fonction sociale positive et est dit « affiliatif » (Goosen, 1981 ; Lopez-Vergara *et al.*, 1989). En effet, la construction et le renforcement des liens sociaux au sein du groupe semblent en grande partie reposer sur le toilettage réalisé entre les individus (Carpenter, 1942 ; Dunbar, 2010 ; Dunbar et Sharman, 1984 ; Sade, 1972). Le temps passé à toiletter un autre individu varie en fonction du rang de l'individu et du rang de son partenaire (Fruteau *et al.*, 2011a) et fonctionne comme une monnaie d'échange contre des avantages sociaux de différentes natures (Fruteau *et al.*, 2011a, 2011b, 2009).

Ainsi, il a été observé que le temps investi dans le toilettage était corrélé à une tolérance sociale lors de l'accès à la nourriture chez les singes vervets. Une femelle subordonnée, qui initie le plus souvent l'interaction avec les individus de rang supérieur (Fruteau *et al.*, 2011a) sera plus tolérée pendant les activités de recherche de nourriture par la femelle dominante avec laquelle elle vient d'interagir (Borgeaud et Bshary, 2015). Cependant, lors de sa décision de tolérer l'individu subordonné à ses côtés ou de renforcer sa position hiérarchique, la femelle dominante va également tenir compte du rang des individus présents autour d'elle (Borgeaud *et al.*, 2017). Le rôle du toilettage social dans le partage de l'accès à la nourriture est donc complexe.

L'échange de toilettage contre la tolérance sociale peut également s'appliquer pour l'accès aux jeunes d'une autre mère. Il a été montré que plus une mère a été toilettée par un partenaire, plus elle tolérait que celui-ci porte son enfant (Fruteau *et al.*, 2011b). Même si certains chercheurs ont proposé que le toilettage pourrait aussi avoir pour rôle de calmer la mère avant qu'elle ne donne son petit, la présence de ce comportement chez d'autres espèces de primates comme les singes verts mangabeys (*Cercocebus atys*) montre que ce n'est pas un phénomène spécifique à l'espèce (Fruteau *et al.*, 2011b ; Sánchez-Amaro et Amici, 2015).

**Figure 14 : Toilettage sociale entre singes vervets suivis par Inkawu Vervet Project (source : Alice Beaud)**



Le toilettage social peut aussi permettre de construire des relations affiliatives plus fortes comme des alliances (Cheney et Seyfarth, 1990). Lors de conflits, des alliances se forment plus fréquemment entre individus qui se toilettent le plus (Cheney et Seyfarth, 1990). Une alliance peut se définir comme un comportement de coopération lors d'un conflit où un individu porte assistance à un autre, victime d'un agresseur (van Schaik et Kappeler, 2005). Un subordonné peut ainsi

bénéficiaire de l'appui d'un dominant qu'il aura toiletté auparavant, bien que ce soit uniquement dans le cas où l'agresseur est de rang inférieur au dominant (Borgeaud et Bshary, 2015). Dans un contexte de conflits entre deux groupes sociaux différents, le toilettage joue aussi un rôle dans la cohésion sociale du groupe. Les femelles ont tendance à toiletter les mâles qui participent le plus activement au conflit (Arseneau-Robar *et al.*, 2016).

Ainsi, le temps investi dans le toilettage entre deux partenaires peut être utilisé comme échange contre du toilettage, une tolérance sociale pour l'accès à la nourriture, l'accès aux jeunes d'autres mères, et la formation d'alliances.

### ***b. Apprentissage social***

La présence et l'émergence de comportements similaires partagés par des individus du même groupe, posent la question de comment l'information est transmise de générations en générations. Alors que l'espèce humaine semblait être la seule à accumuler les connaissances et à être dotée d'une culture (Dean *et al.*, 2012), des études chez les grands singes (Hobaiter *et al.*, 2014) mais également chez les singes vervets (van de Waal et Whiten, 2012) ont permis d'en apprendre plus sur l'existence d'un apprentissage social des comportements et de l'existence possible d'une « proto-culture ». La culture peut être définie comme l'évolution des comportements et leur diffusion au sein d'une population (Lamon *et al.*, 2018).

Van de Waal et Whiten ont créé artificiellement l'émergence d'un nouveau comportement et ont étudié sa transmission au sein du groupe de vervets en captivité (van de Waal et Whiten, 2012). Un individu de chaque groupe, le modèle, est entraîné expérimentalement à ouvrir une boîte contenant une récompense (tâche de résolution de problème) d'une façon différente dans chaque groupe. Les auteurs ont alors observé que la majorité du groupe ouvrait la boîte de la même façon que le modèle qui leur a été présenté que ce soit en captivité ou en milieu sauvage (van de Waal *et al.*, 2015 ; van de Waal et Whiten, 2012). Les singes vervets possèdent ainsi la capacité à transmettre socialement une information par imitation d'un congénère. Cependant, cette capacité se limite à des actions simples car ils ne parviennent pas à imiter une séquence d'action en deux étapes (van de Waal *et al.*, 2010).

La transmission sociale est influencée à la fois par l'identité de l'individu modèle mais aussi par le comportement de la majorité (Whiten et van de Waal, 2016). En effet, alors que les femelles dominantes sont plus imitées que les mâles dominants (Renevey *et al.*, 2013 ; van de Waal *et al.*, 2010), le rang de l'individu modèle ne semble pas jouer de rôle sur l'apprentissage social (Botting *et al.*, 2018). Une femelle subordonnée sera autant imitée qu'une femelle dominante. Pour certains comportements, comme le fait de nettoyer de la nourriture couverte de sable, les chercheurs ont mis en évidence un effet de la parenté et donc la présence d'une transmission sociale verticale : les petits imitent le comportement de leur mère plutôt que celui d'autres femelles (van de Waal *et al.*, 2014, 2012). Enfin, la transmission sociale d'un comportement est biaisée par le comportement adopté par la majorité du groupe. Dans une autre expérience, deux boîtes contenant des grains de maïs colorés d'une couleur différente, sont présentées à des singes vervets en milieu sauvage. Un des deux types de grains de maïs a été rendu amer et donc moins appétent par un traitement préalable, et chaque groupe a alors appris à ne manger qu'une des deux couleurs (van de Waal *et al.*, 2013). Après la présentation des deux couleurs de grains de maïs à nouveau, ayant cette fois toutes deux la même appétence, on observe que chaque groupe possède sa propre préférence de couleur. On observe alors que lorsqu'un mâle migre pour rejoindre un autre groupe, dont la

préférence de couleur est différente de celle de son groupe d'origine, il se conforme à la préférence de son nouveau groupe, bien qu'il ait fait l'expérience précédemment de la non-appétence de cette couleur (van de Waal *et al.*, 2013). De la même façon, après la nouvelle présentation des deux boîtes de maïs de couleur différente, les femelles subordonnées ont appris que les deux couleurs étaient d'appétence identique (la couleur préférée du groupe étant monopolisée par les femelles dominantes). Or, lors d'un phénomène de fission du groupe où des femelles subordonnées forment leur propre groupe, on observe qu'elles consomment uniquement la couleur préférée de leur ancien groupe (van de Waal *et al.*, 2017). L'adoption de la préférence majoritaire du groupe au détriment de sa propre préférence montre qu'il existe donc un phénomène de conformité sociale chez les vervets (Whiten et van de Waal, 2016).

En conclusion, le singe vervet, espèce endémique d'Afrique du Sud, présente des caractéristiques biologiques qui en font une espèce facile à étudier en milieu naturel. L'augmentation des études en sciences cognitives en milieu naturel et l'automatisation des tâches de discrimination présentées sur écran offrent ainsi de nouvelles perspectives pour étudier les singes vervets dans leur habitat sauvage. Les nombreuses études en cognition sociale chez cette espèce révèlent des comportements sociaux complexes. Le singe vervet est donc un taxon intéressant à étudier d'un point de vue phylogénétique afin d'accroître les connaissances sur les primates en général. Mais étudier les vervets en milieu sauvage impose des contraintes différentes de celles retrouvées en captivité. Il est alors essentiel de prendre en compte des facteurs liés aux individus et à l'environnement qui influencent la performance cognitive lors de la réalisation des expériences et de l'analyse des données. D'autres paramètres, d'un point de vue plus pratique, sont également à considérer lors de la présentation de tâches cognitives en milieu naturel.

Dans cette deuxième partie, je vais ainsi présenter les contraintes typologiques, celles liées à la faune et la flore, ainsi que les impératifs de l'organisation de la recherche sur le terrain qui ont été spécifiques au site d'étude et à mon projet.



# Deuxième partie : Présentation de la structure et du site de recherche

---

Cette thèse vétérinaire s'appuie sur le travail que j'ai réalisé au cours de mon stage de M2 du Master de Sciences Cognitives de l'Université de Paris, Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales et Ecole Normale Supérieure (*ie. Cogmaster*). Mon stage était supervisé par Erica Van de Waal, professeure de l'Université de Lausanne. Il s'est déroulé au sein de l'Inkawu Vervet Project (IVP) dans la région du Kwazulu-Natal en Afrique du Sud (Figure 15). IVP est un projet créé en 2010 par une équipe de chercheurs suisses et anglais. La directrice du projet est le Pr. Erica Van de Waal et le manager du site est Mike Henshall. IVP est un site de recherche expérimentale dédié à l'étude d'une population de plus de 200 singes vervets, répartis en six groupes sociaux différents. Le site se situe dans la réserve de Mawana (Figure16), une réserve de chasse privée de 12 000 h dont une partie est louée pour le projet.

Dans une première partie, nous verrons la faune et la flore présentes dans la réserve de Mawana et comment cela a impacté notre travail. Dans une seconde partie, nous présenterons les différents groupes de singes vervets suivis par le projet et l'organisation du travail de terrain.



# 1. Présentation du site d'étude : Mawana Game Reserve

## A. Localisation

La réserve de Mawana est située dans la région du Kwazulu-Natal à environ 300 km au nord de Durban, une des huit plus grandes agglomérations du pays (Figure 15). La ville la plus proche est Vryheid et se situe à 55 km de la réserve. La réserve se situe dans la campagne reculée et est entourée de trois à quatre villages traditionnels habités par la population autochtone.

**Figure 15 : Localisation de la réserve de Mawana**

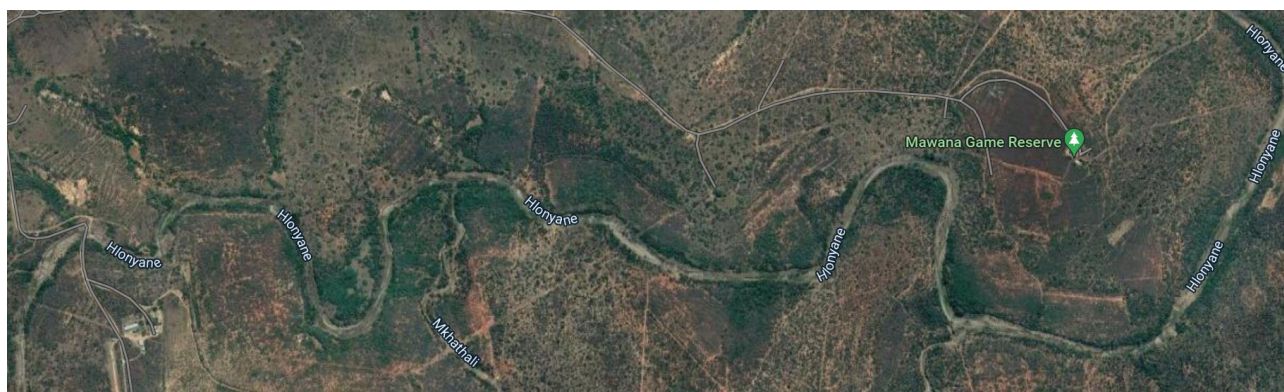


**Légende :** Carte du continent africain (à gauche, échelle 1 : 110 000 000, source : Google, INEGI, 2022a) et agrandissement de la carte d'Afrique du Sud (à droite, échelle 1 : 66 000 000, source : Google, INEGI, 2022b). L'item rouge montre la localisation de la réserve de Mawana (*Mawana Game Reserve*).

## B. Paysage et flore

La réserve est une réserve de chasse privée de 12 000 h au paysage vallonné et traversée par la rivière Hlonyane (Figure 16). Le paysage est majoritairement ouvert et est constitué d'une flore comprenant 390 espèces différentes avec une majorité d'arbres à épines et d'arbustes (Figure 17, Loziba CWT Ltd, 2022).

**Figure 16 : Vue satellite de la réserve de Mawana (échelle 1 : 21 500, source : Google, INEGI, 2022c)**



La flore arboricole est composée principalement d'acacias (*Acacia tortillis*, *Acacia nilotica*, *Acacia karroo*), d'ivoires roses (*Berchemia zeyheri*) produisant des baies de couleurs rouges entre décembre et mars, d'euphorbes de grandes tailles (*Euphorbia ingens*) et d'une espèce de cactus invasive appelé « Reine de la nuit » (*Cereus jamacaru*) aux fruits très riches en eau.

Le climat est sub-tropical avec une saison sèche entre mai et octobre où les températures peuvent descendre jusqu'à -3°C la nuit et monter à 25°C la journée, et une saison des pluies entre novembre et avril. Les températures peuvent alors atteindre 40°C en journée et la majorité des précipitations ont lieu à cette période. La moyenne de précipitations annuelle est de 784 mm.

**Figure 17 : Paysage de la réserve de Mawana**



**Légende :** Photographies, à gauche montrant des singes vervets sous des acacias, au bord d'un petit étang (source : Alice Beaud) et à droite une vue du paysage de la réserve, composé d'acacias (source : Alice Beaud).



## C. Faune

La faune de la réserve est très riche et comprend 2300 espèces différentes (Loziba CWT Ltd, 2022). On trouve de nombreuses espèces d'antilopes dont les principales rencontrées sont le grand koudou (*Tragelaphus strepsiceros*), l'impala (*Aepyceros melampus*, Figure 18), et le nyala (*Tragelaphus angasii*, Figure 20). Sur la réserve, il est fréquent de rencontrer également d'autres espèces de mammifères comme des phacochère commun (*Phacochoerus africanus*, Figure 20), des girafes (*Giraffa camelopardalis*), des zèbres (*Equus zebra*), des gnous (*Connochaetes taurinus*), et bien sûr des singes vervets (*Chlorocebus pygerythrus*). Parmi les autres mammifères présents sur la réserve mais rarement rencontrés on peut citer les hyènes (*Crocuta crocuta*), les babouins (*Papio spp*), les galagos ou *Bushbaby* (*Galago senegalensis*), les léopards (*Panthera pardus*), le caracal (*Caracal caracal*) et les éléphants (*Loxodonta africana*). La plupart des animaux peuplant habituellement la savanne sont donc présents au sein de la réserve excepté les rhinocéros (*Ceratotherium simum*), les lions (*Panthera leo*) et les buffles d'Afriques (*Syncerus caffer*).

**Figure 18 : Un impala (*Aepyceros melampus*, source : Alice Beaud)**



Une grande diversité d'oiseaux peuple la réserve dont des espèces en danger critique d'extinction comme le vautour africain (*Gyps africanus*) victime d'empoisonnements humains (Matas, 2021).

D'autres espèces animales sont d'intérêt sur la réserve pour le risque humain qu'elles représentent. Ainsi, toute personne se déplaçant dans la réserve doit être vigilante aux signes de la présence d'éléphants (*Loxodonta africana*), mais aussi aux serpents, scorpions et araignées, animaux plus fréquemment rencontrés. Trois espèces de serpents sont majoritairement présentes

sur la réserve. Le python (*Python spp.*), redoutable prédateur pour les singes vervets mais quasi-inoffensif pour l'Homme, la vipère hurlante ou « puff adder » (*Bitis arietans*), dont la morsure venimeuse entraîne souvent la nécrose du pied mordu et le mamba noir ou « black mamba » (*Dendroaspis polylepis*) dont le venin neurotoxique peut tuer un être humain en 40 min.

## **2. Organisation et suivi des groupes de singes vervets : le travail de terrain**

La réserve compterait approximativement 16 groupes sociaux distincts de singes vervets dans la partie nord de la réserve, selon une estimation faite en 2009 par les chercheurs à l'origine du projet. Parmi les 16 groupes, six groupes sont habitués à la présence de l'Homme et un septième est en cours de familiarisation à la présence humaine. Il existe également quatre sous-groupe habitués, nés de la fission des groupes principaux.

### **A. Distribution des groupes de vervets suivis**

Parmi les six groupes de vervets habitués à l'homme suivis depuis 2010, cinq groupes étaient toujours suivis assidument durant la période de mon stage. Chaque groupe social de vervets était composé de huit à environ 60 individus. Le groupe le plus important en nombre est appelé « Baie Dankie » (qui signifie « merci » en Afrikaans) et comportait 65 individus. Il possédait un territoire assez large qui chevauchait le territoire du groupe « Ankhase » (mot de langue Zulu) et « Noha ». Le groupe Ankhase comportait 19 individus et Noha en comptait 47. Enfin, les groupes « Kubu » et « Lemon Tree » évoluaient sur des territoires assez éloignés de ceux des autres. Le groupe Lemon Tree était composé de 23 individus et le groupe Kubu était le plus petit groupe étudié avec 17 individus.

Les individus étaient tous identifiables et l'organisation sociale hiérarchique et matrilineaire était connue et suivie. Chaque groupe évoluait sur un territoire d'un peu plus de 1 km<sup>2</sup> et les territoires étaient majoritairement centrés sur la rivière (Figure 19). Les singes vervets étaient alors obligés de traverser la rivière pour aller d'un bout à l'autre de leur territoire (Figure 19).

