

## **CAMPUS VÉTÉRINAIRE DE LYON**

Année 2023 - Thèse n° 122

**EST-IL POSSIBLE D'ÉVALUER L'ÉTAT ÉMOTIONNEL D'UN INDIVIDU  
EN S'APPUYANT SUR LES CARACTÉRISTIQUES ACOUSTIQUES DES  
VOCALISATIONS QU'IL ÉMET ?**

**ÉTUDE EXPÉRIMENTALE CHEZ LE BONOBO ET APPLICATION AU  
SUIVI BIEN-ÊTRE ANIMAL**

## **THESE**

Présentée à l'Université Claude Bernard Lyon 1  
(Médecine – Pharmacie)

Et soutenue publiquement le 24 novembre 2023  
Pour obtenir le titre de Docteur Vétérinaire

Par

**FOURNIER Floriane**



## **CAMPUS VÉTÉRINAIRE DE LYON**

Année 2023 - Thèse n° 122

**EST-IL POSSIBLE D'ÉVALUER L'ÉTAT ÉMOTIONNEL D'UN INDIVIDU  
EN S'APPUYANT SUR LES CARACTÉRISTIQUES ACOUSTIQUES DES  
VOCALISATIONS QU'IL ÉMET ?**

**ÉTUDE EXPÉRIMENTALE CHEZ LE BONOBO ET APPLICATION AU  
SUIVI BIEN-ÊTRE ANIMAL**

## **THESE**

Présentée à l'Université Claude Bernard Lyon 1  
(Médecine – Pharmacie)

Et soutenue publiquement le 24 novembre 2023  
Pour obtenir le titre de Docteur Vétérinaire

Par

FOURNIER Floriane



# LISTE DES ENSEIGNANTS

Pr	ABITBOL	Marie	Professeur
Dr	ALVES-DE-OLIVEIRA	Laurent	Maître de conférences
Pr	ARCANGIOLI	Marie-Anne	Professeur
Dr	AYRAL	Florence	Maître de conférences
Pr	BECKER	Claire	Professeur
Dr	BELLUCO	Sara	Maître de conférences
Dr	BENAMOU-SMITH	Agnès	Maître de conférences
Pr	BENOIT	Etienne	Professeur
Pr	BERNY	Philippe	Professeur
Pr	BONNET-GARIN	Jeanne-Marie	Professeur
Dr	BOURGOIN	Gilles	Maître de conférences
Dr	BRUTO	Maxime	Maître de conférences
Dr	BRUYERE	Pierre	Maître de conférences
Pr	BUFF	Samuel	Professeur
Pr	BURONFOSSE	Thierry	Professeur
Dr	CACHON	Thibaut	Maître de conférences
Pr	CADORÉ	Jean-Luc	Professeur
Pr	CALLAIT-CARDINAL	Marie-Pierre	Professeur
Pr	CHABANNE	Luc	Professeur
Pr	CHALVET-MONFRAY	Karine	Professeur
Dr	CHANOIT	Gullaume	Professeur
Dr	CHETOT	Thomas	Maître de conférences
Pr	DE BOYER DES ROCHES	Alice	Professeur
Pr	DELIGNETTE-MULLER	Marie-Laure	Professeur
Pr	DJELOUADJI	Zorée	Professeur
Dr	ESCRIOU	Catherine	Maître de conférences
Dr	FRIKHA	Mohamed-Ridha	Maître de conférences
Dr	GALIA	Wessam	Maître de conférences
Pr	GILOT-FROMONT	Emmanuelle	Professeur
Dr	GONTHIER	Alain	Maître de conférences
Dr	GREZEL	Delphine	Maître de conférences
Dr	HUGONNARD	Marine	Maître de conférences
Dr	JOSSON-SCHRAMME	Anne	Chargé d'enseignement contractuel
Pr	JUNOT	Stéphane	Professeur
Pr	KODJO	Angeli	Professeur
Dr	KRAFFT	Emilie	Maître de conférences
Dr	LAABERKI	Maria-Halima	Maître de conférences
Dr	LAMBERT	Véronique	Maître de conférences
Pr	LE GRAND	Dominique	Professeur
Pr	LEBLOND	Agnès	Professeur
Dr	LEDOUX	Dorothee	Maître de conférences
Dr	LEFEBVRE	Sébastien	Maître de conférences
Dr	LEFRANC-POHL	Anne-Cécile	Maître de conférences
Dr	LEGROS	Vincent	Maître de conférences
Pr	LEPAGE	Olivier	Professeur
Pr	LOUZIER	Vanessa	Professeur
Dr	LURIER	Thibaut	Maître de conférences
Dr	MAGNIN	Mathieu	Maître de conférences

Pr	MARCHAL	Thierry	Professeur
Dr	MOSCA	Marion	Maître de conférences
Pr	MOUNIER	Luc	Professeur
Dr	PEROZ	Carole	Maître de conférences
Pr	PIN	Didier	Professeur
Pr	PONCE	Frédérique	Professeur
Pr	PORTIER	Karine	Professeur
Pr	POUZOT-NEVORET	Céline	Professeur
Pr	PROUILLAC	Caroline	Professeur
Pr	REMY	Denise	Professeur
Dr	RENE MARTELLET	Magalie	Maître de conférences
Pr	ROGER	Thierry	Professeur
Dr	SAWAYA	Serge	Maître de conférences
Pr	SCHRAMME	Michael	Professeur
Pr	SERGEANTET	Delphine	Professeur
Dr	TORTEREAU	Antonin	Maître de conférences
Dr	VICTONI	Tatiana	Maître de conférences
Dr	VIRIEUX-WATRELOT	Dorothee	Chargé d'enseignement contractuel
Pr	ZENNER	Lionel	Professeur

# REMERCIEMENTS AU JURY



## **Au Professeur Stéphane THOBOIS**

*De l'université Claude Bernard Lyon 1, Faculté de médecine de Lyon Sud*

Pour m'avoir fait l'honneur d'accepter la Présidence de mon jury de thèse, en espérant que vous aurez trouvé de l'intérêt dans les vocalisations des singes,

Mes hommages respectueux

## **Au Docteur Mathieu MAGNIN**

*De VetAgro Sup*

Pour avoir accepté d'encadrer ce travail de thèse,

Pour les conseils, nos échanges et votre soutien,

Pour votre écoute et votre gentillesse,

Mes plus sincères remerciements

## **Au Professeure Alice DE BOYER DES ROCHES**

*De VetAgro Sup*

Pour avoir accepté de faire partie de ce jury de thèse,

Pour l'amour que vous portez aux animaux et l'importance de leur bien-être dans votre enseignement,

Mes plus sincères remerciements









# TABLE DES MATIERES



LISTE DES ANNEXES .....	11
LISTE DES FIGURES.....	13
LISTE DES TABLEAUX .....	15
LISTE DES ABREVIATIONS .....	17
INTRODUCTION .....	19
PARTIE 1 :.....	21
BIOACOUSTIQUE ET VOCALISATIONS.....	21
I- La bioacoustique.....	22
II- Production des vocalisations.....	23
III- Paramètres acoustiques .....	24
1- Qu'est-ce qu'un son ?.....	25
2- Mode de représentation du son.....	25
3- Exemples de paramètres acoustiques utilisés dans l'étude des vocalisations .....	27
IV- Conclusion intermédiaire .....	30
PARTIE 2 :.....	33
LES ÉMOTIONS CHEZ LES MAMMIFÈRES.....	33
I- Définition et terminologie .....	34
II- Études des émotions chez les mammifères .....	36
1- Indicateurs physiologiques.....	36
2- Indicateurs comportementaux.....	38
3- Indicateurs cognitifs .....	38
III- Modes de communication des émotions.....	39
1- Communication des émotions par les expressions faciales.....	40
2- La communication des émotions par la posture du corps .....	42
3- Communication des émotions par les vocalisations .....	43
IV- Conclusion intermédiaire .....	44
PARTIE 3 :.....	45
LE BONOBO.....	45
I- Le bonobo une espèce sociale.....	46
II- Organisation sociale du bonobo.....	48

III-	La communication des émotions chez le bonobo .....	49
IV-	Conclusion intermédiaire .....	50
PARTIE 4 : .....		53
ÉTUDES DU LIEN ENTRE PARAMÈTRES ACOUSTIQUES ET ÉTAT ÉMOTIONNEL CHEZ UNE ESPÈCE DE PRIMATE NON-HUMAIN: LE BONOBO.....		53
I-	Introduction et objectifs de l'étude .....	54
II-	Matériel et méthode .....	54
1-	Sites et population d'étude .....	54
2-	Protocole expérimental.....	55
3-	Définition des contextes.....	56
4-	Mesure des paramètres acoustiques .....	61
5-	Analyses statistiques .....	64
III-	Résultats .....	65
1-	Changements des paramètres acoustiques spectraux en lien avec les émotions .....	65
2-	Changements des paramètres acoustiques temporels en lien avec les émotions .....	73
3-	Changements dans la production de PNLs en lien avec les émotions .....	75
IV-	Discussion .....	77
V-	Conclusion intermédiaire .....	81
CONCLUSION .....		83
BIBLIOGRAPHIE.....		85
ANNEXES.....		101

# LISTE DES ANNEXES



*Annexe 1 : QR code à scanner et lien donnant accès au tableau général des données collectées et utilisées lors des analyses.*

*Annexe 2 : QR code à scanner et lien donnant accès au code réalisé sur R Studio.*

*Annexe 3 : Lien pour écouter les enregistrements audios des vocalisations présentées en Figure 12.*



# LISTE DES FIGURES

*Figure 1 : Chaîne de transmission de l'information acoustique.*

*Figure 2 : Illustration de la théorie source-filtre de la production avec l'exemple du chimpanzé.*

*Figure 3 : Représentation d'un oscillogramme (A), densité spectrale (B) et spectrogramme (C) de vocalisations ultrasonores de souris rayées africaines (Rhabdomys pumilio).*

*Figure 4 : Représentation graphique de l'oscillogramme (A), du spectre en fréquence (B) et du spectrogramme (C) et présentation des paramètres étudiés.*

*Figure 5 : Schématisation des quatre principaux phénomènes non linéaires décrit dans la littérature.*

*Figure 6 : Les composantes de la réponse émotionnelle.*

*Figure 7 : Photographies d'expressions faciales associées à des émotions négatives chez le chien et le chat : nez plissé et lèvre retroussée montrant les dents.*

*Figure 8 : Photographies des groupes de bonobos étudiés lors de cette thèse.*

*Figure 9 : Carte de la localisation des 3 zoos dont sont issus les données exploitées dans cette étude chez le bonobo.*

*Figure 10 : Position de chaque contexte répertorié lors de l'étude comportementale selon le diagramme valence-intensité. Les cases de couleur verte correspondent aux contextes dont la valence est négative, celles de couleur violette aux contextes dont la valence est positive et celles de couleur bleue aux contextes dont la valence est intermédiaire. Les cases entourées en rose représentent des contextes associés à une intensité forte et celles entourées en bleu des contextes associés à une intensité faible.*

**Figure 11 : Spectrogramme d'une vocalisation « bark » tonale de bonobo avec annotations pour illustrer certains paramètres acoustiques que nous avons mesurés et utilisé lors de cette étude.**

**Figure 12 : Exemple de spectrogrammes de vocalisations de bonobos comprenant des phénomènes non linéaires.**

**Figure 13 : Fréquence fondamentale (moyenne, au début, au milieu et à la fin des vocalisations) (en Hertz) selon la valence émotionnelle (négative ou positive).**

**Figure 14 : Fréquence fondamentale (moyenne, au début, au milieu et à la fin des vocalisations) (en Hertz) selon l'intensité émotionnelle (forte ou faible).**

**Figure 15 : Pic en fréquence (en Hertz) des vocalisations selon la valence émotionnelle (négative ou positive).**

**Figure 16 : Pic en fréquence (en Hertz) des vocalisations selon l'intensité émotionnelle (forte ou faible).**

**Figure 17 : Moment relatif d'apparition du pic en fréquence dans les vocalisations en fonction de la valence émotionnelle (négative ou positive).**

**Figure 18 : Moment relatif d'apparition du pic en fréquence dans les vocalisations en fonction de l'intensité émotionnelle (forte ou faible). La couleur rose représente une intensité forte et la couleur bleue une intensité faible.**

**Figure 19 : Durée des vocalisations (en secondes) en fonction de la valence émotionnelle (positive ou négative). La couleur verte représente une valence négative et la couleur violette une valence positive.**

**Figure 20 : Durée des vocalisations (en seconde) en fonction de l'intensité émotionnelle (forte ou faible).**

**Figure 21 : Relation entre la présence de phénomènes non linaires dans les vocalisations et la valence émotionnelle (négative à gauche, positive à droite).**

**Figure 22 : Relation entre la présence de phénomènes non linaires dans les vocalisations et l'intensité émotionnelle (forte à gauche, faible à droite).**



# LISTE DES TABLEAUX



*Tableau I : Liste et définitions des principaux paramètres acoustiques, l'orange faisant référence aux paramètres relatifs à la production et le bleu aux paramètres relatifs aux caractéristiques physique du signal.*

*Tableau II : Définitions des différents contextes de l'éthogramme utilisé.*



# LISTE DES ABREVIATIONS

F0 : fréquence fondamentale

PNLs : phénomènes non linéaires



# INTRODUCTION



Depuis le XIX<sup>ème</sup> siècle, la question des émotions chez les animaux a été au cœur de débats philosophique et biologique (Darwin, 1872). Avec le temps, une évolution des consciences a conduit à reconnaître des droits aux animaux avec notamment l'introduction, dans la législation française, de loi permettant de condamner certains actes dit de "maltraitance" (Burgat and Dantzer, 1997). Plus récemment, en France en 2015, un changement législatif a conduit à considérer les animaux comme des « êtres vivants doués de sensibilité ». Aujourd'hui la capacité des animaux à ressentir des émotions est largement acceptée (de Waal, 2011). Bien qu'il soit encore à ce jour impossible de donner une définition consensuelle du terme émotion, nous pouvons tout de même décrire une émotion comme une réponse complexe (subjective, comportementale, physiologique et cognitive) à des stimulus qui peuvent être externes, internes ou mixtes. Le classement des émotions peut se faire selon leur valence (positive ou négative), leur intensité (forte ou faible) et leur durée (Kremer et al., 2020).

Le suivi des émotions passe par la mesure des trois composantes de la réponse émotionnelle : la composante physiologique, la composante cognitive et la composante comportementale (Dolan, 2002). Les approches physiologiques regroupent principalement l'étude des hormones produites par le système hypothalamo-hypophysaire en réponse aux émotions perçues (Bayazit, 2009; Heimbürge et al., 2019; Salas et al., 2016). Le principe de l'approche cognitive est d'étudier les biais présents dans les capacités d'attention, d'apprentissage ou encore de mémoire lorsque des animaux sont soumis à des émotions (Harding et al., 2004; Mendl et al., 2009). Enfin, l'approche comportementale passe par l'étude des comportements qui témoignent de différents états émotionnels et par la comparaison de différents moyens de communication des émotions. Ces derniers, décrits par des études scientifiques, incluent : les phéromones, les expressions faciales, la position du corps, la position de la queue et les vocalisations (Briefer, 2012; Semin et al., 2019; Seyfarth and Cheney, 2003; Wolf, 2015).

Les émotions sont certainement un élément majeur pour la vie en communauté des espèces sociales et de nombreuses études rapportent qu'il semble que ces émotions soient communicables d'un individu à l'autre, entre autre, au travers des vocalisations (Briefer, 2012). Ainsi, l'étude des vocalisations pourrait s'avérer intéressante lorsque l'on cherche à évaluer l'état émotionnel d'un individu.

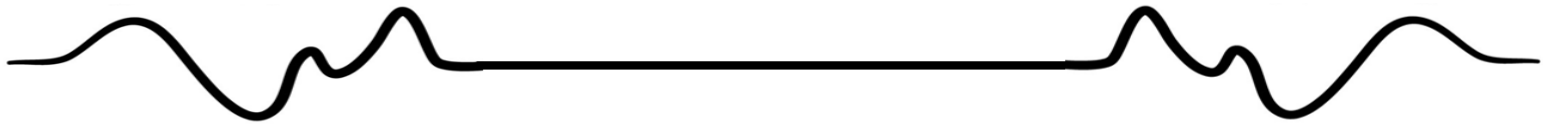
L'objectif de notre travail est de déterminer si les vocalisations possèdent des caractéristiques acoustiques porteuses d'informations émotionnelles (notamment en termes de valence et d'intensité). Pour explorer cette question, nous avons réalisé une étude expérimentale chez une espèce de primate non humain : le bonobo (*Pan Paniscus*).

Nous débutons notre manuscrit par une étude de la bioacoustique et de la production vocale chez les mammifères. Nous aborderons ensuite les éléments qui illustrent en quoi l'étude des émotions est complexe et quels sont les modes de communications des émotions observables. Dans un troisième temps, nous explicitons en quoi le bonobo est un bon modèle d'étude pour la recherche d'informations à caractère émotionnel dans les vocalisations (notamment en décrivant les modes de vie de cette espèce sociale). Enfin, nous détaillons les résultats d'une étude expérimentale, réalisée chez trois groupes de bonobos captifs, qui s'intéresse à rechercher les liens entre paramètres acoustiques des vocalisations et état émotionnel de l'émetteur de ces vocalisations.



**PARTIE 1 :**

**BIOACOUSTIQUE ET  
VOCALISATIONS**

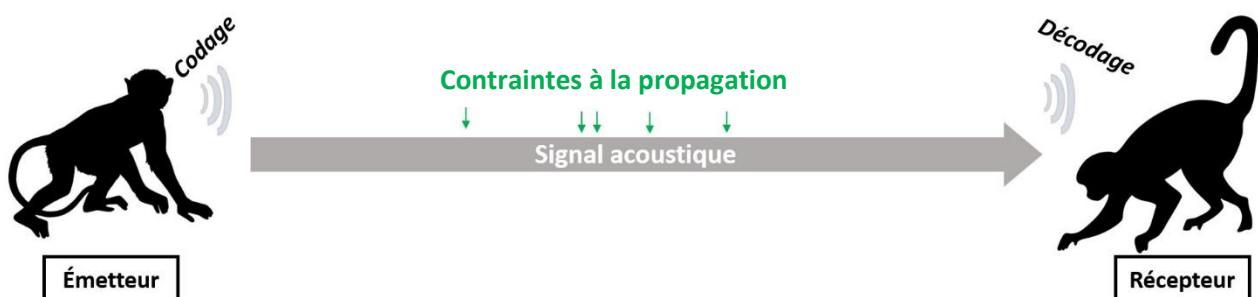


## I- La bioacoustique

La bioacoustique est l'étude des communications sonores animales et humaines. Dans le règne animal, un certain nombre d'espèces communiquent grâce à des signaux acoustiques audibles ou non par l'humain. C'est le cas des oiseaux (e.g. Bardeli et al., 2010; Salamon et al., 2017), des mammifères (e.g. Erbe, 2018; Laiolo, 2010), des amphibiens (e.g. Glaw and Vences, 1991; Willacy et al., 2015), de certains poissons (e.g. Desiderà et al., 2019; Rountree et al., 2006) et insectes (e.g. Baker and Chesmore, 2020).

La communication vocale est définie par une chaîne de transmission de l'information. Dans toute communication vocale, on retrouve un individu dit « émetteur » qui code l'information à transmettre dans un signal acoustique. Ce signal est ensuite transmis et se propage dans l'environnement. L'information portée par le signal peut être altérée au cours de la propagation en raison des contraintes de propagations auxquelles il est soumis. Le signal arrive ensuite au niveau d'un individu dit « récepteur » qui va décoder l'information contenue dans le signal (Shannon and Weaver, 1949) (Figure 1).

En principe, dans la nature, les choses sont plus complexes ; en effet, il peut y avoir plusieurs émetteurs et/ou plusieurs récepteurs au même moment, un émetteur peut devenir récepteur ensuite. Mais cette théorie de la chaîne de transmission de l'information reste un schéma valide et utile dans l'étude des communications animales.



**Figure 1 : Chaîne de transmission de l'information acoustique inspirée de la théorie de Shannon and Weaver, 1949. Crédit : Floriane Fournier**



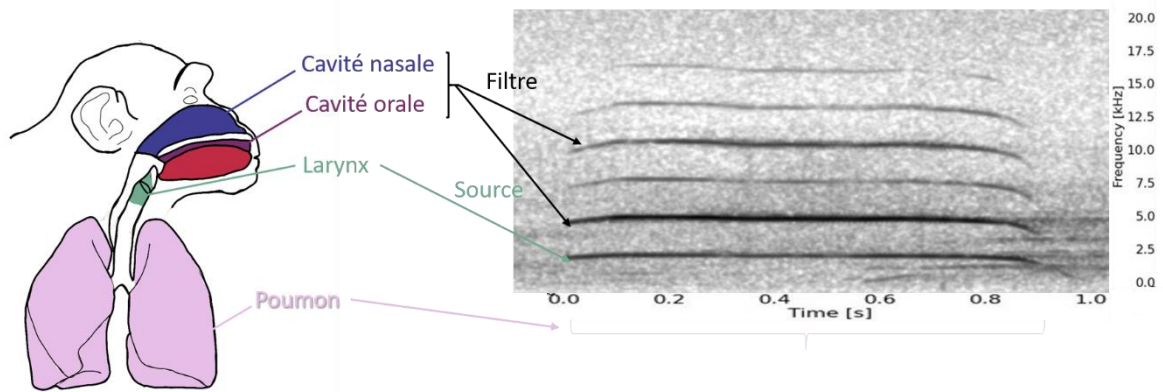
Au contraire des autres modes de communication, la communication vocale présente un nombre conséquent d'avantages. Ainsi, elle peut se faire sans contact visuel et est donc plus adaptée à une communication à distance, dans des milieux sans visibilité ou de nuit. À l'inverse de la communication tactile, elle ne nécessite pas de contact direct entre individus. Elle ne laisse aucune trace dans l'environnement après sa production ce qui la rend plus discrète que la communication chimique. De plus, d'un point de vue métabolique et énergétique, la production est relativement peu coûteuse (Oberweger and Goller, 2001). Toutes ces caractéristiques font des signaux acoustiques un outil majeur de communication chez les animaux capables de produire des signaux sonores.

La bioacoustique est un sujet de recherche relativement nouveau dans le domaine de l'éthologie. Elle est désormais considérée comme un outil majeur et fondamental pour étudier le comportement animal. L'objectif de la bioacoustique est de comprendre le mécanisme de production, de perception et de décodage et interprétation des vocalisations (Ploog, 1992). Les paramètres acoustiques sont en effet des données objectives et mesurables qui peuvent être utilisées dans une approche comparative. La bioacoustique est également utile dans le suivi du comportement des animaux en tant qu'outil non invasif dans la nature (Blumstein et al., 2011; Penar et al., 2020; Teixeira et al., 2019; Xie et al., 2021).

## **II- Production des vocalisations**

En 1970, Fant a publié le premier modèle de production vocale chez l'homme, mettant en évidence un processus en deux étapes : la source et le filtre (Hauser, 1993; Newton-Fisher et al., 1993; Riede and Fitch, 1999). Les contractions musculaires des poumons et du système respiratoire créent un mouvement dans la colonne d'air. Les variations de contraction influencent le rythme, la durée d'une vocalisation et l'intervalle entre la production de deux vocalisations. L'air passe d'abord par la source, composée du larynx et des muscles cricothyroïdiens, influençant la fréquence fondamentale ( $F_0$ ) ; puis par le filtre, composé des cavités nasales et orales, influençant les formants et les pics de fréquence (Tableau I ; Figure

2 ; Figure 4). La théorie source-filtre est aujourd'hui décrite chez de nombreuses espèces de mammifères (e.g. Elemans et al., 2015; McComb and Reby, 2005; Taylor and Reby, 2010). Les définitions des paramètres acoustiques cités ici seront détaillées dans le prochain paragraphe.



**Figure 2 : Illustration de la théorie source-filtre de la production avec l'exemple du chimpanzé. A gauche : schéma anatomique des structures en cause dans la production vocale. Le filtre est composé de la cavité nasale et orale et la source du larynx avec les cordes vocales et des muscles associés. A droite : spectrogramme d'une vocalisation de bonobo. Ce schéma permet de voir les liens entre structure anatomique et effet sur le spectrogramme. Crédit : Floriane Fournier**

### III- Paramètres acoustiques

L'enregistrement des vocalisations peut être effectué sur le terrain ou dans un environnement de laboratoire contrôlé à l'aide de microphones adaptés. Ensuite l'enregistrement sonore est transformé en une représentation visuelle du son d'après laquelle différents paramètres acoustiques peuvent être extraits.

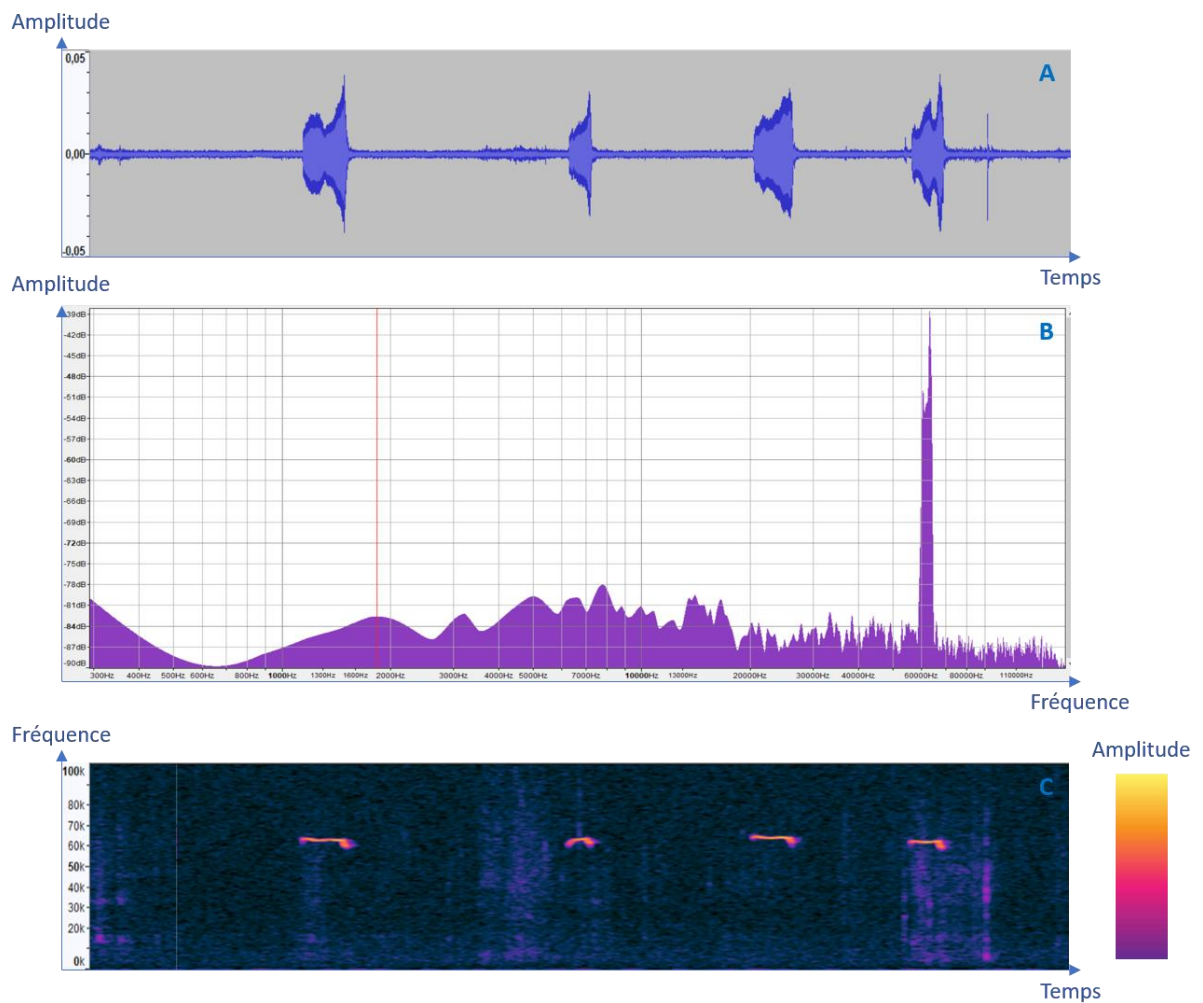
## 1- Qu'est-ce qu'un son ?

D'un point de vue physique, on définit le son (dont les vocalisations font partie) comme une onde sonore qui est causé par la propagation de proche en proche d'une perturbation conduisant à la mise en vibration de molécules autour de leur position de repos. Ainsi, une onde sonore correspond à une succession de compressions et de dilatations des molécules sans déplacement réel de celles-ci.

Une onde sonore est une onde de type longitudinal (c'est-à-dire qu'elle se transmet parallèlement au milieu de propagation) et mécanique (nécessitant un milieu pour se déplacer).

## 2- Mode de représentation du son

Le traitement du signal est essentiel pour caractériser la vocalisation en considérant trois domaines principaux : le temps, la fréquence et l'intensité. Le premier mode de représentation du son est la représentation temporelle. L'image du son est représentée comme l'évolution de l'intensité du signal en fonction du temps. On parle d'oscillogramme (Figure 3A). Une seconde représentation pouvant être utilisée, et qui découle de la première grâce à une transformée de Fourier, est une densité spectrale. La densité spectrale permet la visualisation du domaine fréquentiel du son en représentant la distribution d'amplitude en fonction de la fréquence (Figure 3B). Enfin, la dernière représentation qui est de loin la plus utilisée en acoustique est le spectrogramme. Le spectrogramme est une représentation tridimensionnelle d'un signal acoustique. On peut observer la répartition de l'énergie d'un signal en fonction du temps et de la fréquence. Ainsi, dans un spectrogramme on retrouve en abscisse le temps, en ordonnée la fréquence, et via un gradient de couleurs l'amplitude (Figure 3C).



**Figure 3 : Représentation d'un oscillogramme (A), densité spectrale (B) et spectrogramme (C) de vocalisations ultrasonores de souris rayées africaines (*Rhabdomys pumilio*). A : L'oscillogramme présente le son enregistré en fonction du temps et de l'intensité du signal. B : La densité spectrale (calculée ici sur une seule vocalisation) présente la distribution de l'amplitude du signal en fonction de la fréquence. C : Le spectrogramme (en couleur ici) représente le son en trois dimensions, en abscisse on trouve le temps, en ordonnée la fréquence et le gradient de couleur représente l'intensité. Crédit audio : Léo Perrier**

### **3- Exemples de paramètres acoustiques utilisés dans l'étude des vocalisations**

A partir du spectrogramme, un ensemble de paramètres acoustiques peuvent être mesurés. En bioacoustique, on étudie classiquement les paramètres suivants : la durée, le taux de production, l'intervalle entre deux signaux la fréquence fondamentale (F0), l'amplitude moyenne, le pic en fréquence et son moment d'apparition, la présence d'harmoniques (multiples de la fréquence fondamentale) ainsi que la fréquence et la position de potentiels formants. Le Tableau I présente une définition succincte de l'ensemble des indicateurs acoustiques classiquement utilisés dans l'étude du signal sonore. Nous allons prendre quelques lignes ici pour définir les paramètres acoustiques qui seront utilisés dans l'étude expérimentale présentée en partie 4.

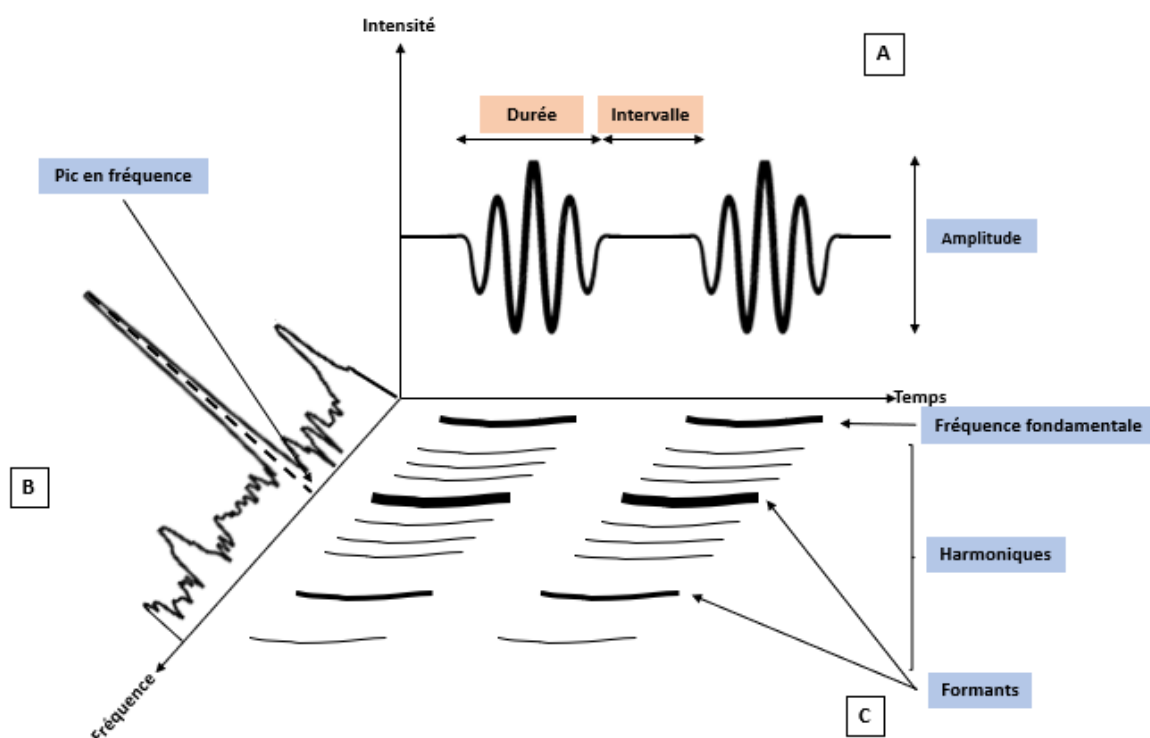
La durée d'une vocalisation correspond au temps qui s'écoule entre le début de la production d'une vocalisation donnée et sa fin. Plusieurs vocalisations peuvent s'enchaîner dans un signal sonore. On parle alors de séquence vocale. On peut définir à partir de ces séquences vocales l'intervalle entre deux vocalisations, c'est-à-dire la durée du silence entre la fin d'une vocalisation et le début d'une seconde, et calculer des taux de production individuelle par exemple.

On définit la période d'un signal acoustique comme le plus petit intervalle de temps au bout de laquelle motif se reproduit de façon identique. La fréquence fondamentale, exprimée en Hertz, d'un signal acoustique est calculée à partir de la période du signal comme étant l'inverse de la période, exprimée en seconde. Elle correspond à la fréquence la plus basse d'une vocalisation qui détermine la « hauteur » (plus ou moins grave ou aigue) de la vocalisation.

Le pic en fréquence est défini comme la valeur de la fréquence du signal où l'amplitude est la plus élevée. Il est également possible de déterminer le moment d'apparition de ce pic en fréquence.

**Tableau 1 : Liste et définitions des principaux paramètres acoustiques, l'orange faisant référence aux paramètres relatifs à la production et le bleu aux paramètres relatifs aux caractéristiques physique du signal.**

Paramètre acoustique	Définition
Durée	Longueur totale d'une vocalisation donnée
Intervalle	Durée du silence entre deux vocalisations
Fréquence fondamentale ( $F_0$ )	Fréquence la plus basse de la vocalisation
Amplitude moyenne	Quantité d'énergie dans la vocalisation
Pic en fréquence	Valeur de fréquence avec l'amplitude la plus élevée
Nombre d'Harmoniques	Fréquences multiples de la fréquence fondamentale
Nombre de Formants Et fréquence des formants	Forte concentration d'énergie autour d'une fréquence donnée (résultat du « filtre »)



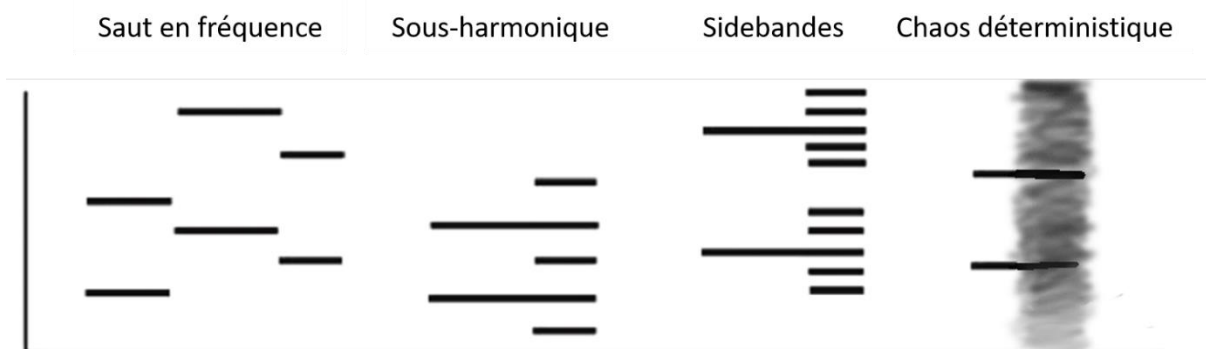
**Figure 4 : Représentation graphique de l'oscillogramme (A), du spectre en fréquence (B) et du spectrogramme (C) et présentation des paramètres étudiés. Crédit : Floriane Fournier**

Un des paramètres acoustiques les plus étudiés et informatifs des vocalisations est la fréquence fondamentale (Taylor and Reby, 2010; Titze, 1994). Dans la majorité des vocalisations, la fréquence fondamentale est stable et périodique, on parle alors de vocalisation tonale. Mais il arrive que les vibrations puissent devenir irrégulières conduisant à la présence de phénomènes non linéaires (PNLs) dans les vocalisations (Figure 5) (Anikin et al., 2021; Bergan and Titze, 2001; Wilden et al., 1998).

Il semblerait que les PNLs soient omniprésents dans la communication des mammifères terrestres et les mécanismes de production commencent à être élucidés (Fitch et al., 2002; Wilden et al., 1998). En revanche leurs fonctions adaptatives supposées restent majoritairement incomprises en raison d'un manque d'information sur les contextes liés à l'apparition de ces PNLs. Mais depuis quelques années leur étude prend de plus en plus de place dans le monde de la bioacoustique.

Les différents PNLs qui peuvent être trouvés dans les vocalisations des mammifères sont : les sauts en fréquence, la sous-harmonique, les « *sidebands* » (aussi appelés biphonation) et le chaos déterministique (Wilden et al., 1998) (Figure 3). Des raisons anatomiques expliquent la présence de ces PNLs dans les vocalisations. Dans ce travail, nous allons uniquement décrire, de façon simplifiée leur aspect sur le spectrogramme. Les modifications anatomiques et physique expliquant leurs productions ne seront pas détaillés.

Les sauts en fréquence apparaissent comme des changements soudains de la fréquence fondamentale de manière abrupte et discontinue (Roubeau et al., 2009; Wilden et al., 1998). Les sous-harmoniques sont des bandes de fréquence multiples d'une fraction de la fréquence fondamentale qui apparaissent sur le spectrogramme. On trouve souvent des fréquences de type  $F_0/2$  (Roubeau et al., 2009; Wilden et al., 1998). Les « *sidebands* » (aussi appelés biphonation) apparaissent comme des bandes au-dessus et/ou en dessous de la fréquence fondamentale. Au contraire des sous-harmoniques, ces bandes en fréquence sont indépendantes de la fréquence fondamentale, car proviennent d'une seconde source, on parle d'une seconde fréquence notée  $G_0$  (Frommolt, 1999; Goncharova et al., 2015; Volodina et al., 2006; Zollinger et al., 2008). Enfin, le chaos déterministique est présenté sur le spectrogramme par une absence de linéarité dans le signal acoustique : la fréquence fondamentale est dans ce cas mal défini. Le chaos déterministique apporte une sonorité rugueuse et couvre un large spectre de fréquence (Tokuda et al., 2002; Wilden et al., 1998).



**Figure 5 : Schématisation des quatre principaux phénomènes non linéaires décrit dans la littérature. Source : Owren, 2011.**

## IV- Conclusion intermédiaire

L'étude des communications fait partie intégrante des études comportementales pour comprendre par exemple les relations intraspécifiques (reproduction, territorialité...) ou encore pour évaluer les pressions de sélection qui jouent sur les communications (pressions environnementales et sociales). La bioacoustique correspond à l'étude de la communication sonore chez les animaux. Ce domaine de l'éthologie revêt un aspect important dans l'analyse du comportement animal.

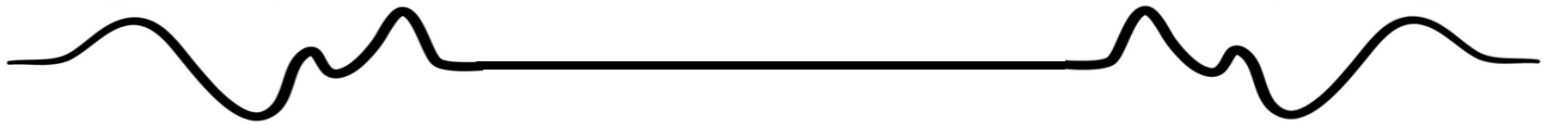
Chez les mammifères, les vocalisations sont produites grâce à un système anatomique complexe composé des poumons, de la source (avec le larynx renfermant les cordes vocales et les muscles associés) et du filtre (cavités buccale et orale).

Leur étude passe par l'analyse d'un spectrogramme, représentant un signal acoustique en fonction de 3 dimensions : le temps, la fréquence et l'intensité. A partir de ce spectrogramme, différents paramètres acoustiques sont analysables. Tous ces paramètres permettent la description d'un signal acoustique.



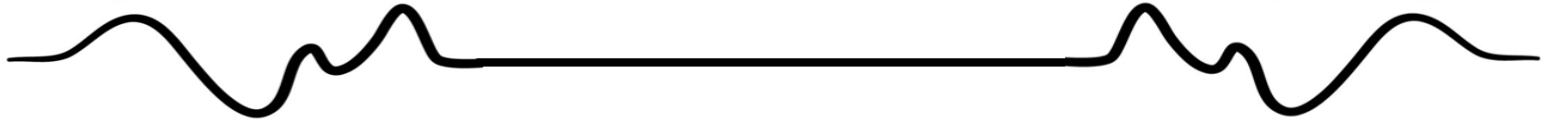
L'étude des paramètres acoustiques portés par les vocalisations permet d'accéder à des informations sur l'émetteur. Ainsi, à partir de vocalisations animales, il est possible d'accéder entre autre à l'âge (Cordeiro et al., 2018; Inoue, 1988; Oller et al., 2013), au sexe (Cordeiro et al., 2018; Lupanova and Egorova, 2015; Marler and Hobbett, 1975; Węgrzyn et al., 2021), au lien de parenté avec des congénères (Franklin et al., 2014; Levréro et al., 2015; Shair, 2014), à la taille (Bowling et al., 2017; Ey et al., 2007; Inoue, 1988) ou encore aux émotions ressenties (Briefer, 2012; Cordeiro et al., 2018; Gruber and Grandjean, 2017; Laurijs et al., 2021). C'est sur ce dernier aspect que nous allons nous concentrer dans la suite de notre travail.





**PARTIE 2 :**

**LES ÉMOTIONS CHEZ LES  
MAMMIFÈRES**



La question des émotions chez les animaux a fait débat depuis de nombreuses années. Ce débat était majoritairement cantonné à la philosophie jusqu'à ce que certains biologistes, comme Darwin (1872) s'emparent du sujet et l'abordent via une approche naturaliste. Dans ses publications, Darwin met en évidence l'importance d'une étude comparative des émotions et cherche à comprendre l'évolution phylogénétique de leurs expressions. Depuis Darwin, plusieurs courants de l'étude des comportements animaux ont adopté des approches différentes des émotions animales, souvent en niant leur existence ou en considérant qu'elles ne pouvaient être l'objet d'études scientifiques rigoureuses. Depuis une quarantaine d'années, le concept d'émotion animale est revenu sur le devant de la scène. Aujourd'hui, il s'agit d'un objet d'étude central pour les éthologues (e.g. de Waal, 2011).

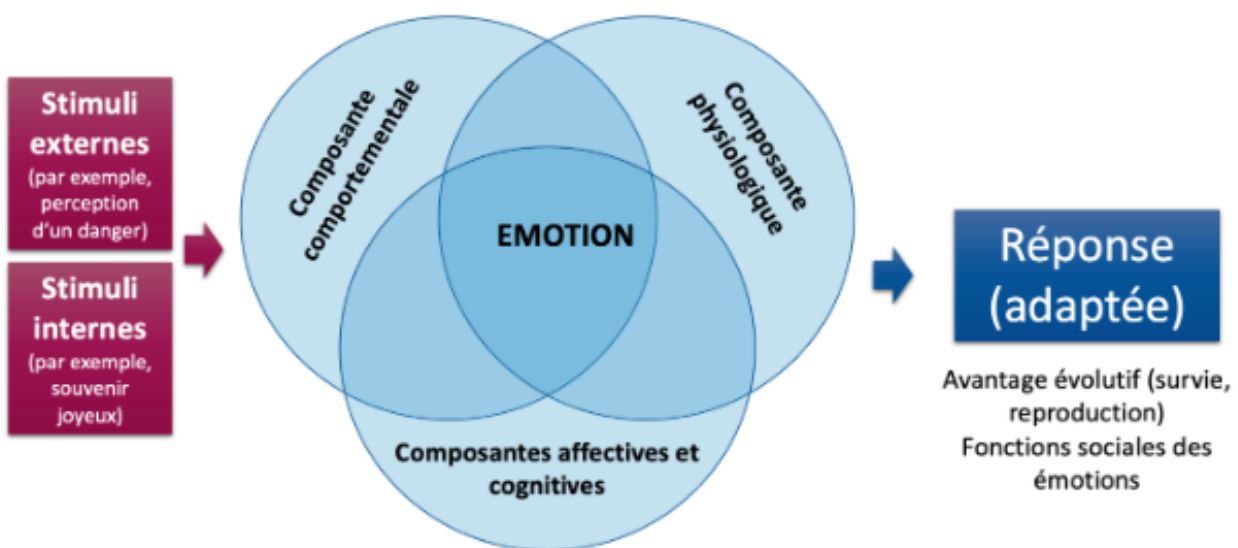
L'existence d'émotions chez les mammifères (autres que les êtres humains), est soutenue par de nombreux arguments, notamment physiologiques et comportementaux. Mais pour mieux comprendre le débat autour des émotions et les causes qui ont pu justifier leur négation, il semble indispensable de tenter de définir ce qu'est une émotion (de Vere and Kuczaj II, 2016; de Waal, 2011; Kremer et al., 2020; Panksepp, 2005). Dans ce travail, nous nous intéresserons aux émotions animales et à leur expression, en excluant les humains qui utilisent une quatrième composante : la sémantique).

## **I- Définition et terminologie**

L'une des principales raisons qui peut expliquer la difficulté à trancher sur la présence ou non d'émotions chez les animaux est peut-être la difficulté de définition du terme « émotion » et sa distinction avec d'autres termes comme « affect », « état émotionnel » ou encore « sentiments » (de Vere and Kuczaj II, 2016). Dans la plupart des études, le terme « émotion » est interchangeable avec celui d'« affect » (Izard et al., 1993; Mendl et al., 2010; Paul et al., 2005). Dans cet écrit nous garderons cette position et nous ne ferons pas la différence entre affect et émotion. De plus, les termes « sentiment » ou « état émotionnel » sont fréquemment utilisés et souvent considérés comme une émotion consciente (Mendl et al., 2010).

Il est encore aujourd’hui impossible de définir de façon consensuelle le terme d’émotion. Il semble tout de même admis qu’une émotion est une réponse complexe (subjective, comportementale, physiologique et cognitive) à des stimulus qui peuvent être internes, externes ou mixtes. Les émotions peuvent être classées selon leur valence (positive ou négative), leur intensité (faible ou forte) et leur durée (Kremer et al., 2020).

Chez les animaux, nous pouvons distinguer trois composantes principales de la réponse émotionnelle : la composante physiologique, la composante comportementale et la composante cognitive (Dolan, 2002). La composante physiologique d’une émotion correspond à l’ensemble des processus conduisant à la mobilisation des ressources corporelles afin de répondre à une situation donnée (cette composante repose notamment sur l’activation du système nerveux autonome et de l’axe hypothalamo-hypophysaire). La composante comportementale d’une émotion regroupe l’ensemble des actions liées à l’émotion qui permettent notamment la communication de celle-ci. Enfin, la composante cognitive d’une émotion peut être définie comme une composante subjective qui dépend de l’expérience personnelle vécue et du ressenti de chaque individu (Figure 6).



**Figure 6 : Les composantes de la réponse émotionnelle. Inspiré de : Purves et al., 2019**

## II- Études des émotions chez les mammifères

Pour étudier les émotions chez les mammifères, on s'appuie sur la mesure des différentes composantes de la réponse émotionnelle. Ainsi, on utilise des indicateurs physiologiques, des indicateurs comportementaux et des indicateurs cognitifs.

### 1- Indicateurs physiologiques

Les principaux indicateurs physiologiques sont ceux qui reposent sur la mesure de l'activation du système nerveux sympathique et de l'axe hypothalamo-hypophysaire ; les deux voies qui constituent l'essentiel de la « composante physiologique » d'une émotion.

#### *a- Les indicateurs physiologiques associés à l'action du système nerveux sympathique*

Les paramètres physiologiques associés à l'activation du système nerveux sympathique comprennent différents indicateurs : l'augmentation de la fréquence cardiaque (Kovács et al., 2014; von Borell et al., 2007; Wascher, 2021), de la pression artérielle (Dawkins, 2008; Eckstein et al., 2020; Vincent et al., 1993), de la fréquence respiratoire (Homma and Masaoka, 2008; Idris et al., 2021; Neethirajan et al., 2021), et des modifications de la température cutanée, oculaire ou rectale (Quimby et al., 2011; Travain and Valsecchi, 2021; Uddin et al., 2023).

### ***b- Dosage des hormones produites par l'axe hypothalamo-hypophysaire***

Un second indicateur physiologique couramment utilisé dans l'étude de la réponse émotionnelle est le dosage des hormones produites par l'activation de l'axe hypothalamo-hypophysaire et notamment le cortisol (Bayazit, 2009; Heimbürge et al., 2019). Le dosage du cortisol peut se faire dans le sang, les excréments, l'urine, la salive, les larmes ou encore les poils. Une augmentation du taux de cortisol est souvent associée à l'expérimentation d'émotions de forte intensité (Botía et al., 2023; Burnard et al., 2016; Chmelíková et al., 2020; Heimbürge et al., 2019; Novak et al., 2013).

### ***c- Mesure de la réponse immunitaire***

Le test d'activation des leucocytes est une mesure de la réponse immunitaire visant à évaluer dans quelle mesure le sang peut produire une réponse de type neutrophilique suite à une stimulation *in vitro* (Nathan, 2006). Il a pu être montré que les primates non-humains soumis à une émotion négative présentent une réponse leucocytaire significativement plus faible que les animaux non exposés (P. E. Honess et al., 2005). Bien que cette conclusion soit solide, l'utilisation de la réponse immunitaire comme indicateur de la réponse émotionnelle doit encore être généralisée à d'autres espèces de mammifères.

## **2- Indicateurs comportementaux**

Les mesures comportementales sont essentielles pour évaluer l'état émotionnel des animaux. La première étape dans l'évaluation de l'état émotionnel d'un animal consiste à se familiariser avec le répertoire comportemental « normal » de cette espèce dans la nature (Davey, 2007; Elsbeth McPhee, 2004; Paul E. Honess et al., 2005).

Les observations comportementales peuvent être réalisées avec différentes méthodes d'enregistrement (Altmann, 1974). Lorsque l'on étudie les émotions en s'appuyant sur une approche comportementale, l'objectif est de rechercher la présence de comportement dont on sait qu'ils sont associés à une réponse émotionnelle. Les comportements associés aux émotions sont le plus souvent des comportements qui permettent de communiquer l'état émotionnel à ces congénères. Cette communication peut être vocale ou non-vocale et sera détaillée plus loin dans ce manuscrit.

## **3- Indicateurs cognitifs**

Les indicateurs physiologiques se concentrent le plus souvent sur l'intensité de l'émotion observée. Ces indicateurs ne permettent pas toujours d'avoir accès à la valence des émotions ressenties (Paul et al., 2005). C'est pour cette raison que l'étude des indicateurs cognitifs est devenue de plus en plus courante lorsque l'on se concentre sur les émotions animales.

La cognition regroupe l'ensemble des processus permettant un traitement de l'information par le cerveau. Elle comprend les capacités d'attention, d'apprentissage, de mémoire, de choix... Des variations des capacités cognitives peuvent se manifester lors de la réponse émotionnelle. On sait notamment que des biais cognitifs peuvent apparaître lorsque des émotions négatives sont vécues. La recherche de différents types de biais cognitifs peut être utilisée dans l'étude des émotions chez les animaux : les biais d'attention, les biais de mémoire et les biais de jugement.



Le temps d'attention augmente face à un nouveau stimulus : par exemple, chez la brebis (*Ovis aries*), il a pu être observé une augmentation de la vigilance dirigée dans la direction d'un stimulus menaçant (Lee et al., 2016) ; chez les vaches, il existe une corrélation positive entre le degré de peur et le temps d'attention porté sur le stimulus à l'origine de la peur (Welp et al., 2004).

Des biais de mémoire chez les animaux ont pu être observés. Ainsi en injectant des hormones de stress ou d'apaisement, il a pu être montré une diminution des capacités d'apprentissage, de stockage et de récupération des souvenirs chez les rats (*Rattus norvegicus*) et les souris (*Mus musculus*) de laboratoire (Dickinson and Balleine, 1995; Packard and White, 1990).

Des biais de jugement peuvent être observés chez de nombreuses espèces animales soumises à des émotions négatives. On parle de biais de jugement lorsque les capacités d'un animal à juger de la valeur d'une situation sont altérées. C'est le biais le plus couramment étudié. Ainsi il a pu être montré chez le rat, par exemple, un biais de jugement négatif après une période de stress de plusieurs semaines, avec une diminution de la rapidité de réponse chez les individus soumis à du stress (Harding et al., 2004). Il a de plus été montré chez le veau un biais de jugement négatif lors d'une séparation entre le jeune et sa mère. Les veaux approchent ainsi moins le dispositif après la séparation qu'avant (Daros et al., 2014).

### **III- Modes de communication des émotions**

Comme nous venons de le voir, il existe différents indicateurs des émotions. Ainsi, les émotions peuvent être exprimées par des comportements ce qui semblent suggérer que les émotions puissent être communiquées. Nous pouvons définir deux modes de communication des émotions chez les animaux. Le premier, dont nous n'allons pas détailler les mécanismes, englobe tout ce qui est non perceptible par l'humain. Nous pouvons ainsi citer les phéromones qui sont une voie primordiale dans la communications intra-espèces des émotions (Albone and Fox, 1971; Kiyokawa, 2017). Le second est celui qui est perceptible par l'homme, il

englobe les expressions faciales, les mouvements et positions du corps et la communication vocale.

## 1- Communication des émotions par les expressions faciales

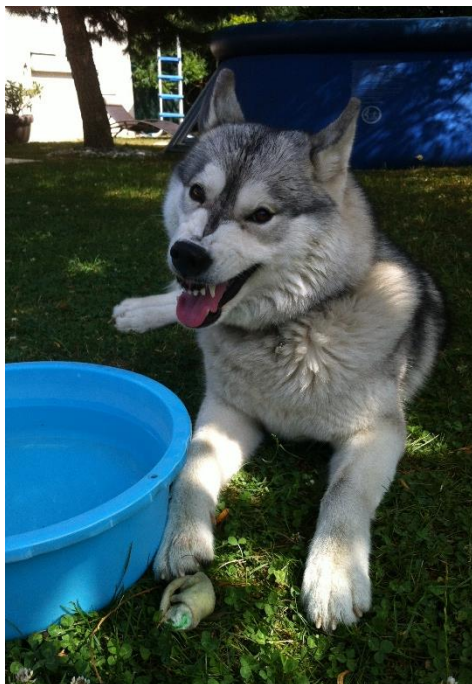
Darwin (1872) a été un des premiers à émettre l'hypothèse que les animaux communiquent leurs émotions de différentes façons et que l'une d'entre elles est la variabilité des expressions faciales. Ces hypothèses ont été confirmées par la suite : en effet, les expressions faciales et leurs changements semblent transmettre des informations sur les états affectifs des animaux (Descovich et al., 2017). Ces modifications d'expressions peuvent induire des réponses comportementales, chez les individus récepteurs, variables selon la valence et l'intensité de l'émotion perçue par l'individu émetteur (Lezama-García et al., 2019). Ainsi, les expressions faciales peuvent jouer un rôle primordial dans la communication des états émotionnels inter et intraspécifiques (Correia-Caeiro et al., 2020), des intentions (Horstmann, 2003) et peuvent être utiles dans le désamorçage des situations de conflits (Lezama-García et al., 2019; Waller and Micheletta, 2013).

Différentes régions de la tête peuvent communiquer des informations sur l'état émotionnel de l'animal. Il a pu être montré (chez l'homme mais aussi chez d'autres mammifères) que l'augmentation de l'ouverture de la paupière et de la visibilité de la sclère sont associées à des émotions négatives (Lee et al., 2013; Sandem et al., 2002). Ces modifications permettent une adaptation rapide à une situation conduisant à une augmentation des capacités sensorielles et une amélioration de la qualité des images perçues (Susskind and Anderson, 2008). Par exemple, ce type d'observation a été rapporté dans des situations d'isolement chez le mouton (*Ovaris aries*) (Reefmann et al., 2010, 2009), lors de la pose d'un cathéter intraveineux chez le chien (*Canis familiaris*) (Light et al., 1993) ou encore lors de peur chez le cheval (*Equus caballus*) (von Borstel et al., 2009).

Concernant la région du nez et des joues : une contraction de cette partie du corps est associée à des émotions négatives chez les animaux, dont l'homme (Bennett et al., 2017; Vick et al., 2007; Waller and Micheletta, 2013). Ceci a notamment été observé lors de contacts agressifs chez les souris (*Mus musculus*) et chez les canidés (Bloom and Friedman, 2013; Defensor et al., 2012; Feddersen-Petersen, 2000; Langford et al., 2010) (Figure 7).

Les mouvements de lèvres sont très utilisées chez les mammifères pour témoigner d'émotions négatives (Descovich et al., 2017). Le retroussement de lèvres permettant de montrer les dents chez les chimpanzés (*Pan troglodytes*), les chevaux ou encore les canidés témoignent d'un état émotionnel négatif et agressif (Bloom and Friedman, 2013; Casey, 2007; Feddersen-Petersen, 2000; Leiner and Fendt, 2011; Parr et al., 2007). A l'inverse, certains primates, eux, ont la capacité de pouvoir « sourire » lors de contexte positif ou de contexte d'apaisement (De Waal, 2003; Preuschoft and van Hooff, 1997) (Figure 7).

Certaines espèces de mammifères peuvent changer la position de leurs oreilles en fonction de leur état émotionnel (Diogo et al., 2009). Ainsi, le positionnement arrière des oreilles est observé dans des contextes négatifs chez les moutons, les chiens ou encore les chats (Boissy et al., 2011; Feuerstein and Terkel, 2008; Gähwiler et al., 2020; Heath, 2009). Les chimpanzés et les souris présentent des oreilles en position plate (c'est à dire parallèle au sol) lors de l'anticipation d'un comportement agressif (Defensor et al., 2012; Parr et al., 2005a). De plus lors de contacts antagonistes, les canidés et les félidés, entre autres, portent leurs oreilles en position basse (Bennett et al., 2017; Ellis, 2018; Fox, 1970).



**Figure 7 : Photographies d'expressions faciales associées à des émotions négatives chez le chien et le chat : nez plissé et lèvre retroussée montrant les dents. Crédit photo : Jenny Ryon Serrier (à gauche), Floriane Fournier (à droite)**

## 2- La communication des émotions par la posture du corps

Les expressions faciales ne sont pas les seuls paramètres visuels permettant aux animaux de communiquer leur état émotionnel. En effet, une attention toute particulière doit être portée à la posture prise par les animaux et en particulier la distribution du poids du corps et la position de la queue.

Paradoxalement, le nombre d'études s'intéressant à la position et à la répartition du poids des individus lors de différentes émotions est relativement faible et ceci alors qu'il semble être des indicateurs plus performants que les expressions faciales (Aviezer et al., 2012). Des récentes études ont permis de montrer que la posture peut être informative sur l'état de douleur et de stress des sujets. En effet, l'inconfort et la douleur, associés le plus souvent à des émotions négatives, induisent une contraction plus importante des muscles dorsaux ce qui conduit à une posture atypique et à une altération des structures musculosquelettiques (Cook, 1999; Ridgway and Harman, 1999). Ainsi les porcs (*Sus domesticus*) élevés avec des congénères présentent une posture différente de ceux élevés isolés des autres individus (Tallet et al., 2016). De même, les chevaux vivant dans des lieux petits et clos de type box présentent également une posture différente de ceux vivant en pré ou paddock (Fureix et al., 2011; Lesimple et al., 2012).

Enfin la position de la queue peut être utile pour évaluer l'état émotionnel des animaux (Machado and Silva, 2020). Certains animaux font des mouvements de queue avec une plus grande amplitude lorsqu'ils sont soumis à des émotions positives. C'est le cas des vaches (Oliveira and Keeling, 2018), mais aussi des chiens et des chiots (Flint et al., 2018; Quaranta et al., 2007; Stellato et al., 2017). Chez le chien, il a été montré que la queue présente un biais de direction à droite quand les individus sont dans un état émotionnel positif (à la vue de leur propriétaire par exemple) et un biais à gauche lorsqu'ils sont dans un état émotionnel négatif (à la vue d'un autre chien inconnu et agressif par exemple) (Quaranta et al., 2007). Enfin plusieurs espèces de mammifères portent la queue relevée et courbée lors d'émotions positives : c'est le cas des moutons (Briefer et al., 2015b), des porcs (D'Eath et al., 2018), des chiens (Ferres et al., 2022) ou encore des chats (Deputte et al., 2021). Alors que lors

d'émotions négatives, la queue sera portée basse chez le chien et le chat (Deputte et al., 2021; Ferres et al., 2022; Quaranta et al., 2007).

### **3- Communication des émotions par les vocalisations**

Depuis les années 1960, le lien entre les émotions et les changements acoustiques observés dans les vocalisations des mammifères a commencé à être étudié (Lanyon and Tavolga, 1960; Morton, 1977). Aujourd'hui, il est évident que les émotions puissent être exprimées dans les vocalisation des mammifères (Briefer, 2012, 2020; Scherer et al., 2003).

Lorsque un animal est soumis à une émotion de forte intensité (qu'elle soit positive ou négative), une constriction des muscles impliqués dans la production vocale est observée conduisant à une augmentation de la valeur du pic en fréquence (Taylor and Reby, 2010) et également à un retard dans l'apparition de ce pic dans le cri (Gogoleva et al., 2010; Yamaguchi et al., 2010; Yeon et al., 2011). La tension des muscles respiratoires et cricothyroïdiens augmente aussi, entraînant une augmentation de la fréquence fondamentale chez de très nombreuses espèces de mammifères (Soltis et al., 2011; Yamaguchi et al., 2010; Yeon et al., 2011). Enfin, le système parasympathique est inhibé et le système sympathique domine conduisant à une diminution de la production de salive (Gholami et al., 2017). Cette baisse d'humidité du conduit vocal est responsable d'une augmentation de la fréquence des formants, par exemple chez le porc (Düpjan et al., 2008) ou encore chez les éléphants d'Afrique (*Loxodonta africana*) (Soltis et al., 2011).

Pour ce qui est des paramètres temporels des vocalisations, la durée des vocalisations est impactée par l'état émotionnel des animaux. Ainsi lorsque les émotions sont négatives, il a été mis en évidence une diminution de la durée des vocalisations (Kuppens et al., 2013; Schehka and Zimmermann, 2009; Yeon et al., 2011).

Enfin, les phénomènes non linéaires ont été décrits à de multiples reprises comme associés à l'état émotionnel de l'émetteur. En effet, il a pu être démontré une augmentation des PNLs dans un contexte agressif de type compétition sexuelle (Reby and McComb, 2003), mais également dans un contexte de détresse émotionnelle, par exemple lors de séparation

(Marx et al., 2021) ou lorsqu'il y a un risque de prédation (Amaya et al., 2019) . Il a aussi été montré une corrélation entre une augmentation de l'intensité et la présence de chaos dans les vocalisations humaines et canines (Anikin, 2020; Massenet et al., 2022). Des hypothèses actuelles soutiennent que la présence de PNLs dans les vocalisations peut s'expliquer d'un point de vue évolutionniste comme permettant aux émetteurs de réduire l'accoutumance des récepteurs, rendant ces vocalisations imprévisibles et beaucoup plus difficiles à ignorer (Karp et al., 2014; Townsend and Manser, 2010).

## **IV- Conclusion intermédiaire**

La réponse émotionnelle est complexe et inclue notamment des composantes physiologiques, comportementales et cognitives. L'étude des émotions chez les animaux est fastidieuse et s'appuie sur la recherche d'indicateurs qui cherchent à mesurer ces différentes composantes. Chaque indicateur semble avoir ses avantages et ses inconvénients. Par exemple, les expressions faciales semblent surtout informatives sur la valence d'une émotion, mais peu sur son intensité. A l'inverse, les indicateurs physiologiques semblent fiables pour l'évaluation de l'intensité. Les vocalisations apparaissent comme d'excellents indicateurs de l'intensité des émotions. En revanche, le lien entre valence et émotion dans les vocalisations est loin d'être clairement démontré. Dans notre travail, nous tenterons donc d'essayer d'identifier, dans les vocalisations de bonobos, des paramètres acoustiques qui pourrait permettre d'identifier l'état émotionnel de l'individu émetteur, et notamment la valence de l'émotion ressentie.



**PARTIE 3 :**

**LE BONOBO**



Dans la partie précédente, nous avons pu voir l'importance de la communication des émotions chez les mammifères ainsi que les différents canaux utilisés pour communiquer ces émotions.

La partie expérimentale de ce travail de thèse s'intéressera à l'identification des indicateurs d'état émotionnel chez une espèce de primate non humain : le bonobo (*Pan paniscus*). Plus précisément, nous avons étudié l'apport des vocalisations dans l'étude de leurs émotions.

Avant de présenter ces résultats dans la partie 4, nous allons détailler ici les caractéristiques qui ont motivées l'utilisation de cette espèce dans notre étude : tout particulièrement le fait qu'il s'agisse d'une espèce sociale, capable de communiquer ses émotions.

## **I- Le bonobo une espèce sociale**

Le bonobo est la dernière espèce de grand singe à avoir été décrite par la communauté scientifique (Schwarz, 1929) (Figure 8). A l'image de son plus proche parent le chimpanzé (*Pan troglodytes*), les bonobos forment des communautés multimâles-multifemelles. Ils présentent un dynamisme social de type fission-fusion (Classen et al., 2016; Furuichi, 2009; Samuni et al., 2022). Le terme de fusion-fission représente une flexibilité sociale qui implique que la composition du groupe évolue au cours du temps. Les membres d'une communauté se séparent en formant de plus petits groupes (nommés « parties ») qui changent régulièrement de composition. Le bonobo, comme le chimpanzé, est une espèce où les mâles sont philopatriques (c'est-à-dire qu'ils restent dans le groupe où ils sont nés) et les femelles se dispersent vers l'âge de la maturité sexuelle. Malgré ce schéma de dispersion qui fait que les femelles d'un groupe ne sont pas liées par des liens de parenté, les femelles bonobos développent des liens sociaux forts. Ce sont ces liens qui leur permettent d'être dominantes (ou co-dominantes avec les mâles) au sein de leur communauté (Parish, 1996; Parish et al., 2000). Chez cette espèce, les comportements sexuels sont primordiaux dans la régulation des relations sociales, raison pour laquelle on parle de socio-sexualité. Ces comportements



peuvent aider à augmenter la cohésion du groupe, à gérer des conflits (Clay and Waal, 2015; de Waal, 1990; Paoli, 2009) et à établir et renforcer la coalition des femelles (Moscovice et al., 2019; Parish, 1994).

Comme toute espèce sociale, la communication joue un rôle majeur dans la cohésion et la structuration de la communauté chez les bonobos. Les bonobos présentent un répertoire communicatif très varié qui se compose de signaux tels que les expressions faciales, les gestes ou encore les vocalisations (Ekman, 1993; Parr et al., 2005b).

Les expressions faciales sont primordiales dans leur communication (e.g. Demuru et al., 2015; Waller et al., 2022). Il est admis que ces expressions faciales transmettent des informations sur la motivation, les intentions et l'état émotionnel de l'individu (Ekman et al., 1997; Flack et al., 2004; Parr and Waller, 2006). Ainsi un individu peut répondre à une situation et ajuster son comportement en fonction, par exemple, des expressions faciales de ses congénères (Morimoto and Fujita, 2011). Ces capacités d'ajustement sont primordiales dans la régulation de leurs liens sociaux (Clay et al., 2015; Flack and de Waal, 2007; Liebal et al., 2014; Parr et al., 2005a).

De nombreuses études portent sur la flexibilité de la communication chez les bonobos, comme nous avons pu le voir juste avant. En revanche, la flexibilité vocale des bonobos est pour le moment encore assez peu étudiée (Liebal et al., 2014; Keenan et al., 2020). Le répertoire vocal du bonobo comprend environ 12 types de cris, plus ou moins associés à un contexte donné, et il est décrit comme gradé, c'est-à-dire que la distinction entre les différents types de cris n'est pas facile (Bermejo and Omedes, 1999; Waal, 1988; Keenan et al., 2020). Enfin, les bonobos produisent des cris en séquences. Ces successions de vocalisations pourraient être porteuses d'information différente des cris produits de manière isolée (Clay and Zuberbühler, 2011; Schamberg et al., 2016).



**Figure 8 : Photographies des groupes de bonobos étudiés lors de cette thèse. Crédit photo : Elisa Demuru.**

## **II- Organisation sociale du bonobo**

Comme évoqué précédemment, les bonobos vivent en groupes sociaux permanents, d'environ 20 à 100 individus. Les bonobos se caractérisent par leur caractère plutôt tolérant, souvent opposé à celui des chimpanzés, décrits comme plus agressifs (e.g. de Almeida et al., 2015; Hare et al., 2012). Plusieurs comportements décrits témoignent de cette tolérance : par exemple, lors de rencontre de plusieurs communautés autour d'un arbre fruitier. Ces rencontres ont lieu de manière pacifiques et peuvent durer plusieurs jours. Elles peuvent être l'occasions de mélanges inter-communautés (Fruth and Hohmann, 2018; Tan and Hare, 2013). A la maturité sexuelle, seules les femelles quittent leur communauté. Les liens sont forts et durables chez les bonobos, et notamment le lien mère -fils qui peuvent durer toute leur vie.

Une femelle dominante favorise ses fils qui vont donc être privilégiés dans la communauté (accès ressource, protection lors de conflits etc.) (Schubert et al., 2013).

De très nombreux types d'interactions entre individus sont décrits chez les bonobos. Au sein d'un groupe ou communauté, des conflits peuvent éclater. Ils se manifestent par des comportements de chasses et de fuite, de charge, des contacts avec ou sans morsures. Une partie de la journée des bonobos est consacrée à la recherche et à la prise alimentaire (Beaune and Douglas, 2018). En zoo, on observe une anticipation avant le nourrissage et moins de temps consacré au fourragement lors de la journée. Les contextes affiliatifs sont nombreux et primordiaux dans le maintien de la structure sociale du groupe. Les comportements associés se manifestent, par exemple, par la proximité physique de deux individus en déplacement ou non et par des contacts directs avec du toilettage réciproque ou non. Les contacts socio-sexuels comprennent l'ensemble des comportements entre mâles et femelles avec intromission mais aussi les comportements mâle-mâle ou femelle-femelle sans intromission mais avec une importante attention portée aux régions génitales. Enfin, les comportements de jeu sont surtout présents chez les jeunes individus. Ils peuvent être solitaires ou réalisés à plusieurs, avec ou sans outils. L'ensemble des comportements évoqués dans ce paragraphe sont associés à des vocalisations (Keenan et al., 2020). Ce sont les vocalisations produites dans l'ensemble de ces contextes sociaux que nous avons étudiées dans la partie 4.

### **III- La communication des émotions chez le bonobo**

Chez de nombreuses espèces sociales, la capacité à percevoir rapidement l'état émotionnel des autres membres du groupe afin d'anticiper leurs actions est primordiale pour la stabilité du groupe (Hatfield et al., 1992). Cette synchronisation des comportements et des émotions passe principalement par un mimétisme facial, qui est une réplification rapide et automatique de l'expression faciale des congénères (Clay et al., 2018; Palagi and Scopa, 2017; Prochazkova and Kret, 2017; Seibt et al., 2015).

Chez le bonobo, la communication visuelle dans le partage des informations d'ordre émotionnel est très importante. C'est particulièrement le cas en milieu ouvert, à faible

distance et dans les interactions en face à face (Kano et al., 2015). Lors d'expérimentations au cours desquelles des bonobos étaient exposés à des images d'autres bonobos ou de chimpanzés, on notait qu'une attention importante était portée à la région de la tête (Kano et al., 2015). De plus, il a été démontré un biais d'attention selon les émotions perçues par le bonobo chez d'autres individus. En effet, les bonobos sont particulièrement attirés par des images de congénères dans un contexte de valence émotionnelle positive : toilettage et comportement sexuel (Kret et al., 2016).

La communication des émotions par les vocalisations est pour le moment assez peu étudiée chez cette espèce. Toutefois les scientifiques supposent que le répertoire vocal des bonobos contient des informations relatives à l'état émotionnel. En effet, certains types de cris semblent plus souvent associés à des contextes positifs tandis que d'autres le sont à des contextes négatifs. Par exemple, le « *scream* » est souvent associé à des contextes négatifs comme les agressions. A l'inverse, le « *whistle* » est généralement produit dans des contextes positifs, comme le toilettage (Bermejo and Omedes, 1999). Mais cette distinction n'est pas toujours aussi simple et certains cris peuvent être produits quelle que soit la valence émotionnelle ressentie. C'est le cas du « *peep* » qui est produit dans une série de contextes qui couvrent la gamme complète de valence (positive-neutre-négative). Ce type de vocalisation est produit dans la plupart de leur activité quotidienne dont l'alimentation, les déplacements, le repos, l'agression, l'alarme ou encore le toilettage (Clay et al., 2015).

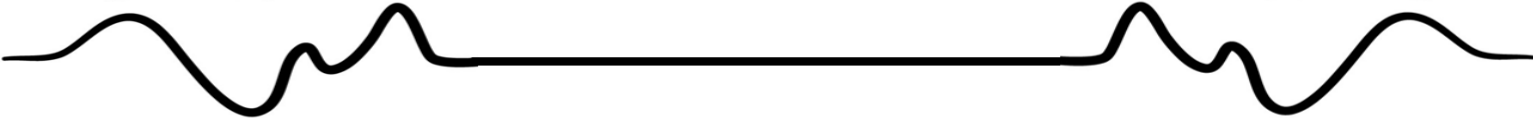
Dans cette étude, nous ne décrivons pas plus en détail le répertoire vocal gradé des bonobos. En effet, il est souvent difficile de distinguer chaque vocalisation et de catégoriser de manière équivoque chaque type de cris. Nous avons donc pris la décision d'étudier l'ensemble des vocalisations des bonobos sans à priori sur la structure acoustique et donc le type de cri produit.

## **IV- Conclusion intermédiaire**

Les bonobos vivent en groupes sociaux organisés, avec des liens forts et durables. Au sein de ces groupes, de nombreuses interactions peuvent avoir lieu, aussi bien positives

(toilettage, relations sexuelles etc...) que négatives. L'expression et la capacité de décoder (percevoir) des émotions est primordiale dans la communication et donc la bonne cohésion et coordination des individus au sein des groupes sociaux : elle permet aux individus d'adapter leurs comportements aux situations et aux autres individus présents. Chez les bonobos, la communication des émotions passe notamment par les expressions faciales, comme chez de nombreuses espèces. De plus, leurs vocalisations sont aussi de bonnes candidates pour coder l'éventail du répertoire de leurs émotions par le biais de leurs caractéristiques acoustiques. En effet, les bonobos ont un répertoire vocal extrêmement riche. Pourtant, la manière dont les émotions sont codées dans les vocalisations des bonobos n'a, à ce jour, que très peu été étudiée. C'est la raison pour laquelle nous avons tenté de rechercher, dans les vocalisations des bonobos, des éléments permettant d'identifier l'état émotionnel des émetteurs.





**PARTIE 4 :**


**ÉTUDES DU LIEN ENTRE**

**PARAMÈTRES ACOUSTIQUES ET**

**ÉTAT ÉMOTIONNEL CHEZ UNE**

**ESPÈCE DE PRIMATE NON-HUMAIN:**

**LE BONOBO**



## **I- Introduction et objectifs de l'étude**

Comme nous l'avons vu dans les parties précédentes, les émotions sont des réponses physiologiques, comportementales et parfois sous influence cognitives exprimées par les individus face à différents types de stimuli. Elles guident les décisions et motivent l'action. La bonne lecture des émotions de la part des congénères joue un rôle majeur pour la construction et le bon fonctionnement des groupes sociaux. En effet, communiquer ses émotions à des congénères permet la régulation des interactions sociales (Andersen and Guerrero, 1996; Collins, 1984; Morris and Keltner, 2000). Les bonobos sont capables de fournir des informations sur leur état émotionnel à leurs congénères par le biais de différents canaux, dont le comportement. Ainsi, les expressions faciales et les gestes des bonobos peuvent transmettre des informations sur le niveau de valence et d'intensité émotionnelle ressenti par l'individu. L'analyse des vocalisations est pour le moment encore peu utilisée chez le bonobo contrairement à d'autres espèces de mammifères chez lesquelles ce type d'approche a été très fructueuse. C'est pour cette raison que nous avons décidé d'étudier la communication vocale chez trois groupes de bonobos captifs (*Pan paniscus*).

L'objectif de notre étude est d'identifier comment les émotions des bonobos sont codées acoustiquement, en s'intéressant plus particulièrement à leur valence et à leur intensité. Pour ce faire, nous avons tenté de rapprocher les données comportementales et les caractéristiques acoustiques des vocalisations émises dans ces groupes.

## **II- Matériel et méthode**

### **1- Sites et population d'étude**

Les expériences ont été menées sur trois groupes de bonobos issus de trois zoos en Europe (le zoo d'Apenheul (Pays Bas), le zoo de Planckendael (Belgique) et la Vallée des Singes (zoo de Romagne, France) (Figure 9). Les groupes sont composés d'individus de différents âges (entre 5 et 44 ans), sexes et rang sociaux (dominant ou subordonné). L'ensemble de ces trois



sites nous a permis d'avoir accès aux données acoustiques et comportementales de 34 individus. Dans chacun de ces zoos, les individus vivent dans de larges enclos (intérieur et extérieur) présentant des enrichissements. Ils sont nourris 8 fois par jour à l'aide de fruit frais et ont accès à l'eau à volonté.



**Figure 9 : Carte de la localisation des 3 zoos dont sont issus les données exploitées dans cette étude chez le bonobo.**

## **2- Protocole expérimental**

Entre 2013 et 2014, les bonobos ont été suivis environ pendant 6 heures par jour, sur plusieurs périodes d'observations par Sumir Keenan (doctorante) et Florence Levréro (éthologue). Au total, les bonobos ont été observés pendant 480 heures, avec une répartition

de 175 heures au zoo d'Apenheul, 190 heures au zoo de Planckendael et 115 heures à la Vallée des Singes.

Les observations comportementales ont été réalisées à l'aide de la méthode focale (Altmann, 1974). La méthode focale est une méthode utilisée en éthologie qui consiste à observer sans interruption et pendant une durée préalablement définie un unique animal au sein d'un groupe. Il convient, dans cette méthode, de noter tous les comportements, le moment et la durée de ceux-ci. Les focaux duraient 10 minutes chacun pendant lesquels les vocalisations des individus étaient enregistrées en parallèle de leur comportement (microphone ultra-directionnel Sennheiser MKH70, enregistreur Marantz PMD670, fréquence d'échantillonnage 44,1 kHz, résolution de 16 bits, casque Sennheiser HD 25-1 II).

Nous nous sommes intéressés à l'ensemble des contextes comportementaux associés aux vocalisations sans sélectionner de types de comportements et de type de vocalisations à priori. L'ensemble des données ont été mis à disposition pour réaliser mon étude.

### **3- Définition des contextes**

Les différents contextes dans lesquels des vocalisations ont été produites ont été catégorisées en fonction des comportements observés afin de leur attribuer une valence et intensité. La distinction entre valence positive et négative a été réalisée en s'appuyant sur la littérature. Elle s'appuie sur le dosage d'hormones comme le cortisol (associé à des émotions de valence négative) et l'ocytocine (associé à des émotions de valence positive) (Brooks et al., 2022, 2021; Cheng et al., 2021; Hohmann et al., 2009; Moscovice et al., 2019; Wobber et al., 2010).

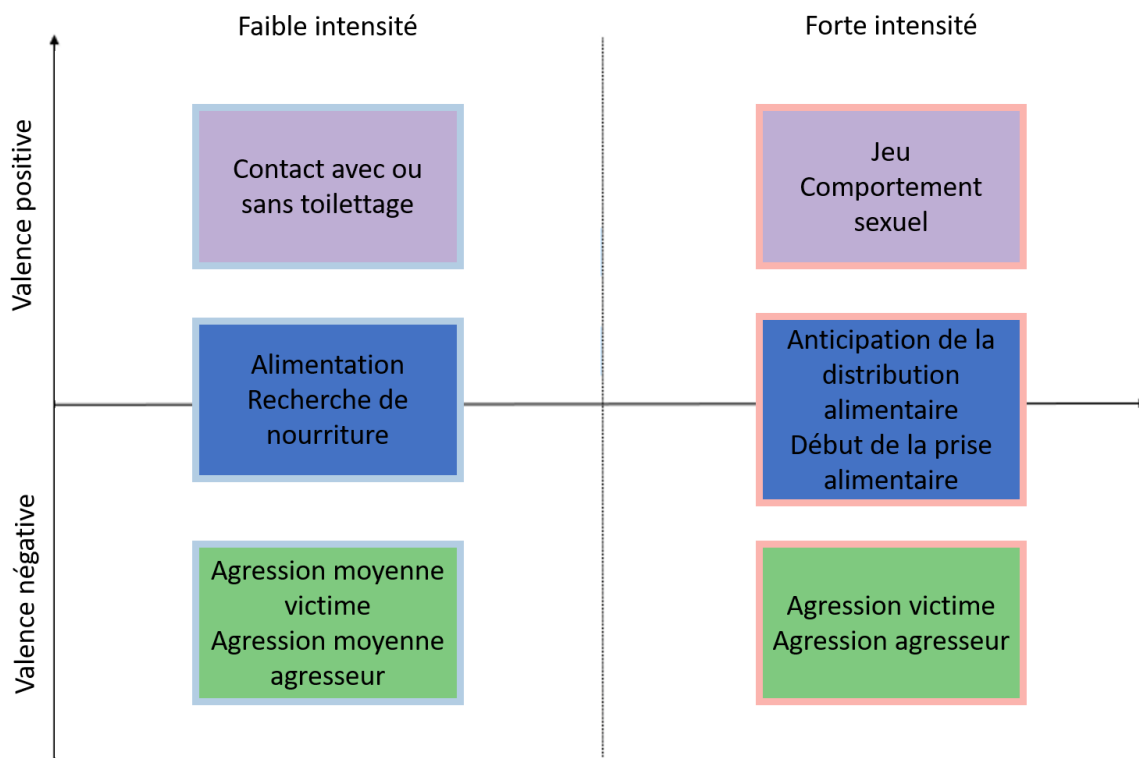
Pour déterminer du niveau d'intensité des émotions perçues, nous avons pris en compte l'intensité des comportements comme approximation.

A posteriori (c'est-à-dire une fois l'ensemble des observations réalisées), nous avons défini six catégories de contextes émotionnels :

- Les contextes associés à une émotion de valence négative et d'intensité forte ;

- Les contextes associés à une émotion de valence négative et d'intensité faible ;
- Les contextes associés à une émotion de valence intermédiaire et d'intensité forte ;
- Les contextes associés à une émotion de valence intermédiaire et d'intensité faible ;
- Les contextes associés à une émotion de valence positive et d'intensité forte ;
- Les contextes associés à une émotion de valence positive et d'intensité faible.

Le tableau II résume les critères de définition de chaque contexte. Ces différents contextes sont également illustrés dans la figure 10.



**Figure 10 : Position de chaque contexte répertorié lors de l'étude comportementale selon le diagramme valence-intensité. Les cases de couleur verte correspondent aux contextes dont la valence est négative, celles de couleur violette aux contextes dont la valence est positive et celles de couleur bleue aux contextes dont la valence est intermédiaire. Les cases entourées en rose représentent des contextes associés à une intensité forte et celles entourées en bleu des contextes associés à une intensité faible.**

**Tableau II : Définitions des différents contextes de l'éthogramme utilisé.**

Contexte	Intensité	Valence	Rôle de l'émetteur de la vocalisation	Définition
AGRESSION	Forte	Négative	Victime	Rencontre agonistique avec contact physique direct (comprenant morsures, coup de pied ou encore saisies). L'individu produisant la vocalisation est identifié de façon certaine comme celui qui est victime de cette rencontre.
	Faible	Négative	Victime	Rencontre agonistique sans contact physique direct. L'individu produisant la vocalisation est identifié de façon certaine comme celui qui est victime de cette rencontre.
	Forte	Négative	Agresseur	Rencontre agonistique avec contact physique direct (comprenant morsures, coups de pied ou encore saisies). L'individu produisant la vocalisation est identifié de façon certaine comme celui qui est moteur de cette rencontre.

	Faible	Négative	Agresseur	
				Rencontre agonistique sans contact physique direct. L'individu produisant la vocalisation est identifié de façon certaine comme celui qui est moteur de cette rencontre.
ALIMENTATION	Forte	Intermédiaire		Comportement et vocalisations produites avant la distribution de nourriture quand les soigneurs sont en train de préparer les aliments. L'attention est alors portée sur les soigneurs et leurs actions.
	Forte	Intermédiaire		Distribution des aliments, l'ensemble du groupe n'a pas encore attrapé ce qu'il souhaite manger.
	Faible	Intermédiaire		Prise alimentaire de l'ensemble du groupe
	Faible	Intermédiaire		Recherche de nourriture sur le sol associé ou non à une prise alimentaire en dehors de la période de nourrissage.
AFFILIATIF	Faible	Positive		Contact direct (contact physique) ou indirect (proximité) entre deux ou plus individus.
	Faible	Positive		Toilettage entre deux individus ou plus, réciproque ou non.

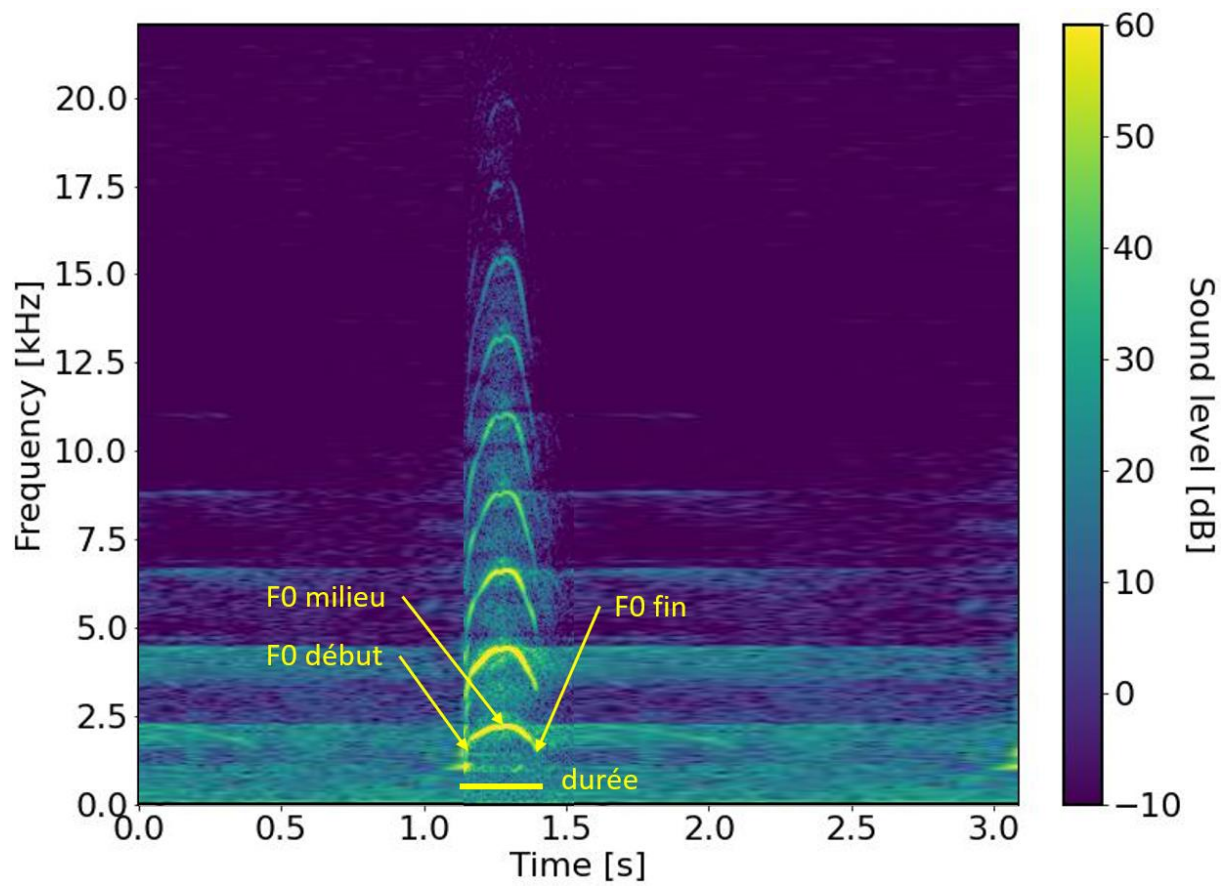
SEXUEL	Forte	Positive		Comportement sexuel entre mâle et femelle avec ou sans pénétration, entre deux mâles ou entre deux femelles.
JEU	Forte	Positive		Jeux sociaux (jeu de chasse, jeu de bagarre) ou solitaire (manipulation d'objets, mouvement acrobatique).

#### 4- Mesure des paramètres acoustiques

L'ensemble des vocalisations (N = 2735) ont été analysées afin d'en extraire différents paramètres, à la fois concernant les paramètres sur les parties tonales des vocalisations (durée, F0 moyenne, F0 au début, F0 au milieu, F0 à la fin de la vocalisation, pic en fréquence et moment d'apparition du pic en fréquence) mais aussi sur les paramètres concernant les PNLs (présence ou absence et type de PNLs trouvé au sein des vocalisations) (Figure 5 ; Figure 12).

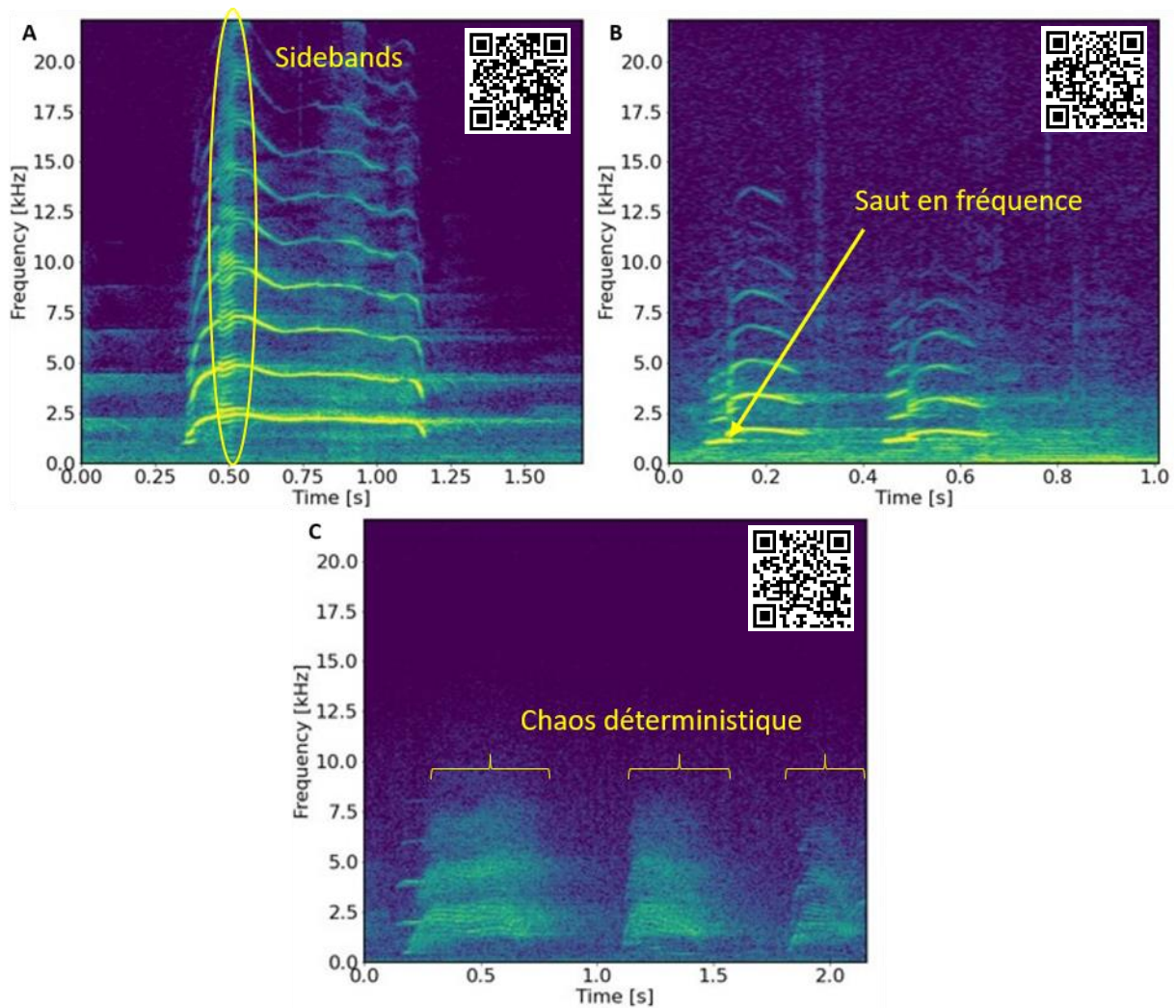
Les mesures des paramètres acoustiques sur la partie tonale des vocalisations ont été réalisées en utilisant l'application Soundgen (Anikin, 2019). La durée de la vocalisation correspond au calcul entre le début et la fin de la vocalisation. La fréquence fondamentale moyenne est calculée à partir des fréquences fondamentales prises par pas de temps de 1 ms. La fréquence fondamentale au début correspond à la F0 quand la vocalisation commence. La fréquence fondamentale au milieu correspond à la F0 à la moitié de durée de la vocalisation. La fréquence fondamentale à la fin correspond à la F0 quand la vocalisation se termine. Le pic en fréquence correspond à la valeur de fréquence où l'amplitude est maximale. Enfin, pour déterminer le moment du pic en fréquence, nous avons extrait de l'analyse le temps en seconde depuis le début de la vocalisation où apparaît ce pic et nous l'avons divisé par la durée totale de chaque vocalisation.

En parallèle pour une même vocalisation nous avons extrait manuellement les informations concernant les PNLs présent dans les vocalisations. L'analyse consistait à déterminer s'il y avait ou non présence de PNLs, si tel était le cas, le(s) type(s) de PNLs présent était déterminé, par observation directe du spectrogramme (Figure 11).



**Figure 11 : Spectrogramme d'une vocalisation « bark » tonale de bonobo avec annotations pour illustrer certains paramètres acoustiques que nous avons mesuré et utilisé lors de cette étude.**





**Figure 12 : Exemple de spectrogrammes de vocalisations de bonobos comprenant des phénomènes non linéaires. A : présence de « sidebands » en début de vocalisation. B : présence d'un saut en fréquence au début de chacune des deux vocalisations. C : présence de chaos déterministique à la fin de la première vocalisation et sur l'ensemble des deux suivantes. Les QR codes peuvent être scanner enfin d'entendre les vocalisations illustrées. Des liens permettant l'écoute se trouvent en annexe 3.**

## 5- Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées sur R studio (R version 4.3.1). Pour évaluer l'influence des paramètres contextuels (valence et intensité) sur les paramètres acoustiques des vocalisations (fréquence fondamentale, pic en fréquence, durée des vocalisations etc...), nous avons réalisé des modèles linéaires mixtes univariés. Ces modèles incluaient les paramètres acoustiques comme variables à expliquer et les paramètres contextuels (valence ou intensité) comme variable explicative (effet fixe). Pour prendre en compte la variabilité liée à l'identité de l'émetteur des vocalisations, nous avons ajouté une variable « identité de l'émetteur » comme effet aléatoire (en effet, plusieurs vocalisations ont été enregistrées sur un même individu). L'homoscédasticité et la normalité des résidus ont été vérifiées en réalisant des graphiques des résidus en fonction des valeurs ajustées par les modèles. Les résultats sont présentés en donnant l'estimation des coefficients de corrélation, l'intervalle de confiance à 95% de ces coefficients et la P-value. Pour la construction des modèles, nous avons utilisé la fonction lmer de la librairie lme4.

Pour l'étude des phénomènes non linéaires, nous avons dans un premier temps déterminé si la présence de PNLs tous types confondus était lié à la valence d'une part et à l'intensité d'autre part. Dans un second temps, nous avons comparé la fréquence de présence de chaque type de PNLs selon d'une part, la valence et, d'autre part, l'intensité. Pour ce faire, nous avons réalisé des tests de khi-deux (fonction chisq.test)

Une valeur de P inférieure à 0,05 était considérée comme signe de significativité.

### III- Résultats

#### 1- Changements des paramètres acoustiques spectraux en lien avec les émotions

Pour l'étude de la valence émotionnelle, 1124 vocalisations indépendantes ont été étudiées. Dans ces vocalisations, on retrouvait 257 associés à un contexte de valence positive et 867 associés à un contexte de valence négative. Pour l'étude de l'intensité émotionnelle, nous avons étudiés 2093 vocalisations dont 770 associés à une intensité forte et 1323 à une intensité faible.

##### *a- Fréquence fondamentale & valence*

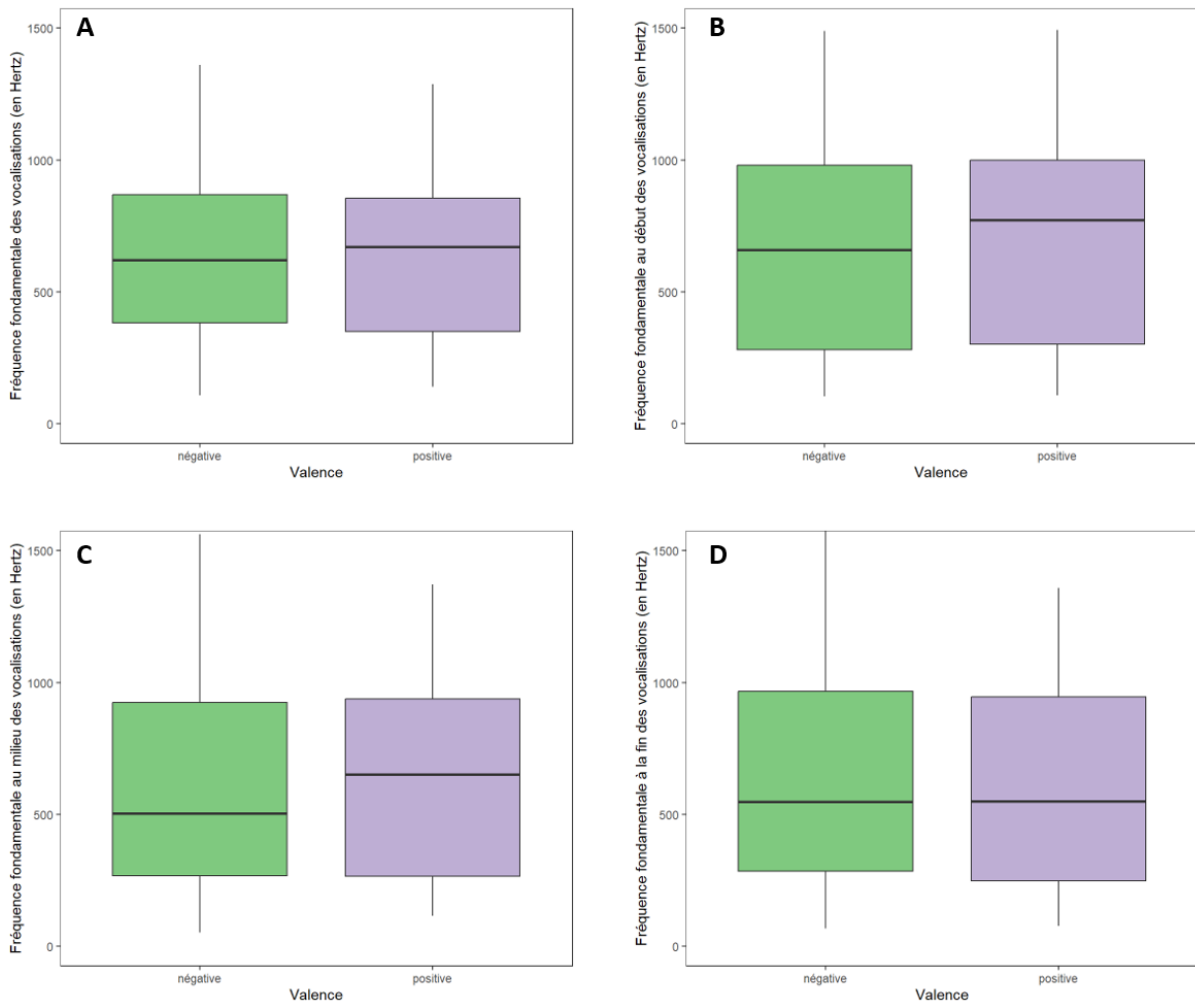
Pour analyser la fréquence fondamentale, nous avons pris en considération quatre paramètres : la fréquence fondamentale moyenne sur l'ensemble de la vocalisation, la fréquence fondamentale au début de la vocalisation, au milieu et à la fin.

L'analyse à l'aide du modèle linéaire nous a permis de montrer que la valence n'avait pas d'effet significatif sur la fréquence fondamentale moyenne (valence positive : + 5.6 Hertz, IC95 = [-34.8 ; 45.9], p-value = 0.787 ; Figure 13A).

La conclusion était la même pour la fréquence fondamentale au début de la vocalisation (valence positive : + 42 Hertz, IC95 = [-11.3 ; 95.3], p-value = 0.123; Figure 13B).

Concernant la fréquence fondamentale au milieu aucune différence significative entre les contextes de valence négative et ceux de valence positive n'était observée (valence positive : + 27 Hertz, IC95 = [-25.1 ; 79.2], p-value = 0.309; Figure 13C).

Enfin pour la fréquence fondamentale à la fin, il n'y avait toujours pas de différence significative selon la valence des contextes de la vocalisation (valence positive = -18.6 Hertz, IC95 = [-72.8 ; 35.7], p-value = 0.502; Figure 13D).



**Figure 13 : Fréquence fondamentale (moyenne, au début, au milieu et à la fin des vocalisations) (en Hertz) selon la valence émotionnelle (négative ou positive). La couleur verte représente une valence négative et la couleur violette une valence positive. A : Fréquence fondamentale moyenne des vocalisations ; B : Fréquence fondamentale au début des vocalisations ; C : Fréquence fondamentale au milieu des vocalisations et D : Fréquence fondamentale à la fin des vocalisations.**

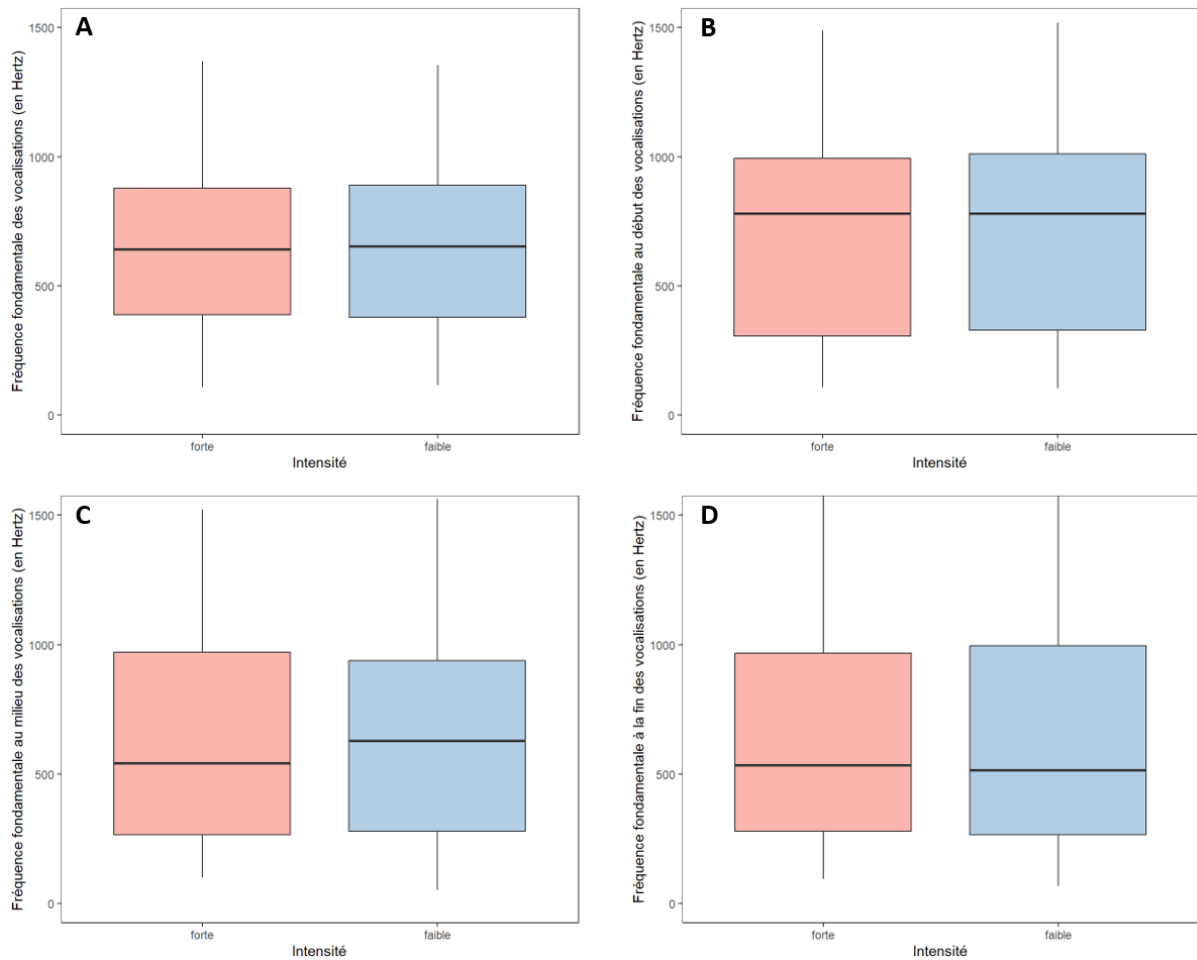
### ***b- Fréquence fondamentale & intensité***

Nous avons repris les mêmes méthodes d'analyse afin d'étudier l'influence de l'intensité de l'émotion sur les paramètres de la fréquence fondamentale. L'analyse nous a permis de montrer que la valence n'avait pas d'effet significatif sur la fréquence fondamentale moyenne (intensité faible : -25.8 Hertz, IC95 = [-25.7 ; 26.7], p-value = 0.972; Figure 14A).

Les résultats étaient sans différences significatives pour la fréquence fondamentale au début de la vocalisation (intensité faible : + 21.2 Hertz, IC95 = [-12.2 ; 54.7], p-value = 0.213; Figure 14B).

Concernant la fréquence fondamentale au milieu encore une fois on observait aucune différence significative entre les contextes d'intensité forte et ceux d'intensité faible (intensité faible : + 9.9 Hertz, IC95 = [-23.9 ; 43.7], p-value = 0.565; Figure 14C).

Enfin quand on s'intéressait à la fréquence fondamentale à la fin il n'y avait toujours pas de différence significative selon l'intensité des contextes de la vocalisation (intensité faible : +0.1 Hertz, IC95 = [-35.2 ; 35.3], p-value = 0.997; Figure 14D).

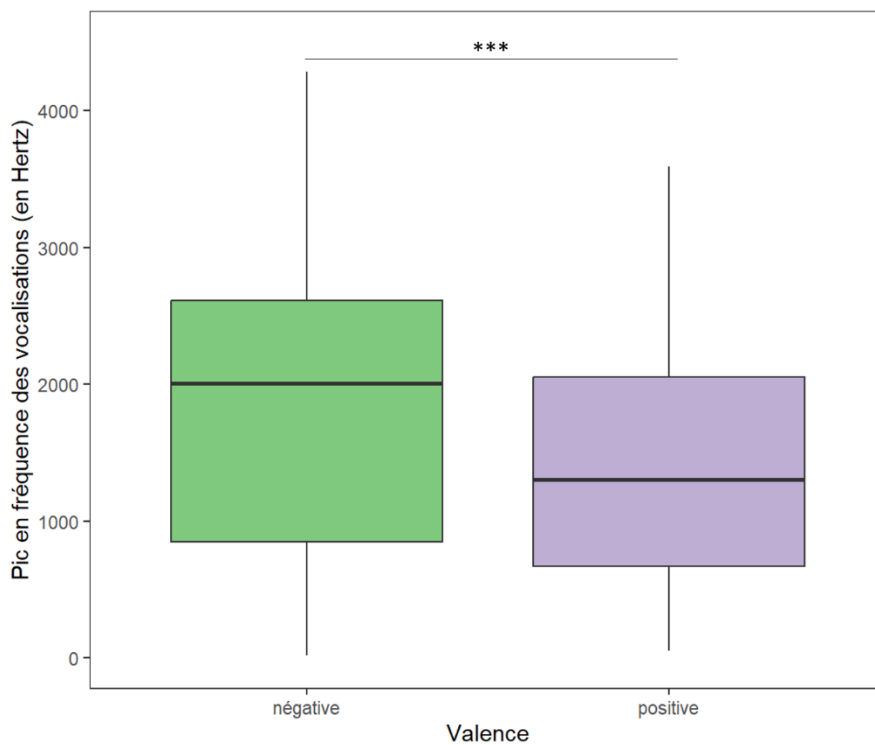


**Figure 14 : Fréquence fondamentale (moyenne, au début, au milieu et à la fin des vocalisations) (en Hertz) selon l'intensité émotionnelle (forte ou faible). La couleur rose représente une intensité forte et la couleur bleue une intensité faible. A : Fréquence fondamentale moyenne des vocalisations ; B : Fréquence fondamentale au début des vocalisations ; C : Fréquence fondamentale au milieu des vocalisations et D : Fréquence fondamentale à la fin des vocalisations.**

### **c- Pic en fréquence**

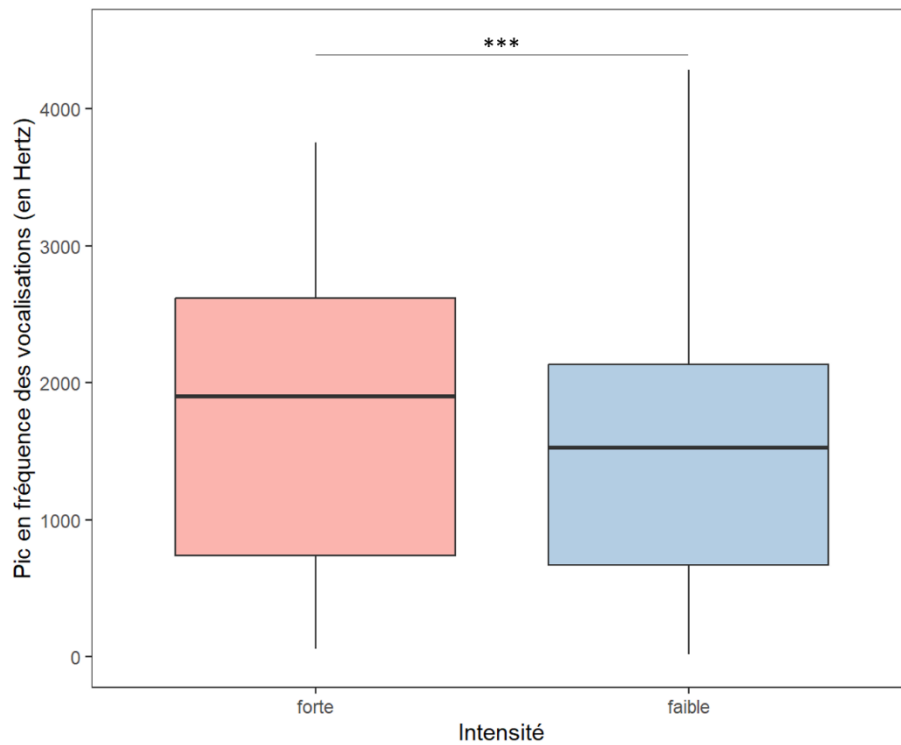
Dans un second temps, nous nous sommes proposés d'étudier la relation entre l'intensité, la valence des émotions et la valeur du pic en fréquence.

Nous avons pu conclure que les vocalisations associées à des émotions de valence négative présentaient un pic en fréquence d'une valeur statistiquement plus élevée que celles associées à des émotions de valence positive (valence positive : - 413.9 Hertz, IC95 = [-546.4 ; -281.4], p-value < 0.001 ; Figure 15).



**Figure 15 : Pic en fréquence (en Hertz) des vocalisations selon la valence émotionnelle (négative ou positive).**

De plus, les vocalisations associées à des émotions d'intensité forte présentaient en moyenne un pic en fréquence de valeur plus élevée que celles associées à des émotions d'intensité faible (intensité faible : -262 Hertz, IC95 = [-344.5 ; -179.5], p-value <0.001 ; Figure 16).



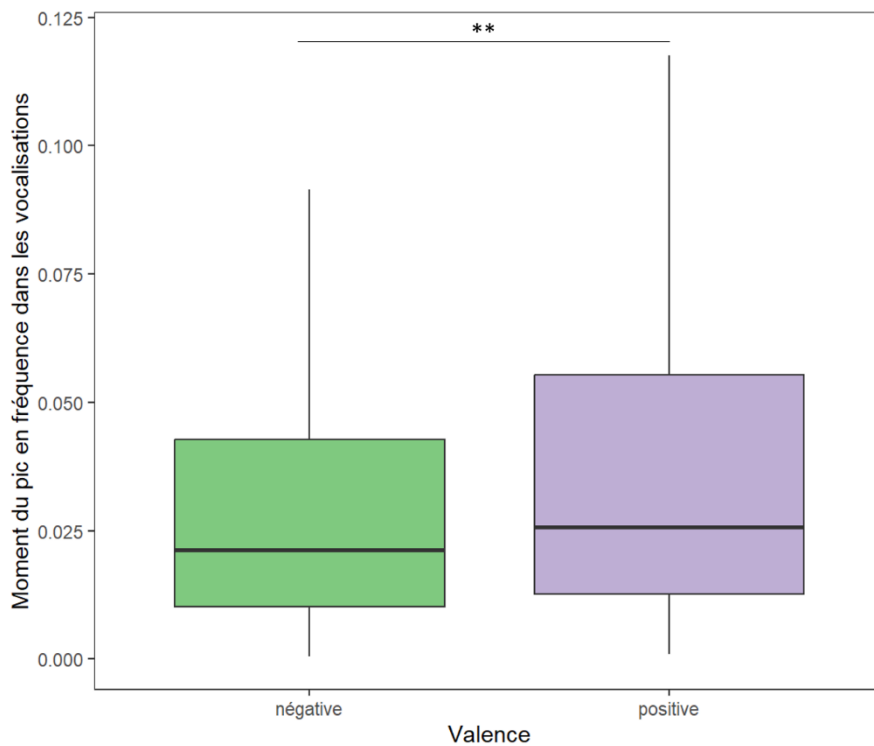
**Figure 16 : Pic en fréquence (en Hertz) des vocalisations selon l'intensité émotionnelle (forte ou faible).**



#### ***d- Apparition du pic en fréquence dans le signal***

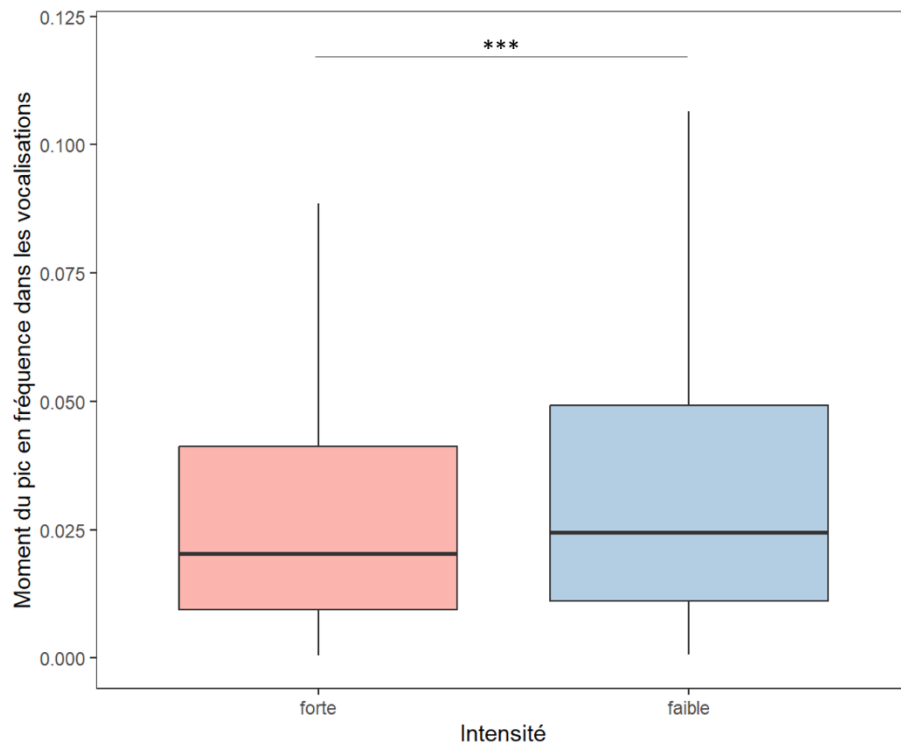
Enfin, nous avons-nous intéresser à la relation entre le moment d'apparition du pic en fréquence dans la vocalisation et le niveau émotionnel (valence et intensité).

Les vocalisations associées à des émotions de valence négative présentaient un pic en fréquence qui arrivait plus tôt dans la vocalisation que celles associées à des émotions de valence positive (valence positive = + 0.6 %, IC95 = [0.1 ; 1.1], p-value = 0.007 ; Figure 17).



***Figure 17 : Moment relatif d'apparition du pic en fréquence dans les vocalisations en fonction de la valence émotionnelle (négative ou positive).***

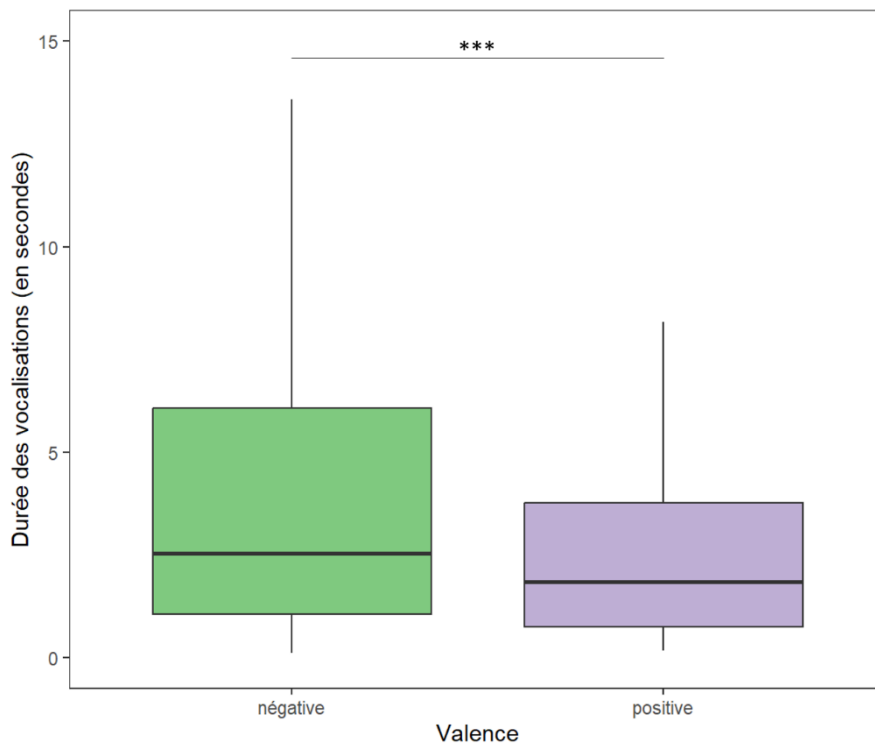
De plus, lors d'émotions d'intensité forte, en moyenne le pic en fréquence apparaissait plus tôt dans la vocalisation que lorsque l'intensité de l'émotion était faible (intensité faible = + 0.6 %, IC95 = [0.2 ; 0.9], p-value <0.001 ; Figure 18).



**Figure 18 : Moment relatif d'apparition du pic en fréquence dans les vocalisations en fonction de l'intensité émotionnelle (forte ou faible). La couleur rose représente une intensité forte et la couleur bleue une intensité faible.**

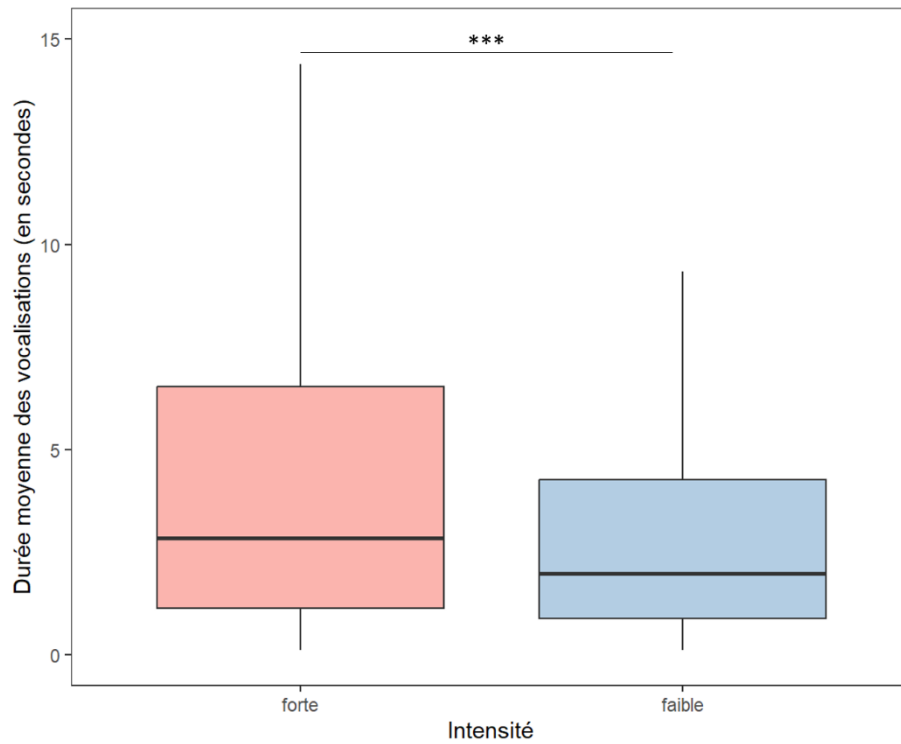
## 2- Changements des paramètres acoustiques temporels en lien avec les émotions

La durée des vocalisations était influencée par la valence et l'intensité des émotions. On constatait que les vocalisations associées à des émotions de valence négative avaient une durée moyenne plus longue que celles associées à des émotions de valence positive (valence positive = - 1.6 secondes, IC95 = [-2.3 ; -0.8], p-value < 0.001 ; Figure 19).



**Figure 19 : Durée des vocalisations (en secondes) en fonction de la valence émotionnelle (positive ou négative). La couleur verte représente une valence négative et la couleur violette une valence positive.**

Enfin, les vocalisations produites lors d'émotion de forte intensité étaient significativement plus longues que celles produites lorsque l'émotion était de faible intensité (intensité faible : -1.5 secondes, IC95 = [-1.9 ; -1], p-value <0.001 ; Figure 20).

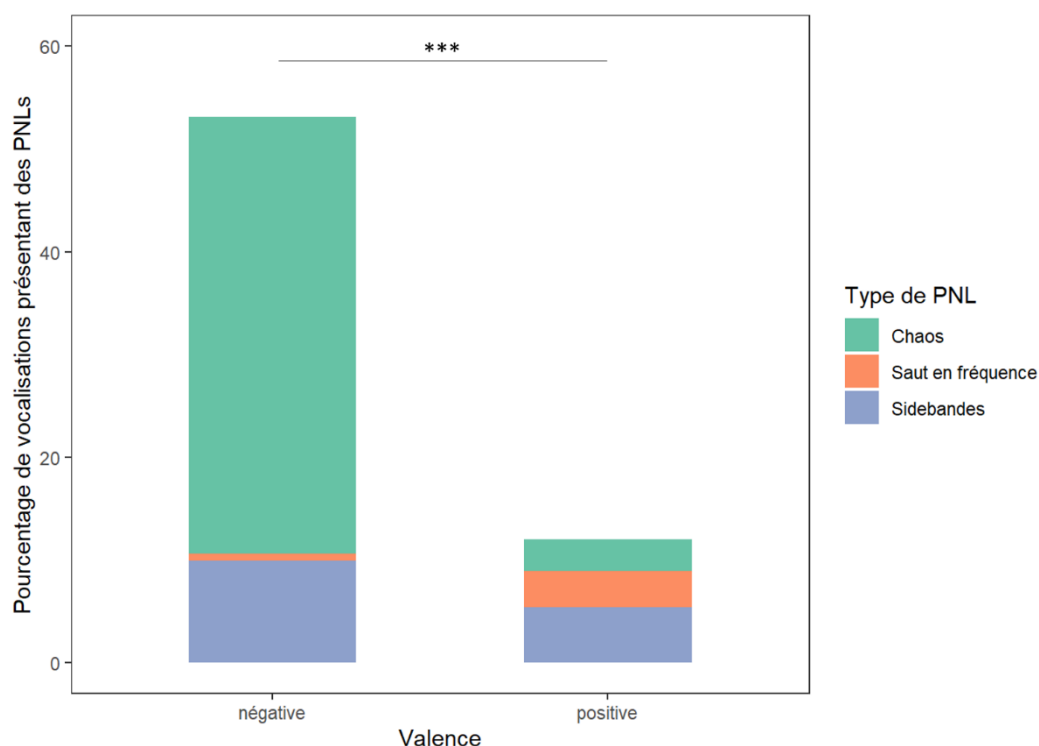


**Figure 20 : Durée des vocalisations (en seconde) en fonction de l'intensité émotionnelle (forte ou faible).**

### 3- Changements dans la production de PNLs en lien avec les émotions

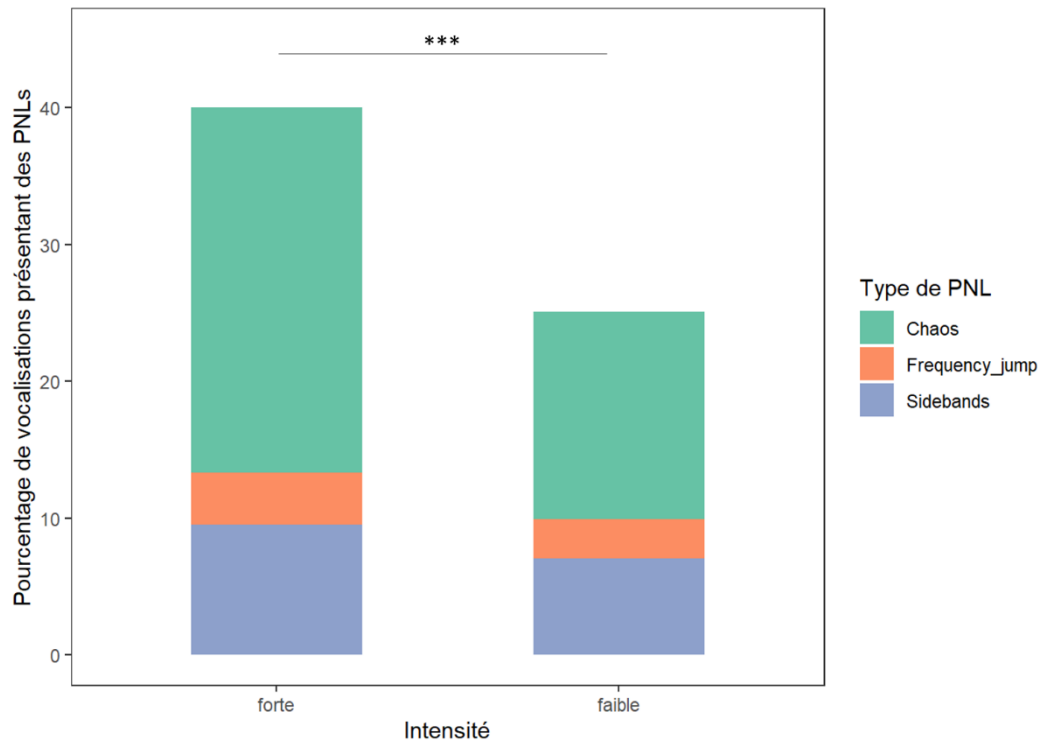
Premièrement sur les quatre types de PNLs décrit théoriquement, l'ensemble de nos vocalisations ne comportaient que trois types : les « *sidebands* » (Figure 12A), le saut en fréquence (Figure 12B) et le chaos déterministique (Figure 12C). Nous n'avons trouvé aucun cas de sous harmonique dans les vocalisations des bonobos.

L'étude des PNLs révélait significativement davantage de PNLs dans les vocalisations associées à un contexte de valence négative (53.1% des vocalisations présentent des PNLs) que positive (12% des vocalisations présentent des PNLs) (Test de Khi2 ;  $X^2 = 135.77$  ; p-value < 0.001 ; Figure 21). De plus, on observait significativement plus de chaos déterministique dans les vocalisations associées à des valences négatives que dans celle associées à des valences positives alors que c'était l'inverse pour les sauts en fréquence (Test de Khi2 ;  $X^2 = 97.034$  ; p-value < 0.001 ; Figure 21).



**Figure 21 : Relation entre la présence de phénomènes non linaires dans les vocalisations et la valence émotionnelle (négative à gauche, positive à droite). En vert on trouve le pourcentage de vocalisations présentant du chaos déterministique (dit chaos), en orange celui présentant des sauts en fréquence et en violet celui présentant des « *sidebands* ».**

L'intensité émotionnelle semblait avoir une influence sur la fréquence des PNLs dans les vocalisations. En effet, on observait significativement plus de PNLs dans les vocalisations associées à des contextes de forte intensité (39.9%) que dans celles associées à des contextes de faible intensité (25.1%) (Test de Khi2 ;  $X^2 = 30.818$  ; p-value < 0.001 ; Figure 22). En revanche, l'intensité de l'émotion n'avait pas d'impact significatif sur la répartition des types de PNLs présent dans les vocalisations (Test de Khi2 ;  $X^2 = 2.880$  ; p-value = 0.237 ; Figure 22).



**Figure 22 : Relation entre la présence de phénomènes non linaires dans les vocalisations et l'intensité émotionnelle (forte à gauche, faible à droite). En vert on trouve le pourcentage de vocalisations présentant du chaos déterministique (dit chaos), en orange celui présentant des sauts en fréquence et en violet celui présentant des « sidebands ».**

## IV- Discussion

Ce travail nous a permis de voir que les vocalisations sont porteuses d'informations sur l'état émotionnel chez les bonobos. Les vocalisations semblent à la fois informatives sur la valence et l'intensité de l'émotion vécu. Lors d'émotion à valence négative, les vocalisations présentent un pic en fréquence plus élevé et qui apparaît plus tôt dans la vocalisation, une durée plus longue, et avec davantage de PNLs qui sont majoritairement du type « chaos déterministique ». Lors d'émotion d'intensité forte, il est possible également d'observer une augmentation du pic en fréquence avec une apparition plus tôt dans la vocalisation, une durée de la vocalisation plus longue et plus de PNLs mais sans distinction de type.

Nos conclusions sur l'effet de l'intensité des émotions sur la valeur du pic en fréquence (Taylor and Reby, 2010), et la présence de PNLs (Amaya et al., 2019; Marx et al., 2021; Reby and McComb, 2003) sont en accord avec ce qui a pu être décrit chez d'autres espèces de mammifères (voir partie 2). En revanche, chez plusieurs espèces il a pu être mis en évidence un retard d'apparition du pic en fréquence lors d'évènement de forte intensité (Gogoleva et al., 2010; Yamaguchi et al., 2010; Yeon et al., 2011), là où notre travail rapporte le contraire ; ainsi qu'une augmentation de la fréquence fondamentale (Soltis et al., 2011; Yamaguchi et al., 2010; Yeon et al., 2011) là où nous n'avons aucune différence significatif. De plus dans l'étude de la valence, nous avons observé une augmentation de la durée des vocalisations associées à une valence négative là où chez la plupart des espèces de mammifères la durée diminue (Kuppens et al., 2013; Schehka and Zimmermann, 2009; Yeon et al., 2011) . Il est important de garder en tête qu'il y a, au sein des espèces, différents moyens de communiquer ses émotions et que les résultats présentés dans la partie 2 ne sont que des exemples présentés pour un nombre limité d'espèces de mammifères terrestres, souvent issus de l'élevage (Briefer, 2012). Ces résultats posent la question de l'universalité des modes de communication des émotions et plus précisément des paramètres acoustiques qui portent la communication de l'émotion. En effet, parmi la classe des mammifères, les paramètres acoustiques semblent varier différemment en fonction de la valence et de l'intensité des émotions (Briefer, 2012). La question de savoir si une espèce est capable de déceler l'état émotionnel d'une autre espèce se pose donc.

Les limites de ce travail reposent en grande partie sur la classification des contextes émotionnels. Nous avons bien conscience que chaque contexte est associé à son degré de valence et d'intensité bien précis. La classification des contextes utilisés présente certainement des imperfections de par son caractère réducteur. Néanmoins, ce type de classification était nécessaire pour la réalisation de notre étude. Le classement en contextes selon leur valence est basé sur des études hormonales chez le bonobo lorsque cela est possible et sur des études de l'expression faciale si aucune étude hormonale n'a été trouvée ou concluante. Pour ce qui est des contextes d'agression, nous avons pris la décision de les considérer dans leur ensemble comme des contextes associés à des émotions de valence négative. Il a pu être montré chez le bonobo que l'hormone stéroïdienne associée à des émotions de valence négative est le cortisol, au contraire du chimpanzé pour qui c'est la testostérone (Cheng et al., 2021; Wobber et al., 2010).

Nous avons fait le choix de classer les contextes associés à l'alimentation en valence intermédiaire car, même si dans la nature ce n'est pas un moment de conflit (Sommer et al., 2011; White and Wrangham, 1988), des tensions sont visibles en captivité, associées à une augmentation du taux de cortisol sanguin (Hohmann et al., 2009).

Pour les contextes affiliatifs, nous avons fait le choix de les classer au sein des contextes positifs. Notre choix repose sur des études qui montrent que dans les contextes affiliatifs, il est possible d'observer une augmentation du taux d'ocytocine sanguin chez les bonobos (Brooks et al., 2021; Moscovice et al., 2019). Pour aller plus loin, une étude a mis en place des protocoles induisant l'injection d'ocytocine à des bonobos femelles. Cette administration a conduit à une augmentation du taux de toilettage (Brooks et al., 2022).

L'effet de jeu sur la production d'hormones chez le bonobo n'a, à notre connaissance, pas été étudié. En revanche, il a pu être soutenu que les épisodes de jeu chez le bonobo sont associés à des expressions faciales témoignant d'une valence positive (Demuru et al., 2015).

Dans notre étude, nous avons considéré les relations socio-sexuelles comme des événements associés à des émotions de valence positive. Cependant, il est important de garder à l'esprit que ces interactions sont très complexes et qu'il n'est pas impossible qu'un événement soit vécu comme de valence négative bien que nous l'ayons considéré comme



positif dans notre étude. En effet, les relations socio-sexuelles ont souvent lieu à l'issue d'un conflit (Clay and Waal, 2015). Nous avons fait ce choix car il a pu être démontré que les interactions sexuelles entre femelles conduisent à une augmentation du taux d'ocytocine (Moscovice et al., 2019). En revanche, lorsqu'on étudie le taux de cortisol dans la salive à l'issue de contacts génitaux après un conflit, il n'y a pas de réduction de ce taux (Hohmann et al., 2009). De plus les expressions faciales sont pour la plupart témoin d'émotions positives (Kret et al., 2016). Ces études nous font donc plus considérer les relations socio-sexuelles comme positives.

Pour ce qui est de l'étude de l'intensité émotionnelle, nous avons utilisé les expressions faciales et l'intensité des comportements comme approximation. Un travail plus rigoureux nécessiterait des mesures physiologiques de l'intensité émotionnelle comme par exemple le rythme cardiaque (Briefer et al., 2015a; Wascher, 2021), la température corporelle (Kosonogov et al., 2017; Merla and Romani, 2007) ou encore des mesures du taux de dilatation des pupilles (Bradley et al., 2008; Krejtz et al., 2020).

De plus, dans ce travail nous avons pris en compte uniquement les paramètres acoustiques découlant de la fréquence fondamentale, une étude des formants et des harmoniques pourraient apporter de nouvelles perspectives. En effet, bien que difficile à étudier, leur importance dans le codage des émotions (en particulier l'intensité) a pu être mis en évidence chez certaines espèces de mammifères (Goudbeek and Scherer, 2010; Waaramaa et al., 2006).

Enfin, il est important de garder en tête que ce travail ne distingue pas les différents types de cris. Il pourrait donc être intéressant de refaire cette étude sur quelques types de cris ubiquistes dans l'éthogramme de l'espèce.

L'identification de l'état émotionnel des animaux grâce à l'utilisation de vocalisations pourrait avoir des applications pratiques intéressantes en termes d'évaluation du bien-être animal d'animaux captifs. Le bien-être animal est défini, par l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail (