



---

## Les bonobos se rappellent-ils la voix de leurs anciens partenaires ?

*Do bonobos remember the voice of past companions?*

Florence Levréro, Sumir Keenan, Nicolas Mathevon, Jeroen MG Stevens,  
Jean Pascal Guéry et Klaus Zuberbühler

---



### Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/primatologie/2790>

DOI : ERREUR PDO dans /localdata/www-bin/Core/Core/Db/Db.class.php L.34 : SQLSTATE[HY000] [2006] MySQL server has gone away  
ISSN : 2077-3757

### Éditeur

Société francophone de primatologie

### Référence électronique

Florence Levréro, Sumir Keenan, Nicolas Mathevon, Jeroen MG Stevens, Jean Pascal Guéry et Klaus Zuberbühler, « Les bonobos se rappellent-ils la voix de leurs anciens partenaires ? », *Revue de primatologie* [En ligne], 8 | 2017, mis en ligne le 31 mars 2018, consulté le 05 novembre 2019. URL : <http://journals.openedition.org/primatologie/2790> ; DOI : 10.4000/primatologie.2790

---

Ce document a été généré automatiquement le 5 novembre 2019.



Les contenus de la *Revue de primatologie* sont mis à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

---

# Les bonobos se rappellent-ils la voix de leurs anciens partenaires ?

*Do bonobos remember the voice of past companions?*

Florence Levréro, Sumir Keenan, Nicolas Mathevon, Jeroen MG Stevens,  
Jean Pascal Guéry et Klaus Zuberbühler

---

## NOTE DE L'ÉDITEUR

Soumis le 08/01/2018, accepté le 06/03/2018.

## 1 Introduction

- 1 La vie sociale de nombreuses espèces de primates est caractérisée par des associations durables entre les individus rendant les connaissances sociales individualisées de première importance. La reconnaissance vocale individuelle a été démontrée chez de nombreuses espèces de primates (Cheney et Seyfarth, 1980 ; Rendall *et al.*, 1996 ; Kojima *et al.*, 2003 ; Ramos-Fernández 2005 ; Miller et Thomas 2012 ; Candiotti *et al.*, 2013). Elle apparaît particulièrement importante pour celles qui vivent dans des habitats forestiers denses où les vocalisations sont le canal de communication le plus efficace (visibilité limitée et communication à longue distance - Hohmann et Fruth, 1994). Pour les espèces qui vivent dans des groupes avec une dynamique de type 'fission-fusion', les membres de la communauté se séparent régulièrement en petits groupes (de composition variable) pendant des heures, des jours voire des semaines tout en maintenant le plus souvent un contact vocal (White, 1996). Chez de nombreuses espèces, les individus quittent leur communauté natale à la maturité sexuelle mais continuent d'interagir avec les anciens membres du groupe lors de rencontres intercommunautaires. Ainsi, une navigation sociale réussie au sein et entre les communautés peut dépendre de la capacité de reconnaître les partenaires sociaux actuels et passés. La reconnaissance vocale à long terme n'a été démontrée que chez un

nombre limité d'espèces d'oiseaux et de mammifères (Godard, 1991 ; Insley, 2000 ; McComb *et al.*, 2000 ; Boeckle et Bugnyar, 2012 ; Bruck, 2013), dont seulement deux espèces de primates présentant une structure de groupe stable, sans fission-fusion (Lemasson et Hausberger, 2011 ; Matthews et Snowdon, 2011). Celle-ci n'a encore jamais été étudiée chez les espèces de grand singe. La présente étude s'intéresse aux bonobos (*Pan paniscus*), grand singe qui vit dans la forêt équatoriale dense avec de vastes domaines vitaux qui se chevauchent et des réseaux sociaux complexes entre des individus apparentés et non apparentés (Kano, 1992). Il est suggéré que les bonobos utilisent les vocalisations pour communiquer avec leurs congénères à longue distance (Hohmann et Fruth, 1994 ; White, 1996). Récemment, une mémoire spatiale des arbres fruitiers a été mise en évidence chez les chimpanzés capables de se rappeler leurs expériences alimentaires des saisons précédentes (Janmaat *et al.*, 2013). Une capacité de mémoire à long terme pour retrouver des outils dissimulés par le passé (parfois 3 ans auparavant) a aussi été trouvée chez les chimpanzés et les orangs-outans (Martin-Ordas, 2013). Ces études suggèrent que les grands singes pourraient également conserver des informations sociales sur de longues périodes. Nous avons donc émis l'hypothèse que la reconnaissance vocale à long terme serait présente chez les bonobos car elle constitue un atout de premier ordre pour gérer l'environnement social. Nous avons mené une série d'expériences de repasses (« *playback* ») pour tester la reconnaissance vocale à long terme des bonobos en comparant leurs réponses comportementales aux vocalisations de congénères familiers et non familiers. Les bonobos sont connus pour être moins agressifs envers les nouveaux individus que leurs plus proches parents, les chimpanzés (Furuchi, 2011 ; Hohmann et Fruth, 2002). Cependant, malgré leur nature relativement tolérante, ils peuvent aussi réagir avec une agressivité dite modérée (cris et démonstrations de force), de la prudence ou un évitement total lors de rencontres intercommunautaires (Furuchi, 2011 ; Hohmann et Fruth, 2002). Cela suggère que les bonobos pourraient réagir plus prudemment à une voix inconnue que familière (par exemple moins d'approches au haut-parleur qui diffuse une voix étrangère et moins de mouvements en général), et l'écoute d'une voix inconnue ne déclencherait pas de réactions extrêmes telles que la panique ou l'agression physique. Afin de tester la reconnaissance vocale à long terme des bonobos, nous avons travaillé en captivité où les individus peuvent être transférés entre parcs zoologiques dans le cadre de la gestion de la population captive et des programmes de reproduction. Ces mouvements d'individus entre parcs reproduisent les événements de migration dans la nature. En nous appuyant sur le *studbook* international des bonobos, nous avons testé par le biais d'expériences de *playback* la mémoire auditive d'anciens compagnons de vie. Tous les individus familiers étaient séparés des sujets testés depuis plusieurs années (de 2 à 9 ans) (cf. Méthodes).

