

CFA/VISHNO 2016

Variabilité acoustique et fonction sociale du signal chez les primates

A. Lemasson et M. Hausberger

UNIVERSITE DE RENNES 1 - CNRS (UMR6552 EthoS), Campus de Beaulieu - Bat
25 Etage 2, 263 Avenue du Gal Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France
alban.lemasson@univ-rennes1.fr



LE MANS

Les études de bioacoustique ont historiquement catégorisé les animaux en fonction de leur capacité à apprendre socialement tout ou partie du répertoire vocal de l'espèce. Ainsi, sont historiquement opposés les animaux dits doués de plasticité, comme l'Homme, les oiseaux chanteurs, les mammifères marins et les chauves-souris, qui apprennent à parler ou à vocaliser en copiant des modèles sociaux, et ceux pour lesquels le répertoire vocal est fixe avec des structures acoustiques relativement stables la plupart du temps dès la naissance. Néanmoins, un certain nombre d'études récentes démontrent l'existence d'un certain degré de variabilité chez les espèces « non copieuses ». Nos travaux chez différentes espèces de primates démontrent que la vie sociale occupe une place déterminante dans l'expression de cette variabilité. Il existe une relation entre la taille et la complexité de la structure sociale de l'espèce et la taille de son répertoire vocal. Nous avons également montré que les variabilités acoustiques intra- et inter-individuelles n'étaient pas distribuées de manière aléatoire au sein du répertoire. Plus le cri a une fonction affiliative, plus le degré de variabilité augmente. Ceci illustre l'intérêt de mener de front analyses acoustiques et observations éthologiques, ouvrant des portes vers plus d'interdisciplinarité dans ce domaine.

1 Introduction

Communiquer vocalement, chez l'homme comme chez l'animal, est avant tout un acte social [1]. Ainsi, la vie sociale joue un rôle clé dans le développement des capacités de communication des individus et dans l'évolution des répertoires vocaux des espèces. Chez l'homme, une des propriétés fondamentales du langage est la capacité d'apprendre des autres, via notamment l'imitation des structures acoustiques. On parle alors de transmission verticale (enfants-parents), horizontale (enfants-autres jeunes) et oblique (enfants-autres adultes).

Chez l'animal, les espèces ont longtemps été classées en deux catégories : les « copieurs », qui, comme l'homme, ont besoin de modèles sociaux pour apprendre le répertoire vocal de l'espèce et les « non-copieurs », chez qui le jeune peut produire la quasi-totalité des cris ou chants de son espèce même lorsqu'il est privé d'expérience (assourdissement, isolement social). Les oiseaux chanteurs, les mammifères marins et les chauves-souris font partie des copieurs historiques. Des différences existent néanmoins entre les espèces (pour une revue de synthèse, voir [2]). Par exemple, certains oiseaux chanteurs (grimpereau) ont besoin, en plus du modèle « acoustique », d'un contact physique avec le tuteur alors que pour d'autres (canari), cela est un plus mais pas indispensable, car une diffusion du chant par haut-parleur peut suffire comme de support d'apprentissage. De plus, certains oisillons vont copier préférentiellement le père nourricier (bouvreuil), alors que d'autres copieront plutôt les voisins (mésange) ou les autres membres de leur groupe (mainate). Chez les mammifères marins, on distingue les espèces qui développent des signatures individuelles (dauphins), familiales (orques) et populationnelles (baleines). Malgré leur proximité phylogénétique avec l'homme, les primates non-humains ont longtemps été classés comme « non-copieurs » [3]. Les études pionnières de privation d'expérience, d'adoption croisée et d'hybridation, réalisées dans les années 70 et 80, soulignent en effet un déterminisme génétique important et une fixité du répertoire vocal chez les singes [4].

