



HAL
open science

Flexibilité vocale sous influences sociales chez les primates non-humains

Hélène Bouchet, Marion Laporte, Agnès Candiotti, Alban Lemasson

► **To cite this version:**

Hélène Bouchet, Marion Laporte, Agnès Candiotti, Alban Lemasson. Flexibilité vocale sous influences sociales chez les primates non-humains. *Primatologie*, 2013, 5, 10.4000/primatologie.1794 . hal-01229442

HAL Id: hal-01229442

<https://hal-univ-rennes1.archives-ouvertes.fr/hal-01229442>

Submitted on 4 Sep 2019

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.



Revue de primatologie

5 (2013)

Varia

Hélène Bouchet, Marion Laporte, Agnès Candiotti et Alban Lemasson

Flexibilité vocale sous influences sociales chez les primates non-humains

Avertissement

Le contenu de ce site relève de la législation française sur la propriété intellectuelle et est la propriété exclusive de l'éditeur.

Les œuvres figurant sur ce site peuvent être consultées et reproduites sur un support papier ou numérique sous réserve qu'elles soient strictement réservées à un usage soit personnel, soit scientifique ou pédagogique excluant toute exploitation commerciale. La reproduction devra obligatoirement mentionner l'éditeur, le nom de la revue, l'auteur et la référence du document.

Toute autre reproduction est interdite sauf accord préalable de l'éditeur, en dehors des cas prévus par la législation en vigueur en France.

revues.org

Revues.org est un portail de revues en sciences humaines et sociales développé par le Cléo, Centre pour l'édition électronique ouverte (CNRS, EHESS, UP, UAPV).

Référence électronique

Hélène Bouchet, Marion Laporte, Agnès Candiotti et Alban Lemasson, « Flexibilité vocale sous influences sociales chez les primates non-humains », *Revue de primatologie* [En ligne], 5 | 2013, document 53, mis en ligne le 31 mars 2014, Consulté le 14 avril 2014. URL : <http://primatologie.revues.org/1794> ; DOI : 10.4000/primatologie.1794

Éditeur : Société francophone de primatologie

<http://primatologie.revues.org>

<http://www.revues.org>

Document accessible en ligne sur :

<http://primatologie.revues.org/1794>

Document généré automatiquement le 14 avril 2014.

© SFDP

Hélène Bouchet, Marion Laporte, Agnès Candiotti et Alban Lemasson

Flexibilité vocale sous influences sociales chez les primates non-humains

Historique

Soumis 2 mai 2013. Accepté 17 mars 2014

1 Introduction

- 1 Le langage humain constitue le système de communication le plus élaboré du monde animal. Comme tout comportement, il n'a laissé que peu de traces directes de ses origines ce qui rend l'étude de sa phylogenèse complexe. De récentes études théoriques et empiriques ont souligné l'intérêt d'opter pour une approche interdisciplinaire de la question de l'origine du langage. L'un des moyens d'y répondre serait alors de comparer les mécanismes de communication chez l'homme et chez d'autres espèces animales plus ou moins proches phylogénétiquement (Zuberbühler *et al.*, 2009 ; Fitch, 2010 ; Lemasson *et al.*, 2013a ; Zuberbühler et Lemasson, 2014).
- 2 Les facteurs ayant conduit à l'émergence du langage font l'objet d'un débat important. Le langage humain (Locke et Snow, 1997), tout comme la communication animale (Marler et Tenaza, 1977), constitue avant tout un acte social. Il semble donc logique que la socialité ait pu influencer l'évolution de la communication, et réciproquement (Marler, 1977 ; Waser, 1982). Les hypothèses invoquant une influence majeure des pressions sociales sur l'évolution des capacités communicatives, notamment vocales, se sont multipliées et précisées ces dernières années (Snowdon et Hausberger, 1997 ; Oller et Griebel, 2008 ; Lemasson, 2011 ; Freeberg *et al.*, 2012). Ainsi, le rôle social d'un individu, le contexte social de l'interaction de communication, ou encore la complexité du système social de l'espèce pourraient influencer le degré de flexibilité et de complexité communicative observé tant au niveau de l'individu que de l'espèce.
- 3 L'acte de communication consiste en une interaction sociale entre un individu émetteur et un ou plusieurs individus receveurs par le biais d'un échange de signaux (Smith, 1965 ; Egnor *et al.*, 2005). L'acte de communication vocale peut donc être analysé sous trois facettes : 1) la production : analyse de la structure acoustique des signaux émis au cours de l'interaction, 2) l'utilisation : analyse du contexte et des taux d'émission, ainsi que de l'organisation temporelle des signaux échangés, et 3) la perception et la compréhension : analyse des capacités de discrimination entre différents signaux acoustiques et de décodage des messages véhiculés par les signaux (Seyfarth et Cheney, 1997). En se focalisant sur la production et l'utilisation, cet article se propose de passer en revue les récentes études ayant mis en évidence des capacités de flexibilité vocale (définie ici comme une modulation qualitative [production] ou quantitative [utilisation] d'un signal sonore au cours du temps) jusque-là sous-estimées chez les primates non-humains. Dans un premier temps, nous traiterons de la flexibilité dans l'organisation du répertoire vocal d'une espèce en passant en revue les contraintes et les sources de variabilité acoustique permettant un encodage complexe de messages dans les signaux vocaux. Dans un second temps, nous traiterons des influences du contexte social sur la flexibilité vocale, en termes de production et d'utilisation, chez le jeune puis chez l'adulte. En conclusion, nous établirons les parallèles possibles entre langage humain et communication vocale animale, et nous discuterons de l'influence des facteurs sociaux sur l'évolution de la communication dans l'ordre des primates.

2 Flexibilité dans l'organisation du répertoire vocal de l'espèce

2.1 Le répertoire vocal et ses contraintes : vers une classification revisitée

- 4 Traditionnellement, les auteurs définissent le répertoire vocal propre à chaque espèce comme une organisation rigide, sorte de catalogue de types de cris structurellement et contextuellement distincts (e.g. cri de contact, cri de menace, cri d'alarme, cri de détresse, cri de découverte alimentaire, cri d'œstrus...). La variabilité de ces types de cris serait limitée en raison de fortes contraintes neurobiologiques (i.e. contrôle limité de l'émetteur sur son appareil phonatoire – Jürgens, 2002) et écologiques (i.e. propriétés de propagation du son dans l'habitat et possibilités de compensation inter-modale – Brown *et al.*, 1995), ce qui laisse peu de place à une flexibilité socialement déterminée.
- 5 En ce qui concerne les contraintes neurobiologiques, les émissions vocales des singes seraient essentiellement automatiques car liées quasi-exclusivement au niveau d'excitation de l'émetteur, avec une production associée à des structures cérébrales subcorticales et notamment au système limbique (Jürgens, 1995). Pourtant, de récentes études de conditionnement opérant ont relancé le débat sur la capacité de contrôle vocal des primates non-humains, vraisemblablement sous-estimée jusqu'alors (gibbons : Koda *et al.*, 2007 – macaques : Coudé *et al.*, 2011). De plus, les bases neurobiologiques de cette aptitude au contrôle vocal ont pu être identifiées chez les ouistitis (Simoes *et al.*, 2010) et les macaques (Coudé *et al.*, 2011 ; Hage et Nieder, 2013). Ces études ont révélé le rôle joué par le cortex prémoteur et le cortex préfrontal, des aires cérébrales également impliquées dans la production du langage chez l'homme (Simoes *et al.*, 2010 ; Coudé *et al.*, 2011 ; Hage et Nieder, 2013). En outre, d'après ces études, l'activation du cortex prémoteur n'est pas systématique. Certaines émissions vocales, notamment celles liées à la présentation d'aliments, sont plutôt automatiques, alors que d'autres, notamment celles impliquées dans un échange vocal, sont plutôt volontaires. Cela soutient l'idée que le contexte social est une source potentielle de flexibilité vocale.
- 6 En ce qui concerne les contraintes écologiques, Marler (1975) suggérait un lien étroit entre la structure de l'habitat, notamment le niveau de visibilité, et le degré de gradation du répertoire vocal. Chez les espèces de milieu forestier où la communication visuelle est limitée, le mode vocal est prépondérant mais les contraintes de propagation du son favoriseraient l'utilisation d'un répertoire vocal discret, avec des types de cris stéréotypés, minimisant les risques de confusion. A l'inverse, les espèces d'espace ouvert pourraient utiliser des répertoires gradués, avec de nombreuses structures transitoires entre les différents types de cris, car elles ont la possibilité d'assurer la transmission de leur message par un complément visuel. Cette vision très dichotomique d'espèces au répertoire discret *versus* d'espèces au répertoire gradué est néanmoins partiellement remise en cause à l'heure actuelle. Premièrement, des espèces aux répertoires dits gradué et discret peuvent partager un même habitat (Lemasson 2011). Deuxièmement, le niveau de gradation n'est pas homogène au sein du répertoire vocal d'une espèce donnée, indépendamment des contraintes de propagation du son dans l'habitat. Certains types de cris sont plus stéréotypés que d'autres et il semble que l'importance du message encodé, et donc la fonction sociale du cri, joue un rôle primordial dans le degré de gradation observé. Ainsi, les cris d'alarme informant de la présence d'un prédateur présentent moins de gradation que les cris d'alarme avertissant d'un danger moins vital (e.g. mones de Campbell : Keenan *et al.*, 2013). Troisièmement, en focalisant notre attention sur le type de cri, nous passons à côté d'autres sources potentielles de variabilité. Ainsi, au-delà du recensement des différents types de cris, Hauser (2000) a souligné l'intérêt de privilégier une approche multi-niveaux de la structure organisationnelle du répertoire vocal des primates non-humains. Il convient alors d'observer comment une ou plusieurs "unités sonores" (i.e. élément de base d'un cri, représenté par un tracé continu le long de l'axe temporel du sonogramme : Struhsaker, 1967 – équivalent de "note" chez les gibbons : Geissmann, 2002) sont concaténées de façon à former un "type de cri" (i.e. signal ayant une structure distincte et une fonction propre se

traduisant par un ou des contextes d'émission particuliers), lui-même pouvant être émis de manière isolée ou bien au sein d'une "séquence vocale" (i.e. série de cris émise par un même individu; le délai entre deux cris consécutifs est systématiquement plus court que le délai entre deux séquences consécutives : Struhsaker, 1967 – équivalent de "phrase" chez les gibbons : Geissmann, 2002). Le répertoire vocal apparaît alors comme un système plus flexible, avec des combinaisons optionnelles mais prédictives de structures acoustiques. Cette approche "unité sonore – type de cri – séquence vocale" est analogue à celle classiquement utilisée dans la littérature concernant les oiseaux chanteurs (notes – syllabes – phrases – chant) ou l'homme (voyelles/consonnes – syllabes – mots – phrases).

2.2 Différents niveaux de variabilité au sein du répertoire vocal

- 7 Dans la littérature récente, l'étude systématique de la variabilité acoustique au niveau intra-individuel ainsi que l'approche multi-niveaux du répertoire vocal des primates non-humains (Hauser, 2000) ont permis de mettre en évidence un encodage de messages plus complexe que ce qui avait été décrit jusqu'alors. Il s'est avéré que les primates non-humains possèdent deux moyens de générer de la variabilité acoustique pour augmenter le nombre ou la précision des messages transmis. Le premier repose sur des structures acoustiques dont les paramètres (temporels ou fréquentiels) ne sont pas fixés, donnant ainsi lieu à un système plus ou moins gradué permettant notamment la subdivision d'un type de cri en sous-types. Le second repose sur la concaténation d'éléments discrets en des structures d'ordre supérieur (unités vocales en cris, ou cris en séquences) permettant à des espèces présentant un répertoire vocal simple de l'enrichir de manière significative.