## 2 Méthodes

### 2.1 Sujets d'étude

- 2 Après avoir examiné les histoires de vie détaillées de 34 individus hébergés dans des groupes multi-femelles/multi-mâles de trois zoos européens (Apenheul, Pays-Bas ; Planckendael, Belgique ; La Vallée des Singes, France), 15 individus ont été identifiés pour avoir vécu ensemble par le passé (soit dans l'un des trois zoos ou dans d'autres zoos européens). Nous avons inclus seulement les bonobos qui avaient atteint l'âge d'au

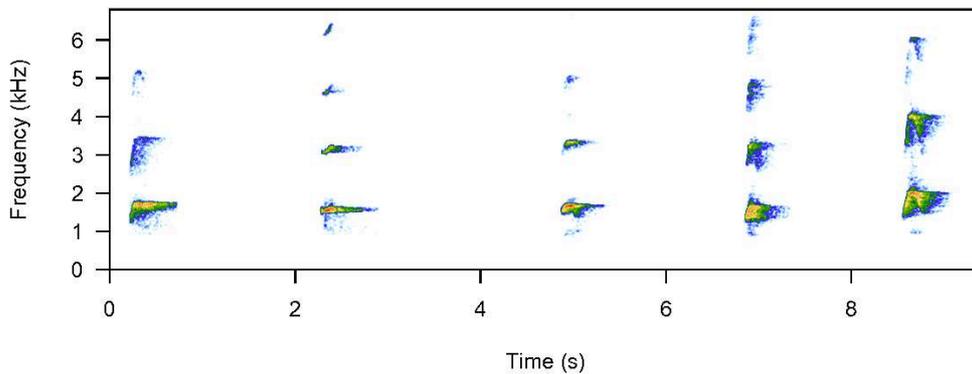
moins 7 ans (subadultes et adultes) lorsqu'ils étaient résidents du même groupe social. Au moment de l'expérience, le sujet le plus jeune testé avait 10 ans et le plus âgé 45 ans (âge moyen = 21 ans, âge médian = 19 ans).

- 3 Toutes les paires testées (sujet testé - voix d'un ancien résident) avaient vécu ensemble pendant de longues périodes (de 4 à 17 ans) et pouvaient être séparées depuis 2 à 9 ans. Les 15 sujets testés étaient répartis de manière équilibrée entre les sexes (mâles  $n = 7$ , femelles  $n = 8$ ), les rangs hiérarchiques (individus dominants  $n = 5$ , rang intermédiaire  $n = 6$ , individus dominés  $n = 4$ ) et les zoos d'origine (Apenheul  $n = 5$ , Planckendael  $n = 6$ , La Vallée des Singes  $n = 4$ ; Tableau supplémentaire S1). Dans chaque zoo, le rang d'un individu (dominant, intermédiaire ou dominé) a été assigné selon les comportements enregistrés lors de rencontres agonistiques. Un individu a été catégorisé comme dominant s'il était majoritairement l'agresseur lors de confrontations légères (pas de contact physique) en contexte de compétition alimentaire ou graves comme les conflits entraînant des blessures; de rang intermédiaire si un individu était alternativement agresseur ou victime selon l'identité du partenaire social, et dominé si l'individu était majoritairement victime lors des interactions qui l'impliquaient. Chaque attribution de rang (SK) a ensuite été discutée et vérifiée avec au minimum deux soigneurs de chaque zoo.

## 2.2 Stimuli diffusés

- 4 Les vocalisations utilisées pour les tests de playback provenaient d'enregistrements d'individus des trois zoos collectés par SK en 2013. Les vocalisations ont été sélectionnées sur la base de leur similitude acoustique à celles enregistrées lors d'un événement réel de transfert (transfert de deux individus à La Vallée des Singes en 2012 au cours duquel des cris de type *peep-yelps* (de Waal, 1988) ont été produits (voir le Tableau supplémentaire S2 pour les détails acoustiques). Le stimulus à chaque test était composé d'une séquence vocale unique (Figure 1, audio supplémentaire 1).
- 5 Les séquences vocales individuelles comprenaient 4 à 6 cris et avaient des durées inter-cris décroissantes entre le début et la fin de la séquence, comme celles enregistrées lors du transfert réel. Une séquence durait en moyenne 5,70 s (intervalle de 3,79 s - 7,882 s) à Apenheul et Planckendael. L'espace de vie à La Vallée des Singes étant plus de deux fois plus grand que celui-ci des deux autres zoos, les séquences de cris diffusées à la Vallée des Singes étaient suivies 10 secondes plus tard de deux autres vocalisations afin de s'assurer que tous les bonobos puissent entendre les stimuli. Toutes les séquences ont été diffusées entre 65-80 dB (SPL mesuré à 1 mètre du haut-parleur).

Figure 1



Exemple de stimulus diffusé. Cette séquence a été produite par une femelle bonobo adulte vivant au zoo d'Apenheul (Hollande) et a été utilisée pour tester une condition 'familiale' au zoo de Planckendael (Belgique).

*An example of a playback stimulus. This sequence was produced by an adult bonobo female living at Apenheul Zoo and was used to test a familiar condition at Planckendael Zoo.*

### 2.3 Expériences de playback

- 6 Avant le début des expériences de playback, nous avons soigneusement mis en scène un transfert de bonobos en suivant les procédures habituelles de transfert de chaque zoo (arrivée d'un camion ou tracteur jusqu'au bâtiment transportant une caisse de transport, placement de la caisse devant l'ouverture de l'enceinte de séparation, ouverture/fermeture des trappes puis production de bruit dans l'enceinte qui accueille habituellement les nouveaux arrivants pour simuler leur présence) pour placer les sujets récepteurs dans une situation réaliste. Pendant ce temps, un haut-parleur (*Juster Elite Speaker* à Apenheul et Planckendael et *Western Rivers Nite Stalker Pro* à La Vallée des Singes) était placé dans l'enceinte de séparation où les nouveaux bonobos sont habituellement gardés à leur arrivée. Tous les accès physiques et visuels à cette enceinte étaient obstrués au moins 12 heures avant la mise en scène d'un transfert et pendant l'expérience de playback. De 10 à 15 minutes avant la simulation du transfert, trois à quatre observateurs étaient installés autour des volières où résident les bonobos. Les bonobos des trois zoos sont régulièrement observés par les chercheurs et ne montrent aucun signe visible de perturbation. Dans chaque zoo, une seule simulation de transfert a été réalisée suivie d'un total de cinq tests de playback dans une seule et même journée. En utilisant plusieurs observateurs, nous avons pu enregistrer la réponse comportementale de plusieurs sujets simultanément, suite aux tests de playback. Ainsi, nous avons réduit le nombre de tests et le risque d'habituation. Chaque observateur enregistrerait le comportement d'un seul sujet avec une caméra vidéo. Chaque sujet a été testé une fois avec la voix d'un compagnon familier et une fois avec celle d'un étranger.
- 7 Tous les sujets avaient déjà vécu un réel événement de transfert, en étant eux-mêmes transférés (14 sur 15 individus), en étant dans un groupe accueillant un nouveau congénère (14 sur 15) ou les deux (13 sur 15) ; cette mise en scène fastidieuse de transfert de bonobos était indispensable pour que les bonobos croient que les appels diffusés étaient émis par de véritables nouveaux arrivants.