**Figure 19 : Territoire du groupe Kubu et femelle vervet traversant la rivière**



**Légende :** Photographies, en haut montrant le territoire du groupe Kubu traversé par la rivière, en bas une femelle vervet et son petit qui traversent la rivière (source : Alice Beaud).



Chacun des groupes a ainsi un territoire qui lui est propre mais des parties de territoires peuvent être communes à deux ou trois groupes différents. Les singes vervets évoluent au milieu des autres espèces animales présentes sur la réserve (Figure 20). Cependant, aucune interaction avec d'autres espèces de primates n'a été observée dans la population de singes vervets étudiée au cours de ce projet. Aucune population de babouins n'a été notée à proximité (observations personnelles, 2021). Une population de Galagos est présente sur la réserve, mais étant une espèce nocturne (Kingdon et Happold, 2013) aucune interaction entre ces deux espèces n'a été rapportée (observations personnelles, 2021).

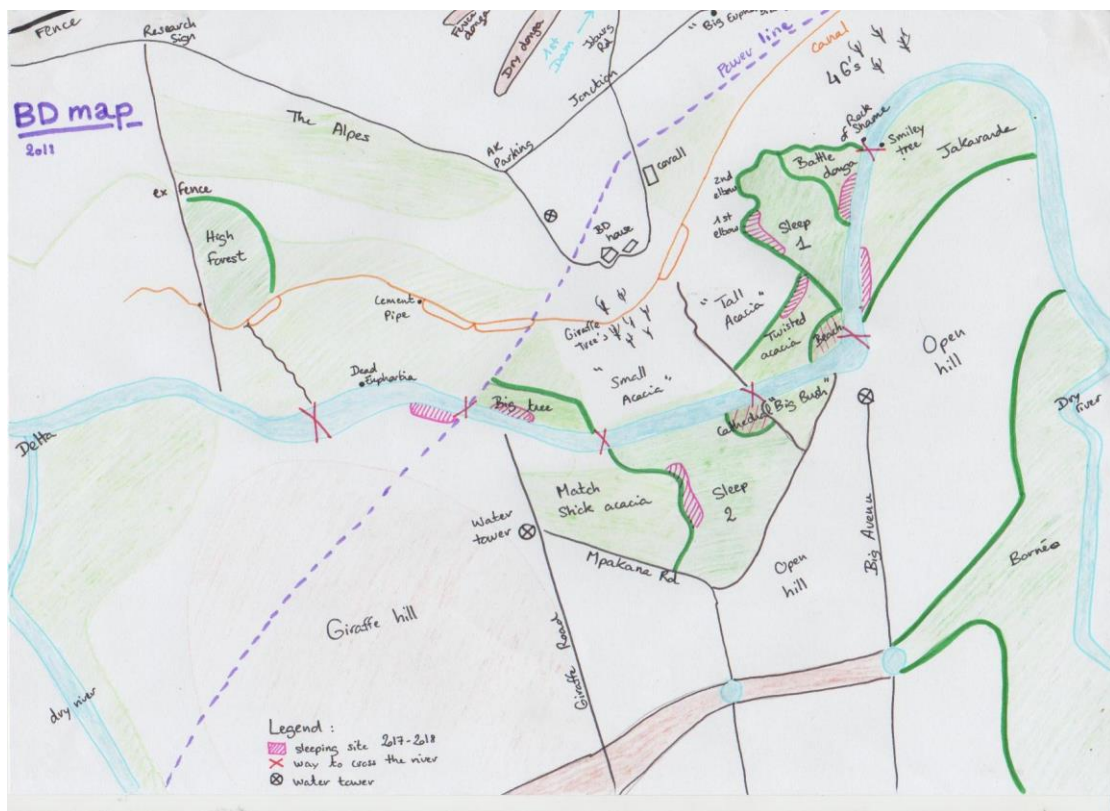
**Figure 20 : Interaction des singes vervets avec d'autres espèces**



**Légende :** Photographies montrant à gauche, un singe vervet face à un phacochère (*Phacochoerus africanus*, source : Alice Beaud) et à droite, devant un nyala (*Tragelaphus angasii*, source : Evans, 2022).

La partie de la réserve dédiée à la recherche a ainsi été cartographiée en fonction des territoires des différents groupes de singes, de leurs sites d'endormissement (« sleeping site ») et des endroits qu'ils fréquentent le plus souvent (Figure 21). A l'aide de repères de la végétation et du paysage, les assistants de recherche peuvent donc se localiser dans la réserve à tout instant et transmettre leur position si besoin.

Figure 21 : Exemple de dessin permettant de s'orienter dans la réserve de Mawana



**Légende :** Dessin à main levé indiquant les principaux repères utilisés présents dans une partie de la zone dédiée à la recherche dans la réserve de Mawana. Le territoire est celui du groupe de singes vervets Baie Dankie. Ce document est une reproduction scannée du document original et est donc en anglais. Les sites d'endormissement fréquents du groupe sont en rose hachuré, les zones plus boisées sont en vert, et la ligne électrique est représentée en pointillés violets (source : Inkawu Vervet Project).

## B. Organisation du suivi des groupes

Depuis douze ans, IVP récolte des données sur le comportement et l'organisation sociale des groupes de vervet tout en continuant d'habituer les singes à la présence humaine. Cela est possible grâce à la présence sur le site de nombreux volontaires assistants de terrain et du manager. De plus, des doctorants et étudiants en master viennent également réaliser des expériences en cognition, en plus de collecter des données pour le projet comme les autres assistants de terrain. Toutes les personnes participant au projet sur le terrain logent dans une maison située dans la réserve.

Afin de pouvoir collecter un maximum de données et presque en continu (dépendant du nombre de volontaires présents à chaque période de l'année), deux rotations de 8h par jour sont organisées. La première rotation commence un peu avant le lever du soleil tandis que la deuxième se termine au coucher du soleil. Ainsi, lorsque deux groupes de personnes sont présents et que



les deux rotations de 8h sont effectuées, les singes sont suivis depuis leur réveil jusqu'à leur coucher.

Pour rejoindre un groupe de singe spécifique au cours de la journée, on utilisait un système de télémétrie relié à un GPS. En effet, dans chaque groupe, une femelle vervet possédait un collier GPS au tour du cou (Figure 22). A l'aide d'une antenne, d'un système de télémétrie et d'une fréquence associée à chaque collier GPS, il était ainsi possible de retrouver le groupe de singes d'intérêt (Figure 22). Si le site d'endormissement du groupe avait été noté la veille, on pouvait également retrouver les singes au même endroit le lendemain matin.

**Figure 22 : Matériel utilisé pour localiser les groupes de singes vervets suivis**



**Légende :** Photographies représentant à gauche le collier GPS attaché autour du coup d'une femelle du groupe Kubu (source : Alice Beaud), et à droite l'antenne de télémétrie utilisée par deux assistants de recherche (source : Mohr, s.d.).

Au cours de la journée, les données collectées étaient les déplacements effectués par le groupe et les comportements des individus (Figure 23). Chaque groupe d'assistant de recherche était muni d'un GPS afin de retracer le trajet parcouru par les singes. Les comportements des individus étaient notés sur des tablettes tactiles (Figure 23). Toutes les occurrences de comportements étaient relevées (conflits, toilettage social, comportements sexuels, comportements au cours de rencontre entre deux groupes de singes) et notifiées selon un éthogramme précis. La collecte de données se faisait également par des captures d'écran virtuelles des individus durant lesquels l'observateur se concentrait sur un individu et ses voisins pendant 10 min.



**Figure 23 : Une assistante de recherche collectant des données à l'aide d'une tablette  
(source : Alice Beaud)**



D'autres données pouvaient être collectées selon les projets des doctorants en cours. Tous les matériels utilisés lors d'expériences cognitives devaient ainsi être apportés à pied à l'endroit où se trouvaient les singes. Au cours de mon projet, l'aide des assistants de recherche volontaires a été précieuse pour apprendre à reconnaître les singes mais également pour le bon déroulement des expériences.

Cette dernière partie est donc consacrée à l'étude expérimentale réalisée au cours de mon stage de M2 en collaboration avec l'Université de Lausanne et IVP. Le but de mon projet était d'entraîner des singes vervets en milieu naturel à une tâche d'apprentissage par association présentée sur un écran tactile. L'habituation des singes à interagir avec un écran tactile au cours d'une tâche d'apprentissage rend possible la réalisation d'autres études par la suite. En effet, j'ai travaillé en collaboration avec Tecla Mohr, doctorante à l'Université de Lausanne, dont le projet était d'étudier la flexibilité cognitive et les indices visuels de reconnaissance sociale en présentant des tâches de discrimination sur un écran tactile chez les vervets en milieu sauvage. Comme expliqué précédemment, de nombreux facteurs environnementaux et propres aux individus peuvent biaiser les résultats de performances cognitives, quelle que soit l'espèce étudiée. De plus, les contraintes liées au milieu naturel mises en avant jusqu'ici, rendent ces facteurs impossibles à contrôler lors de la collecte de données. Ainsi, l'objectif de mon projet était de mesurer l'influence

des facteurs attentionnels sur la performance des signes vervets à une tâche d'apprentissage par association présentée sur un écran tactile.

La dernière partie reprend donc la quasi-intégralité de mon rapport de M2 et est rédigée en anglais. Après une brève introduction, le matériel et méthodes, les résultats ainsi que la discussion de l'étude sont présentés.



# Troisième partie : Etude expérimentale

---

## 1. Introduction

The goal of my project was to train free-ranging vervet monkeys (*Chlorocebus pygerythrus*) with an associative learning task displayed on a touchscreen. Habituating them to work with a touchscreen device makes further cognitive research possible in this species, about behavioural flexibility (discrimination-reversal learning task) or social recognition (among other studies about their perceptive abilities). Vervet monkey is a primate part of the genus *Chlorocebus* which live in social groups organized by a linear hierarchy among males and females (Seyfarth et Cheney, 1990). Several studies in vervet monkeys have already contributed to understand the evolution of cognition. They have been well studied for their vocal communication about predators (Struhsaker, 1967b; Cheney et Seyfarth, 1980). Subordinate females trade grooming for getting tolerance from higher ranking individuals during foraging activities (Borgeaud et Bshary, 2015) while taking into account audience composition (Borgeaud *et al.*, 2017). They have been showed to exhibit social learning capacity by imitation (van de Waal et Whiten, 2012) and conformity (van de Waal *et al.*, 2013; Whiten et van de Waal, 2016). But few studies (Kumpan *et al.*, 2020) really examined cognitive performance in an associative learning paradigm in vervet monkeys in ecologically valid conditions.

In this study, we aimed at investigating the factors that can influence performance in an associative learning task during the training phase to a touchscreen device in two groups of free-ranging vervet monkeys in the wild.

In a first hypothesis our goal was to test the effect of demographic factors on the performance of the monkey at the task proposed. The different results in monkey species tend to show that younger individuals perform better than older ones, but that it can be affected by personality and neophobia, aversion toward a novel object (Griffin et Guez, 2014; Padrell *et al.*, 2020). We expected that younger vervet monkeys will show better performances than adults at the task as we hypothesize that they would be more persistent at the task and less neophobic. Previous studies seem to converge toward an absence of differences in cognitive abilities between males and females. However, adult male vervet monkeys show a high behavioural flexibility (Bono *et al.*, 2018). Thus, we expected that adult males will show better performances than adult females.

The group is another demographic factor that we wanted to evaluate. According to Ashton *et al.* (2018), a more important group size leads to better cognitive performances. A group with a high number of individuals has to face more social challenges that imply more cognitive functions (Byrne et Whiten, 1988). Thus, we expected that the group Baie Dankie (65 individuals) will outperform the group Kubu (17 individuals).

In a second part, our goal was to study the impact of attention on cognitive performance. The attention, measured as the head orientation toward the screen, has been shown to play a role in performance (Schubiger *et al.*, 2015). Thus, we hypothesized that a lack of attention while the monkey is touching the screen would lead to more incorrect answers.

In our experiment, because vervet monkeys were able to interact freely with any part of the touchscreen box, we wanted to evaluate the impact of the body part used to touch the screen on performance. Studies in captivity trained the monkeys to use their hand to touch the screen (Gazes *et al.*, 2013) as it seems to be an accurate way to interact with the screen (O'Madagain *et al.*, 2019). Therefore, we expected that the use of hand would lead to more correct touches.

In a last part, we investigated the correlation between the time spent interacting with the screen and the cognitive performance. Persistent individuals showed better cognitive performances (Cauchard *et al.*, 2013). It seems that a positive correlation existed between the time spent solving a cognitive task and the performance at that task (Benson-Amram et Holekamp, 2012). Thus, we hypothesized that individuals who inspected and spent more time around the touchscreen will show a better performance.

### 3. Methods

#### A. Study site and subjects

Vervet monkeys is a widespread abundant species on the African continent (Baldellou et Henzi, 1992). They live in savannah and open woodlands, where they have an easy access to water sources and trees (Isbell et Enstam-Jaffe 2013) but can also easily adapt to human disturbed area (Saj *et al.*, 1999, 2001). Vervets live in social groups ranging from two to 76 individuals with a linear hierarchy among males and females (Seyfarth et Cheney, 1990). The troop is on a matrilineal social organization around female bonds while males disperse and change of group when they reach their sexual maturity (Seyfart et Cheney, 1990).

The study was conducted over a period of four months (from 23<sup>rd</sup> of February 2021 to 25<sup>th</sup> of June 2021) on two groups (Baie Dankie and Kubu) of free-ranging vervet monkeys (*Chlorocebus pygerythrus*) at the Inkawu Vervet Project (IVP) in Mawana Game Reserve in Kwazulu-Natal, South Africa. Both groups were fully habituated to researchers. Baie Dankie group has been followed since the start of the IVP in 2010 and Kubu group since 2013. At the beginning of my study (February 2021), Baie Dankie was composed of 65 individuals and Kubu was composed of 17 individuals (Table 2). From both groups, a total of 36 individuals participated to the experiment: six adult females, seven adult males, ten juvenile females and 13 juvenile males. We conducted experiment one or two times a week for a total of 19 sessions in Baie Dankie and 18 sessions in Kubu.

**Table 2 : Group composition of Baie Dankie and Kubu vervet monkey groups in February 2021 at the start of data collection.**

<b>BAIE DANKIE</b>	Adults	Juveniles	Infants
Males	10	14	7
Females	19	9	6
<b>KUBU</b>	Adults	Juveniles	Infants
Males	1	6	2
Females	2	6	

**Legend:** A female is considered as adult after giving birth. A male is considered as adult after dispersed from his natal group. Juveniles are individuals older than one year old but not adults. Infants are less than one year old.

All individuals were identified on the basis of their individual features (face, body). I followed a training period of 2 months and half to learn how to identify the monkeys and was always assisted by a field assistant who succeeded in an identification test and inter-observers tests before being able to collect data.



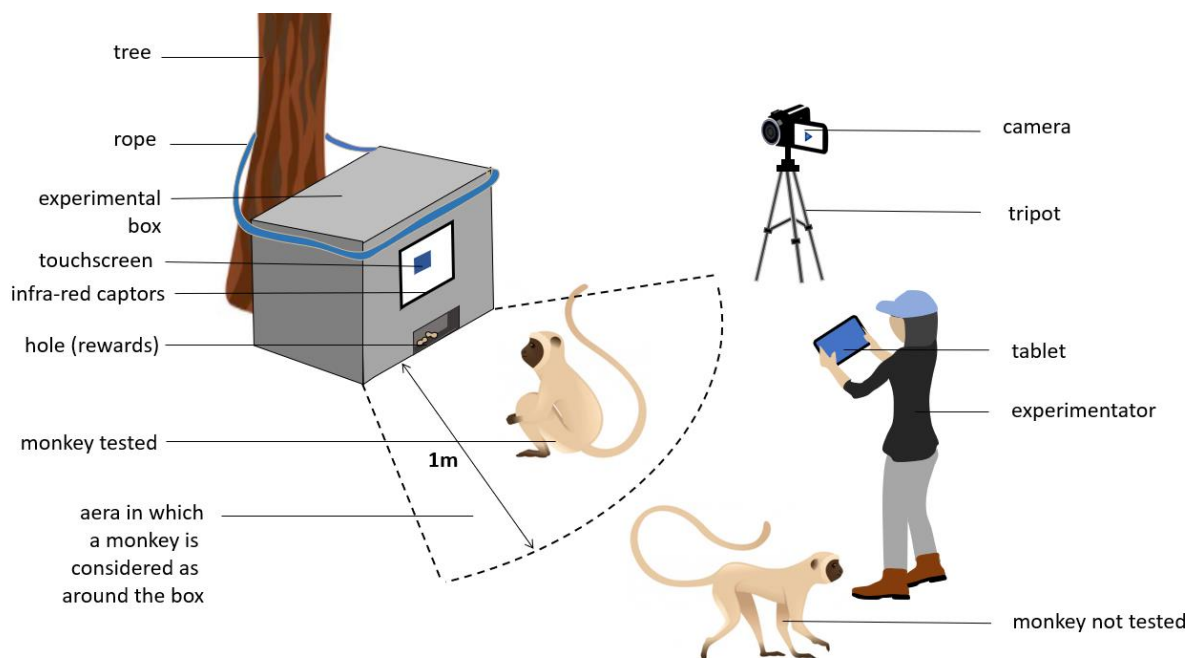
## B. Experimental procedure

### a. Material and procedure

For my project I used a portable touchscreen (ZACI) that it was currently used at IVP for a study on cognitive abilities. ZACI was a metal box (24 cm x 12,5 cm x 22 cm) composed of a touch panel (12 cm x 7 cm), infrared captors, refillable battery and a food dispenser filled with corns. The touchscreen, the battery and the food dispenser were connected to one small tablet inside the box. A hotspot wifi allows the experimenter to control at distance the computer with a touch-sensitive connected tablet. Experiment ran using Matlab. This portable touchscreen was originally designed to conduct studies with captive apes in zoos (Schmitt, 2019).