Les études de bioacoustiques récentes démontrent clairement que, malgré un fort déterminisme génétique à l'échelle du répertoire vocal, des influences sociales sont possibles, voire même très marquées, à l'échelle du type de cri. Ainsi, un animal peut posséder dès la naissance la capacité à émettre un cri donné, mais avoir besoin de modèles sociaux pour en affiner la structure au cours de son développement. Ainsi, la dichotomie entre « copieurs » et « non-copieurs » est actuellement revisitée, les espèces

étant plutôt désormais placées le long d'un gradient avec plus ou moins de déterminismes génétique ou social. De « nouveaux copieurs » ou « copieurs limités » sont donc décrits dans la littérature éthologique sur le développement vocal animal, c'est le cas des chèvres [5], des gazelles [6], des éléphants [7], des souris [8], mais également de différentes espèces de singes [4, 9, 10]. Ainsi, des phénomènes de convergence acoustique entre membres d'un même groupe social sont régulièrement observés.

Ici, nous décrirons l'importance de la vie sociale dans la communication vocale des primates non-humains à trois niveaux :

- (1) Influence de la structure sociale (composition et taille du groupe) de l'espèce sur la taille de son répertoire vocal,
- (2) Influence de l'organisation sociale (nature des relations entre les membres d'un groupe) d'une espèce sur le choix des individus copiés,
- (3) Influence de la fonction sociale du type de cri sur le niveau de variabilité acoustique intra- et interindividuelle.

2 Structure sociale et répertoire vocal

La structure sociale d'une espèce est définie par la taille des groupes sociaux et leur composition en mâles/femelles et adultes/jeunes. Elle déterminera les besoins de communication d'une espèce. Selon le sex-ratio du groupe, les mâles et les femelles adultes n'ont pas le même rôle social. Par exemple, chez les espèces vivant en harem, les mâles sont relativement isolés socialement et spatialement et sont chargés de la surveillance de l'habitat et du territoire, ainsi que d'avertir des différents dangers détectés. Les femelles forment le noyau social dur du groupe dans lequel elles resteront toute leur vie. Chez les cercopithèques, vivant en harem, les mâles ont alors de nombreux cris d'alarme pour avertir du type de danger repéré mais émettent très peu de cris aux fonctions plus sociales [11]. Les femelles, quant à elles, ont leur propre répertoire vocal composé de cris de menace, de contact, de détresse ou d'œstrus par exemple et interagissent très fréquemment vocalement entre elles [12]. Chez les espèces vivant en groupes multi-mâles multi-femelles, les mâles sont plus intégrés et partagent une plus grande partie du répertoire vocal des femelles [13].

La taille du groupe est un autre paramètre important. McComb & Semple [14] ont observé, en comparant une vingtaine d'espèces de primates, une corrélation entre la taille du répertoire vocal de l'espèce (nombre de types de cris) et, d'une part, la taille moyenne des groupes sociaux

de l'espèce et, d'autre part, la force des liens sociaux au sein des groupes (mesurée à partir des temps passés à se toiletter physiquement). Selon Dunbar [15], l'augmentation de la taille des groupes sociaux au cours de l'évolution explique l'importance prise par les échanges vocaux chez les primates et peut-être même l'émergence du langage. L'interaction vocale serait devenue une sorte de « toilette à distance » pour compléter le toilettage physique qu'il devenait difficile d'allouer à l'ensemble des partenaires privilégiés. En accord avec cette hypothèse, une étude chez le macaque japonais vient de démontrer l'existence d'une corrélation entre le taux de toilettage physique dyadique et le taux d'échanges vocaux [16].

Depuis quelques années, les primatologues s'accordent à dire que le répertoire vocal des primates est plus complexe qu'un simple nombre de types de cris. Ainsi, trois échelles acoustiques sont à prendre en compte pour ne pas sous-estimer les capacités de communication d'une espèce : les unités sonores, les types de cris et les séquences vocales. Les unités peuvent ainsi être concaténées (répétition, combinaison) pour former différents types de cris et les types de cris peuvent aussi être assemblés en longues séquences vocales dans lesquelles la composition en type de cris, l'ordre de succession des types de cris et le rythme d'émission porteront différents messages. Par exemple, chez le mâle mone de Campbell, les cris Krak et Hok sont émis pour signaler la présence d'un prédateur, respectivement léopard et aigle. Mais ces cris peuvent également être suffixés, avec l'ajout optionnel d'une unité sonore « OO » (Krak-oo, Hok-oo) pour généraliser le message à tout danger provenant du sol ou du ciel [17]. Les cris Krak-oo peuvent aussi être émis en séquence avec des cris Boom pour signaler cette fois la présence d'une chute d'arbre [17], et le rythme de succession des Krak-oo encodera alors l'intensité du danger [18]. Il est possible que cette capacité à combiner des sons ait émergé au cours de l'évolution des primates pour compenser la limitation relative en termes de plasticité acoustique.