- 8 Après chaque transfert fictif et test de playback, nous attendions que l'ensemble du groupe revienne à une activité basale telle que : s'alimenter, fourrager, se toiletter ou se reposer avant de diffuser une nouvelle séquence vocale. L'intervalle entre les tests variait de 10 min à 37 min (moyenne = 25 minutes) à Apenheul et Planckendael. En raison des conditions environnementales à La Vallée des Singes, le premier playback a eu lieu quatre heures avant les quatre autres tests qui étaient ensuite espacés en moyenne de 44 minutes.
- 9 Chaque test de playback comprenait une séquence unique de cris d'un individu familier ou étranger. Dans les trois zoos, la voix de chaque individu familier (ancien compagnon) n'a été diffusée qu'une seule fois (nombre d'anciens individus familiers : Planckendael n = 4 ; Apenheul n = 3 ; La Vallée des Singes n = 2). Concernant les séquences de cris d'individus étrangers, la voix d'une seule femelle étrangère pour tous les membres du groupe a été diffusée à Apenheul et à La Vallée des Singes. À Planckendael, aucun individu de notre base de données n'était étranger à tous les membres du groupe. Par conséquent, certaines séquences étaient familières à certains membres du groupe et étrangères à d'autres (voir Tableau supplémentaire S4). Au total, chaque sujet a été testé une fois dans chacune des deux conditions expérimentales (écoute d'une voix familière ancienne et d'une voix étrangère). Dans la mesure où les enclos des différents zoos avaient des tailles, des formes et des aménagements différents (plateformes de repos, hamacs, cordes, etc.), la distance entre l'enceinte comprenant le haut-parleur et les sujets du groupe pendant les tests était difficilement contrôlable. Néanmoins, pour un même sujet testé, la distance était plus ou moins similaire entre les deux conditions de playback (voix d'un congénère familier et étranger) pour la majorité des sujets (variation de 0-2 mètres entre les deux conditions pour 12 sujets ; variation de 2-4 mètres pour 2 sujets ; variation de plus de 4 mètres pour 1 sujet, voir le Tableau supplémentaire S3). L'ordre de diffusion des deux conditions de tests était équilibré (8 individus ont entendu une voix familière en premier et 7 une voix étrangère).
- 10 Dans la mesure où il n'était pas possible d'enregistrer simultanément la réponse comportementale de tous les sujets en une seule expérience de repasse et dans les deux conditions, certains bonobos ont été exposés à plusieurs voix familières et/ou étrangères avant que leurs réponses à l'une ou l'autre des conditions soient enregistrées (voir le Tableau supplémentaire S4). L'effet de l'exposition aux stimuli a été contrôlé en considérant le nombre de tests réalisés avant l'enregistrement de la réponse de chaque sujet comme facteur aléatoire dans le modèle statistique (nous n'avons pas différencié les stimuli familiers et étrangers).
- 11 L'isolement des sujets à tester était inenvisageable car il aurait provoqué un stress trop important. Nous avons fait le choix de tester les 15 sujets dans une situation sociale normale, c'est à dire sans perturber la composition des groupes. Cette solution qui entraînait potentiellement une pseudo-réplication nous a permis de tester plusieurs individus à la fois et de réduire l'effet d'habituation. La possible non-indépendance des réponses comportementales des sujets, ainsi que le fait qu'elles provenaient de plusieurs individus en réponse au même playback, ont été contrôlées en entrant le numéro de test comme facteur aléatoire dans les modèles statistiques (voir l'analyse statistique des réactions comportementales).

## 2.4 Mesures des réponses comportementales

- 12 Chaque observateur filmait avec un caméscope portatif (Canon Legria FS406 ou Canon Legria HF200) un sujet focal assigné au hasard. Par ailleurs deux caméscopes fixés sur un pied (GoPro Hero3 et JVC GC-XA1 Adixxion HD) filmaient l'ensemble du groupe. Les sujets ont été enregistrés 10 minutes avant et 10 minutes après chaque test. SK a encodé en aveugle tous les fichiers vidéo qui avaient été préalablement renommés par des numéros, au minimum quatre semaines après l'expérience. La liste des comportements relevés a été définie en s'appuyant sur ceux observés en milieu naturel lors de rencontres entre communautés voisines (Hohmann et Fruth, 2002), les observations de SK lors du transfert d'une femelle dans le groupe d'Apenheul et des études portant sur la reconnaissance vocale chez diverses espèces (Rendall, 1996 ; Ramos-Fernández, 2005 ; Insley, 2000 ; Matthews et Snowdon, 2011 ; Bergman, 2010).
- 13 Comme indiqué dans l'introduction, les bonobos sont connus pour leur caractère relativement tolérant vis-à-vis des individus étrangers. Par conséquent, nous nous attendions à des réponses d'intensité modérée aux stimuli. Nous avons relevé différents mouvements du corps et de la tête dirigés vers le haut-parleur ou toute autre direction au cours de la minute qui suivait la diffusion de la séquence vocale. Les interactions sociales et les réponses vocales ont également été notées. Cependant les tests de playback n'ont entraîné aucune interaction entre individus (ni agressives, ni affiliatives) et une seule vocalisation d'un émetteur non identifié. Au total, huit variables comportementales ont été quantifiées durant les 60 secondes qui suivaient les stimuli, à savoir :
- temps de latence pour l'apparition du premier changement de comportement suite à la diffusion de la séquence vocale. Cela pouvait être n'importe quel comportement ou cessation d'activité comme par exemple s'arrêter subitement de manger.
  - temps de latence pour la première locomotion suite à la diffusion de la séquence vocale.
  - durée totale du déplacement (comportement de locomotion) dans n'importe quelle direction.
  - durée totale du déplacement vers le haut-parleur.
  - nombre total d'évènements de locomotion.
  - durée totale du temps passé à regarder vers le haut-parleur.
  - nombre d'occurrences de regards vers le haut-parleur.
  - nombre total de mouvements de la tête (chaque changement de direction de la tête a été enregistré comme un événement distinct).
- 14 Le potentiel biais 'observateur' lors du décodage des vidéos a été contrôlé (test de la reproductibilité inter observateur). FL a codé 67 % des vidéos et un coefficient de corrélation intra classe (CCI) a été calculé entre l'observateur SK et FL pour chaque variable comportementale. Le CCI obtenu était supérieur à **0,860** quelle que soit la variable (latence à l'apparition du premier changement de comportement = **0,868**, latence pour la première locomotion = **0,908**, durée totale du déplacement [dans toutes les directions] = **0,984**, durée totale du déplacement vers le haut-parleur = **0,969** ; nombre d'occurrences des différents évènements de locomotion = **0,878**, durée totale du temps passé à regarder vers le haut-parleur = **0,895**, nombre d'occurrences de regards vers le haut-parleur = **0,920**, nombre total de mouvements de la tête = **0,874**).