We conducted and analysed a total of 37 cognitive experiments. The experiment consisted in presenting an associative learning task on a touchscreen apparatus. In the morning, we brought the device in the field at the sleeping site. The exact experiment site was chosen according to the density of the vegetation and the number of monkeys presents. The area delimited by the dotted line (Figure 24) represents the zone in which monkeys were considered as around the box in the ethogram used for video coding (Table 3).

**Figure 24: Schema of the experimental procedure**



We attached the metal box to a tree with a rope to avoid monkeys shaking it (Figure 24, Figure 25). Two observers were needed to conduct the experiment. The first one had the control of the tablet and ran the program, the second one helped with the recognition of the monkeys.

**Figure 25 : Pictures of the experimental procedure**



All sessions were video recorded. The session started when the task was displayed on the screen and finished when the group left the sleeping site (experiments lasted from 25 min to 2 h 30 min). Monkeys were moving freely around the experimental box. Subjects were coming voluntarily to interact with the experimental device. We were not able to control the identity and the quantity of individuals interacting with the touchscreen during a session.



### ***b. Cognitive task***

All monkeys were unfamiliar to the touchscreen or in case of Kubu, they had not had any exposition of the touchscreen for more than a year. Therefore, a training phase was required in order to remove fear and increase habituation to the task. With a simple associative learning protocol divided in three different tasks, we trained monkeys to interact with the touchscreen. In all tasks, a blue square was presented in the middle of the screen on a white background.

In task 1, monkeys received the reward (some corn kernels) if they touched the screen (both the white background and/or the blue square). We considered the task as succeeded when the subjects sat in front of the screen and touched it regularly. In task 2, monkeys were rewarded if they touched only the blue square. In task 3, subjects were rewarded if they touched the blue square, but the image randomly changed position after each correct touch. We considered the second and third task passed when the subject reached the criterion of seven correct answers over 10 in three consecutive sessions, or eight correct answers over 10 in two consecutive sessions or nine correct answers over 10 in one session. All subjects were limited to a maximum of 30 touches per session to avoid monopolization of the touchscreen. From the 36 individuals participating in the study (coming at least one time around the box), 17 subjects were excluded because they did not reach the minimal requirement of seven touches in total. After analysing the data, we removed all data in task 1 as the touch was always rewarded, as well as the data corresponding to task 3 because only 2 individuals reached it.

### ***c. Video analysis***

All videos were coded with the Behavioral Observation Research Interactive Software (BORIS, Friard et Gamba, 2016) frame-by-frame with an increment of 0.040 s when necessary.

Attention was measured as the head orientation at the moment of the touch (Table 3). The subject's head was considered as oriented toward the screen when at least the upper part of the head, including the eyes, was located within screen boundaries and the face was facing the screen with a maximum rotation accepted inferior to 90°.

**Table 3: Ethogram of behaviours analysed by video coding with the software BORIS**

Variable	Measurement level	Coded behaviour
<b>Head Orientation</b>	Point event	Head oriented toward the screen
		Head not oriented toward the screen
<b>Result</b>	Point event	Touch correct
		Touch incorrect
<b>Body Part</b>	Point event	Muzzle
		Hand
		Hand grab (subject's hand(s) grab the edge of the screen)
		Other (includes cheek, forehead, body, and foot)
<b>Time Around</b>	State event	At least the subject's head is inside the area delimited around the box
<b>Time Looking</b>	State event	The subject is around the box, looking at the screen without touching the screen
<b>Time Interacting</b>	State event	The subject is around the box, looking at the screen and is touching the screen

We assessed the outcome of the touch of the monkey as correct or incorrect (Table 3), as it seems to measure cognitive performance more reliably (Cauchoix *et al.*, 2018). We considered that the monkey was touching the screen when at least one part of the body was in direct contact with the screen. If several parts of the body were in contact with the screen, we considered only the first body part that touched the screen. We considered a part of the body touching and moving on the screen without any interruption of contact as a single touch. Moreover, the part of the body used to touch the screen was collected for each touch as muzzle, hand, hand grab (the subject was grabbing the metal part of the box in the space where infrared captors are located, Figure 24) and other, to test for its possible influence on the performance (Table 3). All touches were automatically detected by the infrared field and were recorded on Matlab. The automatic data provided information on the date, the task performed, the identity of the monkey tested (attributed number), the number of touch, the result of the touch (correct/incorrect) and the reaction time between two touches. These data were used to help identifying a touch event on the video. The touches seen on the video were the reference used to count the number of touches, as the infrared had a variable sensitivity. All touch events were checked to make sure that the data were automatically collected, and that the videos were consistent between different animals.

The performance was calculated as the number of correct touches divided by the total number of touches.

The time spent interacting with the touchscreen was measured by three different continuous variables. Time Around was defined as the time spent around the box by the subject, in the area delimited by the two edges of the box within one meter from the box (Figure 24). The time started when at least the subject's head entered the area, and the screen presented the stimulus. The time ended when the subject's head was outside the area, or the screen became black to

indicate the end of the testing period of the subject (i.e. the monkey reached the maximum number of touches allowed in one session). Time Looking was defined as the time spent by the monkey around the box (see previous definition and Figure 24) and looking at the screen without touching it. The monkey was considered as looking at the screen when his head was oriented toward the screen for a minimum of 0.5 s. The time started and stopped when the subject started and stopped looking. The last variable, Time Interacting, was defined as the time spent playing with the task presented on the screen. The time started from the moment the subject started looking at the screen or started touching the screen, to the moment the subject stopped looking at the screen after one or several touches or stopped touching the screen. In Time Interacting, the subject was necessarily touching the screen at one point. These three variables were coded as state events and the data analysed was the total amount of time in each category per session per individual (Table 3).

#### **d. Statistical analyses**

All statistical analyses were conducted using R (RStudio version 1.4.1103 2021) with the packages “lmerTest” version 3.1-3 (Kuznetsova *et al.*, 2017), “lattice” version 0.20-44 (Sarkar, 2008), “MuMIn” version 1.43.17 (Bartoń, 2020), “dplyr” version 1.0.7 (Wickham *et al.*, 2015), “tidyverse” version 1.3.1 (Wickham *et al.*, 2019), “ggplot2” version 3.3.5 (Wickham, 2009), “cowplot” version 1.1.1 (Wilke, 2015) and “car” version 3.0-11 (Fox et Weisberg, 2011).

To investigate whether touch outcome was affected by the head orientation, we used a first general linear mixed model (GLMM). We used as fixed variable result (correct/incorrect) and as explanatory variables head orientation (Yes and No), group (Baie Dankie/Kubu), age (adult/juvenile) and sex (male/female). With a second GLMM, we tested if the performance was influenced by the time around, time looking, time interacting. We used a “cbind” function to calculate the performance as the number of correct touches divided by the total number of touches. In the model, we used the performance as fixed variable and we used time around, time looking, time interacting, group, age and sex as explanatory variables.

For both model we used monkeys’ identity as a random variable. In the first model, we excluded the touches made by grabbing the box (hand grab) as the infra-red was taking them into account, but the touch outcome was always incorrect. We could not remove these data from the second model as it would affect the time playing measured. To compare full models containing all predictors with null models containing only control predictors, we used a likelihood ratio test (function “anova”).

To examine whether the part of the body used by the monkey to touch the screen influenced the result of the touch, we used two non-parametric chi-square goodness-of-fit tests (Shapiro test). The test determines if the observed values (percentage of muzzle, hand and other used to obtain a correct touch) differ significantly ( $p \leq 0.05$ ) from the expected ones (33,3%). The same test was run for the observed values to obtain an incorrect touch. The same data as in the first GLMM model were excluded.

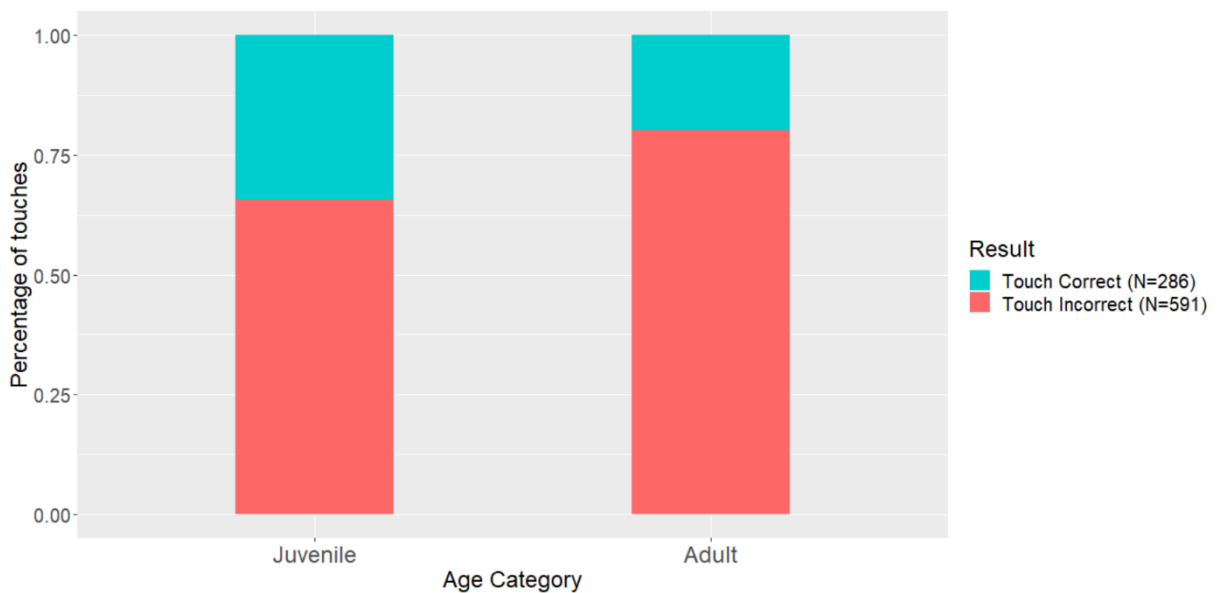
## 4. Results

### *a. Effect of the age, sex and group on touch result*

We analysed 1475 data from 19 subjects (one adult female, five adult males, six juvenile females and seven juvenile males). Eight individuals belonged to the group Kubu and 11 to the group Baie Dankie. Concerning age, we found that juveniles participated more (in average 84 touches per juvenile) than the adults (in average 63,5 touches per adult) but that the number of correct touches between juveniles (N=374/1094) and adults (N=140/381) was not significantly different ( $p=0,48$ ; Estimate=0.27; SD=0.39; Z-value=0.71). The repartition of touches according to sex was higher for females (N=649; average of 93 touches per individual) compared to males (N=826; 69 touches per male). We did not find any significant difference in the amount of correct/incorrect touch done between the two sexes (N=235/649 correct touches for female, N=279/826 correct touches for male;  $p=0.887$ ; Estimate=0.04; SD=0.26; Z-value=0.14). Then we looked at the difference in the number of touches collected in two different groups. We did not find any significant differences between groups (Kubu: N=308 correct; Baie Dankie: N=206 correct;  $p=0.684$ ; Estimate=0.14; SD=0.34; Z-value=0.41) even if we collected more touches from Kubu individuals (N=916, average of 114 touches per individual) than from Baie Dankie ones (N=559, average of 51 touches per individual).

The observational data during the experiment as well as quantitative data highlighted individual differences in cognitive performances. Indeed, only two individuals (“Oort”, adult female in Baie Dankie and “Aar”, juvenile male of Kubu) reached task 3. These two individuals (called thereafter “the outliers”) made respectively 280 (Oort) and 318 (Aar) touches. When examining the time spent around the box, we observed that Oort and Aar spent respectively 8683s and 6210s around the box. So, they spent in mean 2.8 times longer around the box than the rest of the individuals. Hence, the outliers were monopolizing the touchscreen and for this reason we decided to remove these two outliers from the analyses. By removing two individuals, we observed that the performance tended to be affected by the age category ( $p=0.09$ ; Estimate=0.79; SD=0.47; Z-value=1.7). As we presented in Figure 26, the juveniles showed 1.7 times more correct answers (N= 266/776) and 1.2 times less incorrect (N=510/776) answers than the adult (N=20/101 correct touches).

**Figure 26: Percentage of touches correct and incorrect in function of the age.**



**Legend:** Juvenile (12 individuals): N=776 touches; Touch Correct: 34%; Touch Incorrect: 66%.  
 Adult (5 individuals): N=101 touches; Touch Correct: 20%; Touch Incorrect: 80%.

On the contrary, the GLMM revealed that the touch outcome was still not influenced by the sex or the group of individuals (Sex:  $p=0.43$ ; Estimate= -0.24; SD=0.31; Z-value= -0.78; Group:  $p=0.48$ ; Estimate=0.23; SD=0.34; Z-value=0.70).

***b. Effect of attention on touch results***

To study the effect of attention on cognitive performance, we measured the head orientation (toward the screen or not) at the moment of the touch (correct/incorrect) by video coding. A total of 1475 observations for a sample size of 19 individuals (one adult female, five adult males, six juvenile females and seven juvenile males) were analysed.

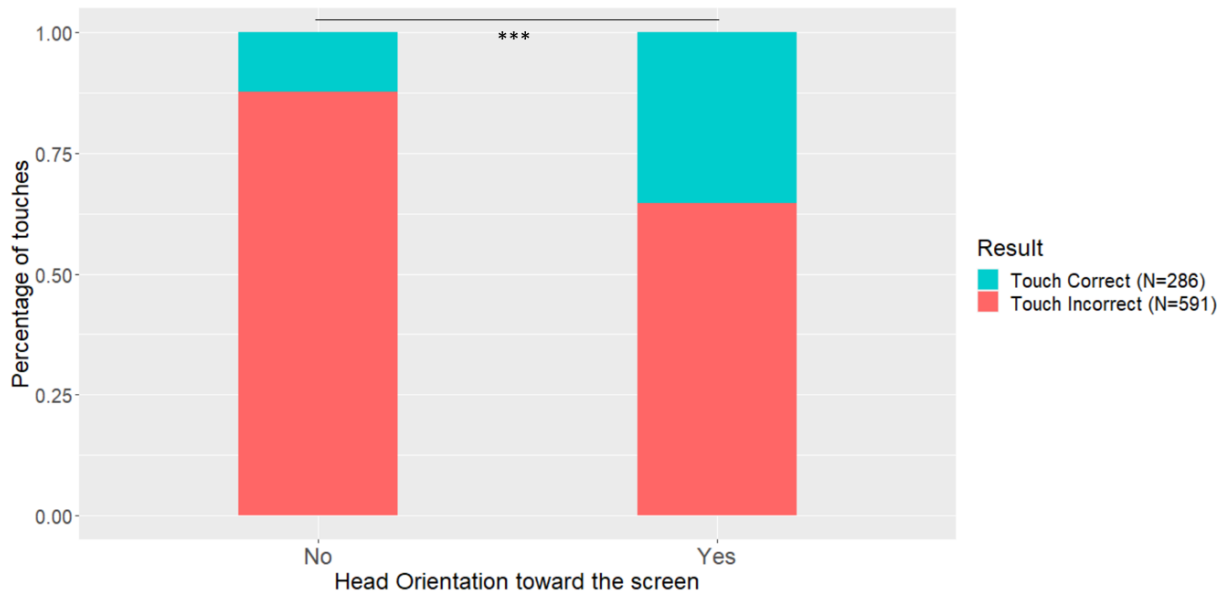
Regardless of the subjects' sex, age or group, incorrect answers represented 65% of the touches and the touches made with the head oriented toward the screen were majoritarian (89%). The GLMMs with the touch outcome as the response variable showed that the head orientation had a significant effect on the performance ( $*** p<0.0001$ ; Estimate= -1.16; SD= 0.23; Z-Value= -4,9). The proportion of correct touches while the monkey was looking at the screen (N=491/1313 or 37%) was 2.6 times higher than the proportion of correct touches while the head was not directed toward the screen (N=23/162 or 14%).

Going in the same direction, the proportion of incorrect touches while the monkey was not looking (N=139/162 or 86%) was 1.4 times higher than the proportion of incorrect touches while the monkey was looking at the screen (N=822/1313 or 63%).

To see if our results were not driven by the performances of the outliers, we ran the statistic model after removing the data of these individuals. Even by removing the outliers, the head orientation had still a significant effect on the performance (Figure 27,  $*** p<0.0001$ ; Estimate= -

1.2; SD= 0.31; Z-Value= -3.93). The more monkey paid attention to the screen during the interaction, the more the touches were correct.

**Figure 27: Percentage of touches correct and incorrect in function of the head orientation**



**Legend:** Head orientated toward the screen: N=771; Touch Correct: 35%; Touch Incorrect: 66%. Head No orientated toward the screen: N=106; Touch Correct: 12%; Touch Incorrect: 88%. GLMM model show a significant effect of the head orientation on the touch result (\*\*\*)  $p < 0.0001$ ; Estimate= -1.2; SD= 0.31; Z-Value= -3.93).