2.2.1 Variabilité acoustique et valeur sociale du type de cri

2.2.1.1 Variabilité contextuelle

- 8 Tandis que les catégories fonctionnelles auxquelles sont attribués les types de cris sont souvent peu nombreuses (e.g. interactions affiliatives, interactions agonistiques, découverte de nourriture, alarme, territorialité ou encore sexualité), la variabilité des structures acoustiques observée à l'intérieur d'un type de cri donné est parfois importante. Dans un tel cas, de fines variations structurales dans les domaines temporel ou fréquentiel peuvent permettre de distinguer des sous-types de cri. L'étude détaillée du contexte d'émission de ces sous-types et, dans certains cas, des expériences de repasses (*alias* "playbacks") testant la réaction des individus récepteurs ont permis de mettre en évidence qu'ils encodaient un supplément d'information au sein d'une catégorie fonctionnelle donnée. Il est intéressant de noter que ces suppléments d'information sont directement liés au fonctionnement social de l'espèce concernée. Depuis les fameux travaux de Seyfarth *et al.* (1980) qui furent les premiers à révéler l'existence de sous-types de cris d'alarme associés à différentes espèces de prédateurs chez les vervets, des découvertes similaires ont été faites chez de nombreuses espèces de primates non-humains soumis à la prédation (prosimiens : Macedonia, 1990 – singes du Nouveau Monde : Wheeler, 2010 – singes de l'Ancien Monde : Cheney et Seyfarth, 1990 ; Zuberbühler *et al.*, 1997). Par exemple, les femelles mones de Campbell émettent différents sous-types de cris d'alarme ('RRA') en fonction de la nature du danger et du type de prédateur détecté (Lemasson *et al.*, 2004 ; Ouattara *et al.*, 2009a). Les chimpanzés, qui partagent leur nourriture entre congénères, produisent différents sous-types de cris alimentaires ('rough grunts') liés à la quantité et à la qualité de la source de nourriture découverte (Slocombe et Zuberbühler, 2005 ; Slocombe *et al.*, 2010). Chez des espèces au fonctionnement social dit despotique, des sous-types de cris de détresse ('screams') informant sur l'intensité de l'agression ou l'identité de l'opposant ont pu être identifiés chez les macaques (Gouzoules *et al.*, 1984) et les chimpanzés (Slocombe et Zuberbühler, 2007 ; Slocombe *et al.*, 2009). Chez des espèces au fonctionnement social plus tolérant, des sous-types de cris de contact (cris 'CH' et 'A', respectivement) liés à l'activité du groupe ou de l'individu émetteur ont été observés chez les mones de Campbell (Lemasson et Hausberger, 2011) et les cercopithèques Diane (Candiotti *et al.*, 2012a).

2.2.1.2 Variabilité identitaire

- 9 Les exemples présentés ci-dessus traitent de variabilité acoustique intra-individuelle liée au contexte d'émission. Simultanément, un signal vocal peut également présenter de la variabilité

acoustique inter-individuelle porteuse d'un message identitaire (encodant des informations relatives aux caractéristiques physiques ou sociales de l'individu émetteur) (Seyfarth et Cheney, 2003 ; Egnor *et al.*, 2005). Une hypothèse a été émise suggérant l'existence d'un lien entre le degré de variabilité structurale d'un signal vocal et la valeur sociale de son contexte d'émission (Snowdon *et al.*, 1997 ; Griebel et Oller, 2008). Les cris impliqués dans la médiation des relations intra-groupe et dirigés vers un partenaire social particulier (par exemple les cris affiliatifs), pourraient ainsi être sujets à des pressions (sociales) de sélection en faveur d'un degré important de variabilité. Cela permettrait notamment l'encodage d'informations relatives à l'identité de l'émetteur (variabilité inter-individuelle), à son état émotionnel ou encore à ses "intentions" en termes de stratégies sociales (variabilité intra-individuelle). Au contraire, les cris émis dans un contexte moins social et dirigés vers l'ensemble du groupe (par exemple les cris d'alarme) seraient sujets à des pressions de sélection en faveur d'une plus grande stéréotypie permettant d'éviter tout risque de confusion du signal. Cette hypothèse a été validée récemment grâce à des études évaluant le degré de variabilité acoustique dans tout ou partie du répertoire vocal chez plusieurs espèces. En effet, les cris affiliatifs sont ceux qui présentent le degré de variabilité des paramètres acoustiques le plus élevé et qui encodent l'identité de la manière la plus fiable (e.g. macaques : Rendall *et al.*, 1998 – babouins : Rendall *et al.*, 2009 – mones de Campbell : Lemasson et Hausberger, 2011 – mangabés à collier : Bouchet *et al.*, 2012a). En revanche, chez ces mêmes espèces, les cris d'alarme ou les cris liés à l'alimentation ont une structure comparativement plus stéréotypée avec peu de variabilité intra- ou interindividuelle (e.g. mones de Campbell : Lemasson et Hausberger, 2011 – mangabés à collier : Bouchet *et al.*, 2012a).

2.2.2 Des combinaisons acoustiques

2.2.2.1 Combinaisons d'unités sonores en cris

10 L'étude des structures acoustiques à un niveau d'organisation inférieur, c'est-à-dire au niveau de l'unité sonore, a permis de mettre en évidence que les primates non-humains étaient capables d'émettre une grande variété de signaux à partir de quelques unités discrètes en les concaténant selon diverses configurations. Un exemple remarquable est celui de la mone de Campbell. Les mâles produisent des cris d'alarme spécifiques au type de danger détecté. Ainsi, ils émettent des cris 'Krak' lorsqu'un léopard est détecté et des cris 'Hok' lorsqu'un aigle est repéré (Ouattara *et al.*, 2009b). La valeur sémantique des 'Krak' et des 'Hok' a été confirmée expérimentalement. Lorsqu'ils entendent des repasses de ces cris, les cercopithèques Diane qui vivent en sympatrie avec les mones de Campbell se comportent comme si le prédateur avait été réellement détecté (Zuberbühler, 2000). Les mâles mones de Campbell produisent également des variantes de ces cris auxquels ils ajoutent un suffixe unique 'oo'. Les 'Krak-oo' et 'Hok-oo' sont émis dans un contexte plus large de perturbation, respectivement au sol et dans la canopée. Ainsi, l'affixation d'une unité 'oo' permet d'élargir le sens du message porté par les cris sans suffixe 'Krak' et 'Hok' (Ouattara *et al.*, 2009b). Les femelles mones de Campbell produisent quant à elles quatre types de cris affiliatifs : deux constitués d'une seule unité ('ST' et 'SH'), un résultant de la combinaison de ces deux unités ('CT'), et un dernier résultant de la combinaison de l'unité 'SH' avec une seconde unité en forme d'arche ('CH') (Lemasson et Hausberger, 2011). Là encore, ces quatre types de cris encodent des variations subtiles quant au contexte social d'émission. Par exemple, le cri 'CH' est composé d'un préfixe ('SH') encodant l'état émotionnel de l'émetteur (Lemasson *et al.*, 2012) et d'un suffixe (modulation de fréquence en forme d'arche) encodant l'appartenance à un réseau social affinitaire (Lemasson et Hausberger, 2004 ; Lemasson et Hausberger, 2011). Un phénomène similaire a pu être observé chez les cercopithèques Diane. Leur répertoire vocal inclut sept types de cris de contact : quatre sont constitués d'une seule unité ('A', 'R', 'L' ou 'H') et trois correspondent à la combinaison entre une unité préfixe ('R', 'L' ou 'H') et l'unité 'A' qui occupe la position de suffixe. L'utilisation de ces sept types de cris varie en fonction du contexte social d'émission, notamment l'activité et la cohésion spatiale du groupe. Ici aussi, les préfixes et le suffixe apportent des informations complémentaires sur la valence de l'état émotionnel de l'émetteur (préfixes) et son identité (suffixe) (Candiotti *et al.*, 2012a).

Enfin, un autre exemple est celui des mangabés à collier. Leur répertoire vocal comprend, entre autres, quatre types de cris fonctionnellement distincts (découverte de nourriture : 'Ti+(Uh)', compétition alimentaire : 'A+(Uh)', menace : 'Un+(Uh)' et affiliation : 'Ro+(Uh)') (Bouchet *et al.*, 2010) qui peuvent être constitués d'une seule unité (respectivement 'Ti', 'A', 'Un' et 'Ro'), de cette même unité émise de manière répétée (e.g. 'TiTi' ou 'TiTiTi'), ou bien de cette (ces) unité(s) concaténée(s) à une unité suffixe ('Uh') (e.g. 'TiUh' ou 'TiTiUh'). Là encore, l'utilisation de ce suffixe est fonction du contexte social : les cris comprenant un 'Uh' sont émis plus souvent lors d'échanges vocaux impliquant de multiples partenaires que lors d'émissions vocales isolées (Bouchet *et al.*, 2010).

2.2.2.2 Combinaison de cris en séquences

11 L'étude des structures acoustiques à un niveau d'organisation supérieur, c'est-à-dire au niveau de la séquence de cris, a permis de mettre en évidence que la structure organisationnelle des séquences vocales pouvait elle aussi être porteuse d'informations contextuelles. Ainsi, les cris alimentaires sont émis en séquences dont la composition, en termes de types de cris chez les bonobos (Clay et Zuberbühler, 2009 ; Clay et Zuberbühler, 2011) et en termes de nombre de répétitions d'un type de cri unique chez les macaques (Dittus, 1984) et les tamarins (Elowson *et al.*, 1991 ; Caine *et al.*, 1995), varie en fonction de la qualité ou de la quantité de nourriture découverte. Un autre exemple remarquable est celui des mâles mones de Campbell qui produisent six types de cris d'alarme ('Boom', 'Krak', 'Krak-oo', 'Hok', 'Hok-oo' et 'Wak-oo') qu'ils émettent généralement en séquences comptant de 2 à 40 cris émis à la suite. L'analyse de la structure de ces séquences a révélé un système de combinaisons complexe, reposant sur des associations et des transitions (i.e. ordre de succession des cris) non-aléatoires entre les différents cris. Ce système encode des informations aussi diverses que la nature et l'imminence du danger, le type de prédateur et l'activité du mâle (Ouattara *et al.*, 2009b). Par exemple, une séquence composée de cris 'Boom' suivis de cris 'Krak-oo' est émise suite à la chute d'un arbre. Lorsqu'un groupe voisin est détecté, des cris 'Hok-oo' sont ajoutés à l'intérieur de la séquence "chute d'arbre" qui porte alors un nouveau message (territorial). De la même manière, une séquence composée de cris 'Krak-oo' est émise lorsqu'un prédateur est détecté. L'ajout de cris 'Krak' ou l'ajout de cris 'Wak-oo' (et optionnellement 'Hok' et 'Hok-oo') au sein d'une séquence "alerte générale au prédateur" spécifie le type de prédateur détecté (respectivement léopard ou aigle). Les mâles mones de Campbell sont également capables de combiner les séquences vocales entre elles. Par exemple, la séquence "chute d'arbre" résulte de la combinaison entre une séquence "rassemblement et déplacement du groupe" (série de cris 'Boom') et une séquence "alerte générale au prédateur" (série de cris 'Krak-oo'). En outre, il est apparu que l'organisation des séquences vocales est prévisible puisque les informations cruciales sont données dès le début de la série de cris (Ouattara *et al.*, 2009b). Par exemple, les cris 'Boom' produits dans un contexte de non-prédation sont émis en premier. Les cris simples ('Krak' et 'Hok') informant sur le type de prédateur détecté sont également émis avant les cris suffixés au sein d'une séquence. Des repasses de séquences vocales enregistrées dans un contexte de détection d'un prédateur, auxquelles des cris 'Boom' avaient été artificiellement ajoutés ne provoquent d'ailleurs pas de réaction anti-prédatrice chez les individus récepteurs (Zuberbühler, 2002). Enfin, le rythme d'émission des cris au sein de la séquence s'est également avéré être porteur d'informations. Le débit d'émission des cris 'Krak' et 'Krak-oo' augmente en fonction de l'imminence du danger (léopard vu *versus* entendu), tandis que le rythme d'émission des 'Hok' augmente lorsque le mâle s'apprête à contre-attaquer l'aigle détecté (Lemasson *et al.*, 2010a). Les exemples indiquant que l'émission de cris en séquences permet d'affiner le message ou bien de créer de nouveaux messages se sont multipliés ces dernières années (e.g. chimpanzés : Crockford et Boesch, 2005 – gibbons : Clarke *et al.*, 2006 – cercopithèques : Arnold et Zuberbühler, 2006 ; Arnold et Zuberbühler, 2008 ; Murphy *et al.*, 2013 – capucins : Wheeler, 2010 – titis : Cäsar *et al.*, 2013).