## 2.5 Analyses statistiques des réponses comportementales

- 15 Nous avons réalisé une analyse en composantes principales (ACP) qui permet de résumer l'information des huit variables comportementales dépendantes en un ensemble restreint de nouvelles dimensions composites tout en assurant une perte minimale d'informations. L'ACP nous a ainsi permis d'approcher une distribution gaussienne, d'obtenir une mesure intégrée de la réponse comportementale et de mettre en évidence quelles variables étaient importantes pour expliquer la variance totale observée. Comme le montre le Tableau I, le temps de latence pour la première locomotion, la durée totale des déplacements, le nombre de mouvements et la propension à se déplacer vers le haut-parleur sont les principaux facteurs ayant du poids sur le premier axe (PC1). PC1 a été retenu comme le score comportemental composite unique représentant la force de la réponse comportementale d'un individu suite à la diffusion du stimulus (avec des scores positifs indiquant une réponse comportementale plus forte et des scores négatifs une réponse réduite). L'axe 1 (PC1) expliquait 42,2 % de la variance totale observée.

Tableau I

Behavioral variables	Factor loading score
	PC1
	-0.176
Latency to first locomotion	<b>-0.778</b>
Duration of locomotion (in any direction)	<b>0.873</b>
Duration of locomotion toward speaker	<b>0.771</b>
Number of locomotion events	<b>0.791</b>
Duration looking toward speaker	0.488
Number head movements oriented toward speaker	0.573
Total number of all head movements	0.437

Poids des variables comportementales mesurées sur la première composante principale (PC1). Les variables les plus importantes sur l'axe PC1 sont représentées en gras.

*Factor Loadings of measured behavioural variables on the first Principal Component (PC1). Factors that loaded highly onto PC1 are in bold.*

- 16 Pour tester l'effet de la familiarité *versus* non-familiarité des stimuli diffusés sur la réponse comportementale des bonobos, nous avons réalisé un modèle linéaire à effets mixtes dans lequel le score de la PC1 était la variable à expliquer (Package lme4 de R), après vérification de la normalité de la distribution des résidus et de l'homoscédasticité des résidus (effets fixes : rang du sujet, sexe du sujet, âge du sujet ; effets aléatoires : identité individuelle, numéro du test de playback, le parc zoologique). Les valeurs de P ont été obtenues avec des tests de rapport de vraisemblance comparant l'ajustement du modèle complet à des modèles réduits (en retirant un par un les effets fixes).
- 17 Pour tester l'effet du temps de séparation, nous avons utilisé deux modèles différents. Le premier modèle a été restreint aux expériences avec des stimuli de partenaires (familiers) passés. Cette analyse a été suivie par des tests de comparaisons multiples post-hoc (fonction glht dans le package multcomp de R). Étant donné les différences interindividuelles de réponses comportementales et le nombre réduit d'individus ayant vécu des temps de séparation similaires, nous avons utilisé un second modèle, plus conservateur, qui tenait compte de la différence relative des réponses aux stimuli familiers et étrangers (pour chaque individu, nous avons calculé la différence absolue du score PC1 entre les deux conditions).

- 18 Initialement, nous avons considéré les coefficients d'apparentés entre les paires mais ceux-ci n'étaient pas répartis de manière équilibrée entre les différents temps de séparation, et n'ont donc pas pu être testés (les individus des trois paires de la catégorie « huit ans de séparation » étaient tous liés au premier degré, alors qu'il n'y en avait qu'une seule paire parmi les 12 autres paires d'individus dans les autres catégories - Tableau supplémentaire S1).

## 2.6 Déclaration d'éthique

- 19 L'ensemble de ces travaux a été réalisé conformément aux directives et règlements pertinents, et tous les protocoles expérimentaux ont été approuvés par le Comité institutionnel d'éthique animale de l'Université de Lyon/Saint-Etienne, en vertu de l'autorisation no. 42-218-0901-38 SV 09 (Laboratoire ENES).

## 3 Résultats

### 3.1 Reconnaissance vocale des anciens partenaires sociaux

- 20 Les bonobos réagissaient plus intensément lorsqu'ils entendaient une voix familière que lorsqu'ils entendaient une voix étrangère ( $n = 15$ , modèle mixte linéaire,  $t = -0,396$ ,  $P = 0,014$ , Tableau IIa). À l'écoute d'une voix familière, ils ont réagi plus rapidement, se sont plus déplacés, notamment en direction du haut-parleur (Figure 2, vidéo supplémentaire 1). Nous avons également testé les effets du sexe du sujet récepteur, de son rang et du numéro du test. Les effets de l'âge (âge actuel des sujets) ont aussi été pris en compte dans la mesure où certains individus étaient encore subadultes ( $< 8$  ans) au moment où ils vivaient avec leur ancien partenaire social. Aucun de ces facteurs n'influait de manière significative les réponses des bonobos, soulignant la robustesse de notre étude.

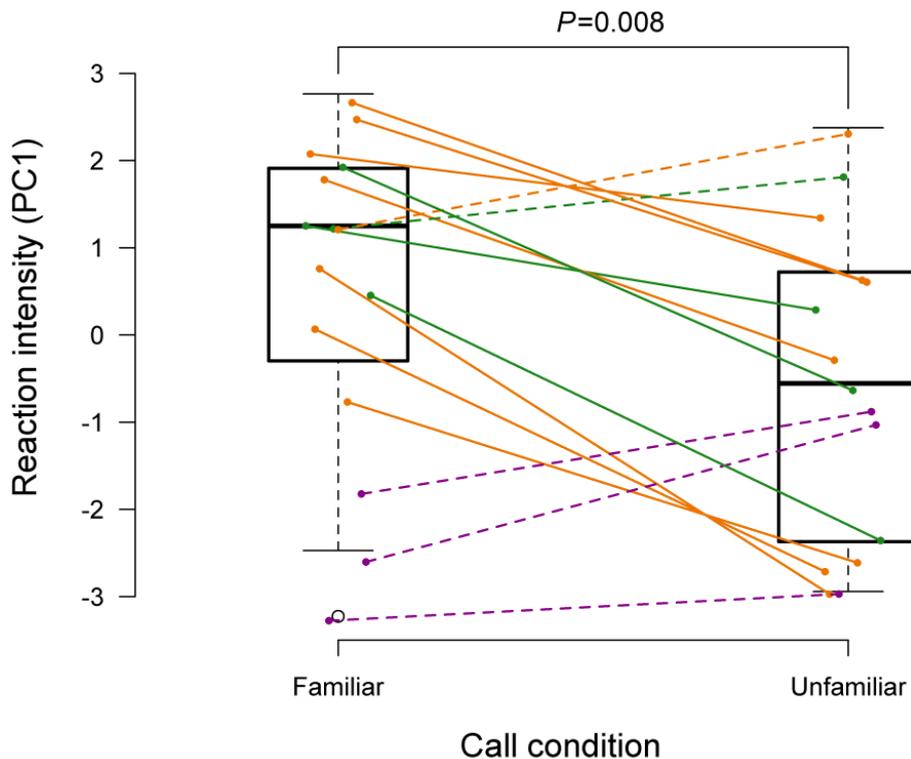
Tableau II

	Estimate	Standard Error	t	P
(a) MODEL 1				
(Intercept)	2.539	2.197	1.156	
Trial Condition (Familiar V. Unfamiliar)	-1.151	2.364	-0.396	0.014
Subject Rank	0.801	0.755	1.060	0.321
Subject Sex	-0.696	1.006	-0.692	0.510
Subject Age	0.012	0.057	0.302	0.852
(b) MODEL 2				
(Intercept)	2.491	1.713	1.454	
Separation Time	-0.066	0.013	-5.230	< 0.0001
Subject Rank	0.526	0.513	1.024	0.342
Subject Sex	0.625	0.713	0.876	0.388
Subject Age	0.030	0.041	0.734	0.516
(c) MODEL 3				
(Intercept)	1.737	0.625	2.781	
Separation Time	-0.088	0.071	-1.240	0.226
Subject Rank	-0.398	0.474	-0.840	0.394
Subject Sex	0.444	0.337	1.317	0.200
Subject Age	-0.02	0.022	-0.944	0.352

Résultats des modèles LME. (a) Le modèle 1 teste l'effet de la familiarité vocale sur la réponse des bonobos aux tests de repasse. (b et c) Les modèles 2 et 3 testent l'effet du temps de séparation sur la réponse des bonobos à l'écoute de la voix d'un ancien partenaire. Le modèle 2 examine uniquement les réponses à l'écoute des voix familières tandis que le modèle 3 repose sur la différence relative de la réponse de chaque sujet entre l'écoute des voix familières et étrangères.

*Results of LME models. (a) Model 1 tested for the effect of vocal familiarity on bonobos' response to playbacks. (b, c) Models 2 and 3 tested the effect of separation time on bonobos' response to previous partner's voice. Model 2 examines responses to the familiar individual playback alone while model 3 uses the relative difference for each individual in response to familiar vs. unfamiliar individuals.*

Figure 2



Réponses de bonobos aux vocalisations d'individus familiers et étrangers. Chaque sujet a été testé dans les deux conditions. Chaque ligne sur la figure relie les réponses d'un même individu entre les conditions. La couleur des lignes correspond au temps de séparation entre le sujet et l'ancien compagnon de groupe utilisé dans la condition 'familiale'. Lignes vertes : bonobos séparés pendant 2 à 3 ans ( $n = 4$ ); lignes oranges : séparés pendant 4,5 à 5,5 ans ( $n = 8$ ); lignes violettes : séparés pendant 8 à 9 ans ( $n = 3$ ). Le score de la composante principale (PC1) représente une mesure intégrée de la réponse comportementale, avec des scores plus élevés pour une réponse comportementale plus forte. Lignes pleines : bonobos qui réagissent davantage à la voix familière; lignes pointillées : bonobos qui réagissent avec la même intensité aux deux conditions ou plus à la voix étrangère.

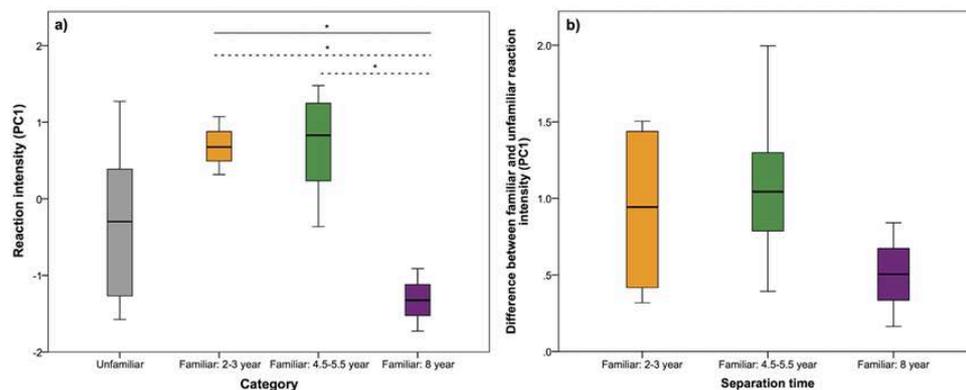
*Bonobo reactions to the calls of familiar and unfamiliar individuals. Each individual was tested in both conditions, and each line on the figure links the responses in each condition for the same individual. The colour of the lines corresponds to the separation time between the subject and the former group mate used in the familiar condition. Green lines = bonobos that have been separated for 2–3 years ( $n = 4$ ); orange lines = separated for 4.5–5.5 years ( $n = 8$ ); purple lines = separated for 8–9 years ( $n = 3$ ). The principal component score (PC1) represents an integrated measure of the behavioural response, with higher scores indicating a stronger behavioural reaction to the broadcast calls. Solid lines = bonobos that reacted more to the familiar voice; dashed lines = bonobos that reacted equally to both signals or more to the unfamiliar voice.*

### 3.2 L'effet du temps de séparation sur la reconnaissance

- 21 Les expériences de playback nous ont également permis d'étudier la dynamique de la reconnaissance vocale à long terme dans la mesure où des paires familières (condition familière) ont été séparées pendant un nombre d'années variable (temps de séparation : 2-3 ans,  $n = 4$  ; 4,5-5,5 ans,  $n = 8$  ; 8-9 ans,  $n = 3$ ). Deux modèles statistiques ont été utilisés pour tester l'effet du temps de séparation sur les réponses comportementales des bonobos aux voix d'individus familiers. Le premier modèle a permis de mesurer la différence entre les réponses comportementales entre les trois catégories de temps de séparation. Il a mis en évidence une réponse significativement réduite vis-à-vis des voix des partenaires dont ils étaient séparés depuis plus de huit ans ( $n = 15$  ;  $F = 5,230$ ,  $P$

<0,0001, Tableau IIb) (Figure 3a). Les tests post-hoc n'ont montré aucune différence significative dans les réponses des bonobos pour les paires séparées entre 2-3 ans et 4,5-5,5 ans (test de comparaisons multiples :  $z = -0,651$ ,  $p = 0,784$ ). Inversement, ces deux catégories étaient significativement différentes des réponses des dyades séparées depuis plus de huit ans (tests de comparaisons multiples entre 2-3 ans et 8-9 ans :  $z = -4,802$ ,  $P < 0,0001$ , entre 4,5-5,5 ans et 8-9 années :  $z = -6,707$ ,  $P < 0,0001$ ). Comme ce premier modèle ne prenait en compte que la variation des réponses aux voix des individus familiers selon les temps de séparation, nous avons analysé les mêmes données avec un second modèle qui tenait compte cette fois-ci de la différence absolue entre la réponse de chaque sujet à des individus familiers et étrangers. Ce second modèle montre la même tendance que le premier (Figure 3 b), cependant, la différence entre les trois temps de séparation n'était pas significative ( $n = 15$  ; LMM,  $t = -1,240$ ,  $P = 0,226$ , Tableau IIc, Figure 3 b).

Figure 3



Effet du temps de séparation sur la reconnaissance. a) Le modèle 1 a étudié les effets du temps de séparation (séparés par 2-3 ans, 4,5-5,5 ans ou 8 ans) sur les réponses des sujets à la voix d'un ancien membre du groupe en comparant l'intensité de leur réponse (mesurée d'après la première composante principale - PC1) ( $* p < 0,001$  ; les lignes pointillées sont les résultats de comparaisons *a posteriori*). Les scores PC1 pour la condition 'étrangère' sont également présentés sur le graphique comme référence. b) Le modèle 2 a étudié les effets du temps de séparation en utilisant un modèle plus conservateur qui compare la différence absolue entre le score PC1 entre les conditions 'étrangère' et 'familiale' entre les trois temps de séparation. Bien que les deux modèles révèlent les mêmes tendances, le second modèle n'était pas significatif.

*Effect of separation time on recognition. (a) Model 1 investigated the effects of the time of separation on the responses of subjects to a previous group member by comparing the reaction intensity (measured by the first principle component - PC1) between the three different separation categories (separated by 2-3 years, 4,5-5,5 years, or 8 years) ( $*p < 0,001$ ; dashed lines are results of post-hoc comparisons). The PC1 scores for the unfamiliar condition are also presented on the graph as a reference. (b) Model 2 also investigated the effects of separation time by using a more conservative model comparing the absolute difference between the PC1 score for the unfamiliar and familiar conditions between the three separation categories. Despite showing the same pattern as model 1, the result of model 2 was not significant.*

## 4 Discussion

- 22 Cette étude apporte la première preuve expérimentale qu'une espèce de grand singe est capable de reconnaître à long terme, et sur la seule base de l'indice vocal, des anciens partenaires sociaux, même après cinq ans de séparation. Ces résultats soulignent l'importance du signalement vocal dans l'identité individuelle chez les bonobos. Cette signature joue probablement une part importante dans leur navigation au sein d'une

société complexe de fission-fusion en maintenant la communication entre les membres de la communauté avec lesquels ils sont hors de portée physique. De plus, comme chez les bonobos les femelles quittent la communauté à la maturité sexuelle et en rejoignent une voisine (Idani, 1991 ; Sakamaki *et al.*, 2015), des individus peuvent donc être amenés à se « perdre de vue ». Les anciens membres d'une communauté et les permanents pourraient occasionnellement s'entendre à distance et éventuellement se côtoyer à nouveau lors d'une rencontre intercommunautaire. Dans l'expérience présentée, nous avons diffusé des cris qui appartiennent plus à la communication à courte distance que ceux qui sont typiquement produits dans les interactions naturelles inter- et intracommunautaires (Hohmann et Fruth, 1994). Cependant, dans le répertoire vocal des bonobos, de nombreux types de cris sont connus pour véhiculer une variété d'informations — par exemple, les séquences de cris peuvent porter des informations sur différents items alimentaires (Clay et Zuberbuhler, 2011a) et les cris de copulation présentent des signatures vocales individuelles (Clay et Zuberbuhler, 2011 b). Nos résultats montrent donc que les cris forts de la communication à longue distance ne sont pas les seuls à transmettre des informations d'identité et que les bonobos peuvent utiliser ces vocalisations à plus courtes distances pour reconnaître les individus familiers. De plus, chez les bonobos, les rencontres intercommunautaires commencent souvent par des échanges vocaux, qui semblent donner le ton à l'interaction à venir et aboutissent alors, soit à des évitements, soit à des interactions pacifiques au cours desquelles les deux groupes peuvent même s'alimenter ensemble (Furuchi, 2011 ; Hohmann et Fruth, 2002). Dans un tel scénario, la reconnaissance vocale à long terme permettrait aux bonobos d'identifier les individus sans contact visuel, favorisant alors des rencontres avec des individus anciennement « amis », et d'éviter les individus avec lesquels ils ont eu une relation conflictuelle.

- 23 En plus de la reconnaissance vocale mise en évidence dans cette expérience, nos résultats suggèrent une baisse de l'intensité des réactions aux anciens membres du groupe au-delà de huit ans de séparation, (étayée par le modèle statistique 1) suggérant une possible limite de temps à la reconnaissance vocale à long terme (Figure 3a). Il est possible que les bonobos soient incapables de reconnaître les anciens partenaires sociaux après une longue période sans contact, soit parce qu'ils ne conservent pas le souvenir des signatures vocales individuelles pendant plus de 6 à 8 ans sans renforcement, soit parce que la voix d'un bonobo change significativement au cours du temps. Comme les bonobos sont des espèces utilisant majoritairement le sens visuel, il se pourrait que la reconnaissance sociale à long terme perdure et repose plus sur la modalité visuelle. Même un fort degré d'apparementement entre les paires séparées de plus de huit ans n'assure pas une reconnaissance à long terme (voir le Tableau supplémentaire S2), et cela en dépit du lien mère-fils particulièrement fort chez les bonobos (Furuchi, 2011). Une explication alternative serait que les bonobos peuvent reconnaître l'identité de l'appelant mais ne sont pas motivés à y répondre. En effet comme leurs réseaux sociaux sont très dynamiques, les liens affiliatifs et les relations de dominance passées entre individus pourraient ne plus être pertinents après une telle période de séparation et nécessiteraient une sorte de réinitialisation.
- 24 Cependant, les résultats des deux modèles statistiques testant les effets de la reconnaissance à long terme sont contrastés. Malgré une nette tendance dans les données brutes (Figure 3 b), le modèle 2, plus conservateur, ne suggère pas une limite de temps supérieure à la bonne reconnaissance vocale des anciens partenaires. Comme

les bonobos démontrent des capacités cognitives et des aptitudes sociales avancées (Kano, 1992 ; Hare *et al.*, 2007 ; Herrmann *et al.*, 2010) et sont doués dans les tâches de mémoire (Martin-Ordas *et al.*, 2010), une mémoire sociale de plus de cinq ans est logiquement supposée. Alors que la mémoire vocale à long terme n'a été testée chez aucune espèce de grands singes, ni même l'humain, nous savons qu'ils possèdent une mémoire visuelle d'au moins dix ans pour les visages des anciens partenaires. Cela suggère une excellente capacité de mémoire sociale à long terme qu'on pourrait s'attendre à retrouver dans la modalité vocale (Bahrick *et al.*, 1975 ; Hanazuka *et al.*, 2013). Une étude récente a montré que les dauphins, une autre espèce ayant des compétences sociales et cognitives très développées et vivant dans des sociétés de fission-fusion, pouvaient conserver une mémoire vocale de leurs congénères de plus de 20 ans (Bruck, 2013). Une autre étude plus anecdotique suggère une mémoire vocale similaire chez les éléphants africains (McComb, 2000). Enfin, nous ne pouvons pas exclure que notre résultat concernant les individus séparés depuis plus de huit ans ne soit pas dû à la faible taille de l'échantillon ( $n = 3$ ). Des tests complémentaires seraient utiles pour conclure à l'existence d'une limite supérieure de la reconnaissance vocale chez les bonobos.