**c. Distribution of the body part used**

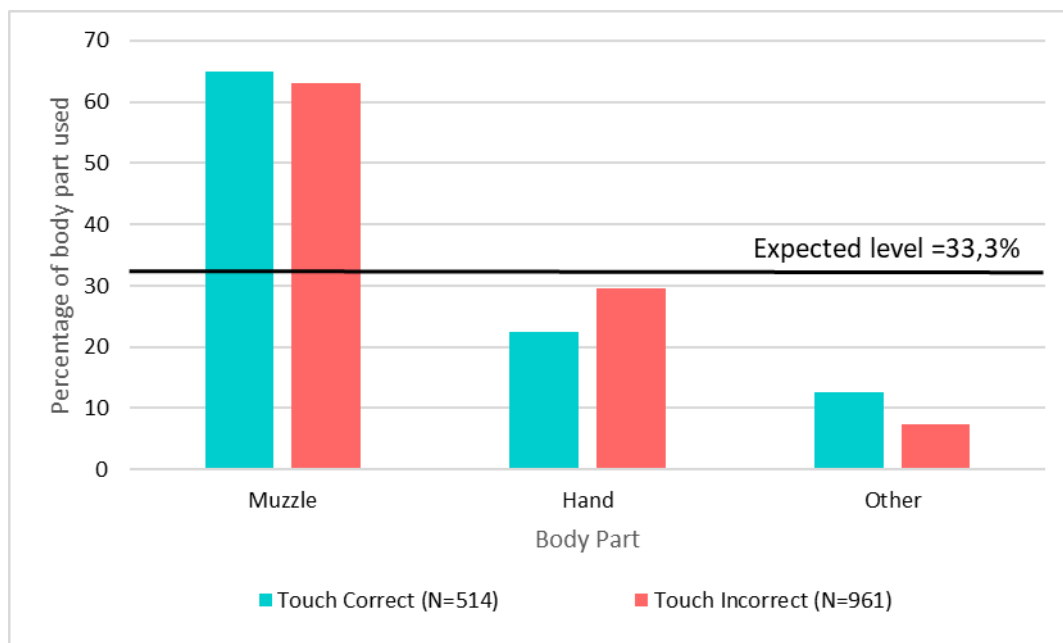
In sessions and across individuals, we observed that monkeys were using different parts of the body when touching the screen. We differentiated body part in four categories: muzzle, hand, other. Nineteen individuals (one adult female, five adult males, six juvenile females and seven juvenile males) were included in the analyses for a total of 1475 touches, 940 were made with the muzzle, 399 with the hand and 136 with other body parts.

Among the correct touches (N=514), 334 were made with the muzzle (65%), 115 with the hand (22%) and 65 with another part (13%). The non-parametric Shapiro test revealed that these proportions were significantly different (Chi-Square goodness of fit test: X-squared = 21.68, df = 2; p-value < 0.0001) from the proportion expected by chance (33,3%). In addition, we run a second shapiro test to check if the observed percentage of incorrect touches (N=961), were different from expected (33.3%). The non-parametric Shapiro test revealed that these proportion were significantly different (Chi-Square goodness of fit test: X-squared = 25.92, df = 2; p-value

$p < 0.0001$ ) from the proportion expected by chance (33,3%). Among the incorrect touches, 606 were made with the muzzle (63%), 284 with the hand (29,5%) and 71 with another part (7,4%).

Among the correct touches as well as among the incorrect touches, the subjects were using in majority the muzzle (Figure 28). We observed that the proportion of incorrect touches made with the hand was close to the proportion expected. Regardless of the touch result, other body parts were less used than expected.

**Figure 28: Percentage of body part used among the total number of correct touches and incorrect touches.**



**Legend:** Number of touches with muzzle: Total N=940 ; Correct N=334. Number of touches with hand: Total N=399; Correct N=115. Number of touches with other parts: Total N=136; Correct N=65. The black line represents the expected percentage of body part used among the correct and incorrect touches which is equal to the chance level, used in the Shapiro test. Shapiro test significant for correct and incorrect touches ( $p < 0.0001$ ).

#### ***d. Time interacting and performance***

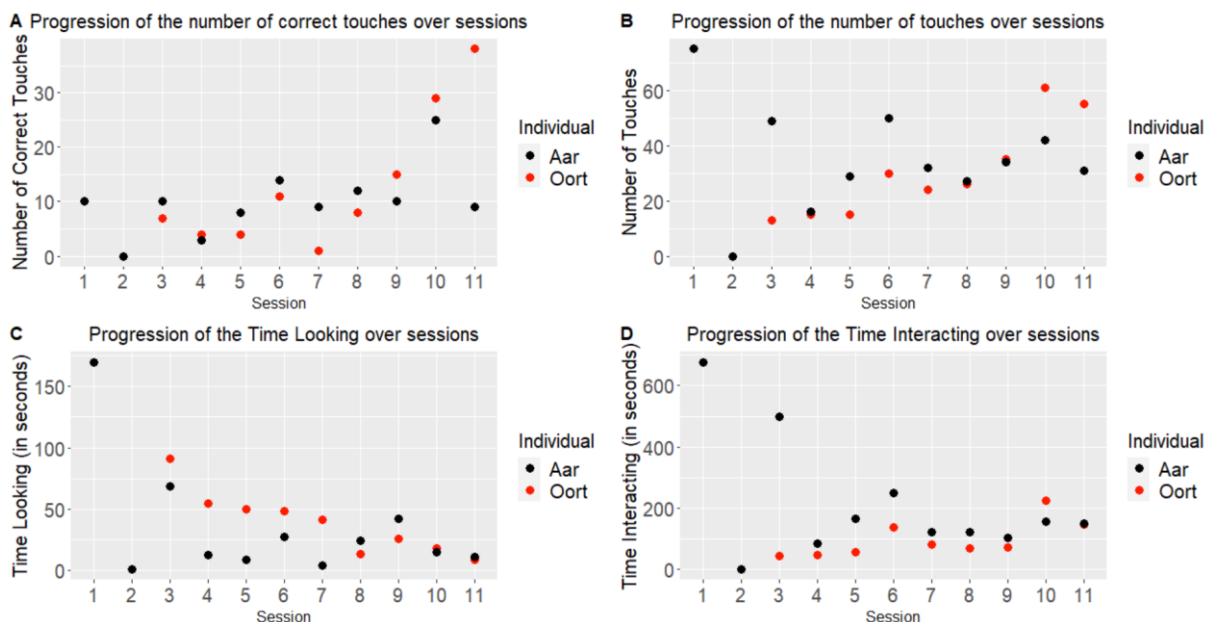
A total of 182 observations for a sample size of 19 individuals (one adult female, five adult males, six juvenile females and seven juvenile males) were analysed to investigate the effect of the time around, time looking and time interacting with the touchscreen on performance.

We found that the time looking had a significant negative effect on the performance ( $***p = 0.0001$ ; Estimate= -0.01; SD= 0.02; Z-Value= -3.85) and we found a positive trend of the Time Interacting on the performance ( $p = 0.08$ ; Estimate= 0.001; SD= 0.0007; Z-Value= 1.75) whereas Time Around shows no significant effect ( $p = 0.5$ ; Estimate= 0.0002; SD= 0.0003; Z-Value= 0.68).



The figure 29 illustrates the results above by showing the example of the outliers (“Oort” adult female in Baie Dankie and “Aar” juvenile male in Kubu). We observed that over sessions, the number of correct touches (Figure 29A) was increasing and that the number of touches was slightly increasing (Figure 29B), which is consistent with an improvement in performance. At the same time, we found that the Time Looking (Figure 29C) strongly decreased over sessions. The more the time looking at the screen decreased, the best the performance was. The strong correlation between these two variables in the outliers’ results seemed to drive the strong significant effect of Time Looking on performance ( $***p=0.0001$ ; Estimate=  $-0.01$ ; SD=  $0.02$ ; Z-Value=  $-3.85$ ). As for the Time Interacting, we observed a slight increase in the first six sessions and a trend to remain constant over the last sessions.

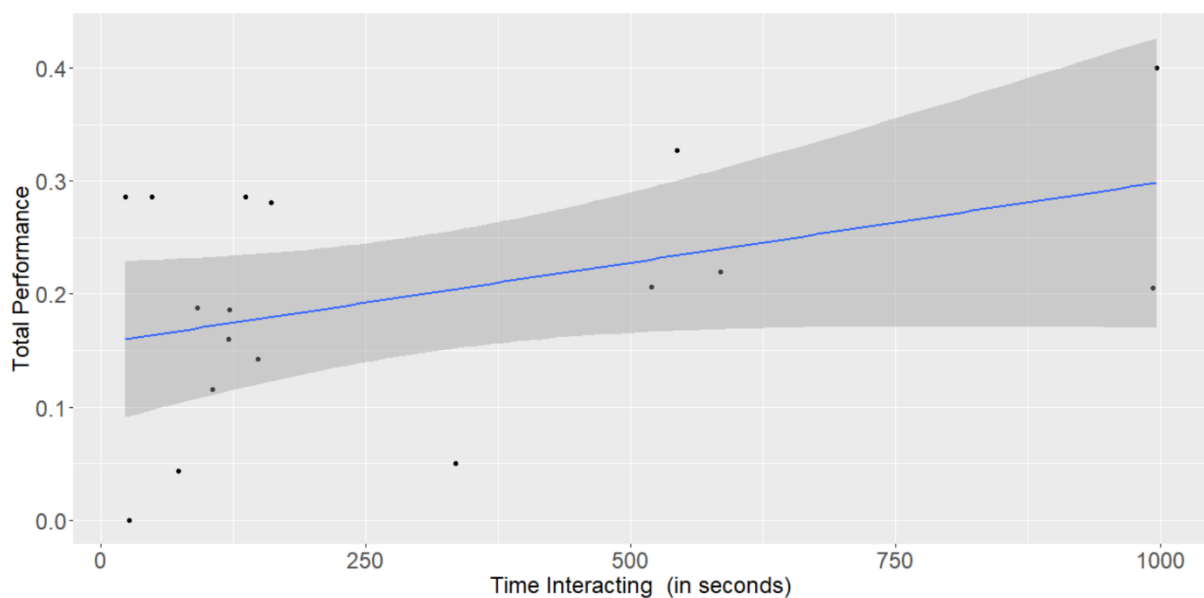
**Figure 29: Comparison of the progression of the number of touches, the number of correct touches, the time looking and the time interacting over session.**



**Legend:** This graph represents data of task 2 (from session 1 to 11) in the case of the two outliers who performed the best (reached task 3) Oort, adult female of Baie Dankie (red dots) and Aar, juvenile male of Kubu (black dots). **A.** Progression of the number of correct touches over sessions. **B.** Progression of the number of touches over sessions. **C.** Progression of the time looking over sessions. **D.** Progression of the number of the time interacting over sessions. Significant influence of the time looking on performance ( $***p=0.0001$ ; Estimate=  $-0.01$ ; SD=  $0.02$ ; Z-Value=  $-3.85$ ).

After removing the outliers (for a sample size of 17 individuals with five adult males, six juvenile females and six juvenile males), the GLMM revealed that Time Looking had still a significant negative effect, though less important, on performance (Annexe 1,2,3;4; \* $p=0.01$ ; Estimate= -0.009; SD= 0.004; Z-Value= -2.57). However, it showed that Time Interacting had a significant positive correlation with the performance (\*\* $p=0.004$ ; Estimate= 0.004; SD= 0.001; Z-Value= 2.92; Figure 30). Time Around still did not have any significant influence on the performance ( $p=0.24$ ; Estimate= 0.0006; SD= 0.0005; Z-Value= 1.17).

**Figure 30: Total performance in function of total time interacting**



**Legend:** The total performance represents the cumulated performance over sessions for an individual. It is calculated as the total number of correct touches summed on all sessions divided by the total number of touches summed on all sessions. Total time interacting represents the sum of the time spent interacting with the screen during all sessions by individuals. Each dot represents one individual. The blue line shows linear regression line model with the confident interval at 0.95 level (dark grey zone). Sample size: N=16 individuals (five adult males, five juvenile males and six juvenile females) after removing the two outliers and one juvenile male of Kubu. Significant influence of time interacting on performance (\*\* $p=0.004$ ; Estimate= 0.004; SD= 0.001; Z-Value= 2.92).

## 5. Discussion

In this study, we analysed data from a field experiment on two groups of free-range vervet monkeys. The experiment consisted in presenting a classical associative learning task on a touchscreen apparatus brought at the monkeys' sleeping site. The three different tasks proposed, with an increasing level of difficulty, were aiming at habituating the monkeys to the device and training them to interact with the screen. To our knowledge, this is the first touchscreen experiments taking place with wild primates. Conducting experiments in captivity presents the advantage of providing controlled experimental conditions where environmental and subject-related factors on cognitive performance are minimized. On the contrary, working in the wild is challenging. Possibilities of protocols and devices are limited and need to be adapted. Subjects are not immediately available for experiments and their receptivity is uncertain. Moreover, external (for example, food availability) and internal factors (for example, motivation) cannot be controlled (Cauchoix *et al.*, 2018). Yet, studying a free-ranging population in its natural environment offers more ecologically valid conditions where subjects are not constrained in their behaviour, territory and social interactions (Pritchard *et al.*, 2016). Thus, the goal of this study was to evaluate the impact of the attention toward the task and the time spent interacting with the touchscreen as well as the influence of demographic parameters (age, sex, group) on cognitive performance.

We found a positive trend in the age category. Juveniles tended to touch more correct answer than adults. The trend that juveniles showed a better performance than adults is in line with what has been found in previous experiments with monkeys (rhesus macaque (*Macaca mulatta*): Bartus *et al.*, 1979; baboon (*Papio papio*) Bonté *et al.*, 2014; vervet monkey (*Chlorocebus pygerythrus*) Kumpan *et al.*, 2020). Juveniles made more touches in average than adults, even if they spent the same amount of time interacting with the touchscreen. It has been found in monkeys that younger individuals were more persistent (Rathke et Fischer, 2020) and that persistence was positively correlated with performance (in great tit: Cauchard *et al.*, 2013; in redfronted lemur: Huebner et Fichtel, 2015; in coyote: Young *et al.*, 2019). In our case, outperformance of juvenile does not seem to be due to stronger persistence toward the task. However, as our sample size was not enough for adult (N=6 adults) compared to juveniles (N=13 juveniles) with a low representation of adult female, further investigations are needed.

Besides, we did not find any significant influence of sex in the number of correct and incorrect touches. This result is consistent with previous results (Schmitt *et al.*, 2012; Schubiger *et al.*, 2020), although we could have expected a difference in adult males' performance. Once they reach maturity and disperse in another group (Seyfarth et Cheney, 1990) males vervet monkeys adapt their behaviour according to the necessity of the new group (Whiten et van de Waal, 2016). In line with this previous result, we expected more cognitive ability in males than females. However, our result could be explained by Schubiger *et al.* experiment, where males were more vigilant within the group, and for this reason were the less attentive and worst skillful in an object permanence task (Schubiger *et al.*, 2015). Despite that we measured the difference in attention between individuals, our small sample size did not allow us to analyse the effect of the sex separately in adult and juveniles. Among the nineteen subjects, only one adult female and five adult males were present in our data analyse, which may lead to a bias in our result on sex effect.

A third result showed that the number of correct and incorrect touches was not influenced by which of the two free-ranging groups (Kubu and Baie Dankie) the subjects belong to. We could

expect that Baie Dankie, being the larger group, developed better cognitive ability to deal with a more demanding social context and had higher cognitive performances (Byrne et Whiten, 1988). But our two groups differed not only in size, but also in territory thus in food availability, in group composition, group hierarchy and degree of habituation towards human as well as in previous experience with various cognitive tasks. All these factors could explain the difference in participation across groups as well. In Kubu, only the juveniles participated at the task as the adults were too shy and scared to participate to the experiment. Whereas in Baie Dankie the level of habituation and number of individuals was bigger than Kubu and one adult high rank female, monopolized the box. Thus, further experiments with more groups studied need to be done to evaluate the impact of all these factors.

The next result we obtained confirmed our hypothesis about the role of attention on cognitive performances. The head orientation of subjects while touching the screen had an influence on the choice of touches: the more the monkeys paid attention to the screen, by having their head orientation towards the task, the more the number of correct touches increased. This result can be explained by the fact that the majority of touches were made with the muzzle and thus with the head oriented toward the screen. The high number of incorrect touches with the head not oriented toward the screen instead, could be explained by the distractions such as sounds and movements, and most of the time, by other individuals approaching the screen, which made the subjects turning their head away from the screen. Some incorrect touches were also due to motor constraints reasons. To get support to be able to touch with the muzzle, or when monkeys were trying to grab a corn stuck in the pipe, as well as when they were getting down the box, they could touch the screen, and most of the time outside of the blue square. Our data allowed to distinguish distraction, but further analyses of the time interacting need to be done. Indeed, we could extract the duration and occurrence of each time interacting event per individual. A high number of occurrences associated to a short duration of time interacting event could reveal a high number of interruptions. We could also measure the latent time between two time interacting events as really short amount of time in between two events would match with a distraction. At last, it is also possible to code the number of head-switching, when the head is turned back and forward the screen, by videos.

In addition to these analyses, we looked at the influence of the body part used to touch the screen on the touch outcome. First, as we explained before, we found that subjects used in majority their muzzle (64%), followed by hand (28%) and other parts of the body (9%), without influencing the number of correct or incorrect touches. As we could not constraint the monkeys in their interaction with the screen as in captivity (Gazes *et al.*, 2013), individuals were able to explore the whole device, considered as a novel object. Contrary from what we observe with captive monkeys already trained, our vervet monkeys inspected the screen by using different parts of the body (see Figure 28). Our results are consistent with the pattern of behaviour exhibited face to a novel object. For example, in human infant, the first physical contact with a novel object is to engage oral action (Juberg *et al.*, 2001). In long-tailed macaques, a novel object exploratory experiment showed that oral contact represented the longest physical interaction with the novel object (Hong *et al.* 2017). The same study showed that while oral contact was the first behaviour exhibited in the interaction with the object, it was followed by a forelimb fine motor contact in a behavioural sequence. Thus, we expected a change in touch strategy by switching the usage of muzzle with hand which should be a more accurate body part to touch the screen. Our small sample size and the insufficient number of experiments done did not allow us to observe this change in enough individuals. One juvenile male in Kubu ("Yaz") showed a transition of the body

parts used to interact with the touchscreen. First, he used his muzzle and then switched to use his hand in the last stage of learning. A longer period of study and a higher number of individuals to pass task 2 could allow us to see a possible progression in the body part used.