Nous avons réalisé une étude comparative de quatre espèces de primates phylogénétiquement proches, faisant partie de la branche des singes dits de l'ancien monde. Nous avons choisi de comparer des espèces aux structures sociales variées, à savoir une espèce monogame (un seul mâle adulte et une seule femelle adulte, singe de Brazza), une espèce vivant en petit harem (mone de Campbell), une espèce vivant en grand harem (singe de Diane) et une espèce formant de plus grands groupes multimâles multifemelles (mangabey à collier). Nous nous sommes intéressés aux répertoires vocaux des femelles, le sexe dit « social », en quantifiant l'ensemble des unités sonores et types de combinaisons vocales qu'elles émettent au quotidien. Conformément aux prédictions, on observe un parallèle évident entre la complexité sociale de l'espèce et la complexité du répertoire vocal de ces femelles (Figure 1).

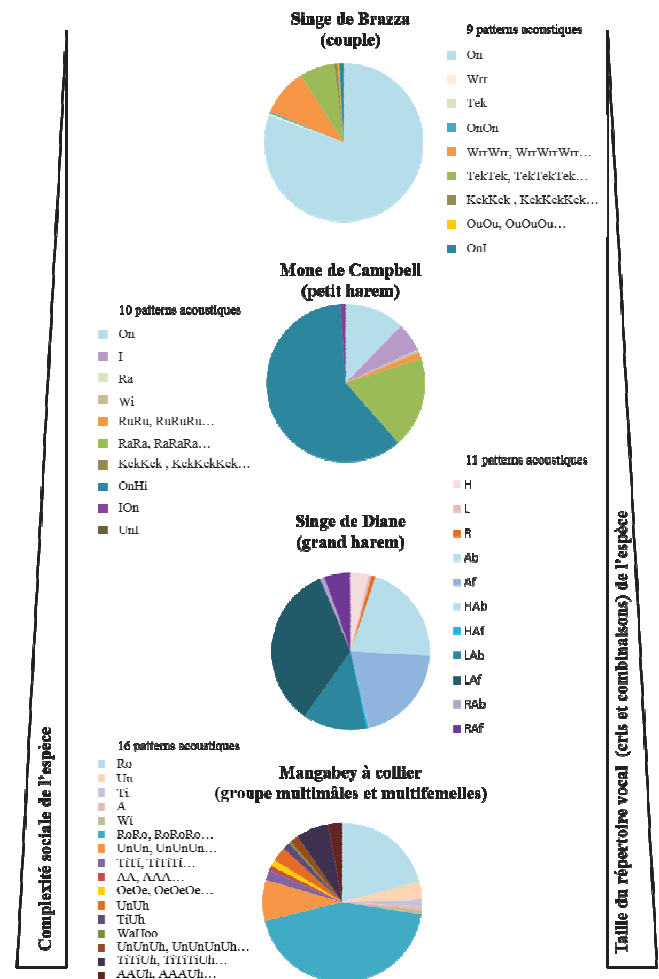


Figure 1 : Relation entre complexité de la structure sociale et complexité du répertoire vocal chez quatre espèces de primates non-humains. Pour chaque espèce, sont illustrés les différents patterns acoustiques (types de cris et combinaisons) présents dans le répertoire vocal des femelles proportionnellement à leurs fréquences d'émission (adapté de [25]).

3 Organisation sociale et copie vocale

L'organisation sociale d'une espèce est définie par la nature des liens entre les membres du groupe. Pour certaines espèces, les interactions sociales sont fréquentes avec des liens très visibles alors que pour d'autres les liens s'expriment par de simples échanges de regards ou des proximités spatiales plus ou moins grandes. De plus, certaines espèces forment des groupes à la hiérarchie de dominance très discrète, avec peu d'agressions mais de nombreuses interactions pacifiques. Ces espèces ont une organisation sociale dite « tolérante » à l'opposé des espèces à l'organisation sociale dite « despotique », où le statut hiérarchique d'un individu détermine sa place dans le réseau social et où les conflits et coalitions sont fréquents.

Nous avons réalisé deux études comparables chez une espèce tolérante, la mone de Campbell, et une espèce « despotique », le macaque japonais. Chez ces deux espèces, nous avons comparé la forme des modulations de fréquence fondamentale des cris de contact de différentes femelles adultes, à l'aide du calcul d'un indice de similarité acoustique par le logiciel ANA [19]. Ce logiciel compare, pixel par pixel, des paires de sonogrammes en attribuant un

score de 0, 1 ou 2 en fonction du degré de gris (intensité) trouvé dans chaque pixel. Par translation le long de l'axe du temps, le logiciel teste toutes les possibilités de superpositions des deux fréquences fondamentales comparées et nous indique alors l'indice de similarité acoustique moyen le plus élevé trouvé pour chaque paire. Il est ensuite possible d'attribuer à chaque dyade de femelles (dont on aura comparé tous les cris) au sein d'un groupe un indice de similarité acoustique moyen et de rechercher des corrélations avec différents indices sociaux. Il ressort de cette analyse que chez la mone de Campbell, seul le degré d'affinité entre deux femelles est corrélé avec l'indice de similarité acoustique (Figure 2a), qui illustre les copies vocales observées au sein des groupes (Figure 3). Les proximités d'âge, génétique et de rang hiérarchique n'expliquent pas les ressemblances vocales trouvées entre certaines dyades de femelles [20, 21]. Chez le macaque japonais, seule la différence de rang hiérarchique (et donc ni l'âge, ni l'apparentement, ni l'affinité) est corrélée à la similarité acoustique (Figure 2b). Ce sont les femelles dominées qui copient les femelles dominantes [22]. Ainsi, c'est bien l'organisation sociale de l'espèce qui guidera la motivation sociale des animaux à se copier vocalement.

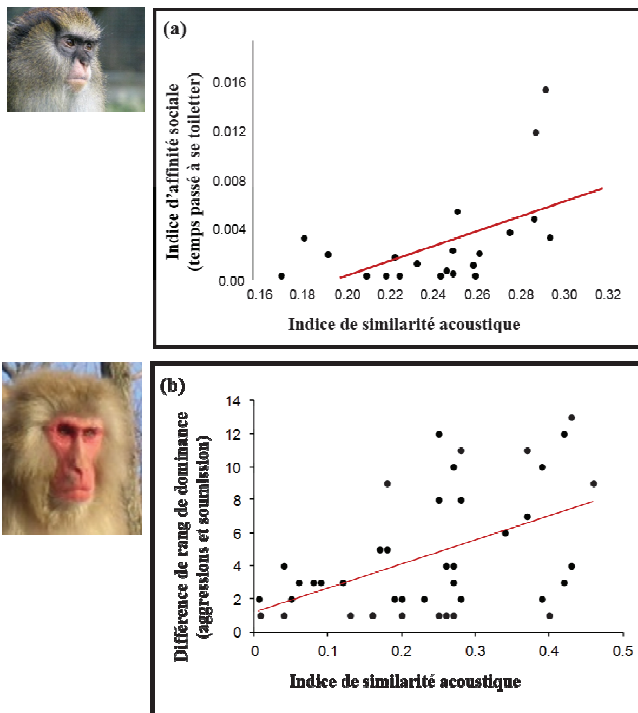


Figure 2: Corrélation entre nature du lien social et similarité acoustique des cris de contact chez les femelles mones de Campbell (a) et macaques japonais (b). Chaque point représente une paire de femelles adultes (deux groupes sociaux étudiés par espèce) (d'après [21, 22]).



Figure 3 : Exemples de copies vocales observées chez la mone de Campbell femelle. Chaque ligne illustre une forme particulière d'arche (fréquence fondamentale du cri de contact CH) émise par deux femelles différentes (d'après [20]).

4 Fonction sociale du cri et niveau de variabilité acoustique

La motivation à copier acoustiquement un partenaire social n'est pas la seule source de variabilité intra-individuelle d'un type de cri donné. Dans certains contextes, il peut d'ailleurs être plus avantageux de diverger acoustiquement des autres et d'émettre un cri identitaire permettant aux autres une reconnaissance individuelle auditive à distance. Ainsi, chez le singe de Diane femelle, une convergence acoustique est observée lors des interactions vocales, la femelle qui répond copie le cri auquel elle répond. Par contre, une divergence vocale est observée lorsqu'une femelle crie seule en se déplaçant dans un habitat sombre à la végétation dense [23]. Le cri de contact émis dans ce contexte (en comparaison des cris seuls émis en traversant un habitat lumineux et ouvert) est acoustiquement plus stéréotypé et plus individuel, donc l'émetteur est alors plus facilement reconnaissable par les membres du groupe, ce qui permet de maintenir une cohésion spatiale lors des déplacements où le contact visuel est limité. Une autre source de variabilité individuelle est l'état interne (émotionnel) de l'émetteur. Le niveau d'excitation ressenti par la femelle est encodé dans certains paramètres acoustiques du cri de contact. Nous avons démontré cela lors d'une expérience de séparation – réunion. Un groupe est séparé en deux pendant une ou 90 minutes, de manière à créer plus ou moins d'excitation au moment des retrouvailles, période pendant laquelle nous enregistrons les cris de contact. Plus la séparation est longue, plus le cri émis lors de la réunion est long et aigu, et ce chez les trois espèces étudiées (singe de Brazza, mone de Campbell, mangabey à collier – [24]).

Nous avons alors émis l'hypothèse que la fonction sociale du cri, et notamment sa dimension affinitaire, pouvait être corrélée au degré de variabilité acoustique intra- et interindividuelle. C'est bien ce que l'on constate si

on regarde la distribution du niveau de variabilité acoustique dans plusieurs types de cris de femelles mones de Campbell [12] (Figure 4). Les cris d'alarme et les cris de menace sont peu variables aussi bien au niveau intra-qu'inter-individuel. La variabilité est maximale dans les cris de contact qui sont les cris avec la valeur sociale affiliative la plus forte. Cela a ensuite été confirmé chez deux autres espèces, le singe de Brazza et le mangabey à collier, pour lequel les cris de contact sont également plus variables que les cris d'alarme et de menace [25].

Nous avons par ailleurs pu confirmer le lien entre fonction et niveau de variabilité dans deux autres études. Premièrement, chez le singe hurleur mâle, nous avons comparé deux cris forts, le « bark » et le « roar » [26]. Le potentiel à encoder l'identité de l'émetteur dans les paramètres acoustiques est plus élevé pour les barks que pour les roars. Le bark est un cri utilisé dans une grande diversité de contextes (positifs et négatifs) alors que le roar est réservé aux rencontres conflictuelles inter-groupes. Deuxièmement, chez le mâle mone de Campbell, nous avons comparé le niveau de variabilité des cris d'alarme avec et sans suffixe. Les cris sans suffixe, réservés à des contextes précis et dangereux (prédation), sont bien plus stéréotypés que les cris suffixés [27].

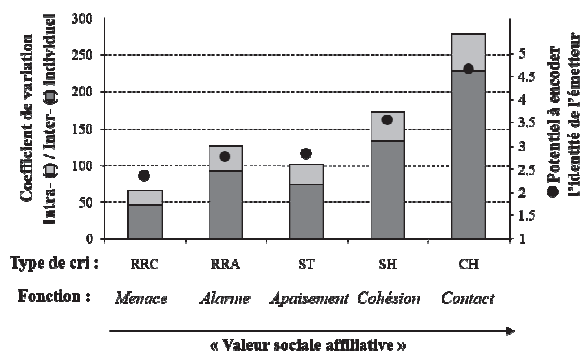


Figure 4 : Relation entre fonction « sociale » du cri et variabilité acoustique individuelle chez la femelle mone de Campbell. Mesures acoustiques : Fréquence fondamentale (début, fin, maximum), Fréquence dominante, Durée; Potentiel à encoder l'identité : Coefficient de variation interindividuel / moyenne des coefficients de variations intraindividuels (adapté de [12]).

4 Conclusion

Les différentes études décrites dans cet article démontrent l'importance des facteurs sociaux dans la structuration des répertoires vocaux des primates non-humains. Bien que fortement déterminées génétiquement, les structures acoustiques ne sont pas rigides. Il existe un lien évident entre variabilité acoustique et complexité de la vie sociale d'une espèce, nature des liens sociaux au sein d'un groupe et fonction sociale du cri. Cette variabilité joue un rôle essentiel dans la vie de ces animaux, permettant de véhiculer des messages très divers sur l'environnement extérieur (type et urgence d'un danger repéré), la motivation et l'état interne d'un individu (émotion), ainsi que ses identités individuelle et sociale.

Mais cela n'est pas le propre du singe. Des études chez des espèces phylogénétiquement très éloignées de l'homme, comme les sturnidés (oiseaux chanteurs) montrent également que la structure et l'organisation de la vie sociale

est une source de variation dans la structuration du chant, ainsi que dans les patterns d'interactions vocales [28, 29].

Le croisement des disciplines (acoustique et éthologie) est donc riche d'informations, permettant une meilleure compréhension de la coévolution de la vie sociale et de la communication vocale chez l'animal, voire même de l'origine du langage humain.

Remerciements

Nous remercions chaleureusement les différents étudiants (Karim Ouattara, Hélène Bouchet, Agnès Caniotti, Kévin Remeuf, Sumir Keenan, Margarita Briseño-Jaramillo) et collègues (Malgorzata Arlet, Klaus Zuberbühler, Elke Zimmermann, Alejandro Estrada, Nobuo Masataka, Hiroki Koda, Catherine Blois-Heulin) qui ont participé aux études présentées dans cette revue de littérature. Nous remercions également le personnel technique et administratif du laboratoire d'éthologie animale et humaine et en particulier les animaliers du centre de primatologie de la station biologique de Paimpont (Philippe Bec, Arnaud Rossard).

Références

- [1] C. T. Snowdon, M. Hausberger, *Social influences on vocal development*, Cambridge, Cambridge University Press (1997).
- [2] A. Lemasson, M. Hausberger, La transmission culturelle est-elle le propre de l'Homme : exemple de la communication vocale ? In: *Nature ou Culture* (Ed. P. Bonin, T. Pozzo). Les colloques de l'IUF. Presses universitaires de St Etienne, 15-28 (2015).
- [3] K. Hammerschmidt, J. Fischer J, Constraints in primate vocal production. In: *The evolution of communicative creativity: Complexity, creativity, and adaptability in human and animal communication* (Ed. D. K. Oller, U. Griebel). Cambridge, MIT Press, 93–119 (2008).
- [4] H. Bouchet., M. Laporte, A. Candiotti, A. Lemasson, Flexibilité vocale sous influences sociales chez les primates non-humains, *Revue de Primatologie* **5**, 53 (2013).
- [5] E. F. Briefer, A. G. McElligott, Social effects on vocal ontogeny in an ungulate, the goat, *Capra hircus*, *Animal Behaviour* **83**(4), 991-1000 (2012).
- [6] I. A. Volodin, E. V. Volodina, E. N. Lapshina, K. O. Efremova, N. V. Soldatova, Vocal group signatures in the goitred gazelle *Gazella subgutturosa*, *Animal Cognition* **17**(2), 349-357 (2014).
- [7] A. S. Stoeger, P. Manger, Vocal learning in elephants: neural bases and adaptive context. *Current Opinion in Neurobiology* **28**, 101–107 (2014).
- [8] G. Arriaga, E. P. Zhou, E. D. Jarvis, Of Mice, Birds, and Men: The Mouse Ultrasonic Song System Has Some Features Similar to Humans and Song-Learning Birds, *PLoS ONE* **7**(10), e46610 (2012).
- [9] C. T. Snowdon, A. M. Elowson, "Babbling" in pygmy marmosets: Development after infancy, *Behaviour* **138**, 1235–1248 (2001).
- [10] H. Koda, A. Lemasson, O. Oyakawa, Rizaldi, J. Pamungkas, N. Masataka, Possible role of mother-daughter vocal interactions on the development of species-specific song in gibbons, *PLoS ONE* **8**(8), e71432 (2013).

- [11] K. Ouattara, A. Lemasson, K. Zuberbühler, Campbell's monkeys use affixation to alter call meaning, *PLoS ONE* **4**(11), e7808 (2009).
- [12] A. Lemasson, M. Hausberger, Acoustic variability and social significance of calls in female Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*), *Journal of the Acoustical Society of America* **129**(5), 3341-3352 (2011).
- [13] H. Bouchet, A. S. Pellier, C. Blois-Heulin, A. Lemasson, Sex differences in the vocal repertoire of adult red-capped mangabeys (*Cercocebus torquatus*): a multi-level acoustic analysis, *American Journal of Primatology* **72**, 360–375 (2010).
- [14] K. McComb, S. Semple, Co-evolution of vocal communication and sociality in primates, *Biology Letters* **1**, 381-385 (2005).
- [15] R. Dunbar, *Grooming, gossip, and the evolution of language*. Cambridge, Harvard University Press (1996).
- [16] M. Arlet, R. Jubin, N. Masataka, A. Lemasson, Grooming-at-a-distance by exchanging calls in nonhuman primates. *Biology Letters* **11**, 10 (2015).
- [17] K. Ouattara, A. Lemasson, K. Zuberbühler, Campbell's monkeys concatenate vocalizations into context-specific call sequences, *Proceedings of the National Academy of Science USA* **106**, 22026–22031 (2009).
- [18] A. Lemasson, K. Ouattara, H. Bouchet, K. Zuberbühler, Speed of call delivery is related to context and caller identity in Campbell's monkey males, *Naturwissenschaften* **97**, 1–5 (2010).
- [19] J. P. Richard, Sound analysis and synthesis using an Amiga micro-computer, *Bioacoustics* **3**, 45–60 (1991).
- [20] A. Lemasson, M. Hausberger, Patterns of vocal sharing and social dynamics in a captive group of Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*), *Journal of Comparative Psychology* **118**, 347–359 (2004).
- [21] A. Lemasson, K. Ouattara, E. J. Petit, K. Zuberbühler, Social learning of vocal structure in a nonhuman primate?, *BMC Evolutionary Biology* **11**, 362 (2011).
- [22] A. Lemasson, R. Jubin, N. Masataka, M. Arlet, Copying hierarchical leaders' voice? Acoustic plasticity in female Japanese macaques, *Scientific Reports*, in press (2016).
- [23] A. Candiotti, K. Zuberbühler, A. Lemasson, Convergence and divergence in Diana monkey vocalisations, *Biology Letters* **8**, 382–385 (2012).
- [24] A. Lemasson, K. Remeuf, A. Rossard, E. Zimmermann, Cross-taxa similarities in affect-induced changes of vocal behavior and voice in arboreal monkeys, *PLoS ONE* **7**, e45106 (2012).
- [25] H. Bouchet, C. Blois-Heulin, A. Lemasson, Social complexity parallels vocal complexity: a comparison of three nonhuman primate species, *Frontiers in Psychology* **4**, 390 (2013).
- [26] M. Briseño-Jaramillo, A. Estrada, A. Lemasson, Individual voice recognition and mental auditory map of neighbours in free-ranging black howler monkeys (*Alouatta pigra*), *Behavioral Ecology and Sociobiology* **69**(1), 13-25 (2015).
- [27] S. Keenan, A. Lemasson, K. Zuberbühler, Graded or discrete? A quantitative analysis of Campbell's monkey alarm calls, *Animal Behaviour* **85**, 109–118 (2013).
- [28] L. Henry, A. Craig, M. Hausberger, A. Lemasson, Social coordination in animal vocal interactions: is there any evidence of turn taking? The starling as an animal model, *Frontiers in Psychology* **6**, 1416 (2015).
- [29] M. Hausberger, Social influences on song acquisition and sharing in the European starling (*Sturnus vulgaris*). In: *Social influences on vocal development* (Ed. C. T. Snowdon, M. Hausberger). Cambridge University Press, 128-156 (1997).