## Remerciements

- 25 Nous tenons à remercier le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (financement de la thèse de SK), l'Université de Saint-Etienne (recherche sabbatique de FL et NM, professeur invité KZ et financement de la recherche) et l'*European Research Council* (subvention KZ, PRILANG 283871). Nous remercions chaleureusement Gladez Shorland, Nicky Staes et Melissa Vandoninck pour leur aide dans la réalisation des expériences de repasse, F. Theunissen pour les conseils statistiques et les soigneurs d'Apenheul, Planckendael et La Vallée des Singes pour leur soutien et leur patience. Cet article a été produit avec l'aimable autorisation de SpringerNature selon laquelle "Under the standard SpringerNature CC BY licence, authors can give permission for their manuscript to be translated as long as the original article is properly cited". Article original en anglais : Sumir Keenan, Nicolas Mathevon, Jeroen MG Stevens, Jean Pascal Guéry, Klaus Zuberbühler and Florence Levréro. Enduring voice recognition in bonobos. *Scientific Reports* volume 6, Article number: 22046 (2016). <https://doi.org/10.1038/srep22046>.

## Informations supplémentaires

- 26 Elles sont disponibles en fichiers téléchargeables dans la version en ligne de l'article, sous la rubrique "Documents annexes" :
- 27 – Document texte : Tableaux supplémentaires S1-S4 (nom de fichier : Tableaux\_supplémentaires.doc).
- 28 – Document audio supplémentaire (nom de fichier : Audio\_supplémentaire.mp3), exemple d'une séquence vocale diffusée lors d'un test de repasse en condition familière.
- 29 – Document vidéo supplémentaire (nom de fichier : Video\_supplémentaire.mp4), exemple de réponse comportementale d'un sujet à la voix d'un ancien partenaire social (condition familière).

---

## BIBLIOGRAPHIE

- Bahrnick, H. P., Bahrnick, P. O., Wittlinger, R. P. 1975. Fifty years of memory for names and faces: a cross-sectional approach. *Journal of Experimental Psychology: General* 104:54-75. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.104.1.54>.
- Bergman, T. J. 2010. Experimental evidence for limited vocal recognition in a wild primate: implications for the social complexity hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B* 277:3045-3053. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0580>.
- Boeckle M., Bugnyar T. Long-term memory for affiliates in ravens. 2012. *Current Biology* 22:801-806. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.03.023>.
- Bruck, J. N. Decades-long social memory in bottlenose dolphins. 2013. *Proceedings of the Royal Society B* 280:1-6. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1726>.
- Candiotti, A., Zuberbuhler, K., Lemasson, A. 2013. Voice discrimination in four primates. *Behavioural Processes* 99:67-72. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.06.010>.
- Cheney, D. L., Seyfarth, R. M. 1980. Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys. *Animal Behaviour* 28:362-364. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80044-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80044-3).
- Clay, Z., Zuberbuhler, K. Bonobos extract meaning from call sequences. 2011a. *PLoS One* 6: e18786. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018786>.
- Clay, Z., Zuberbuhler, K. 2011b. The structure of bonobo copulation calls during reproductive and non-reproductive sex. *Ethology* 117:1158-1169. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.01975.x>.
- de Waal, F. B. M. 1988. The communicative repertoire of captive bonobos (*Pan paniscus*) compared to that of chimpanzees. *Behaviour* 27:183-251. <https://doi.org/10.1163/156853988X00269>.
- Furuchi, T. Female contributions to the peaceful nature of bonobo society. 2011. *Evolutionary Anthropology* 20:131-142. <https://doi.org/10.1002/evan.20308>.
- Godard, R. Long-term memory of individual neighbours in a migratory songbird. 1991. *Nature* 350:228 - 229. <https://doi.org/10.1038/350228a0>.
- Hanazuka, Y., Shimahara, N., Tokuda, Y., Midorikawa, A. 2013. Orangutans (*Pongo pygmaeus*) remember old acquaintances. *PLoS One* 8: e82073. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082073>.
- Hare, B., Melis, A. P., Woods, V., Hastings, S., Wrangham, R. 2007. Tolerance allows bonobos to outperform chimpanzees on a cooperative task. *Current Biology* 17:619-623. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.02.040>.
- Herrmann E, Hare B, Call J, Tomasello M. 2010. Differences in the cognitive skills of bonobos and chimpanzees. *PLoS One* 5: e12438. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012438>.
- Hohmann, G., Fruth, B. 1994. Structure and use of distance calls in wild bonobos (*Pan paniscus*). *International Journal of Primatology* 15:767-782. <https://doi.org/10.1007/BF02737430>.
- Hohmann, G., Fruth, B. 2002. In: *Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos* (Boesch, C., Hohmann, G., Marchant, L. F., editors). Cambridge: Cambridge University Press, 138-150. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511606397.014>.
- Idani, G. 1991. Social relationships between immigrant and resident bonobo (*Pan paniscus*) females at Wamba. 1991. *Folia Primatologica* 57:83-95. <https://doi.org/10.1159/000156568>.

- Insley, S. J. 2000. Long-term vocal recognition in the northern fur seal. *Nature* 406:404-405. <https://doi.org/10.1038/35019064>.
- Janmaat K.R.L, Ban S.D., Boesch, C. 2013. Chimpanzees use long-term spatial memory to monitor large fruit trees and remember feeding experiences across seasons. *Animal Behaviour* 86:1183-1205. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.09.021>.
- Kanō, T. 1992. *The last ape: Pygmy chimpanzee behavior and ecology*. Stanford: Stanford University Press.
- Kojima, S., Izumi, A., Ceugniet, M. 2003. Identification of vocalizers by pant hoots, pant grunts and screams in a chimpanzee. *Primates* 44:225-230. <https://doi.org/10.1007/s10329-002-0014-8>.
- Lemasson, A., Hausberger, M. 2011. Acoustic variability and social significance of calls in female Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *The Journal of the Acoustical Society of America* 129:3341-3352. <https://doi.org/10.1121/1.3569704>.
- Martin-Ordas, G., Haun, D. Colmenares, F., Call, J. 2010. Keeping track of time: evidence for episodic-like memory in great apes. *Animal Cognition* 13:331-340. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0282-4>.
- Martin-Ordas, G., Berntsen, D., Call, J. 2013. Memory for distant past events in chimpanzees and orangutans. *Current Biology* 23:1438-1441. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.06.017>.
- Matthews, S., Snowdon, C. T. 2011. Long-term memory for calls of relatives in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology* 125:366-369. <https://doi.org/10.1037/a0023149>.
- McComb, K., Moss, C., Sayialel, S., Baker, L. 2000. Unusually extensive networks of vocal recognition in African elephants. *Animal Behaviour* 59:1103-1109. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1406>.
- Miller, C. T., Thomas, A. W. 2012. Individual recognition during bouts of antiphonal calling in common marmosets. *Journal of Comparative Physiology* 198:337-346. <https://doi.org/10.1007/s00359-012-0712-7>.
- Pusey, A. E., Packer, C. 1987. In: *Primate Societies* (Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., Struhsaker, T. T., editors). Chicago: University of Chicago Press, 250-266.
- Ramos-Fernández, G. 2005. Vocal communication in a fission-fusion society: do spider monkeys stay in touch with close associates? *International Journal of Primatology* 26:1077-1092. <https://doi.org/10.1007/s10764-005-6459-z>.
- Rendall, D., Rodman, P. S., Emond, R. E. 1996. Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour* 51:1007-1015. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0103>.
- Sakamaki, T., Behncke, I., Laporte, M., Mulavwa, M., Ryu, H., Takemoto, H., Tokuyama, N., Yamamoto, S., Furuichi, T. 2015. Intergroup transfer of females and social relationships between immigrants and residents in bonobo (*Pan paniscus*) societies. In: *Dispersing primate females* (T. Furuichi, J. Yamagiwa, F. Aureli, editors). Tokyo: Springer, 127-164. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-55480-6\\_6](https://doi.org/10.1007/978-4-431-55480-6_6).
- White, F. J. 1996. In: *Great Ape Societies* (McGrew, W. C., Marchant, L. F., Nishida, T, editors). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 29-41. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511752414.005>.

## RÉSUMÉS

Cet article présente notre étude sur la reconnaissance vocale à long terme des partenaires sociaux chez les bonobos *Pan paniscus*. Ces résultats ont été publiés en 2016 dans la revue Scientific Reports 6 : 22046 | <https://doi.org/10.1038/srep22046> et, avec l'accord de tous les co-auteurs, nous proposons ici une version française de cette étude pour la Revue de Primatologie. La reconnaissance sociale à long terme est vitale pour les espèces vivant dans des réseaux sociaux complexes et dans lesquels des individus familiers peuvent se rencontrer à nouveau après de longues périodes de séparation. Chez les primates non humains qui vivent dans des environnements forestiers denses, la visibilité est souvent limitée ; et, la reconnaissance des partenaires sociaux à longue distance dépend de la communication vocale. Étonnamment, la reconnaissance vocale de partenaires après des années de séparation n'a jamais été testée chez aucune espèce de grand singe, malgré l'organisation complexe de leur société et leur intelligence sociale. Nous montrons ici que les bonobos, *Pan paniscus*, sont capables d'une reconnaissance vocale fiable de leurs partenaires sociaux, et cela même s'ils ont été séparés pendant cinq ans. Nous avons testé expérimentalement les réponses de bonobos aux vocalisations d'anciens membres de leur groupe qui avaient été transférés entre parcs zoologiques. Malgré de longues périodes de séparation, les sujets ont répondu plus intensément aux voix familières qu'aux voix d'individus étrangers. Cette observation démontre expérimentalement que les bonobos peuvent discriminer des individus sur la seule base d'indice acoustique même des années après leur dernière rencontre. Notre étude suggère également que les bonobos peuvent cesser de faire la distinction entre des individus familiers et non familiers après une période de huit ans, indiquant que les représentations vocales ou l'intérêt pourraient être limités dans le temps chez cette espèce.

In the present paper, we present our finding about the long-term vocal recognition of past social partners in bonobos *Pan paniscus*. These results have been published in 2016 in the journal Scientific Reports, 6:22046 | <https://doi.org/10.1038/srep22046>, and with the agreement of the co-authors, we propose here a French version on this study for the Revue de Primatologie. Long-term social recognition is vital for species with complex social networks, where familiar individuals can encounter one another after long periods of separation. For non-human primates who live in dense forest environments, visual access to one another is often limited, and recognition of social partners over distances largely depends on vocal communication. Vocal recognition after years of separation has never been reported in any great ape species, despite their complex societies and advanced social intelligence. Here we show that bonobos demonstrate reliable vocal recognition of social partners, even if they have been separated for five years. We experimentally tested bonobos' responses to the calls of previous group members that had been transferred between captive groups. Despite long separations, subjects responded more intensely to familiar voices than to calls from unknown individuals—the first experimental evidence that bonobos can identify individuals utilizing vocalisations even years after their last encounter. Our study also suggests that bonobos may cease to discriminate between familiar and unfamiliar individuals after a period of eight years, indicating that voice representations or interest could be limited in time in this species.

## INDEX

**Thèmes** : éthologie

**Mots-clés** : reconnaissance vocale, mémoire à long terme, partenaires sociaux, Bonobos

**Keywords** : vocal recognition, social partners, long-term memory, Bonobos

## AUTEURS

### **FLORENCE LEVRÉRO**

Université de Lyon/Saint-Etienne, Equipe Neuro-Ethologie Sensorielle, ENES/Neuro-PSI, CNRS UMR 9197, Saint-Etienne, France.

Auteure pour la correspondance : [florence.levrero@univ-st-etienne.fr](mailto:florence.levrero@univ-st-etienne.fr)

### **SUMIR KEENAN**

Université de Lyon/Saint-Etienne, Equipe Neuro-Ethologie Sensorielle, ENES/Neuro-PSI, CNRS UMR 9197, Saint-Etienne, France, et University of St. Andrews, Department of Psychology and Neuroscience, St. Andrews, Scotland, UK.

### **NICOLAS MATHEVON**

Université de Lyon/Saint-Etienne, Equipe Neuro-Ethologie Sensorielle, ENES/Neuro-PSI, CNRS UMR 9197, Saint-Etienne, France, et Department of Psychology, Hunter College, CUNY, New York, USA.

### **JEROEN MG STEVENS**

Royal Zoological Society of Antwerp, Centre for Research and Conservation, Antwerp, Belgium.

### **JEAN PASCAL GUÉRY**

Vallée des Singes, Zoological Park, Romagne, France.

### **KLAUS ZUBERBÜHLER**

University of St. Andrews, Department of Psychology and Neuroscience, St. Andrews, Scotland, UK, et Université de Neuchâtel, Department of Comparative Cognition, Neuchâtel, Switzerland.