In the last part, we analysed the influence on performance of the time spent around the box (Time Around), time with spent looking at the screen (Time Looking) and time interacting with the screen (Time Interacting). We showed that results diverged according to the individuals. Recently, studies focusing on individual differences in cognitive performance highlighted factors and possible selection pressures responsible for these cognitive differences (Boogert *et al.*, 2018). Our findings reveal the importance of analysing the data at the individual level. We tried to look at two individuals who finished the task 2 separately from the rest of the individuals. When we look at the result of the outliers, we observed that over sessions, while their performance was increasing, their time spent looking at the screen was decreasing.

These results can be explained by a diminution of neophobia toward the novel object which can lead the individuals to interact more with the screen instead of just looking at it. It can also reveal a need of observation to understand and learn the task which disappears when the subject made the association reward-stimulus. Interestingly, whereas we could expect that time interacting would increase over sessions, it only slightly increased in the first six sessions. Since the sixth session, the time interacting remained stable. Here, we could explain this observation, by the efficiency of the individual. In the first six sessions, the time interacting seemed to improve with the performance and then once they understood the task, the outliers were more efficient and gave more correct touch in the same amount of time. This is consistent with what has been found in problem-solving in hyena (Benson-Amram et Holekamp 2012) in a learning task.

When we examine the progression of performance over time for the rest of the individuals, we can see that the time looking was only slightly decreasing over session. As we could not isolate individuals which were doing the task, the individual tested could be observed by others (van de Waal *et al.*, 2013). As the outliers were most of the time the first one to interact with the box, the other individuals were only able to look at the screen. Over sessions, the unchanged time looking in those individuals can be explained by their impossibility to access the screen due to the monopolization of the box by the outliers. Contrary to what we see in the outliers' results, we observe that the time spent interacting increased significantly with the total number of touches and the number of correct touches for the majority of individuals. This result is consistent with previous studies where persistent individuals performed better on the task (great tit: Cauchard *et al.*, 2013; redfronted lemur: Huebner et Fichtel, 2015; eastern grey squirrel: Chow *et al.*, 2017).

Difference in time interacting effect on performance across subjects (between the outliers and the rest of individuals) can be explained by a difference in learning stage between individuals. Hence, Chow *et al.* (2017) analysed the performance at a discrimination-reversal learning task displayed on a touchscreen in captive grey squirrels by distinguishing three learning phases: perseveration, chance level and "learned" (Chow *et al.*, 2017). By comparing the time interacting between individuals aligned on the same learning phases, we could probably find the same progression in time interacting over sessions. We could also more precisely examine the role played by each component of the time spent interacting with the screen, according to the learning phase.

During my project, I had to face experimental challenges specific to cognitive experiment conducted on a free-ranging population in the wild. Compromises and choices in the experimental

method led to several limits in the results presented above, of which I will develop three main points.

First of all, the number of experiments were limited by constraints of time. Over a period of four months, we conducted 37 sessions at a rate of one to two sessions per week. We could not further increase the number of sessions conducted per week as we tried to have the minimum impact possible on monkey's daily life. Indeed, as the monkeys were getting more motivated by the experiment due to the lack of food since the end of May (winter season in South Africa), we could disturb the monkeys' travel route. Although, corn does not significantly change their diet, we did not want to alter the amount of food monkeys would get. Increasing the frequency of experiments would also lead to the monkeys becoming overly habituated as we aimed for them to remain as a wild population. These constraints decreased our potential sample size; a larger number of subjects would have led to more consistent results concerning the effect of age, group, sex and time interacting on performance.

Secondly, only two individuals reached the last training task. This highlights a slow learning progression of our subjects. Noise feedback is commonly used to increase the learning of a cognitive association in various species (Dickinson, 2012). For example, in two studies on sheep (McBride et Morton, 2018) and monkey's (Gazes *et al.*, 2013) using a screen to display a cognitive task, a negative auditive feedback indicated an incorrect answer. In our case, the noise made by the food dispenser when delivering corns served as positive feedback. Yet, negative feedback could have reduced the number of incorrect touches made by the monkeys (which represented the majority of touches). However, a high level of arousal caused by a loud noise can affect cognitive performance and attention toward the task during learning (Spruijt *et al.*, 2005; Yerkes et Dodson, 1908). Because our wild population is less familiar with human-designed objects and sounds, such protocol may have increased anxiety of monkeys and caused bias in results on performance and attention.

One of the main last limits of our study is the social learning effect. Our monkeys were free to approach, observe and interact with the touchscreen. No chamber or cabin were designed to block the view to the non-interacting monkeys. Thus, the individuals around could observe the players. Primates are able to learn thanks to social interactions (Heyes, 1994). Vervet monkeys have been shown to possess different social learning abilities, which makes them able to learn by imitation (van de Waal et Whiten, 2012). Thus, during our experiment, performance is possibly impacted by social learning, which can also modulate the effect of attention and the time monkeys spent interacting with the screen. Although we did not take into account this confounding factor in our study, it is possible to measure it by using our data to analyse which subject is looking at the screen while another is interacting with it. We can also record how many individuals are around the box at the same time. Another master student was also currently recording which individuals attended to the experiment in a circle of 10 meters and was paying attention to the reward obtain by the individual tested. Therefore, further data collection and analysis would evaluate the impact of this confounding factor.

# Conclusion

---

En conclusion, ce projet a participé à la première expérience de présentation d'un écran tactile à des primates non-humains en milieu sauvage. Dans la nature, la réalisation de protocole expérimentaux en sciences cognitives est soumise à de nombreux aléas. Cela demande donc une évaluation et une gestion, quand cela est possible, des facteurs environnementaux et des facteurs internes liés au sujet. Ainsi, la performance individuelle à la tâche cognitive proposée sera contrôlée pour plusieurs biais de confusion possibles et sera le plus proche reflet de la capacité cognitive réelle de l'individu que l'on souhaite mesurer.

Dans cette étude, nous avons entraîné des singes vervets en liberté à interagir avec un écran tactile portatif en proposant une tâche d'apprentissage par association. Nous avons étudié l'impact de l'attention (orientation de la tête par rapport à l'écran), du temps passé à interagir avec l'écran et de la partie du corps utilisée pour toucher l'écran sur les performances des individus. Les performances des individus ont également été comparées en fonction de l'âge, du sexe et du groupe des individus.

Nous avons tout d'abord constaté que le nombre de réponses correctes était influencée par l'âge mais non par le sexe ou le groupe. Les individus juvéniles ont obtenu plus de réponses correctes que les adultes. Ensuite, nous avons montré que plus les singes portaient leur attention sur l'écran, plus le nombre de réponses correctes était élevé. De plus, les singes ont utilisé différentes parties du corps pour toucher l'écran, avec des variations de la partie du corps utilisée selon les individus et au cours de l'apprentissage pour un individu donné. La partie du corps utilisée n'avait pas d'influence sur le nombre de réponses correctes des individus. La partie du corps utilisée en majorité était le museau. Enfin, nos résultats ont montré qu'une meilleure performance était corrélée avec un temps plus long passé à interagir avec l'écran et un temps plus court passé à regarder l'écran. Une observation des données au niveau individuel a révélé d'importantes variations dans ces derniers résultats en fonction de la phase d'apprentissage dans laquelle se trouvaient les individus.

Notre étude met en évidence les facteurs qui peuvent influencer les capacités cognitives des singes vervets lors d'une tâche d'apprentissage par association en milieu sauvage. Elle suggère que l'étude des capacités cognitives dans la nature est possible dans des conditions relativement contrôlées. Contrairement à la collecte de données en captivité, les études en milieu naturel permettent l'obtention de résultats dans des conditions écologiquement valides. La comparaison des capacités cognitives de différents taxons dans leur environnement naturel nous permet alors de mieux comprendre les forces évolutives qui façonnent les comportements.

Pouvoir tester des primates non-humains en milieu naturel par l'utilisation d'un écran tactile ouvre la voie à de multiples possibilités expérimentales dans le futur. En effet, l'écran est un support très flexible permettant de proposer toutes sortes de tâches cognitives de façon standardisée tout en minimisant le biais dû à la présence de l'expérimentateur. L'implémentation de cette méthode en milieu sauvage, adaptée à différentes espèces, permettrait d'augmenter le nombre d'études en milieu naturel et de compléter le nombre d'études en captivité (Pritchard *et al.*,



2016). Le développement de l'automatisation de la prise de données via des écrans tactiles sur des populations sauvages pourrait également être une avancée majeure pour obtenir un grand nombre de données en peu de temps, tout en réduisant l'impact des conditions expérimentales (Fagot et Paleressompouille, 2009 ; Ballesta *et al.*, 2021).

De futures études sur les performances cognitives des singes vervets et les facteurs qui les influencent permettront de confirmer ou infirmer les résultats trouvés au cours de ce projet. La diversification des sites de recherche et des populations étudiées permettraient également d'augmenter la fiabilité de ces résultats. L'accumulation de données dans différentes conditions expérimentales renforce la répétabilité des résultats (Cauchoix *et al.*, 2018 ; Johnson-Ulrich *et al.*, 2020) et donne plus d'importance à la généralisation des performances cognitives au niveau de l'espèce.

Alors que beaucoup d'études cherchent à montrer une tendance au sein d'un groupe, de plus en plus de chercheurs s'intéressent aux facteurs pouvant expliquer les différences interindividuelles (Seibt et Wickler, 2006 ; Boogert *et al.*, 2018 ; Padrell *et al.*, 2020). L'analyse des résultats à l'échelle individuelle pourrait offrir une compréhension de ce qui constitue l'unicité cognitive d'un individu et des facteurs corrélés à différents types de profils cognitifs. Ceci apporterait de nouvelles perspectives quant à la compréhension des capacités cognitives des individus, qu'ils soient animaux non-humains ou humains, et quant aux facteurs qui les influencent.

# Liste des références bibliographiques

---

- ALMELING, L., HAMMERSCHMIDT, K., SENNHENN-REULEN, H., *et al.* (2016) Motivational Shifts in Aging Monkeys and the Origins of Social Selectivity. *Current Biology* vol. 26, n° 13, p. 1744-1749. [<https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.066>]
- ALTSCHUL, D.M., WALLACE, E.K., SONNWEBER, R., *et al.* (2017) Chimpanzee intellect: personality, performance and motivation with touchscreen tasks. *Royal Society Open Science* vol. 4, n° 5, p. 170169. [<https://doi.org/10.1098/rsos.170169>]
- ANDELMAN, S.J. (1987) Evolution of Concealed Ovulation in Vervet Monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *The American Naturalist* vol. 129, n° 6, p. 785-799. [<https://doi.org/10.1086/284675>]
- ANDERSON, J.R. (1991) Is human cognition adaptive? *Behavioral and Brain Sciences* vol. 14, n° 3, p. 471-485. [<https://doi.org/10.1017/S0140525X00070801>]
- ARSENEAU-ROBAR, T.J.M., TAUCHER, A.L., MÜLLER, E., *et al.* (2016) Female monkeys use both the carrot and the stick to promote male participation in intergroup fights. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 283, n° 1843, p. 20161817. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1817>]
- ASHTON, B.J., RIDLEY, A.R., EDWARDS, E.K., *et al.* (2018) Cognitive performance is linked to group size and affects fitness in Australian magpies. *Nature* vol. 554, n° 7692, p. 364-367. [<https://doi.org/10.1038/nature25503>]
- BALDELLOU, M., ADAN, A. (1997) Time, gender, and seasonality in vervet activity: A chronobiological approach. *Primates* vol. 38, n° 1, p. 31-43. [<https://doi.org/10.1007/BF02385920>]
- BALDELLOU, M., HENZI, S.P. (1992) Vigilance, predator detection and the presence of supernumerary males in vervet monkey troops. *Animal Behaviour* vol. 43, n° 3, p. 451-461. [[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80104-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80104-6)]
- BALLESTA, S., SADOUGHI, B., MISS, F., *et al.* (2021) Assessing the reliability of an automated method for measuring dominance hierarchy in non-human primates. *Primates; Journal of Primatology* vol. 62, n° 4, p. 595-607. [<https://doi.org/10.1007/s10329-021-00909-7>]
- BARRETT, A.S. (2005) Foraging ecology of the vervet monkey (*Chlorocebus aethiops*) in mixed lowveld bushveld and sour lowveld bushveld of the blydeberg conservancy, Northern province, South Africa. Applied Behavioural Ecology & Ecosystem Research Unit. College for Agricultural & Environmental Sciences, University of South Africa, Pretoria.
- BARTOŃ, K. (2020) MuMIn: Multi-model inference, R package version 1.10.0.
- BARTUS, R.T., DEAN, R.L., FLEMING, D.L. (1979) Aging in the rhesus monkey: effects on visual discrimination learning and reversal learning. *Journal of Gerontology* vol. 34, n° 2, p. 209-219. [<https://doi.org/10.1093/geronj/34.2.209>]

- BEN-SHAHAR, Y., THOMPSON, C.K., HARTZ, S.M., *et al.* (2000) Differences in performance on a reversal learning test and division of labor in honey bee colonies. *Animal Cognition* vol. 3, n° 3, p. 119-125. [<https://doi.org/10.1007/s100710000068>]
- BENSON-AMRAM, S., HOLEKAMP, K.E. (2012) Innovative problem solving by wild spotted hyenas. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 279, n° 1744, p. 4087-4095. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1450>]
- BEZANSON, M., MCNAMARA, A. (2019) The what and where of primate field research may be failing primate conservation. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* vol. 28, n° 4, p. 166-178. [<https://doi.org/10.1002/evan.21790>]
- BONO, A.E.J., WHITEN, A., VAN SCHAIK, C., *et al.* (2018) Payoff- and Sex-Biased Social Learning Interact in a Wild Primate Population. *Current Biology* vol. 28, n° 17, p. 2800- 2805.e4. [<https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.06.015>]
- BONTÉ, E., KEMP, C., FAGOT, J. (2014) Age effects on transfer index performance and executive control in baboons (*Papio papio*). *Frontiers in Psychology* vol. 5, p. 188. [<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00188>]
- BOOGERT, N.J., MADDEN, J.R., MORAND-FERRON, J., *et al.* (2018) Measuring and understanding individual differences in cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 373, n° 1756, p. 20170280. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0280>]
- BORGEAUD, C., BSHARY, R. (2015) Wild Vervet Monkeys Trade Tolerance and Specific Coalitionary Support for Grooming in Experimentally Induced Conflicts. *Current biology* vol. 25, n° 22, p. 3011-3016. [<https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.10.016>]
- BORGEAUD, C., SCHNIDER, A., KRÜTZEN, M., *et al.* (2017) Female vervet monkeys fine-tune decisions on tolerance versus conflict in a communication network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 284, n° 1867, p. 20171922. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1922>]
- BORREGO, N., DOWLING, B. (2016) Lions (*Panthera leo*) solve, learn, and remember a novel resource acquisition problem. *Animal Cognition* vol. 19, n° 5, p. 1019-1025. [<https://doi.org/10.1007/s10071-016-1009-y>]
- BORROW, N. (2019) Cercopithèque du Balé (*Chlorocebus djamdjamensis*). In *iNaturalist*. [<https://www.inaturalist.org/photos/58597585>] (consulté le 29/06/2022).
- BOTTING, J., WHITEN, A., GRAMPP, M., *et al.* (2018) Field experiments with wild primates reveal no consistent dominance-based bias in social learning. *Animal Behaviour*. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.11.025>]
- BURKART, J.M., HRDY, S.B., VAN SCHAIK, C.P. (2009) Cooperative breeding and human cognitive evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* vol. 18, n° 5, p. 175-186. [<https://doi.org/10.1002/evan.20222>]
- BURKART, J.M., SCHUBIGER, M.N., VAN SCHAIK, C.P. (2017) The evolution of general intelligence. *The Behavioral and Brain Sciences* vol. 40, p. e195. [<https://doi.org/10.1017/S0140525X16000959>]