3 Flexibilité dans le comportement vocal du jeune et de l'adulte

12 Dans les années 1970-1980, les premières études concernant l'ontogénie de la communication vocale chez les primates non-humains ont conclu à un fort déterminisme génétique. Les vocalisations des juvéniles apparaissaient comme structurellement comparables à celles des adultes dès la naissance et peu variables par la suite (revues : Newman et Symmes, 1982 ; Seyfarth et Cheney, 1997 ; Hammerschmidt et Fischer, 2008). Néanmoins, le débat autour de l'ontogénie de la production vocale reste ouvert car les résultats disponibles à l'heure actuelle diffèrent d'une espèce à l'autre (Egnor et Hauser, 2004). De plus, peu d'auteurs se sont penchés sur cette question depuis ces premiers travaux. En revanche, les études concernant l'ontogénie de l'utilisation vocale ont révélé que le développement de cette autre facette de la communication était pour sa part bien dépendant de l'expérience (Seyfarth et Cheney, 1997 ; Naguib *et al.*, 2009). Enfin, des études récentes sur la communication vocale chez les primates non-humains à l'âge adulte ont révélé une flexibilité vocale conséquente, tant en termes de production que d'utilisation vocale, notamment pour les cris impliqués dans les interactions sociales (Snowdon, 1997 ; Egnor et Hauser, 2004 ; Naguib *et al.*, 2009). Ici, nous allons passer en revue les études ayant mis en évidence de la flexibilité vocale sous influences sociales chez le jeune puis chez l'adulte.

3.1 Développement des structures acoustiques chez le jeune

13 L'idée que les vocalisations des primates non-humains sont déterminées uniquement génétiquement s'est appuyée sur des expériences d'isolement social ou d'assourdissement à la naissance (e.g. macaques : Harlow, 1958 – saïmiris : Winter *et al.*, 1973 – Newman et Symmes, 1974), ou encore sur des expériences d'hybridation et d'adoption croisée (e.g. gibbons : Brockelman et Schilling, 1984 ; Geissmann, 1984 – macaques : Owren *et al.*, 1992). Ces expériences peuvent cependant être critiquées car le juvénile ne peut jamais être totalement privé d'expérience sociale (notamment au stade prénatal). De plus, les expériences d'hybridation et d'adoption croisée ont été réalisées avec des espèces proches phylogénétiquement ce qui empêche toute conclusion définitive en termes de déterminisme génétique (Geissmann, 1984 – Owren *et al.*, 1992). En outre, des expériences similaires apportent parfois des résultats contradictoires. L'adoption croisée entre macaques rhésus et macaques japonais a amené Masataka et Fujita (1989) à conclure en faveur d'un phénomène d'apprentissage vocal tandis que Owren *et al.* (1992) ont conclu en faveur d'un déterminisme génétique. Récemment, des répliques de l'expérience d'élevage en isolement social de Newman et Symmes (1974) réalisées par Hammerschmidt *et al.* chez des macaques rhésus (2000) et des saïmiris (2001) ont pour leur part révélé un certain degré de variabilité acoustique structurale au cours du développement (e.g. abaissement de la fréquence fondamentale, allongement de la durée, stabilisation de l'amplitude) qui serait, en partie seulement, expliqué par des changements morfo-anatomiques maturationnels. Le développement des techniques de mesures acoustiques à la fin des années 1980 pourrait expliquer pourquoi ces études récentes ont détecté dans les vocalisations des primates non-humains juvéniles un degré de variabilité acoustique supérieur à ce qui avait été rapporté jusqu'alors (Seyfarth et Cheney, 1997 ; Snowdon *et al.*, 1997). Un cas exceptionnel de flexibilité vocale au cours du développement a été rapporté chez les ouistitis pygmées (Snowdon et Elowson, 2001) et les ouistitis communs (Pistorio *et al.*, 2006). Un phénomène de "babillage" (i.e. production de longues séquences de cris de structures variées ressemblant plus ou moins aux structures adultes) a été observé chez les juvéniles. Au cours de leur développement, les jeunes ouistitis émettent des séquences de cris de plus en plus courtes, et la fréquence des "cris juvéniles" diminue au profit des cris structurellement proches ("cris quasi-adultes") ou identiques ("cris adultes") à ceux de leurs aînés. Enfin, une étude récente sur les duos mère-fille chez les gibbons agiles a mis en évidence un degré de flexibilité acoustique dans le chant du jeune qui va au-delà de simples changements maturationnels (Koda *et al.*, 2013). Au cours du développement, les femelles immatures produisent des chants qui sont de plus en plus ressemblants acoustiquement et de plus en plus synchrones à ceux de leur mère.

3.2 Flexibilité vocale et rôle social chez l'adulte

14 A l'âge adulte, l'existence d'une flexibilité vocale liée au rôle social de l'individu émetteur a été rapportée chez diverses espèces de primates non-humains. Ainsi, l'appartenance à une entité sociale donnée, le statut social, ou encore le sexe, sont autant de messages identitaires qui peuvent être portés par les signaux vocaux. C'est le cas en particulier pour les cris impliqués dans la cohésion sociale intra-groupe, et cet encodage d'informations identitaires leur confère une fonction de 'badge social' (Snowdon, 1997).

3.2.1 Différences inter-populationnelles

15 Des comparaisons inter-groupes ont révélé que l'appartenance de l'émetteur à une population donnée se reflétait dans la structure acoustique de certains types de cris (i.e. "dialecte phonologique") (e.g. chimpanzés : Mitani *et al.*, 1999 ; Crockford *et al.*, 2004 – lémurs : Hafen *et al.*, 2000 ; Braune *et al.*, 2005 – macaques : Tanaka *et al.*, 2006 – ouistitis : De La Torre et Snowdon, 2009), voire dans la composition de son répertoire vocal (présence/absence de types de cris ou de messages encodés, i.e. "dialecte sémantique") (e.g. orang-outans : Wich *et al.*, 2012 – mones de Campbell : Schlenker *et al.*, 2013). Cet encodage se traduit par la présence, à un moment donné, de structures acoustiques similaires dans le répertoire de congénères appartenant à une même entité. Une hypothèse serait que ces dialectes sont le résultat d'une dérive génétique entre les populations ou bien de différences liées à l'acoustique de l'habitat occupé (e.g. macaques : Sugiura *et al.*, 2006 – babouins : Ey *et al.*, 2009). Néanmoins, l'hypothèse d'un phénomène d'apprentissage social semble souvent la plus plausible. En effet, il a pu être prouvé que les dialectes ne sont pas liés à une divergence génétique inter-groupes chez les lémurs (Hafen *et al.*, 2000) et les macaques (Tanaka *et al.*, 2006). Les dialectes ne seraient pas non plus liés aux facteurs environnementaux puisque même des groupes voisins de chimpanzés et de lémurs présentent des structures acoustiques distinctes alors qu'ils occupent le même habitat (Crockford *et al.*, 2004 ; Hafen *et al.*, 2000 ; Braune *et al.*, 2005). De plus, les différences acoustiques relevées chez différentes populations de ouistitis éloignées géographiquement n'ont pu être entièrement expliquées par les caractéristiques acoustiques de l'habitat occupé (De La Torre et Snowdon, 2009). Enfin, une étude longitudinale chez les macaques a révélé que les différences inter-populations n'apparaissent chez les juvéniles qu'après l'âge de 6 ou 7 mois (Tanaka *et al.*, 2006), ce qui nous conforte dans l'idée que l'expérience joue un rôle prépondérant dans l'acquisition des dialectes.

16 Par ailleurs, des différences entre populations captives et sauvages d'une même espèce ont été rapportées. Les femelles mones de Campbell sauvages produisent, dans un contexte de danger, trois sous-types de cris 'RRA' ('RRA1' : dangers divers autres que prédation, 'RRA3' : détection d'un aigle, 'RRA4' : détection d'un léopard) (Ouattara *et al.*, 2009a). En revanche, les femelles mones de Campbell captives ne produisent plus les cris d'alarme liés aux prédateurs, mais émettent le cri 'RRA1' (dangers divers) ainsi qu'un cri 'RRA2' lors du passage de certains humains (e.g. vétérinaire, personne non familière) à proximité de l'enclos (Lemasson *et al.*, 2004). Ce cri 'RRA2' n'a jamais été enregistré dans des groupes sauvages (Ouattara *et al.*, 2009a). Ainsi, les individus captifs présentent un répertoire de cris d'alarme plus restreint, probablement du fait de la rareté des événements dangereux dans leur environnement. En revanche, il est intéressant de constater qu'ils ont développé leur propre version de cri d'alarme liée à leur environnement immédiat (associée à la présence humaine) (Lemasson *et al.*, 2004). Ce phénomène s'apparenterait à de l'innovation vocale, la captivité pouvant être vue comme une nouvelle niche écologique propice au développement de nouvelles capacités vocales (Snowdon, 2009). Deux exemples anecdotiques soutiennent cette idée d'innovation : l'observation chez des chimpanzés ('extended grunt' et 'raspberry' – Hopkins *et al.*, 2007) et des orangs-outans (sifflement – Wich *et al.*, 2009) de signaux nouveaux produits uniquement en captivité, respectivement destinés à attirer l'attention des humains ou produits par imitation de ces derniers.

3.2.2 L'émetteur et son réseau social

17 Au sein d'un même groupe, des différences inter-individuelles liées au statut social de l'émetteur ont également été constatées. Ainsi, l'appartenance à un réseau affinitaire au sein

du groupe peut transparaître dans les vocalisations; ce phénomène a été qualifié de partage vocal (par analogie avec la littérature sur les oiseaux: Brown et Farabaugh, 1997). Il a été notamment mis en évidence chez les mones de Campbell : les femelles ayant des liens sociaux privilégiés émettent les mêmes variantes de cris de contact (caractérisées par la forme de la modulation de fréquence) alors que les femelles isolées socialement ont des cris divergeant des autres individus (Lemasson *et al.*, 2003). De plus, le répertoire d'une femelle (i.e. la structure acoustique et le nombre de ses variantes) et l'identité de ses partenaires de partage vocal évoluent au cours du temps, en parallèle de la dynamique de ses affinités au sein du groupe social (Lemasson et Hausberger, 2004). Cette réorganisation des répertoires vocaux individuels et des réseaux de partage est particulièrement importante suite à une perturbation sociale (e.g. remplacement du mâle du harem : Lemasson et Hausberger, 2004). En outre, des expériences de repasse de ces variantes de cris de contact ont permis de confirmer que les individus récepteurs percevaient ce degré de variabilité acoustique et qu'ils répondaient différemment à une variante présente (faisant partie du répertoire de partage actuel du groupe), une variante passée (n'étant plus utilisée dans le groupe depuis 4 ans) et une variante inconnue (Lemasson *et al.*, 2005a). Enfin, chez les femelles mones de Campbell sauvages, une corrélation positive a été trouvée entre un indice de similarité acoustique (basé sur la comparaison des formes de modulation de fréquence des cris de contact de deux femelles données) et un indice d'affinité sociale (basé sur le temps passé à se toiletter mutuellement), en l'absence de corrélation entre cet indice de similarité acoustique et un indice d'apparentement génétique (basé sur une analyse microsatellitaire) (Lemasson *et al.*, 2011a).

18 D'autres cas de convergence de certains paramètres acoustiques entre membres d'un même groupe ont été observés. Le suivi de la formation de nouveaux groupes sociaux (e.g. mise en couple d'individus non-familiers, introduction d'un nouvel individu dans un groupe) a révélé que les individus étaient capables d'ajuster les paramètres acoustiques de leurs cris en fonction de ceux de leur nouveau partenaire chez les ouistitis (Snowdon et Elowson, 1999), les gibbons (Geissmann, 1999) et les chimpanzés (Marshall *et al.*, 1999). De plus, il a été observé que ce type de perturbation sociale pouvait également engendrer une augmentation de l'activité vocale chez les sakis (Di Fiore *et al.*, 2007), et plus particulièrement une augmentation de la fréquence des échanges vocaux chez les gibbons (Geissmann, 1986 ; Dooley et Judge, 2007) et les mones de Campbell (Lemasson *et al.*, 2005b). Cela pourrait faciliter l'ajustement vocal au nouveau partenaire ainsi que la mise en place des relations sociales. Par ailleurs, dans le cadre d'un échange vocal, un individu est capable de sélectionner dans son répertoire le cri le plus proche structurellement de celui utilisé par son partenaire. Ce phénomène dit de "call matching" a été décrit chez les chimpanzés (Mitani et Brandt, 1994), les macaques japonais (Sugiura, 1998) et les cercopithèques Diane (Candiotti *et al.*, 2012b). Chez cette dernière espèce, un phénomène de convergence/divergence acoustique inter-individuelle a été décrit. Les femelles émettent des cris très stéréotypés et individualisables lorsqu'elles se déplacent dans un habitat visuellement dense (besoin de cohésion spatiale) alors qu'elles convergent acoustiquement au cours d'un échange vocal (besoin de cohésion sociale).