- BYRNE, R.W. (1995) Primate cognition: Comparing problems and skills. *American Journal of Primatology* vol. 37, n° 2, p. 127-141. [<https://doi.org/10.1002/ajp.1350370206>]
- BYRNE, R.W., BATES, L.A. (2011) Cognition in the wild: exploring animal minds with observational evidence. *Biology Letters* vol. 7, n° 4, p. 619-622. [<https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0352>]
- BYRNE, R.W., WHITEN, A. (1988) Machiavellian intelligence: Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans. New York, NY, US, Clarendon Press/Oxford University Press.
- CANTELOUP, C., BOVET, D., MEUNIER, H. (2015) Intentional gestural communication and discrimination of human attentional states in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Animal Cognition* vol. 18, n° 4, p. 875-883. [<https://doi.org/10.1007/s10071-015-0856-2>]
- CANTELOUP, C., PIRAUX, E., POULIN, N., *et al.* (2016) Do Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) perceive what conspecifics do and do not see? *PeerJ* vol. 4. [<https://doi.org/10.7717/peerj.1693>]
- CARERE, C., VAN OERS, K. (2004) Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology & Behavior* vol. 82, n° 5, p. 905-912. [<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2004.07.009>]
- CARPENTER, C.R. (1942) Sexual behavior of free ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). I. Specimens, procedures and behavioral characteristics of estrus. *Journal of Comparative Psychology* vol. 33, n° 1, p. 113-142. [<https://doi.org/10.1037/h0058655>]
- CARRERE, M. (2016) Combiner les apprentissages motivés et associatifs. Thèse de mathématiques et d'informatique. Université de Bordeaux, Université de Bordeaux.
- CAUCHARD, L., BOOGERT, N.J., LEFEBVRE, L., *et al.* (2013) Problem-solving performance is correlated with reproductive success in a wild bird population. *Animal Behaviour* vol. 85, n° 1, p. 19-26. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.10.005>]
- CAUCHOIX, M., CHOW, P.K.Y., VAN HORIK, J.O., *et al.* (2018) The repeatability of cognitive performance: a meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* vol. 373, n° 1756, p. 20170281. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0281>]
- CHENEY, D.L., SEYFARTH, R.M. (1990) How Monkeys See the World: Inside the Mind of Another Species. Chicago, University of Chicago Press.
- CHENEY, D.L., SEYFARTH, R.M. (1987) The influence of intergroup competition on the survival and reproduction of female vervet monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 21, n° 6, p. 375-386. [<https://doi.org/10.1007/BF00299932>]
- CHENEY, D.L., SEYFARTH, R.M. (1983) Nonrandom Dispersal in Free-Ranging Vervet Monkeys: Social and Genetic Consequences. *The American Naturalist* vol. 122, n° 3, p. 392-412. [<https://doi.org/10.1086/284142>]
- CHENEY, D.L., SEYFARTH, R.M. (1982a) How vervet monkeys perceive their grunts: Field playback experiments. *Animal Behaviour* vol. 30, n° 3, p. 739-751. [[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80146-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80146-2)]

- CHENEY, D.L., SEYFARTH, R.M. (1982b) Recognition of Individuals within and between Groups of Free-Ranging Vervet Monkeys. *American Zoologist* vol. 22, n° 3, p. 519-529.
- CHENEY, D.L., SEYFARTH, R.M. (1980) Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys. *Animal Behaviour* vol. 28, n° 2, p. 362-367. [[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80044-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80044-3)]
- CHOW, P.K.Y., LEA, S.E.G., HEMPEL DE IBARRA, N., *et al.* (2017a) How to stay perfect: the role of memory and behavioural traits in an experienced problem and a similar problem. *Animal Cognition* vol. 20, n° 5, p. 941-952. [<https://doi.org/10.1007/s10071-017-1113-7>]
- CHOW, P.K.Y., LEAVER, L.A., WANG, M., *et al.* (2017b) Touch screen assays of behavioural flexibility and error characteristics in Eastern grey squirrels (*Sciurus carolinensis*). *Animal Cognition* vol. 20, n° 3, p. 459-471. [<https://doi.org/10.1007/s10071-017-1072-z>]
- COLE, E.F., MORAND-FERRON, J., HINKS, A.E., *et al.* (2012) Cognitive Ability Influences Reproductive Life History Variation in the Wild. *Current Biology* vol. 22, n° 19, p. 1808-1812. [<https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.07.051>]
- DEAN, L.G., KENDAL, R.L., SCHAPIRO, S.J., *et al.* (2012) Identification of the social and cognitive processes underlying human cumulative culture. *Science (New York, N.Y.)* vol. 335, n° 6072, p. 1114-1118. [<https://doi.org/10.1126/science.1213969>]
- DE BEAR, R. (2016) Vervet Vert (*Chlorocebus sabeus*). In *iNaturalist*. [<https://www.inaturalist.org/photos/17355724>] (consulté le 29/06/2022).
- DE JONG, Y., BUTYNSKI, T. (2018) Grivet (*Chlorocebus aethiops*). In *iNaturalist*. [<https://www.inaturalist.org/photos/15696171>] (consulté le 29/06/2022).
- DICKINSON, A. (2012) Associative learning and animal cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 367, n° 1603, p. 2733-2742. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0220>]
- DUKAS, R. (2004) Evolutionary Biology of Animal Cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* vol. 35, n° 1, p. 347-374. [<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130152>]
- DUNBAR, R.I.M. (2010) The social role of touch in humans and primates: behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* vol. 34, n° 2, p. 260-268. [<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.07.001>]
- DUNBAR, R.I.M., SHARMAN, M. (1984) Is Social Grooming Altruistic? *Zeitschrift für Tierpsychologie* vol. 64, n° 2, p. 163-173. [<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1984.tb00357.x>]
- ENSTAM, K.L., ISBELL, L.A. (2002) Comparison of responses to alarm calls by patas (*Erythrocebus patas*) and vervet (*Cercopithecus aethiops*) monkeys in relation to habitat structure. *American Journal of Physical Anthropology* vol. 119, n° 1, p. 3-14. [<https://doi.org/10.1002/ajpa.10104>]
- ESTES, R. (1991) The behavior guide to African mammals: including hoofed mammals, carnivores, primates. Berkeley, Etats-Unis d'Amérique, University of California Press.

- EVANS, T.A., BERAN, M.J., CHAN, B., *et al.* (2008) An efficient computerized testing method for the capuchin monkey (*Cebus apella*): adaptation of the LRC-CTS to a socially housed nonhuman primate species. *Behavior Research Methods* vol. 40, n° 2, p. 590-596. [<https://doi.org/10.3758/brm.40.2.590>]
- EVANS, C. (2022) inkawuvertvetproject. *In Instagram*. [<https://www.instagram.com/p/CdxZM2PqEXb/?hl=fr>] (consulté le 29/06/2022).
- FAGOT, J., BONTÉ, E. (2010) Automated testing of cognitive performance in monkeys: Use of a battery of computerized test systems by a troop of semi-free-ranging baboons (*Papio papio*). *Behavior Research Methods* vol. 42, n° 2, p. 507-516. [<https://doi.org/10.3758/BRM.42.2.507>]
- FAGOT, J., KRUSCHKE, J.K., DÉPY, D., *et al.* (1998) Associative learning in baboons (*Papio papio*) and humans (*Homo sapiens*): species differences in learned attention to visual features. *Animal Cognition* vol. 1, n° 2, p. 123-133. [<https://doi.org/10.1007/s100710050017>]
- FAGOT, J., PALERESSOMPOULLE, D. (2009) Automatic testing of cognitive performance in baboons maintained in social groups. *Behavior Research Methods* vol. 41, n° 2, p. 396-404. [<https://doi.org/10.3758/BRM.41.2.396>]
- FERREIRA, R. (2018) Malbrouck (*Chlorocebus cynosuros*). *In iNaturalist*. [<https://www.inaturalist.org/photos/13694552>] (consulté le 29/06/2022).
- FIZET, J., RIMELE, A., PEBAYLE, T., *et al.* (2017) An autonomous, automated and mobile device to concurrently assess several cognitive functions in group-living non-human primates. *Neurobiology of learning and memory* vol. 145. [<https://doi.org/10.1016/j.nlm.2017.07.013>]
- FORMAUX, A., O'SULLIVAN, E., FAGOT, J., *et al.* (2022) Understanding Imitation in *Papio papio*: The Role of Experience and the Presence of a Conspecific Demonstrator. *Cognitive Science* vol. 46, n° 3, p. e13117. [<https://doi.org/10.1111/cogs.13117>]
- FOX, J., WEISBERG, S. (2011) An R companion to applied regression, 2<sup>nd</sup> ed. Los Angeles, Etats-Unis d'Amérique, SAGE.
- FRIARD, O., GAMBA, M. (2016) BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution* vol. 7, n° 11, p. 1325-1330. [<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584>]
- FRUTEAU, C., LEMOINE, S., HELLARD, E., *et al.* (2011a) When females trade grooming for grooming: testing partner control and partner choice models of cooperation in two primate species. *Animal Behaviour* vol. 81, n° 6, p. 1223-1230. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.03.008>]
- FRUTEAU, C., VAN DE WAAL, E., VAN DAMME, E., *et al.* (2011b) Infant access and handling in sooty mangabeys and vervet monkeys. *Animal Behaviour* vol. 81, n° 1, p. 153-161. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.09.028>]
- FRUTEAU, C., VOELKL, B., VAN DAMME, E., *et al.* (2009) Supply and demand determine the market value of food providers in wild vervet monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol. 106, n° 29, p. 12007-12012. [<https://doi.org/10.1073/pnas.0812280106>]

- GAZES, R.P., BROWN, E.K., BASILE, B.M., *et al.* (2013) Automated cognitive testing of monkeys in social groups yields results comparable to individual laboratory-based testing. *Animal Cognition* vol. 16, n° 3, p. 445-458. [<https://doi.org/10.1007/s10071-012-0585-8>]
- GEGEAR, R.J., OTTERSTATTER, M.C., THOMSON, J.D. (2006) Bumble-bee foragers infected by a gut parasite have an impaired ability to utilize floral information. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 273, n° 1590, p. 1073-1078. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3423>]
- GOOGLE, INEGI (2022a) Mawana Game Reserve (vue relief). In *Google Maps*. [<https://maps.google.fr>] (consulté le 25/06/2022).
- GOOGLE, INEGI (2022b) Mawana Game Reserve (vue satellite). In *Google Maps*. [<https://maps.google.fr>] (consulté le 25/06/2022).
- GOOGLE, INEGI (2022c) Vue satellite de la réserve de Mawana (Mawana Game Reserve). In *Google Maps*. [<https://maps.google.fr>] (consulté le 25/06/2022).
- GOOSEN, C. (1981) On the Function of Allogrooming in Old-World Monkeys. In Chiarelli, A.B., Corruccini, R.S. (Éd.), *Primate Behavior and Sociobiology, Proceedings in Life Sciences*. Berlin, Springer, p. 110-120. [[https://doi.org/10.1007/978-3-642-68254-4\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-642-68254-4_16)]
- GRIFFIN, A.S., GUEZ, D. (2014) Innovation and problem solving: A review of common mechanisms. *Behavioural Processes* vol. 109, p. 121-134. [<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.08.027>]
- GRUBB, P. (2006) English Common Names for Subspecies and Species of African Primates. *Primate Conservation* vol. 20, p. 65-73. [<https://doi.org/10.1896/0898-6207.20.1.65>]
- HONG, Z., MING, L., YI, L., *et al.* (2017) Pattern of novel object exploration in cynomolgus monkey *Macaca fascicularis*. *Journal of medical primatology* vol. 46, n° 2. [<https://doi.org/10.1111/jmp.12251>]
- HAUSER, M.D., DEWAN, T. (2001) *Wild minds: what animals really think*. London, Penguin.
- HAUSER, M.D., CHOMSKY, N., FITCH, W.T. (2002) The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve? *Science (New York, N.Y.)* vol. 298, n° 5598, p. 1569-1579. [<https://doi.org/10.1126/science.298.5598.1569>]
- HENSHALL, M. (2021b) inkawuvertproject. In *Instagram*. [<https://www.instagram.com/p/CUhoRWZKcXa/?hl=fr>] (consulté le 29/06/2022).
- HENSHALL, M. (2021a) inkawuvertproject. In *Instagram*. [<https://www.instagram.com/p/CUMqjHfKLQD/?hl=fr>] (consulté le 29/06/2022).
- HENZI, S.P., LUCAS, J.W. (1980) Observations on the Inter-troop movement of adult vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Folia Primatologica; International Journal of Primatology* vol. 33, n° 3, p. 220-235. [<https://doi.org/10.1159/000155936>]
- HERON, W.T., SKINNER, B.F. (1939) An apparatus for the study of animal behavior. *The Psychological Record* vol. 3, p. 166-176.

- HEYES, C.M. (1994) Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* vol. 69, n° 2, p. 207-231. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1994.tb01506.x>]
- HOBATER, C., POISOT, T., ZUBERBÜHLER, K., *et al.* (2014) Social network analysis shows direct evidence for social transmission of tool use in wild chimpanzees. *PLoS biology* vol. 12, n° 9, p. e1001960. [<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001960>]
- HONG, Z., MING, L., YI, L., *et al.* (2017) Pattern of novel object exploration in cynomolgus monkey *Macaca fascicularis*. *Journal of medical primatology* vol. 46, n° 2. [<https://doi.org/10.1111/jmp.12251>]
- HUEBNER, F., FICHTEL, C. (2015) Innovation and behavioral flexibility in wild redfronted lemurs (*Eulemur rufifrons*). *Animal Cognition* vol. 18, n° 3, p. 777-787. [<https://doi.org/10.1007/s10071-015-0844-6>]
- INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE (2021) IUCN Red List of Threatened Species. In *IUCN Red List of Threatened Species*. [<https://www.iucnredlist.org/>] (consulté le 05/04/2022).
- ISELL, L.A., CHENEY, D.L., SEYFARTH, R.M. (2002) Why vervets (*Cercopithecus aethiops*) live in multimale groups. In Glenn ME, Cords M (Éd.), *The guenons: diversity and adaptation in African monkeys*. New York, Plenum, p. 173-187.
- ISELL, L.A., ENSTAM JAFFE, K.L. (2013) *Chlorocebus pygerythrus*, vervet monkey. In Kingdon, J., Butynski, T. (Éd.), *Mammals of Africa*. London, Bloomsbury Publishing, p. 277-283.
- ISELL, L.A., PRUETZ, J.D., NZUMA, B.M., *et al.* (1999) Comparing measures of travel distances in primates: methodological considerations and socioecological implications. *American Journal of Primatology* vol. 48, n° 2, p. 87-98. [[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1999\)48:2<87::AID-AJP1>3.0.CO;2-G](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1999)48:2<87::AID-AJP1>3.0.CO;2-G)]
- ISELL, L.A., PRUETZ, J.D., YOUNG, T.P. (1998) Movements of vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) as estimators of food resource size, density, and distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 42, n° 2, p. 123-133. [<https://doi.org/10.1007/s002650050420>]
- ISELL, L.A., YOUNG, T.P. (1993) Social and ecological influences on activity budgets of vervet monkeys, and their implications for group living. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 32, n° 6, p. 377-385. [<https://doi.org/10.1007/BF00168821>]
- ISELL, L.A., YOUNG, T.P., JAFFE, K.E., *et al.* (2009) Demography and Life Histories of Sympatric Patas Monkeys, *Erythrocebus patas*, and Vervets, *Cercopithecus aethiops*, in Laikipia, Kenya. *International Journal of Primatology* vol. 30, n° 1, p. 103-124. [<https://doi.org/10.1007/s10764-009-9332-7>]
- JOHNSON-ULRICH, L., HOLEKAMP, K.E., HAMBRICK, D.Z. (2020) Innovative problem-solving in wild hyenas is reliable across time and contexts. *Scientific Reports* vol. 10, n° 1, p. 13000. [<https://doi.org/10.1038/s41598-020-69953-5>]



- JOLY, M., AMMERSDÖRFER, S., SCHMIDTKE, D., *et al.* (2014) Touchscreen-based cognitive tasks reveal age-related impairment in a primate aging model, the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). *PLoS One* vol. 9, n° 10, p. e109393. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109393>]
- JUBERG, D.R., ALFANO, K., COUGHLIN, R.J., *et al.* (2001) An observational study of object mouthing behavior by young children. *Pediatrics* vol. 107, n° 1, p. 135-142. [<https://doi.org/10.1542/peds.107.1.135>]
- KANGAS, B.D., BERGMAN, J. (2017) Touchscreen technology in the study of cognition-related behavior. *Behavioural Pharmacology* vol. 28, n° 8, p. 623-629. [<https://doi.org/10.1097/FBP.0000000000000356>]
- KANGAS, B.D., BERRY, M.S., BRANCH, M.N. (2011) On the Development and Mechanics of Delayed Matching-to-Sample Performance. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* vol. 95, n° 2, p. 221-236. [<https://doi.org/10.1901/jeab.2011.95-221>]
- KAWAI, N., MATSUZAWA, T. (2001) Reproductive memory processes in chimpanzees: Homologous approaches to research on human working memory. *In Primate origins of human cognition and behavior*. New York, NY, US, Springer-Verlag Publishing, p. 226-234.
- KINGDON, J., HAPPOLD, D. (2013) *Mammals of Africa*. London, Bloomsbury Publishing.
- KINZLER, K.D., SPELKE, E.S. (2007) Core systems in human cognition. *In Progress in Brain Research*. Elsevier, p. 257-264. [[https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(07\)64014-X](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(07)64014-X)]
- KUMPAN, L.T., SMELTZER, E.A., TEICHROEB, J.A. (2020) Animal cognition in the field: performance of wild vervet monkeys (*Chlorocebus pygerythrus*) on a reversal learning task. *Animal Cognition* vol. 23, n° 3, p. 523-534. [<https://doi.org/10.1007/s10071-020-01356-5>]
- KUZNETSOVA, A., BROCKHOFF, P.B., CHRISTENSEN, R.H.B. (2017) lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software* vol. 82, n° 1, p. 1-26. [<https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>]
- LACREUSE, A., RUSSELL, J.L., HOPKINS, W.D., *et al.* (2014) Cognitive and motor aging in female chimpanzees. *Neurobiology of Aging* vol. 35, n° 3, p. 623-632. [<https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2013.08.036>]
- LAMON, N., NEUMANN, C., GIER, J., *et al.* (2018) Wild chimpanzees select tool material based on efficiency and knowledge. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 285, n° 1888, p. 20181715. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1715>]
- LEE, P.C. (1984) Early infant development and maternal care in free-ranging vervet monkeys. *Primates* vol. 25, n° 1, p. 36-47. [<https://doi.org/10.1007/BF02382294>]
- LEE, P.C. (1983) Caretaking of infants and mother-infant relationships. *In Hinde, R.A. (Éd.), Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. Oxford, Blackwell, p. 145-151.
- LEIGHTY, K.A., FRAGASZY, D.M. (2003) Primates in cyberspace: using interactive computer tasks to study perception and action in nonhuman animals. *Animal Cognition* vol. 6, n° 3, p. 137-139. [<https://doi.org/10.1007/s10071-003-0177-8>]

- LOPEZ-VERGARA, L., SANTILLAN-DOHERTY, A.M., MAYAGOITIA, L., *et al.* (1989) Self and Social Grooming in Stump-Tailed Macaques: Effects of Kin Presence or Absence within the Group. *Behavioural Processes* vol. 18, n° 1-3, p. 99-106. [[https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(89\)80008-7](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(89)80008-7)]
- LOZIBA CWT LTD (2022) Home-Loziba Wildlife Reserve. *In Loziba Wildlife Reserve*. [<https://www.loziba.com/>] (consulté le 29/06/2022).
- MARTINS, E.P., HANSEN, T.F. (1997) Phylogenies and the Comparative Method: A General Approach to Incorporating Phylogenetic Information into the Analysis of Interspecific Data. *The American Naturalist* vol. 149, n° 4, p. 646-667. [<https://doi.org/10.1086/286013>]
- MATAS, J. (2021) Le vautour africain ou vautour à dos blanc. *In Espèces-menacees.fr*. [[https://www.especes-menacees.fr/vautour-africain-gyps-africanus/#:~:text=4%20esp%C3%A8ces%20sont%20m%C3%Aame%20%C2%AB%20en,vautou r%20africain%20\(Gyps%20africanus\)](https://www.especes-menacees.fr/vautour-africain-gyps-africanus/#:~:text=4%20esp%C3%A8ces%20sont%20m%C3%Aame%20%C2%AB%20en,vautou r%20africain%20(Gyps%20africanus))] (consulté le 29/06/2022).
- MCBRIDE, S.D., MORTON, A.J. (2018) Visual attention and cognitive performance in sheep. *Applied Animal Behaviour Science* vol. 206, p. 52-58. [<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2018.05.026>]
- MERCIER, S., NEUMANN, C., VAN DE WAAL, E., *et al.* (2017) Vervet monkeys greet adult males during high-risk situations. *Animal Behaviour* vol. 132, p. 229-245. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.07.021>]
- MERTZ, J., SURREAULT, A., VAN DE WAAL, E., *et al.* (2019) Primates are living links to our past: The contribution of comparative studies with wild vervet monkeys to the field of social cognition. *Cortex* vol. 118, p. 65-81. [<https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.03.007>]
- MOHR, T. (s. d.) Research. *In inkawuvervetproject*. [<https://inkawuvervetproject.weebly.com/research.html>] (consulté le 29/06/2022).
- MORAND-FERRON, J., COLE, E.F., QUINN, J.L. (2016) Studying the evolutionary ecology of cognition in the wild: a review of practical and conceptual challenges: Evolutionary ecology of cognition in the wild. *Biological Reviews* vol. 91, n° 2, p. 367-389. [<https://doi.org/10.1111/brv.12174>]
- MORAND-FERRON, J., QUINN, J.L. (2011) Larger groups of passerines are more efficient problem solvers in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol. 108, n° 38, p. 15898-15903. [<https://doi.org/10.1073/pnas.1111560108>]
- O'HARA, M., HUBER, L., GAJDON, G.K. (2015) The advantage of objects over images in discrimination and reversal learning by kea, *Nestor notabilis*. *Animal Behaviour* vol. 101, p. 51-60. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.12.022>]
- O'MADAGAIN, C., KACHEL, G., STRICKLAND, B. (2019) The origin of pointing: Evidence for the touch hypothesis. *Science Advances* vol. 5, n° 7, p. eaav2558. [<https://doi.org/10.1126/sciadv.aav2558>]
- PADRELL, M., RIBA, D., ÚBEDA, Y., *et al.* (2020) Personality, cognition and behavior in chimpanzees: a new approach based on Eysenck's model. *PeerJ* vol. 8, p. e9707. [<https://doi.org/10.7717/peerj.9707>]

- PAPINI, M.R. (2002) Pattern and process in the evolution of learning. *Psychological Review* vol. 109, n° 1, p. 186-201. [<https://doi.org/10.1037/0033-295x.109.1.186>]
- PREMACK, D., WOODRUFF, G. (1978) Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behavioral and Brain Sciences* vol. 1, n° 4, p. 515-526. [<https://doi.org/10.1017/S0140525X00076512>]
- PRICE, T., WADEWITZ, P., CHENEY, D., *et al.* (2015) Vervets revisited: A quantitative analysis of alarm call structure and context specificity. *Scientific Reports* vol. 5, n° 1, p. 13220. [<https://doi.org/10.1038/srep13220>]
- PRITCHARD, D.J., HURLY, T.A., TELLO-RAMOS, M.C., *et al.* (2016) Why study cognition in the wild (and how to test it)? *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* vol. 105, n° 1, p. 41-55. [<https://doi.org/10.1002/jeab.195>]
- RAMPON, C., TANG, Y.P., GOODHOUSE, J., *et al.* (2000) Enrichment induces structural changes and recovery from nonspatial memory deficits in CA1 NMDAR1-knockout mice. *Nature Neuroscience* vol. 3, n° 3, p. 238-244. [<https://doi.org/10.1038/72945>]
- RAKOTO, N. (s. d.) Tantale (*Chlorocebus tantalus*). In *iNaturalist*. [<https://www.inaturalist.org/photos/1090927>] (consulté le 29/06/2022).
- RATHKE, E.-M., FISCHER, J. (2020a) Differential ageing trajectories in motivation, inhibitory control and cognitive flexibility in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 375, n° 1811, p. 20190617. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0617>]
- RATHKE, E.-M., FISCHER, J. (2020b) Differential ageing trajectories in motivation, inhibitory control and cognitive flexibility in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 375, n° 1811, p. 20190617. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0617>]
- READER, S. (Éd.) (2009) Animal innovation. Oxford, Oxford Univ. Press.
- RENEVEY, N., BSHARY, R., WAAL, E. van de (2013) Philopatric vervet monkey females are the focus of social attention rather independently of rank. *Behaviour* vol. 150, n° 6, p. 599-615. [<https://doi.org/10.1163/1568539X-00003072>]
- RITCHIE, A. (2017) Three Things We Can Learn From Vervet Monkeys. In *Londozoli Blog*. [<https://blog.londozoli.com/2017/01/28/three-things-we-can-learn-from-vervet-monkeys/>] (consulté le 29/06/2022).
- RODRIGUES, E.D., SANTOS, A.J., VEPPA, F., *et al.* (2021) Connecting primate gesture to the evolutionary roots of language: A systematic review. *American Journal of Primatology* vol. 83, n° 9. [<https://doi.org/10.1002/ajp.23313>]
- ROSATI, A.G., SANTOS, L.R., HARE, B. (2010) Primate social cognition: Thirty years after Premack and Woodruff. In Platt, M., Ghazanfar, A. (Éd.), *Primate neuroethology*. New York, NY, US, Oxford University Press, p. 117-143. [<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195326598.003.0007>]
- ROTH, G., DICKE, U. (2005) Evolution of the brain and intelligence. *Trends in Cognitive Sciences* vol. 9, n° 5, p. 250-257. [<https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.03.005>]

- SADE, D.S. (1972) Sociometrics of *Macaca mulatta*. I. Linkages and cliques in grooming matrices. *Folia Primatologica; International Journal of Primatology* vol. 18, n° 3, p. 196-223. [<https://doi.org/10.1159/000155480>]
- SAJ, T., SICOTTE, P., PATERSON, J.D. (1999) Influence of Human Food Consumption on the Time Budget of Vervets. *International Journal of Primatology* vol. 20, n° 6, p. 977-994. [<https://doi.org/10.1023/A:1020886820759>]
- SAJ, T.L., SICOTTE, P., PATERSON, J.D. (2001) The conflict between vervet monkeys and farmers at the forest edge in Entebbe, Uganda. *African Journal of Ecology* vol. 39, n° 2, p. 195-199. [<https://doi.org/10.1046/j.0141-6707.2000.00299.x>]
- SÁNCHEZ-AMARO, A., AMICI, F. (2015) Are primates out of the market? *Animal Behaviour* vol. 110, p. 51-60. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.09.020>]
- SARKAR, D. (2008) *Lattice: Multivariate Data Visualization with R, Use R!* New York, Springer-Verlag. [<https://doi.org/10.1007/978-0-387-75969-2>]
- SCHMITT, V. (2019) Implementing portable touchscreen-setups to enhance cognitive research and enrich zoo-housed animals. *Journal of Zoo and Aquarium Research* vol. 7, n° 2, p. 50-58. [<https://doi.org/10.19227/jzar.v7i2.314>]
- SCHMITT, V., KRÖGER, I., ZINNER, D., *et al.* (2013) Monkeys perform as well as apes and humans in a size discrimination task. *Animal Cognition* vol. 16, n° 5, p. 829-838. [<https://doi.org/10.1007/s10071-013-0616-0>]
- SCHMITT, V., PANKAU, B., FISCHER, J. (2012) Old world monkeys compare to apes in the primate cognition test battery. *PLoS One* vol. 7, n° 4, p. e32024. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032024>]
- SCHUBIGER, M.N., FICHTEL, C., BURKART, J.M. (2020) Validity of Cognitive Tests for Non-human Animals: Pitfalls and Prospects. *Frontiers in Psychology* vol. 11, p. 1835. [<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.01835>]
- SCHUBIGER, M.N., KISSLING, A., BURKART, J.M. (2019) Does opportunistic testing bias cognitive performance in primates? Learning from drop-outs. *PLoS One* vol. 14, n° 3, p. e0213727-e0213727. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213727>]
- SCHUBIGER, M.N., WÜSTHOLZ, F.L., WUNDER, A., *et al.* (2015) High emotional reactivity toward an experimenter affects participation, but not performance, in cognitive tests with common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Animal Cognition* vol. 18, n° 3, p. 701-712. [<https://doi.org/10.1007/s10071-015-0837-5>]
- SEED, A., BYRNE, R. (2010) Animal Tool-Use. *Current Biology* vol. 20, n° 23, p. R1032-R1039. [<https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.09.042>]
- SEED, A., TOMASELLO, M. (2010) Primate Cognition. *Topics in Cognitive Science* vol. 2, n° 3, p. 407-419. [<https://doi.org/10.1111/j.1756-8765.2010.01099.x>]
- SEIBT, U., WICKLER, W. (2006) Individuality in Problem Solving: String Pulling in Two *Carduelis* Species (Aves: Passeriformes). *Ethology* vol. 112, n° 5, p. 493-502. [<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01172.x>]

SEYFARTH, R., CHENEY, D. (1990) The assessment by vervet monkeys of their own and another species' alarm calls. *Animal Behaviour* vol. 40, n° 4, p. 754-764. [[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80704-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80704-3)]

SEYFARTH, R.M., CHENEY, D.L. (2003) Signalers and receivers in animal communication. *Annual Review of Psychology* vol. 54, p. 145-173. [<https://doi.org/10.1146/annurev.psych.54.101601.145121>]

SEYFARTH, R.M., CHENEY, D.L., MARLER, P. (1980) Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science (New York, N.Y.)* vol. 210, n° 4471, p. 801-803. [<https://doi.org/10.1126/science.7433999>]

SHAW, R.C., BOOGERT, N.J., CLAYTON, N.S., *et al.* (2015) Wild psychometrics: evidence for 'general' cognitive performance in wild New Zealand robins, *Petroica longipes*. *Animal Behaviour* vol. 109, p. 101-111. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.08.001>]

SHANNON (2021) inkawuvervetproject. In Instagram. [<https://www.instagram.com/p/CeDZvdNqwXz/?hl=fr>] (consulté le 29/06/2022).

SHETTLEWORTH, S.J. (2010) Cognition, evolution, and behavior. 2<sup>ème</sup> éd. Oxford, Oxford University Press.

SPRUIJT, B.M., HEEREN, T.J., HOOFF, J.A.R.A.M. van, *et al.* (2005) Effects of trait anxiety on performance of socially housed monkeys in a learning test. *Behaviour* vol. 142, n° 9-10, p. 1269-1287. [<https://doi.org/10.1163/156853905774539373>]

STRUHSAKER (1967a) Auditory communication among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). In Altmann, S.A., American Association for the Advancement of Science (Éd.), *Social communication among primates*. Chicago, University of Chicago Press.

STRUHSAKER (1967b) Ecology of Vervet Monkeys (*Cercopithecus Aethiops*) in The Masai-Amboseli Game Reserve, Kenya. *Ecology* vol. 48, n° 6, p. 891-904. [<https://doi.org/10.2307/1934531>]

STRUHSAKER (1967c) Behavior of vervet monkeys and other cercopithecines. New data show structural uniformities in the gestures of semiarboreal and terrestrial cercopithecines. *Science (New York, N.Y.)* vol. 156, n° 3779, p. 1197-1203. [<https://doi.org/10.1126/science.156.3779.1197>]

STRUHSAKER, T.T. (1971) Social behaviour of mother and infant vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Animal Behaviour* vol. 19, n° 2, p. 233-250. [[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(71\)80004-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(71)80004-0)]

STRUHSAKER, T.T. (1967) Ecology of Vervet Monkeys (*Cercopithecus Aethiops*) in The Masai-Amboseli Game Reserve, Kenya. *Ecology* vol. 48, n° 6, p. 891-904. [<https://doi.org/10.2307/1934531>]

TAMSYN, H. (2021) Communication personnelle.

TEBBICH, S., BSHARY, R. (2004) Cognitive abilities related to tool use in the woodpecker finch, *Cactospiza pallida*. *Animal Behaviour* vol. 67, n° 4, p. 689-697. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.08.003>]

- THORINGTON, R.W., GROVES, C.P. (1970) An annotated classification of the Cercopithecoidea. In Napier, J.R., Napier, P.H., Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research (Éd.), *Old world monkeys: evolution, systematics, and behavior: proceedings*. New York, Etats-Unis d'Amérique, Academic Press.
- TOMASELLO, M. (1999) The cultural origins of human cognition. Cambridge, Harvard University Press.
- TURKUVAZ, H. (2022) Furry stars: Monkeys near Florida airport delight visitors. In *dailysabah*. [[https://www.dailysabah.com/gallery/furry-stars-monkeys-near-florida-airport-delight-visitors/images?gallery\\_image=89457](https://www.dailysabah.com/gallery/furry-stars-monkeys-near-florida-airport-delight-visitors/images?gallery_image=89457)] (consulté le 29/06/2022).
- UNIVERSITÉ DE STRASBOURG (2022) SILABE (Simian Laboratory Europe) In *Unistra*. [<https://primatologie.unistra.fr/>] (consulté le 29/06/2022).
- VALENCHON, M., LÉVY, F., FORTIN, M., *et al.* (2013) Stress and temperament affect working memory performance for disappearing food in horses, *Equus caballus*. *Animal Behaviour* vol. 86, n° 6, p. 1233-1240. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.09.026>]
- VAN DE WAAL, E., BORGEAUD, C., WHITEN, A. (2013) Potent social learning and conformity shape a wild primate's foraging decisions. *Science (New York, N.Y.)* vol. 340, n° 6131, p. 483-485. [<https://doi.org/10.1126/science.1232769>]
- VAN DE WAAL, E., CLAUDIÈRE, N., WHITEN, A. (2015) Wild vervet monkeys copy alternative methods for opening an artificial fruit. *Animal Cognition* vol. 18, n° 3, p. 617-627. [<https://doi.org/10.1007/s10071-014-0830-4>]
- VAN DE WAAL, E., KRÜTZEN, M., HULA, J., *et al.* (2012) Similarity in food cleaning techniques within matriline in wild vervet monkeys. *PLoS One* vol. 7, n° 4, p. e35694. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035694>]
- VAN DE WAAL, E., RENEVEY, N., FAVRE, C.M., *et al.* (2010) Selective attention to philopatric models causes directed social learning in wild vervet monkeys. *Proceedings. Biological Sciences* vol. 277, n° 1691, p. 2105-2111. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2260>]
- VAN DE WAAL, E., VAN SCHAİK, C.P., WHITEN, A. (2017) Resilience of experimentally seeded dietary traditions in wild vervets: Evidence from group fissions. *American Journal of Primatology* vol. 79, n° 10. [<https://doi.org/10.1002/ajp.22687>]
- VAN DE WAAL, E., WHITEN, A. (2012) Spontaneous Emergence, Imitation and Spread of Alternative Foraging Techniques among Groups of Vervet Monkeys. *PLoS One* vol. 7, n° 10, p. e47008. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047008>]
- VAN DE WAAL, E., BSHARY, R., WHITEN, A. (2014) Wild vervet monkey infants acquire the food-processing variants of their mothers. *Animal Behaviour* vol. 90, p. 41-45. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.01.015>]
- VAN SCHAİK, C.P., KAPPELER, P. M. (2005) Cooperation in primates and humans: closing the gap. In Kappeler, Peter M (Éd.), *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. Berlin, Heidelberg, Springer, p. 3-21.



- VAUCLAIR, J., MEGUERDITCHIAN, A. (2008) The gestural Origin of Language and its Lateralization: Theory and data from studies in nonhuman primates. In Kern, S., Gayraud, F., Marsico, E. (Éd.), *Emergence of linguistic abilities: From gestures to grammar*. Cambridge, Cambridge Scholars Publishing, p. 43-59.
- VILA POUÇA, C., BROWN, C. (2018) Food approach conditioning and discrimination learning using sound cues in benthic sharks. *Animal Cognition* vol. 21, n° 4, p. 481-492. [<https://doi.org/10.1007/s10071-018-1183-1>]
- VORHEES, C.V., WILLIAMS, M.T. (2006) Morris water maze: procedures for assessing spatial and related forms of learning and memory. *Nature protocols* vol. 1, n° 2, p. 848-858. [<https://doi.org/10.1038/nprot.2006.116>]
- WEED, M.R., TAFFE, M.A., POLIS, I., *et al.* (1999) Performance norms for a rhesus monkey neuropsychological testing battery: acquisition and long-term performance. *Brain Research. Cognitive Brain Research* vol. 8, n° 3, p. 185-201. [[https://doi.org/10.1016/s0926-6410\(99\)00020-8](https://doi.org/10.1016/s0926-6410(99)00020-8)]
- WHEELER, B.C., FISCHER, J. (2012) Functionally referential signals: a promising paradigm whose time has passed. *Evolutionary Anthropology* vol. 21, n° 5, p. 195-205. [<https://doi.org/10.1002/evan.21319>]
- WHITEN, A., VAN DE WAAL, E. (2016) Identifying and dissecting conformity in animals in the wild: Further analysis of primate data. *Animal Behaviour* vol. 122, p. e1-e4. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.04.002>]
- WHITTEN, P.L. (1983) Diet and dominance among female vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *American Journal of Primatology* vol. 5, n° 2, p. 139-159. [<https://doi.org/10.1002/ajp.1350050205>]
- WICKHAM, H. (2009) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*, New York, Springer-Verlag. [<https://doi.org/10.1007/978-0-387-98141-3>]
- WICKHAM, H., AVERICK, M., BRYAN, J., *et al.* (2019) Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software* vol. 4, n° 43, p. 1686. [<https://doi.org/10.21105/joss.01686>]
- WICKHAM, H., FRANÇOIS, R., HENRY, L. (2015) dplyr: A grammar of data manipulation. In *dplyr: A grammar of data manipulation: R package version 0.4.3*. [<http://CRAN.R-project.org/package=dplyr>] (consulté le 07/07/2022).
- WILKE, C.O. (2020) cowplot: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for « ggplot2 ». In *cowplot: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for 'ggplot2': R package version 1.1.1*. [<https://CRAN.R-project.org/package=cowplot>] (consulté le 07/07/2022).
- WRANGHAM, R.W., WATERMAN, P.G. (1981) Feeding Behaviour of Vervet Monkeys on *Acacia tortilis* and *Acacia xanthophloea*: With Special Reference to Reproductive Strategies and Tannin Production. *Journal of Animal Ecology* vol. 50, n° 3, p. 715-731. [<https://doi.org/10.2307/4132>]
- YERKES, R.M., DODSON, J.D. (1908) The Relation of Strength of Stimulus to Rapidity of Habit Formation. *Journal of Comparative Neurology & Psychology* vol. 18, p. 459-482. [<https://doi.org/10.1002/cne.920180503>]

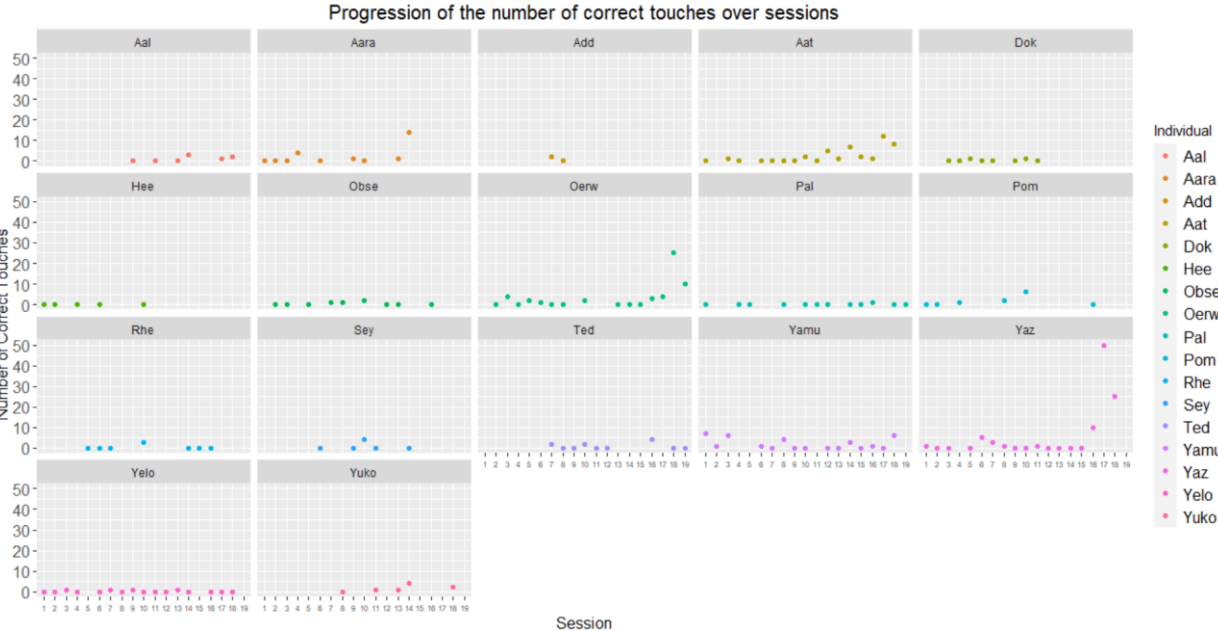
YOUNG, J.K., TOUZOT, L., BRUMMER, S.P. (2019) Persistence and conspecific observations improve problem-solving abilities of coyotes. *PLoS One* vol. 14, n° 7, p. e0218778. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218778>]

ZUBERBÜHLER, null (2000) Referential labelling in Diana monkeys. *Animal Behaviour* vol. 59, n° 5, p. 917-927. [<https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1317>]



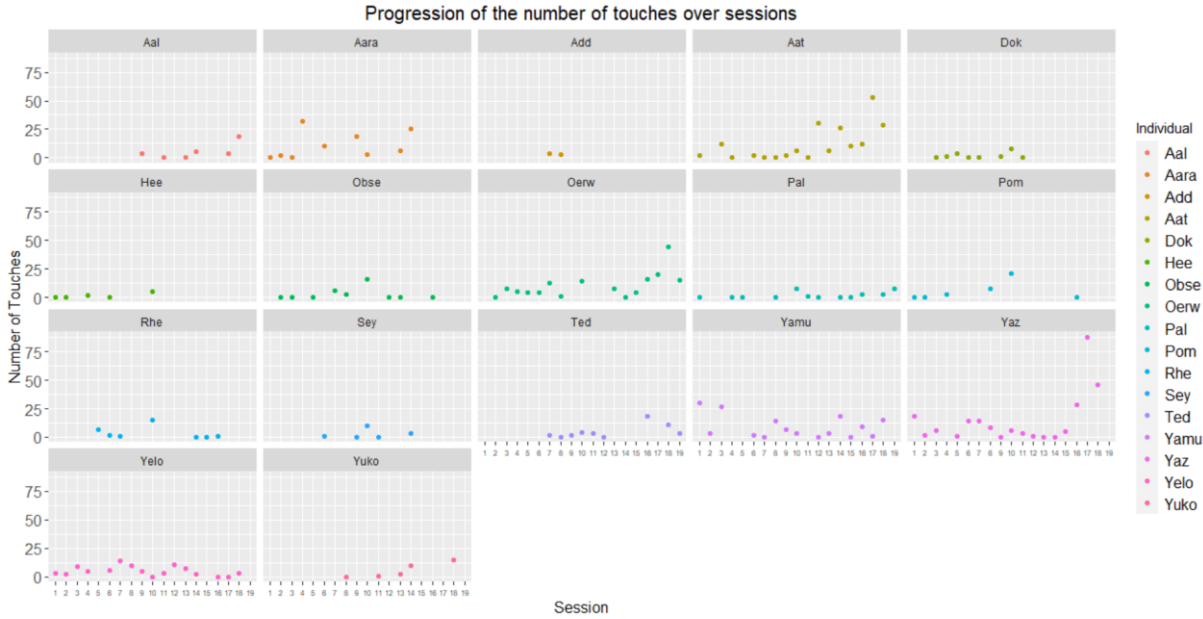


# Annexe 1: Comparison of the progression of the number of correct touches over sessions between individuals.



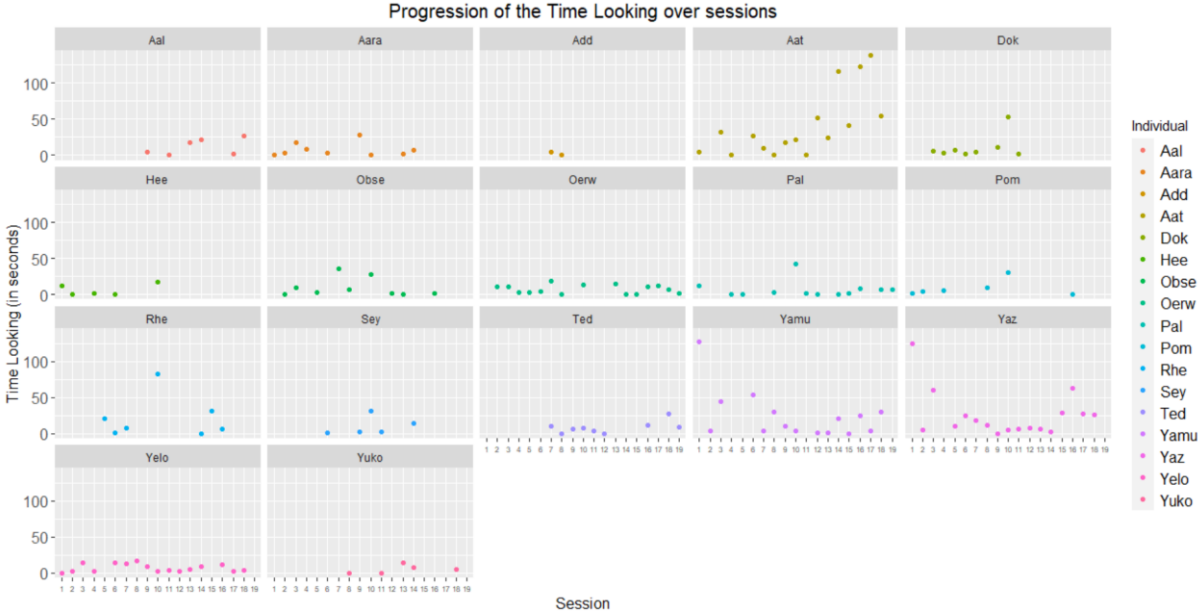
**Legend:** This graph represents data of task 2 (from session 1 to 19) in the case of the 17 individuals without the outliers). Each graph associated to one colour represent one individual.

# Annexe 2: Comparison of the progression of the number total of touches over sessions between individuals.



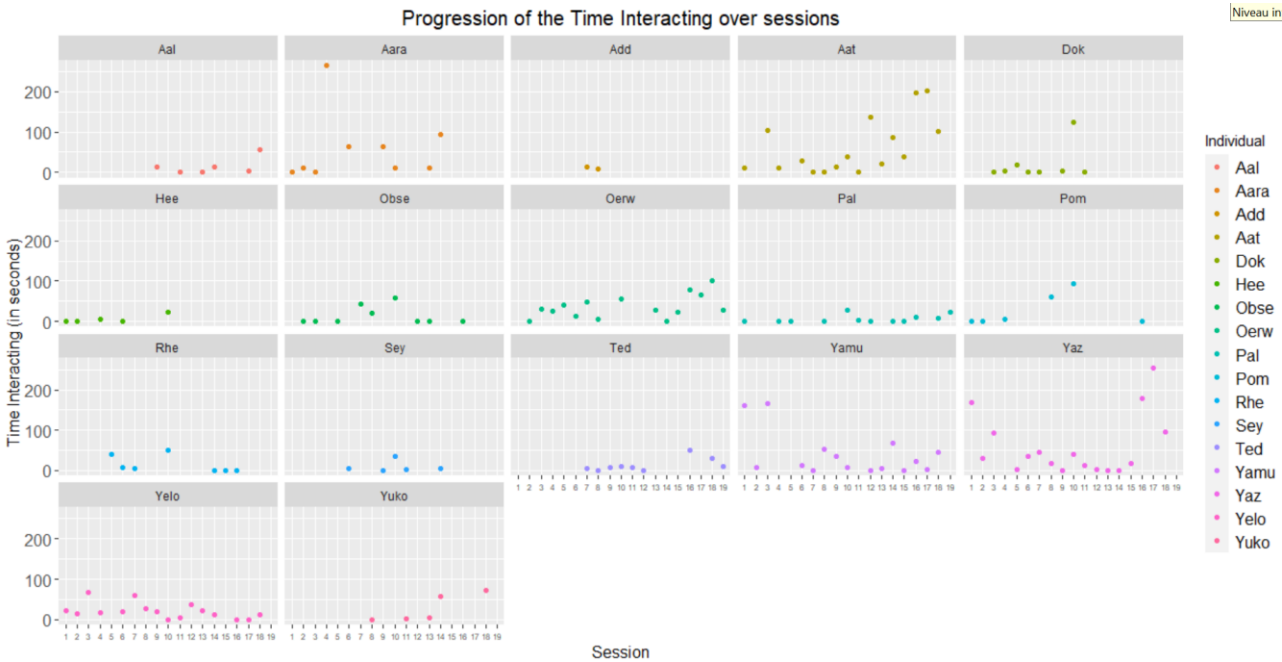
**Legend:** This graph represents data of task 2 (from session 1 to 19) in the case of the 17 individuals without the outliers). Each graph associated to one colour represent one individual.

# Annexe 3: Comparison of the progression of the time spent looking at the screen over sessions between individuals.



**Legend:** This graph represents data of task 2 (from session 1 to 19) in the case of the 17 individuals without the outliers). Each graph associated to one colour represent one individual.

# Annexe 4: Comparison of the progression of the time spent interacting with the screen over sessions between individuals.



**Legend:** This graph represents data of task 2 (from session 1 to 19) in the case of the 17 individuals without the outliers). Each graph associated to one colour represent one individual.

# ÉTUDE DES EFFETS DES FACTEURS ATTENTIONNELS SUR LES PERFORMANCES COGNITIVES DES SINGES VERVETS EN MILIEU NATUREL

---

**AUTEUR : Alice BEAUD**

## **RÉSUMÉ :**

Le milieu naturel représente un environnement changeant auquel les individus font face en adaptant leur comportement. Les capacités cognitives, définies comme l'ensemble des processus par lesquels les animaux collectent, retiennent et utilisent les informations de leur environnement, jouent un rôle majeur dans leur flexibilité comportementale. Tester ces capacités cognitives en milieu sauvage implique de prendre en considération de nombreux facteurs individuels internes, généralement contrôlés en captivité, qui peuvent influencer les performances cognitives.

Nous avons étudié les effets de l'attention (mesurée par l'orientation de la tête) et du temps passé à interagir avec le dispositif expérimental sur la performance cognitive, en présentant pour la première fois une tâche d'apprentissage par association sur un écran tactile en milieu sauvage chez des singes vervets (*Chlorocebus pygerythrus*). Nous avons montré que lorsque les singes portaient leur attention sur l'écran au moment de la tâche, ils réalisaient significativement plus de réponses correctes. Un niveau d'attention plus élevé était également corrélé à une utilisation du museau plus fréquente pour toucher l'écran. Nous avons constaté qu'en fonction du niveau de performance des individus, un temps plus long passé à interagir avec l'écran était lié à une meilleure performance, tandis que le temps passé à regarder l'écran sans interagir avec lui diminuait au fil des sessions.

Ces résultats soulignent l'importance de prendre en compte l'influence des facteurs attentionnels pour conclure à une différence de capacités cognitives entre individus ou espèces. L'analyse plus fine des variations de performances entre différents individus d'une même espèce permettrait d'enrichir nos connaissances sur les forces évolutives qui agissent sur les facultés cognitives.

## **MOTS CLÉS :**

PRIMATE, COGNITION, PERFORMANCE COGNITIVE, ATTENTION, MILIEU SAUVAGE

## **JURY :**

Président : Pr Laurent TIRET

Directrice de thèse : Pr Caroline GILBERT

Examinatrice : Pr Fanny PILOT-STORCK

# STUDY OF ATTENTIONAL FACTORS EFFECTS ON COGNITIVE PERFORMANCES IN WILD VERVET MONKEYS

---

**AUTHOR:** Alice BEAUD

## **SUMMARY:**

Face to daily challenges of surviving in the wild, individuals develop behavioural flexibility. Cognitive abilities play a major role in driving flexible behaviours as they are defined as processes by which an animal collects, retains and uses information from its environment. Testing cognitive capacities in the wild, implies to take in consideration many internal and external factors, usually controlled in captivity, that can influence cognitive performance.

We investigated the influence of attention (measured as the head orientation) and of the time spent interacting with the experimental device on cognitive performance, by conducting the first associative learning task displayed on a touchscreen in the wild in free-ranging vervet monkeys (*Chlorocebus pygerythrus*). We showed that when the monkeys paid attention to screen, they made significantly more correct answers. High level of attention during the task was linked to many touches made with the muzzle. We found that a longer time spent interacting with the screen was correlated with a higher performance while the time spent looking at the screen was decreasing over sessions. These last results were depending on the performance level of the individuals.

These results highlight the importance of considering confounding factors before concluding on any differences in cognitive abilities between individuals and species. Focusing future research on intra and inter-individual variations in performance will lead to a better understanding in the evolutionary driving forces on cognitive abilities.

## **KEYWORDS:**

PRIMATE, COGNITION, COGNITIVE PERFORMANCE, ATTENTION, WILD

## **JURY:**

Chairperson: Pr Laurent TIRET

Thesis Director: Pr Caroline GILBERT

Reviewer: Pr Fanny PILOT-STORCK