19 Outre cette flexibilité vocale liée aux relations affinitaires entretenues par l'individu émetteur au sein de son groupe, son rang hiérarchique peut également transparaître dans la structure acoustique de ses cris ou dans leur utilisation. Ainsi, un babouin dominant émet des cris 'wahoo' plus aigus et plus longs qu'un subordonné (Fischer *et al.*, 2004), tandis qu'un chimpanzé dominant émet plus souvent des cris 'pant-hoots' qu'un dominé (Mitani et Nishida, 1993). Il est intéressant de noter qu'en cas de changement de statut hiérarchique, on observe un ajustement des paramètres acoustiques de telle manière que le message contenu dans les signaux vocaux de l'individu émetteur demeure fiable. Chez les babouins, une chute dans la hiérarchie se traduit par un raccourcissement et un déclin de la fréquence fondamentale des cris (Fischer *et al.*, 2004); cette flexibilité acoustique est perçue et utilisée par les mâles pour évaluer le statut de leur adversaire et ajuster leur réponse (Kitchen *et al.*, 2013). L'utilisation des vocalisations manifeste également de manière fiable un changement de statut. Ainsi, chez les mâles cercopithèques, une chute dans la hiérarchie se traduit par la disparition des émissions de cris forts (Gautier, 1998).

3.2.3 Dimorphisme sexuel et rôle social de l'émetteur

20 Les caractéristiques identitaires comme le sexe de l'émetteur peuvent aussi être encodées dans la structure des cris. Qu'elles soient de l'ordre d'une phonation particulière ou de types de cris propres à un sexe, ces différences sont généralement expliquées par des différences morphologiques et physiologiques. En effet, certains paramètres acoustiques dépendent des propriétés physiques de l'appareil phonatoire (Riede, 2010), elles-mêmes corrélées à la taille et au poids de l'individu (Fitch et Hauser, 1995 ; Ey *et al.*, 2007). Les cris forts chez les cercopithèques et les mangabés seraient spécifiques aux mâles adultes car les sacs vocaux sont particulièrement développés chez ces individus (Gautier, 1971 ; Gautier et Gautier, 1977 ; Waser, 1982). Néanmoins, des découvertes anecdotiques récentes suggèrent que certains de ces cris dits spécifiques à un sexe ne seraient pas toujours le reflet de l'incapacité des individus de l'autre sexe à les produire. Cela a pu être prouvé expérimentalement chez les saïmiris (Jürgens, 1979 ; Smith *et al.*, 1982), les mâles étant capables de produire des cris dits spécifiques aux femelles suite à une stimulation électrique cérébrale. Cela a également été observé dans un contexte de perturbation sociale chez les gibbons (e.g. mise en couple d'un mâle et d'une femelle non-familiers : Geissmann, 1983; femelles captives hébergées seules ou bien avec une autre femelle : Chen *et al.*, 2008) et de danger imminent chez les cercopithèques (Ouattara *et al.*, 2009a ; Bouchet *et al.*, 2012b) : dans ces quatre exemples, les femelles ont produit des cris dits spécifiques aux mâles lorsque celui-ci était absent ou bien demeurait anormalement silencieux. Une hypothèse permettant d'expliquer ces observations serait que les différences entre les répertoires des mâles et des femelles adultes reflèteraient plutôt la préférence des individus pour certains types de cris. Cette préférence serait en accord d'un point de vue fonctionnel avec le rôle social du sexe correspondant (i.e. protection du groupe pour les mâles adultes *versus* maintien de la cohésion sociale intra-groupe pour les femelles adultes) (e.g. saïmiris : Smith *et al.*, 1982 – macaques et langurs : Hohmann, 1991 – mangabés : Bouchet *et al.*, 2010 – cercopithèques de Brazza : Bouchet *et al.*, 2012b).

3.3 Apprentissage du contexte d'émission des vocalisations chez le jeune

21 Si l'on s'intéresse à un autre aspect de la communication qu'est l'utilisation des vocalisations, il existe chez les primates non-humains un certain nombre de preuves d'apprentissage social du contexte d'émission approprié (Seyfarth et Cheney, 1997 ; Snowdon, 1997 ; Naguib *et al.*, 2009). L'importance de l'expérience et des influences sociales sur l'ontogénie de cette facette de la communication est donc moins débattue.

22 Ainsi, il y a un affinement progressif du contexte d'utilisation des différents types de cris au cours du développement, notamment par observation du comportement des adultes. Les jeunes vervets apprennent à sélectionner le cri d'alarme approprié en fonction du prédateur détecté : par exemple, le cri d'alarme spécifique à la détection d'un aigle martial est d'abord émis envers tout objet volant (y compris une feuille d'arbre) par les enfants, puis envers toutes les espèces d'oiseaux par les juvéniles, et enfin préférentiellement envers les espèces de rapaces et surtout l'aigle martial par les adultes (Seyfarth *et al.*, 1980 ; Seyfarth et Cheney, 1986). De même, les jeunes macaques apprennent à émettre dans le contexte approprié les différents sous-types de cris de détresse (liés à l'intensité de l'agression ou à l'identité de l'opposant) au cours de leur développement (Gouzoules et Gouzoules, 1989 ; Gouzoules et Gouzoules, 1995). Chez les chimpanzés, l'utilisation des grunts sociaux (connus sous le nom de 'pant-grunts' à l'âge adulte) ne suit pas une progression asymptotique simple pendant le développement et l'on observe la mise en place progressive d'un choix sélectif des individus vers lesquels ces grunts sont dirigés (Laporte et Zuberbühler, 2011). Une influence des partenaires sociaux sur l'apprentissage de l'utilisation des cris a pu être mise en évidence chez deux espèces. Chez les tamarins pinchés, en présence de juvéniles, les adultes associent l'émission de cris alimentaires à des transferts de nourriture (de l'adulte vers le jeune) (Roush et Snowdon, 2001). Cela pourrait constituer un cas de "coaching" (Caro et Hauser, 1992) où les cris des adultes fourniraient un modèle pour le juvénile et le partage de nourriture constituerait l'encouragement (le renforcement positif). Chez les gibbons agiles, l'étude des duos mère-fille

a quant à elle révélé que les filles convergent acoustiquement avec leur mère au cours d'un même duo, tandis que les mères émettent des chants plus stéréotypés lorsqu'elles vocalisent en duo avec leur jeune *versus* en solo; les mères joueraient donc un rôle du tuteur facilitant l'apprentissage de la structure du chant par leur fille immature (Koda *et al.*, 2013).

23 Enfin, une étude récente chez les mones de Campbell a révélé que les règles d'échange vocal se mettaient en place au cours du développement (Lemasson *et al.*, 2011b). Chez les primates non-humains, les cris de contact sont fréquemment émis par les adultes lors d'échanges vocaux caractérisés par l'alternance d'émissions vocales entre les émetteurs ; on parle, comme chez l'homme, de tours de parole (e.g. ouistitis : Snowdon et Cleveland, 1984 – vervets : Hauser, 1992 – macaques : Hauser, 1992 ; Sugiura et Masataka, 1995). Les cas de rupture de ces tours de parole, lorsqu'un individu crie deux fois de suite sans laisser le temps à son interlocuteur de répondre, sont extrêmement rares chez l'adulte mone de Campbell (moins de 1%), alors qu'ils sont douze fois plus fréquents chez les juvéniles (Lemasson *et al.*, 2010b ; Lemasson *et al.*, 2011b). De plus, les adultes mones de Campbell présentent un niveau d'intérêt différent pour des repasses d'échanges vocaux (entre deux interlocuteurs A et B) respectant (type "A-B-A") ou non (type "B-A-A") la règle des tours de parole, mais ce n'est pas le cas des juvéniles. Ces résultats confirment que cette règle est perçue par les individus et suggèrent qu'elle est apprise socialement (Lemasson *et al.*, 2011b). Une étude comparative réalisée chez les macaques japonais a également montré que les jeunes respectent moins que les adultes la règle des tours de parole (Lemasson *et al.*, 2013b).

3.4 Utilisation vocale en fonction du contexte d'émission chez l'adulte

3.4.1 Effet d'audience

24 A l'âge adulte, les primates non-humains sont capables d'ajuster leur comportement vocal au contexte d'émission, qu'il soit social ou non. C'est notamment le cas dans les contextes de prédation : l'émission d'un signal vocal augmentant le risque de se faire détecter par le prédateur, l'individu a tout intérêt à en limiter la production. Il a ainsi été observé que l'émission de cris d'alarme peut dépendre de l'identité des congénères présents à proximité ; on parle alors d'effet d'audience. Par exemple, les mâles vervets émettent plus fréquemment des cris d'alarmes si une femelle est à proximité, tandis que les femelles en émettent préférentiellement si des juvéniles sont à proximité (Cheney et Seyfarth, 1990). Ce phénomène d'effet d'audience a également été mis en évidence pour plusieurs autres catégories de cris. Les femelles chimpanzés et bonobos émettent plus de cris de copulation en présence de mâles dominants *versus* subordonnés (Townsend *et al.*, 2008 ; Clay *et al.*, 2011), mais les femelles chimpanzés en émettent moins si une femelle de rang supérieur est également présente (Townsend *et al.*, 2008). Les mâles chimpanzés quant à eux émettent plus fréquemment leurs cris alimentaires suite à la découverte de nourriture (Slocombe *et al.*, 2010) et leurs cris de cohésion 'pant-hoots' (Mitani et Nishida, 1993) lorsqu'ils sont en présence de partenaires avec lesquels ils forment des alliances. L'émission de cris de "salutation" en direction des mâles dominants ('pant-grunts') par les femelles chimpanzés peut quant à elle être favorisée ou inhibée selon l'identité et le statut social du receveur, ainsi que selon le nombre et le statut des congénères présents (Laporte et Zuberbühler, 2010).

25 Outre l'identité des partenaires présents, l'individu émetteur peut également ajuster son comportement vocal en fonction de la distance le séparant de son audience. Par exemple, l'émission de cris alimentaires chez les tamarins (Caine *et al.*, 1995 ; Roush et Snowdon, 2000) et les capucins (Di Bitetti, 2005) dépend de la distance entre émetteur et receveurs (notamment s'ils sont en vue ou bien hors de vue). Chez les ouistitis pygmées, différents types de cri de contact sont utilisés selon la distance entre congénères : les 'long calls', adaptés à la propagation longue-distance dans l'habitat, sont émis lorsque le receveur est à plus de 15m de l'émetteur; les 'trilles', dont la structure est fortement altérée par l'habitat, sont utilisées pour communiquer à moins de 10m; et enfin les 'J-calls', qui ont une structure acoustique intermédiaire, sont émis lorsque le receveur se trouve dans les 20m (De La Torre et Snowdon, 2002).

26 Enfin, deux études ont révélé que les primates non-humains étaient capables d'ajuster leur comportement vocal de manière plus complexe que le simple choix d'émettre ou non des cris en fonction de l'audience. Les chimpanzés émettent différents sous-types de cris de détresse en fonction de l'intensité de l'agression ou du statut hiérarchique de l'opposant (Slocombe et Zuberbühler, 2007), mais ils utilisent également ces sous-types de cris stratégiquement. Les victimes d'attaques sévères exagèrent la gravité de l'agression qu'elles subissent si au moins un congénère dans l'audience est de rang égal ou supérieur à l'agresseur (Slocombe et Zuberbühler, 2007). Également chez les chimpanzés, il a pu être observé que la probabilité qu'un cri d'alarme soit émis est plus élevée si l'individu se trouve en présence de congénères qui ignorent le danger (i.e. qui n'ont pas repéré par eux-mêmes la source du danger, ou qui n'ont pas encore eu l'opportunité d'entendre un cri d'alarme) *versus* des congénères qui sont déjà en possession de cette information (Crockford *et al.*, 2012).

3.4.2 Échanges vocaux

27 Les primates non-humains sont également capables d'ajuster leur comportement vocal lors des échanges vocaux. Nous avons vu précédemment que les échanges vocaux sont caractérisés par le respect de règles temporelles chez l'adulte (tours de paroles), néanmoins ce pattern présente un certain degré de flexibilité en fonction de facteurs sociaux. Les échanges vocaux se caractérisent par la succession de cris émis par différents individus à intervalles réguliers dont la durée a été déterminée à environ une seconde chez les macaques japonais et les mones de Campbell (Sugiura, 1993 ; Lemasson *et al.*, 2010b). Ce délai de réponse serait déterminé socialement. En effet, la latence à répondre est plus courte entre les partenaires les plus affiliés chez les saïmiris (Biben *et al.*, 1986). La fréquence de réponse reçue dépend également du degré d'affinité avec l'interlocuteur chez les saïmiris (Biben *et al.*, 1986) ou de son statut social chez les ouistitis, les mones de Campbell et les macaques japonais (les femelles les plus âgées sont des interlocutrices préférentielles) (Chen *et al.*, 2009 ; Lemasson *et al.*, 2010b ; Lemasson *et al.*, 2013b). En outre, la structure même des vocalisations peut être ajustée de façon à initier ou prolonger un échange vocal. Les mâles chimpanzés sont ainsi capables de modifier la structure de leurs 'pant-hoots' (i.e. durée de la phase build-up, durée de la phase climax, nombre d'éléments de climax) afin de faciliter le développement d'un chorus avec un congénère (Fedurek *et al.*, 2013). Enfin, un individu est capable de moduler son comportement vocal afin d'attirer l'attention d'un partenaire quand celui-ci reste silencieux. Ainsi, les macaques japonais émettent de manière répétée des cris "exagérés" (i.e. augmentation de la modulation de fréquence, cris plus longs et plus aigus) afin d'augmenter la probabilité de recevoir une réponse (Koda, 2004).

4 Evolution de la communication

28 Dans une première partie, nous avons souligné l'importance d'adopter une approche multi-niveaux de la structure organisationnelle du répertoire vocal des primates non-humains. Celle-ci a permis de révéler un degré conséquent de variabilité acoustique, au sein et entre les signaux vocaux, permettant un encodage complexe de messages. Parmi les résultats remarquables, nous avons relevé que les primates non-humains étaient capables de combiner des éléments discrets en structures d'ordre supérieur dont la composition, l'agencement ou encore le rythme encodent un supplément d'information. En outre, nous avons souligné l'influence de la fonction sociale du cri sur son degré de variabilité acoustique. Dans une seconde partie, nous avons répertorié les preuves de flexibilité vocale sous influences sociales chez le jeune et l'adulte. Tandis que l'apprentissage social joue un rôle dans l'ontogénie de la production vocale dont l'importance reste à évaluer, son implication dans l'ontogénie de l'utilisation vocale (contexte et règles d'émission des cris) est évidente. Chez l'adulte, le statut social de l'individu, dynamique dans le temps, est un facteur favorisant l'émergence de flexibilité vocale, tant en termes de production que d'utilisation. Parmi les résultats remarquables, nous avons noté l'existence de convergence vocale entre congénères (dialecte, partage vocal, call matching), d'un effet d'audience sur le comportement de l'individu émetteur, ainsi que d'échanges vocaux structurés.

4.1 Parallèles avec le langage humain

29 D'un point de vue évolutif, la communication vocale des primates non-humains a longtemps été placée à l'écart de celle des autres espèces, homme compris, car elle était décrite comme fortement contrainte par l'habitat, les facteurs génétiques et un contrôle limité de l'émetteur sur son appareil phonatoire. Quoiqu'il en soit, les preuves de plasticité vocale tout au long de la vie de l'individu sont bien plus nombreuses chez les oiseaux, les cétacés et l'homme (Snowdon et Hausberger, 1997). Ce n'est que récemment qu'elles se sont multipliées pour les primates non-humains, en grande partie grâce à l'intérêt croissant porté aux cris impliqués dans la médiation des relations sociales intra-groupe (Masataka, 2003 ; Snowdon, 2009). Il est de moins en moins contestable aujourd'hui qu'il soit possible de trouver des formes primitives d'un certain nombre de caractéristiques du langage humain dans la communication des primates non-humains (Oller et Griebel, 2008 ; Naguib *et al.*, 2009 ; Zuberbühler *et al.*, 2009 ; Lemasson, 2011 ; Lemasson *et al.*, 2013a). Ainsi, le caractère référentiel (i.e. relatif à un stimulus extérieur) des signaux vocaux (e.g. Seyfarth et Cheney, 2003) se rapproche du caractère sémantique des mots chez l'homme. La structure organisationnelle complexe des émissions sonores (composition, agencement, rythme) portant un message référentiel (e.g. mones de Campbell : Ouattara *et al.*, 2009b ; Ouattara *et al.*, 2009c ; Lemasson *et al.*, 2010a) pourrait quant à elle correspondre à une forme primitive des propriétés syntaxiques et prosodiques du langage humain (Hauser *et al.*, 2002 ; Scherer, 2003). L'encodage plus ou moins important d'informations identitaires dans les signaux vocaux en fonction de leur fonction sociale (e.g. Lemasson et Hausberger, 2011 ; Bouchet *et al.*, 2012a ; Candiotti *et al.*, 2012b) s'apparente à l'observation faite chez l'homme de la présence plus ou moins prononcée d'indices identitaires dans le discours en fonction du contexte et de la composition de l'audience (Bell, 1984) et au phénomène d'accommodation vocale chez l'homme (Giles *et al.*, 1991). La mise en évidence de convergence vocale liée à la dynamique des réseaux sociaux (e.g. Lemasson *et al.*, 2005a) peut être mise en parallèle avec le fait que, chez l'homme, les amis ou les apparentés font correspondre leur façon de parler (Locke et Snow, 1997). Les échanges vocaux structurés s'apparenteraient à des formes primitives de conversations (e.g. Snowdon et Cleveland, 1984 ; Hauser, 1992 ; Sugiura et Masataka, 1995) puisqu'ils sont caractérisés par des règles similaires à celles observées chez l'homme (Ghigliione, 1986 ; Stivers *et al.*, 2009). Enfin, la mise en évidence d'une certaine flexibilité d'utilisation des signaux vocaux en fonction du contexte social a apporté des preuves d'intentionnalité et de directionnalité chez les primates non-humains. Ces derniers sont en effet capables de faire le choix d'émettre ou non un cri en fonction de l'identité, du statut social, voire même de l'état de connaissance de leurs congénères (effet d'audience : e.g. Zuberbühler *et al.*, 2011 ; Crockford *et al.*, 2012 – interlocuteurs préférentiels lors des échanges vocaux : e.g. Lemasson *et al.*, 2010b), ce qui tend à démontrer le caractère directionnel de leurs signaux vocaux. En outre, les primates non-humains sont également capables de choisir un type de cri avec une structure adaptée à la distance de propagation jusqu'au receveur (e.g. De La Torre et Snowdon, 2002), d'ajuster leur délai de réponse en fonction de leur affinités sociales (e.g. Biben *et al.*, 1986), de répéter leur message jusqu'à obtention d'une réponse (i.e. "persistance") (e.g. Koda *et al.*, 2004), ou même de modifier la structure acoustique de leur cri (i.e. "élaboration") (call matching : e.g. Sugiura, 1998 ; exagération du signal : Koda, 2004), autant de preuves du caractère intentionnel de leur comportement vocal.

30 Il est incontestable que des différences majeures existent entre le langage humain et la communication vocale des primates non-humains, néanmoins les résultats précédents révèlent que des parallèles peuvent être établis. Il est difficile à l'heure actuelle de statuer si ces formes primitives chez les primates des caractéristiques du langage humain sont héritées d'un ancêtre commun (caractères homologues) ou bien si elles sont le reflet d'une évolution convergente soumise à des pressions sélectives similaires (caractères analogues). Cependant, il est intéressant de souligner que ces caractéristiques comparables à la sémantique, la syntaxe, la prosodie, la convergence vocale, les conversations, ou encore l'effet d'audience ont pu être mises en évidence chez les primates non-humains à des niveaux phylogénétiques très différents (prosimiens, singes du Nouveau Monde, singes de l'Ancien Monde, grands singes), ce qui tend

à montrer que les racines du langage, si elles existent, sont profondément ancrées dans l'ordre des primates. A l'avenir, une multiplication des études comparatives est nécessaire pour tenter de répondre à cette question.

4.2 Théorie d'une co-évolution social-vocal

31 Quoi qu'il en soit, identifier les pressions évolutives ayant favorisé l'émergence de complexité vocale chez les espèces animales apporterait des éléments de réflexion quant aux pressions de sélection ayant conduit jusqu'à l'émergence du langage chez l'homme. Au cours de cette revue, nous avons mis l'accent sur le lien existant entre vie sociale et flexibilité vocale au niveau individuel. De la même manière, il a été suggéré qu'à l'échelle de l'espèce le degré de complexité du système social pourrait être à l'origine d'une complexification des capacités communicatives. Quelques hypothèses en faveur d'une co-évolution social-vocal ont été testées par le biais de revues de la littérature existante. Chez les sciuridés, un lien entre la taille du répertoire de cris d'alarme et la complexité de la structure sociale a été mis en évidence (Blumstein et Armitage, 1997). Chez les odontocètes (baleines à dents), une relation entre la complexité structurale des signaux vocaux et le degré de socialité a été trouvé (May-Collado *et al.*, 2007). Enfin, chez les primates non-humains, un lien a été identifié entre la taille du répertoire vocal et la taille moyenne du groupe social ainsi que le temps moyen consacré à l'épouillage (i.e. une mesure de la force des liens sociaux) (McComb et Semple, 2005). Ces études suggèrent donc qu'il est fort probable que des pressions sociales puissent être à l'origine de la complexification des systèmes de communication vocale animale au cours de l'évolution. A l'avenir, il est crucial que ces hypothèses soient testées conjointement de manière empirique par le biais d'études comparatives d'espèces proches phylogénétiquement et issues d'un habitat similaire mais présentant des différences marquées entre leurs systèmes sociaux.

32 C'est ce que se sont proposés de faire Gustison *et al.* (2012) en s'intéressant à deux espèces africaines d'espace ouvert vivant en larges groupes dont l'organisation sociale diffère : les géladas (société multi-niveaux composée de petites unités au sein desquelles un mâle forme des liens étroits et durables avec plusieurs femelles) et les babouins chacmas (société multi-mâles multi-femelles où les deux sexes forment des consorts temporaires). De nombreux types de cris "homologues" (fonctionnellement et structurellement), communs aux deux espèces, ont pu être identifiés. Mais le répertoire vocal des géladas s'est avéré plus grand que celui des babouins du fait de la présence de cris "non-homologues" (i.e. "dérivés") ayant une fonction dans le maintien à long terme des liens mâles-femelles et produits principalement par les mâles. Ainsi, il s'avère que la force du lien social est un facteur-clé, plus crucial que la taille de l'unité reproductive, dans l'émergence de complexité vocale chez le gélada. Par ailleurs, l'influence des facteurs sociaux sur la complexité vocale s'est révélée plus conséquente chez les mâles, faisant écho à leur rôle social primordial au sein de la société gélada. Bouchet *et al.* (2013) se sont quant à eux intéressés à trois espèces de cercopithecines forestières africaines présentant des structures sociales distinctes : singe de Brazza (petit groupe familial monogame) – mone de Campbell (harem de taille moyenne) – mangabé à collier (grands groupes multi-mâles multi-femelles). Cette étude s'est focalisée sur les femelles adultes dont le rôle dans le maintien des relations sociales intra-groupe est prépondérant. La comparaison inter-spécifique a révélé un répertoire vocal structurellement plus grand et plus diversifié chez les mangabés, un pattern intermédiaire chez les mones de Campbell, et le répertoire le moins riche chez les singes de Brazza. Ainsi, les relations entre "composition du groupe – taille du répertoire vocal" (Blumstein et Armitage, 1997), "taille du groupe – taille du répertoire vocal" (Mc Comb et Semple, 2005) et "taille du groupe – variabilité des signaux" (May-Collado *et al.*, 2007) ont pu être retrouvées. Il est intéressant de noter qu'entre ces trois espèces, la complexification du répertoire vocal est réalisée par le biais d'une utilisation accrue de concaténations (d'unités sonores en cris, et de cris en séquences). Cette capacité à combiner des éléments discrets en des structures d'ordre supérieur est possiblement un moyen que les primates non-humains ont développé au cours de l'évolution afin d'augmenter leurs capacités communicatives, palliant ainsi à leurs capacités de flexibilité phonologique restreintes. Le

système social d'une espèce semble donc être un facteur majeur influençant la structuration du répertoire vocal et son utilisation. A l'avenir, la multiplication de telles études au sein de l'ordre des primates, notamment chez les grands singes qui sont les plus apparentés à l'homme, serait particulièrement informative pour les théories d'évolution du langage.

33 Jusque-là, nous avons concentré notre discussion sur les études comparatives qui soulignent un parallèle entre complexité sociale et complexité vocale. Il est intéressant de noter qu'une approche similaire chez trois espèces de macaques a permis de révéler une influence de l'organisation sociale sur la taille du répertoire de gestes ainsi que sur la complexité de la dynamique de communication gestuelle (Maestriperi, 2007). Plus récemment, une étude sur la mobilité faciale de douze espèces de primates non-humains a révélé une corrélation entre taille du groupe et variété des mouvements faciaux qu'une espèce est en mesure de produire (Dobson, 2009). Une autre étude portant sur la complexité chimique des sécrétions glandulaires de huit espèces de lémmings bruns, qui diffèrent de par leur système social, a mis en évidence une corrélation entre complexité sociale et complexité olfactive (Del Barco-Trillo *et al.*, 2012). Enfin, une étude du système auditif de 20 espèces de primates non-humains a révélé une corrélation entre complexité sociale et accroissement de la sensibilité auditive (Ramsier *et al.*, 2012). Cet ensemble d'études comparatives suggère que la théorie d'une co-évolution social-vocal pourrait s'étendre à d'autres modes de communication que l'acoustique, tant au niveau de la production que de la perception (Freeberg *et al.*, 2012). Opter pour une approche multimodale de la communication, comme souligné récemment dans la littérature (Waller *et al.*, 2013 ; Genty *et al.*, 2014), permettrait, dans le cadre décrit précédemment, d'évaluer l'impact différentiel des facteurs sociaux, ou autres facteurs évolutifs, sur les différentes modalités de communication.

Bibliographie

- Arnold K, Zuberbühler K (2006). Language evolution: Semantic combinations in primate calls. *Nature* 441, 303–303.
- Arnold K, Zuberbühler K (2008). Meaningful call combinations in a non-human primate. *Curr Biol* 18, R202–R203.
- Bell A (1984). Language style as audience design. *Language in Society* 13, 145–204.
- Biben M, Symmes D, Masataka N (1986). Temporal and structural analysis of affiliative vocal exchanges in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Behaviour* 98, 259–273.
- Blumstein DT, Armitage KB (1997). Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *Am Nat* 150, 179–200.
- Bouchet H, Pellier A-S, Blois-Heulin C, Lemasson A (2010). Sex differences in the vocal repertoire of adult red-capped mangabeys (*Cercocebus torquatus*): A multi-level acoustic analysis. *Am J Primatol* 72, 360–375.
- Bouchet H, Blois-Heulin C, Pellier A-S, Zuberbühler K, Lemasson A (2012a). Acoustic variability and individual distinctiveness in the vocal repertoire of red-capped mangabeys (*Cercocebus torquatus*). *J Comp Psychol* 126, 45–56.
- Bouchet H, Blois-Heulin C, Lemasson A (2012b). Age- and sex-specific patterns of vocal behavior in De Brazza's monkeys (*Cercopithecus neglectus*). *Am J Primatol* 74, 12–28.
- Bouchet H, Blois-Heulin C, Lemasson A (2013). Social complexity parallels vocal complexity: a comparison of three nonhuman primate species. *Front Psychol* 4, 390.
- Braune P, Schmidt S, Zimmermann E (2005). Spacing and group coordination in a nocturnal primate, the golden brown mouse lemur (*Microcebus ravelobensis*): The role of olfactory and acoustic signals. *Behav Ecol Sociobiol* 58, 587–596.
- Brockelman WY, Schilling D (1984). Inheritance of stereotyped gibbon calls. *Nature* 312, 634–636.
- Brown CH, Gomez R, Waser PM (1995). Old World Monkey vocalizations: Adaptation to the local habitat? *Anim Behav* 50, 945–961.
- Brown ED, Farabaugh SM (1997). What birds with complex social relationships can tell us about vocal learning: Vocal sharing in avian groups. In *Social influences on vocal development* (Snowdon CT, Hausberger M, editors) Cambridge, England: Cambridge University Press. pp. 98–127.

- Caine NG, Addington RL, Windfelder TL (1995). Factors affecting the rates of food calls given by red-bellied tamarins. *Anim Behav* 50, 53–60.
- Candiotti A, Zuberbühler K, Lemasson A (2012a). Context-related call combinations in female Diana monkeys. *Anim Cogn* 15, 327–339.
- Candiotti A, Zuberbühler K, Lemasson A (2012b). Convergence and divergence in Diana monkey vocalisations. *Biol Letters* 8, 382–385.
- Caro TM, Hauser MD (1992). Is there teaching in nonhuman animals? *Q Rev Biol* 67, 151–174.
- Cäsar C, Zuberbühler K, Young RJ, Byrne RW (2013). Titi monkey call sequences vary with predator location and type. *Biol Letters* 9: 20130535
- Chen H-C, Kamolnorrath S, Kaplan G (2008). Female crested gibbons (genus *Nomascus*) sing male song. *Vietnamese J Primatol* 2, 47-53.
- Chen H-C, Kaplan G, Rogers LJ (2009). Contact calls of common marmosets (*Callithrix jacchus*): influence of age of caller on antiphonal calling and other vocal responses. *Am J Primatol* 71, 165–170.
- Cheney DL, Seyfarth RM (1990). How monkeys see the world. Chicago: University of Chicago Press.
- Clarke E, Reichard UH, Zuberbühler K (2006). The syntax and meaning of wild gibbon songs. *PLoS One* 1, e73.
- Clay Z, Zuberbühler K (2009). Food-associated calling sequences in bonobos. *Anim Behav* 77, 1387–1396.
- Clay Z, Zuberbühler K (2011). Bonobos extract meaning from call sequences. *PLoS ONE* 6, e18786.
- Clay Z, Pika S, Gruber T, Zuberbühler K (2011). Female bonobos use copulation calls as social signals. *Biol Letters* 7, 513–516.
- Coudé G, Ferrari PF, Rodà F, Maranesi M, Borelli E, Veroni V, Monti F, Rozzi S, Fogassi L (2011). Neurons controlling voluntary vocalization in the macaque ventral premotor cortex. *PLoS one* 6, e26822.
- Crockford C, Boesch C (2005). Call combinations in wild chimpanzees. *Behaviour* 142, 397–421.
- Crockford C, Herbinger I, Vigilant L, Boesch C (2004). Wild chimpanzees produce group-specific calls: A case for vocal learning? *Ethology* 110, 221–243.
- Crockford C, Wittig RM, Mundry R, Zuberbühler K (2012). Wild chimpanzees inform ignorant group members of danger. *Curr Biol* 22, 142–146.
- De La Torre S, Snowdon CT (2002). Environmental correlates of vocal communication of wild pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*. *Anim Behav* 63, 847–856.
- De La Torre S, Snowdon CT (2009). Dialects in pygmy marmosets? Population variation in call structure. *Am J Primatol* 71, 333–342.
- Del Barco-Trillo J, Sacha CR, Dubay GR, Drea CM (2012). Eulemur, me lemur: The evolution of scent-signal complexity in a primate clade. *Phil Trans R Soc B* 367, 1909–1922.
- Di Bitetti MS (2005). Food-associated calls and audience effects in tufted capuchin monkeys, *Cebus apella nigritus*. *Anim Behav* 69, 911–919.
- Di Fiore A, Fernandez-Duque E, Hurst D (2007). Adult male replacement in socially monogamous equatorial saki monkeys (*Pithecia aequatorialis*). *Folia Primatol* 78, 88–98.
- Dittus WPJ (1984). Toque macaque food calls: Semantic communication concerning food distribution in the environment. *Anim Behav* 32, 470–477.
- Dobson SD (2009). Socioecological correlates of facial mobility in nonhuman anthropoids. *Am J Phys Anthropol* 139, 413–420.
- Dooley H, Judge D (2007). Vocal responses of captive gibbon groups to a mate change in a pair of white-cheeked gibbons (*Nomascus leucogenys*). *Folia Primatol* 78, 228–239.
- Egnor R, Hauser MD (2004). A paradox in the evolution of primate vocal learning. *Trends Neurosci* 27, 649–654.
- Egnor R, Miller C, Hauser MD (2005). Nonhuman Primate Communication. In *Encyclopedia of Language et Linguistics – Second edition* (Brown K, editor). Elsevier.
- Elowson AM, Tannenbaum PL, Snowdon CT (1991). Food-associated calls correlate with food preferences in cotton-top tamarins. *Anim Behav* 42, 931–937.
- Ey E, Pfefferle D, Fischer J (2007). Do age- and sex-related variations reliably reflect body size in non-human primate vocalizations? A review. *Primates* 48, 253–267.

- Ey E, Rahn C, Hammerschmidt K, Fischer J (2009). Wild female olive baboons adapt their grunt vocalizations to environmental conditions. *Ethology* 115, 493–503.
- Fedurek P, Schel AM, Slocombe KE (2013) The acoustic structure of chimpanzee pant-hooting facilitates chorusing. *Behav Ecol Sociobiol* 67, 1781–1789.
- Fischer J, Kitchen DM, Seyfarth RM, Cheney DL (2004). Baboon loud calls advertise male quality: Acoustic features and their relation to rank, age, and exhaustion. *Behav Ecol Sociobiol* 56, 140–148.
- Fitch WT (2010). *The Evolution of Language*. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- Fitch WT, Hauser MD (1995). Vocal production in nonhuman primates: Acoustics, physiology, and functional constraints on “honest” advertisement. *Am J Primatol* 37, 191–219.
- Freeberg TM, Dunbar RIM, Ord TJ (2012). Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. *Phil Trans R Soc B* 367, 1785–1801.
- Gautier J-P (1971). Etude morphologique et fonctionnelle des annexes extra-laryngées des *Cercopithecinae*; liaison avec les cris d’espacement. *Biologia Gabonica* 7, 229–267.
- Gautier J-P (1998). La communication acoustique chez les primates. *Bull Soc Zool Fr* 123, 239–253.
- Gautier J-P, Gautier A (1977). Communication in Old World Monkeys. In *How animals communicate* (Sebeok TA, editor). Bloomington: Indiana University Press. pp 890–964.
- Geissmann T (1983). Female capped gibbon (*Hylobates pileatus* Gray 1891) sings male song. *J Hum Evol* 12, 667–671.
- Geissmann T (1984). Inheritance of song parameters in the gibbon song, analyzed in 2 hybrid gibbons (*Hylobates pileatus* x *H. lar*). *Folia Primatol* 42, 216–235.
- Geissmann T (1986). Mate change enhances duetting activity in the siamang gibbon (*Hylobates syndactylus*). *Behaviour* 96, 17–27.
- Geissmann T (1999). Duet songs of the siamang, *Hylobates syndactylus*: II. Testing the pair-bonding hypothesis during a partner exchange. *Behaviour* 136, 1005–1039.
- Geissmann T (2002). Duet-splitting and the evolution of gibbon songs. *Biol Rev* 77, 57–76.
- Genty E, Clay Z, Hobaiter C, Zuberbühler K (2014). Multi-modal use of a socially directed call in bonobos. *PLoS one* 9, e84738.
- Ghiglione R (1986). *L’homme communicant*. Paris: A. Colin.
- Giles H, Coupland N, Coupland J (1991). Accommodation theory: Communication, context, and consequence. In *Contexts of accommodation: Developments in applied sociolinguistics* (Giles H, Coupland N, Coupland J, editors). Cambridge, England: Cambridge University Press. pp 1–68.
- Gouzoules H, Gouzoules S (1989). Design features and developmental modification of pigtail macaque, *Macaca nemestrina*, agonistic screams. *Anim Behav* 37, 383–401.
- Gouzoules H, Gouzoules S (1995). Recruitment screams of pigtail monkeys (*Macaca nemestrina*): Ontogenetic perspectives. *Behaviour* 132, 431–450.
- Gouzoules S, Gouzoules H, Marler P (1984). Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: Representational signalling in the recruitment of agonistic aid. *Anim Behav* 32, 182–193.
- Griebel U, Oller DK (2008). Evolutionary forces favoring communicative flexibility. In *Evolution of communicative flexibility: Complexity, creativity, and adaptability in human and animal communication* (Oller DK, Griebel U, editors). Cambridge, MA: MIT Press. pp 9–40.
- Gustison ML, Le Roux A, Bergman TJ (2012). Derived vocalizations of geladas (*Theropithecus gelada*) and the evolution of vocal complexity in primates. *Phil Trans R Soc B* 367, 1847–1859.
- Hafen T, Neveu H, Rumpler Y, Wilden I, Zimmermann E (2000). Acoustically dimorphic advertisement calls separate morphologically and genetically homogenous populations of the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Folia Primatol* 69, 342–356.
- Hage SR, Nieder A (2013). Single neurons in monkey prefrontal cortex encode volitional initiation of vocalizations. *Nat Commun* 4, 2409.
- Hammerschmidt K, Fischer J (2008). Constraints in primate vocal production. In *The evolution of communicative creativity: Complexity, creativity, and adaptability in human and animal communication*. (Oller DK, Griebel U, editors). Cambridge, MA: MIT Press. pp 93–119.
- Hammerschmidt K, Newman JD, Champoux M, Suomi SJ (2000). Changes in rhesus macaque “coo” vocalizations during early development. *Ethology* 106, 873–886.

- Hammerschmidt K, Freudenstein T, Jürgens U (2001). Vocal development in squirrel monkeys. *Behaviour* 138, 1179–1204.
- Harlow HF (1958). The nature of love. *Am Psychol* 13, 573–685.
- Hauser MD (1992). A mechanism guiding conversational turn-taking in vervet monkeys and rhesus macaques. In *Topics in Primatology, Vol. 1: Human origins* (Nishida T, de Waal FBM, McGrew WC, Marler P, Pickford M, editors). Tokyo: University of Tokyo Press. pp 235–248.
- Hauser MD (2000). A primate dictionary? Decoding the function and meaning of another species' vocalizations. *Cogn Sci* 24, 445–475.
- Hauser MD, Chomsky N, Fitch WT (2002). The faculty of language: What is it, who has it, and how did it evolve? *Science* 298, 1569–1579.
- Hohmann G (1991). Comparative analyses of age- and sex-specific patterns of vocal behaviour in four species of Old World monkeys. *Folia Primatol* 56, 133–156.
- Hopkins WD, Tagliabue JP, Leavens DA (2007). Chimpanzees differentially produce novel vocalizations to capture the attention of a human. *Anim Behav* 73, 281–286.
- Jürgens U (1979). Vocalization as an emotional indicator: A neuroethological study in the squirrel monkey. *Behaviour* 69, 88–117.
- Jürgens U (1995). Neuronal control of vocal production in nonhuman and human primates. In *Current topics in primate vocal communication* (Zimmerman E, Newman JD, Jürgens U, editors). New York: Plenum. pp 199–206.
- Jürgens U (2002). Neural pathways underlying vocal control. *Neurosci Biobehav Rev* 26, 235–258.
- Keenan S, Lemasson A, Zuberbühler K (2013). Graded or discrete? A quantitative analysis of Campbell's monkey alarm calls. *Anim Behav* 85, 109–118.
- Kitchen DM, Cheney DL, Engh AL, Fischer J, Moscovice LR, Seyfarth RM (2013). Male baboon responses to experimental manipulations of loud “wahoo calls”: testing an honest signal of fighting ability. *Behav Ecol Sociobiol* 67, 1825–1835.
- Koda H (2004). Flexibility and context-sensitivity during the vocal exchange of coo calls in wild Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*). *Behaviour* 141, 1279–1296.
- Koda H, Oyakawa C, Kato A, Masataka N (2007). Experimental evidence for the volitional control of vocal production in an immature gibbon. *Behaviour* 144, 681–692.
- Koda H, Lemasson A, Oyakawa C, Rizaldi, Pamungkas J, Masataka N (2013). Possible role of mother-daughter vocal interactions on the development of species-specific song in gibbons. *PLoS one* 8, e71432.
- Laporte MNC, Zuberbühler K (2010). Vocal greeting behaviour in wild chimpanzee females. *Anim Behav* 80, 467–473.
- Laporte MNC, Zuberbühler K (2011). The development of a greeting signal in wild chimpanzees. *Dev Sci* 14, 1220–1234.
- Lemasson A (2011). What can forest guenons “tell” us about the origin of language? In *Primate communication and human language: Vocalisation, gestures, imitation and deixis in humans and non-humans* (Vilain A, Schwartz J-L, Abry C, Vauclair J, editors). Amsterdam: John Benjamins. pp 39–70.
- Lemasson A, Hausberger M (2004). Patterns of vocal sharing and social dynamics in a captive group of Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *J Comp Psychol* 118, 347–359.
- Lemasson A, Hausberger M (2011). Acoustic variability and social significance of calls in female Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *J Acoust Soc Am* 129, 3341–3352.
- Lemasson A, Gautier J-P, Hausberger M (2003). Vocal similarities and social bonds in Campbell's monkey (*Cercopithecus campbelli*). *CR Biol* 326, 1185–1193.
- Lemasson A, Richard J-P, Hausberger M (2004). A new methodological approach to context analysis of call production. *Bioacoustics* 14, 111–125.
- Lemasson A, Hausberger M, Zuberbühler K (2005a). Socially meaningful vocal plasticity in adult Campbell's monkeys. *J Comp Psychol* 119, 220–229.
- Lemasson A, Gautier J-P, Hausberger M (2005b). A brief note on the effects of the removal of individuals on social behaviour in a captive group of Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*): A case study. *App Anim Behav Sci* 91, 289–296.
- Lemasson A, Ouattara K, Bouchet H, Zuberbühler K (2010a). Speed of call delivery is related to context and caller identity in Campbell's monkey males. *Naturwissenschaften* 97, 1–5.

- Lemasson A, Gandon E, Hausberger M (2010b). Attention to elders' voice in non-human primates. *Biol Letters* 6, 325–328.
- Lemasson A, Ouattara K, Petit EJ, Zuberbühler K (2011a). Social learning of vocal structure in a nonhuman primate? *BMC Evol Biol* 11:362
- Lemasson A, Glas L, Barbu S, Lacroix A, Guilloux M, Remeuf K, Koda H (2011b). Youngsters do not pay attention to conversational rules: Is this so for nonhuman primates? *Sci Rep* 1, 22.
- Lemasson A, Remeuf K, Rossard A, Zimmermann E (2012). Cross-taxa similarities in affect-induced changes of vocal behavior and voice in arboreal monkeys. *PLoS one* 7, e45106.
- Lemasson A, Ouattara K, Zuberbühler K (2013a). Exploring the gaps between primate calls and human language. In *The evolutionary emergence of language: Evidence and inference* (Botha R, Everaert M, editors). Utrecht: Oxford University Press. pp. 181–203.
- Lemasson A, Guilloux M, Rizaldi, Barbu S, Lacroix A, Koda H (2013b). Age- and sex-dependent contact call usage in Japanese macaques. *Primates* 54, 283–291.
- Locke JL, Snow C (1997). Social influences on vocal learning in human and nonhuman primates. In *Social influences on vocal development* (Snowdon CT, Hausberger M, editors). Cambridge, England: Cambridge University Press. pp 274–292.
- Macedonia JM (1990). What is communicated in the antipredator calls of lemurs: Evidence from playback experiments with ringtailed and ruffed lemurs. *Ethology* 86, 177–190.
- Maestriperi D (2007). Gestural communication in three species of macaques (*Macaca mulatta*, *M. nemestrina*, *M. arctoides*): Use of signals in relation to dominance and social context. In *Gestural communication in nonhuman and human primates* (Liebal K, Muller C, Pika S, editors). Amsterdam: John Benjamins. pp 51–66.
- Marler P (1975). On the origin of speech from animal sounds. In *The role of speech in language* (Kavanagh JF, Cutting J, editors). Cambridge, MA: MIT Press. pp 11–37.
- Marler P (1977). The evolution of communication. In *How animals communicate* (Sebeok TA, editor). Bloomington: Indiana University Press. pp 45–70.
- Marler P, Tenaza R (1977). Signaling behavior of apes with special reference to vocalization. In *How animals communicate* (Sebeok TA, editor). Bloomington: Indiana University Press. pp 965–1033.
- Marshall AJ, Wrangham RW, Arcadi AC (1999). Does learning affect the structure of vocalizations in chimpanzees? *Anim Behav* 58, 825–830.
- Masataka N (2003). *The onset of language*. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- Masataka N, Fujita K (1989). Vocal learning of Japanese and rhesus monkeys. *Behaviour* 109, 191–199.
- May-Collado LJ, Agnarsson I, Wartzok D (2007). Phylogenetic review of tonal sound production in whales in relation to sociality. *BMC Evol Biol* 7, 136.
- McComb K, Semple S (2005). Coevolution of vocal communication and sociality in primates. *Biol Letters* 1, 381–385.
- Mitani JC, Brandt KL (1994). Social factors influence the acoustic variability in the long-distance calls of male chimpanzees. *Ethology* 96, 233–252.
- Mitani JC, Nishida T (1993). Contexts and social correlates of long-distance calling by male chimpanzees. *Anim Behav* 45, 735–746.
- Mitani JC, Hunley KL, Murdoch ME (1999). Geographic variation in the calls of wild chimpanzees: a reassessment. *Am J Primatol* 47, 133–151.
- Murphy D, Lea SEG, Zuberbühler K (2013). Male blue monkey alarm calls encode predator type and distance. *Anim Behav* 85, 119–125.
- Naguib M, Clayton NS, Zuberbühler K, Janik VM (2009). *Advances in the study of behavior*, Volume 40. San Diego: Elsevier Academic Press.
- Newman JD, Symmes D (1974). Vocal pathology in socially deprived monkeys. *Dev Psychobiol* 7, 351–358.
- Newman JD, Symmes D (1982). Inheritance and experience in the acquisition of primate acoustic behavior. In *Primate communication* (Snowdon CT, Brown CH, Peterson MR, editors). Cambridge, England: Cambridge University Press. pp 259–278.
- Oller DK, Griebel U (2008). *Evolution of communicative flexibility: Complexity, creativity, and adaptability in human and animal communication*. Cambridge, MA: MIT Press.

- Ouattara K, Zuberbühler K, N'goran EK, Gombert J-E, Lemasson A (2009a). The alarm call system of female Campbell's monkeys. *Anim Behav* 78, 35–44.
- Ouattara K, Lemasson A, Zuberbühler K (2009b). Campbell's monkeys concatenate vocalizations into context-specific call sequences. *Proc Natl Acad Sci USA* 106, 22026–22031.
- Ouattara K, Lemasson A, Zuberbühler K (2009c). Campbell's monkeys use affixation to alter call meaning. *PLoS one* 4, e7808.
- Owren MJ, Dieter JA, Seyfarth RM, Cheney DL (1992). "Food" calls produced by adult female rhesus (*Macaca mulatta*) and Japanese (*M. fuscata*) macaques, their normally-raised offspring, and offspring cross-fostered between species. *Behaviour* 120, 218–231.
- Pistorio AL, Vintch B, Wang X (2006). Acoustic analysis of vocal development in a New World primate, the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *J Acoust Soc Am* 120, 1655–1670.
- Ramsier MA, Cunningham AJ, Finneran JJ, Dominy NJ (2012). Social drive and the evolution of primate hearing. *Phil Trans R Soc B* 367, 1860–1868.
- Rendall D, Owren MJ, Rodman PS (1998). The role of vocal tract filtering in identity cueing in rhesus monkey (*Macaca mulatta*) vocalizations. *J Acoust Soc Am* 103, 602–614.
- Rendall D, Notman H, Owren MJ (2009). Asymmetries in the individual distinctiveness and maternal recognition of infant contact calls and distress screams in baboons. *J Acoust Soc Am* 125, 1792–1805.
- Riede T (2010). Elasticity and stress relaxation of rhesus monkey (*Macaca mulatta*) vocal folds. *J Exp Biol* 213, 2924–2932.
- Roush RS, Snowdon CT (2000). Quality, quantity, distribution and audience effects on food calling in cotton-top tamarins. *Ethology* 106, 673–690.
- Roush RS, Snowdon CT (2001). Food transfer and development of feeding behavior and food-associated vocalizations in cotton-top tamarins. *Ethology* 107, 415–429.
- Scherer KR (2003). Vocal communication of emotion: A review of research paradigms. *Speech Commun* 40, 227–256.
- Schlenker P, Chemla E, Arnold K, Lemasson A, Ouattara K, Keenan S, Stephan C, Ryder R, Zuberbühler K (2013). Monkeys semantics : two 'dialects' of Campbell's monkey alarm calls. *Lingbuzz/001792*
- Seyfarth RM, Cheney DL (1986). Vocal development in vervet monkeys. *Anim Behav* 34, 1640–1658.
- Seyfarth RM, Cheney DL (1997). Some general features of vocal development in nonhuman primates. In *Social influences on vocal development* (Snowdon CT, Hausberger M, editors). Cambridge, England: Cambridge University Press. pp 249–273.
- Seyfarth RM, Cheney DL (2003). Signalers and receivers in animal communication. *Annu Rev Psychol* 54, 145–173.
- Seyfarth RM, Cheney DL, Marler P (1980). Monkey responses to three different alarm calls: Evidence of predator classification and semantic communication. *Science* 210, 801–803.
- Simoes CS, Vianney PVR, de Moura MM, Freire MAM, Mello LE, Sameshima K, Araújo JF, Nicoletis MAL, Mello CV, Ribeiro S (2010). Activation of frontal neocortical areas by vocal production in marmosets. *Front Integr Neurosci* 4, 123.
- Slocombe KE, Zuberbühler K (2005). Functionally referential communication in a chimpanzee. *Curr Biol* 15, 1779–1784.
- Slocombe KE, Zuberbühler K (2007). Chimpanzees modify recruitment screams as a function of audience composition. *Proc Natl Acad Sci USA* 104, 17228–17233.
- Slocombe KE, Townsend SW, Zuberbühler K (2009). Wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) distinguish between different scream types: Evidence from a playback study. *Anim Cogn* 12, 441–449.
- Slocombe KE, Kaller T, Turman L, Townsend SW, Papworth S, Squibbs P, Zuberbühler K (2010). Production of food-associated calls in wild male chimpanzees is dependent on the composition of the audience. *Behav Ecol Sociobiol* 64, 1956–1966.
- Smith HJ, Newman JD, Symmes D (1982). Vocal concomitants of affiliative behavior in squirrel monkeys. In *Primate communication* (Snowdon CT, Brown CH, Peterson MR, editors). Cambridge, England: Cambridge University Press. pp 30–49.
- Smith WJ (1965). Message, meaning, and context in ethology. *Am Nat* 99, 405–409.
- Snowdon CT (1997). Affiliative processes and vocal development. *Ann NY Acad Sci* 807, 340–351.

- Snowdon CT (2009). Plasticity of communication in nonhuman primates. In *Advances in the study of behavior, Volume 40* (Naguib M, Clayton NS, Zuberbühler K, Janik VM, editors). San Diego: Elsevier Academic Press. pp 239–276.
- Snowdon CT, Cleveland J (1984). “Conversations” among pygmy marmosets. *Am J Primatol* 7, 15–20.
- Snowdon CT, Elowson AM (1999). Pygmy marmosets modify call structure when paired. *Ethology* 105, 893–908.
- Snowdon CT, Elowson AM (2001). “Babbling” in pygmy marmosets: Development after infancy. *Behaviour* 138, 1235–1248.
- Snowdon CT, Hausberger M (1997). Social influences on vocal development. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- Snowdon CT, Elowson AM, Roush RS (1997). Social influences on vocal development in New World primates. In *Social influences on vocal development* (Snowdon CT, Hausberger M, editors). Cambridge, England: Cambridge University Press. pp 234–248.
- Stivers T, Enfield NJ, Brown P, Englert C, Hayashi M, Heinemann T, Hoymann G, Rossano F, De Ruiter JP, Yoon KE, Levinson SC (2009). Universals and cultural variation in turn-taking in conversation. *Proc Natl Acad Sci USA* 106, 10587–10592.
- Struhsaker TT (1967). Auditory communication among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). In *Social communication among primates* (Altmann SA, editor). Chicago: University of Chicago Press. pp 281–324.
- Sugiura H (1993). Temporal and acoustic correlates in vocal exchange of coo calls in Japanese macaques. *Behaviour* 124, 207–225.
- Sugiura H (1998). Matching of acoustic features during the vocal exchange of coo calls by Japanese macaques. *Anim Behav* 55, 673–687.
- Sugiura H, Masataka N (1995). Temporal and acoustic flexibility in vocal exchanges of coo calls in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). In *Current topics in primate vocal communication* (Zimmermann E, Newman JD, Jürgens U, editors). New-York: Plenum. pp 121–140.
- Sugiura H, Tanaka T, Masataka N (2006). Sound transmission in the habitats of Japanese macaques and its possible effect on population differences in coo calls. *Behaviour* 143, 993–1012.
- Tanaka T, Sugiura H, Masataka N (2006). Cross-sectional and longitudinal studies of the development of group differences in acoustic features of coo calls in two groups of Japanese macaques. *Ethology* 112, 7–21.
- Townsend SW, Deschner T, Zuberbühler K (2008). Female chimpanzees use copulation calls flexibly to prevent social competition. *PLoS One* 3, e2431.
- Waller BM, Liebal K, Burrows AM, Slocombe KE (2013). How can a multimodal approach to primate communication help us understand the evolution of communication? *Evol Psychol* 11, 538–549.
- Waser PM (1982). The evolution of male loud calls among mangabeys and baboons. In *Primate communication* (Snowdon CT, Brown CH, Peterson MR, editors). Cambridge, England: Cambridge University Press. pp 117–144.
- Wheeler BC (2010). Production and perception of situationally variable alarm calls in wild tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigrinus*). *Behav Ecol Sociobiol* 64, 989–1000.
- Wich SA, Swartz KB, Hardus ME, Lameira AR, Stromberg E, Shumaker RW (2009). A case of spontaneous acquisition of a human sound by an orangutan. *Primates* 50, 56–64.
- Wich SA, Krützen M, Lameira AR, Nater A, Arora N, Bastian ML, Meulman E, Morrogh-Bernard HC, Atmoko SSU, Pamungkas J, Perwitasari-Farajallah D, Hardus ME, van Noordwijk M, van Schaik CP (2012). Call cultures in orang-utans? *PLoS one* 7, e36180.
- Winter P, Handley P, Ploog D, Schott D (1973). Ontogeny of squirrel monkey calls under normal conditions and under acoustic isolation. *Behaviour* 47, 230–239.
- Zuberbühler K (2000). Interspecies semantic communication in two forest primates. *Proc Roy Soc Lond B* 267, 713–718.
- Zuberbühler K (2002). A syntactic rule in forest monkey communication. *Anim Behav* 63, 293–299.
- Zuberbühler K, Lemasson A (2014). Primate communication: meaning from strings of calls. In *Language and recursion* (Lowenthal F, Lefebvre L, editors). New-York: Springer Verlag. pp 115–125.
- Zuberbühler K, Noë R, Seyfarth RM (1997). Diana monkey long-distance calls: Messages for conspecifics and predators. *Anim Behav* 53, 589–604.

Zuberbühler K, Ouattara K, Bitty A, Lemasson A, Noë R (2009). The primate roots of human language. In *Becoming eloquent: Advances in the emergence of language, human cognition, and modern cultures* (d' Errico F, Hombert J-M, editors). Amsterdam: John Benjamins. pp 235–264.

Zuberbühler K, Arnold K, Slocombe KE (2011). Living links to human language. In *Primate communication and human language: Vocalisation, gestures, imitation and deixis in humans and non-humans* (Vilain A, Schwartz J-L, Abry C, Vauclair J, editors). Amsterdam: John Benjamins. pp 13–38.

Pour citer cet article

Référence électronique

Hélène Bouchet, Marion Laporte, Agnès Candiotti et Alban Lemasson, « Flexibilité vocale sous influences sociales chez les primates non-humains », *Revue de primatologie* [En ligne], 5 | 2013, document 53, mis en ligne le 31 mars 2014, Consulté le 14 avril 2014. URL : <http://primatologie.revues.org/1794> ; DOI : 10.4000/primatologie.1794

À propos des auteurs

Hélène Bouchet

Primate Research Institute, Kyoto University, 484-8506 Inuyama, Japan

Auteure pour la correspondance : helene.bouchet@yahoo.fr

Marion Laporte

Université de Rennes1, UMR 6552 (CNRS) EthoS, Station Biologique, 35380 Paimpont, France

Courriel : marion.laporte@univ-rennes1.fr

Agnès Candiotti

Université de Rennes1, UMR 6552 (CNRS) EthoS, Station Biologique, 35380 Paimpont, France

Courriel : agnes.candiotti@gmail.com

Alban Lemasson

Université de Rennes1, UMR 6552 (CNRS) EthoS, Station Biologique, 35380 Paimpont, France et

Institut Universitaire de France

Courriel : alban.lemasson@univ-rennes1.fr

Droits d'auteur

© SFDP

Résumés

La communication vocale animale, tout comme le langage humain, est avant tout un acte social. Il est donc logique de défendre l'idée d'une co-évolution entre socialité et complexité vocale chez les primates. Pourtant, à l'inverse du langage humain, la communication vocale des singes, nos plus proches cousins vivants, a longtemps été décrite comme rigide et fortement déterminée génétiquement. Depuis quelques années, des preuves de flexibilité vocale sous influences sociales ont néanmoins été apportées chez les primates non-humains. Cet article se propose de passer en revue ces découvertes récentes qui remettent en cause la vision dichotomique homme *versus* singe en matière de communication vocale. Tout d'abord, une approche multi-niveaux (unité sonore, type de cri, séquence vocale) de la structure du répertoire vocal révèle une organisation flexible permettant un encodage complexe de messages dans les signaux vocaux. Ensuite, l'étude du contexte social de l'interaction de communication atteste de son rôle dans l'émergence de flexibilité vocale chez le jeune et l'adulte, tant en termes de production que d'utilisation. Nous concluons en soulignant la nécessité de multiplier à l'avenir les études comparatives afin d'évaluer l'impact des caractéristiques du système social sur le degré de flexibilité et de complexité communicative observé au niveau de l'espèce.

Vocal flexibility under social influences in nonhuman primates

Animal vocal communication, as human language, is primarily a social act. It is therefore legitimate to argue in favor of a coevolution between sociality and vocal complexity in primates. However, in contrast with human language, vocal communication in monkeys and apes, our closest living relatives, has long been described as rigid and strongly genetically determined. In recent years, evidences of vocal flexibility under social influences have nonetheless been provided in nonhuman primates. In this paper, we review those recent findings that challenge the dichotomous view of human *versus* monkey regarding vocal communication. First, a multi-level approach (sound unit, call type, vocal sequence) of the structure of vocal repertoire reveals a flexible organization which enables a complex encoding of messages in vocal signals. Then, the analysis of the social context of communicative interaction demonstrates its role in the emergence of vocal flexibility in juveniles and adults, both in terms of production and usage. We conclude by emphasizing the need, in the future, for additional comparative studies in order to assess the influence of the characteristics of social system on the degree of communicative flexibility and complexity observed at the species level.

Entrées d'index

Mots-clés : communication vocale, contexte, flexibilité vocale, primates non-humains, rôle social, variabilité acoustique

Keywords : acoustic variability, context, nonhuman primates, social role, vocal communication, vocal flexibility

Thématique : cognition, psychology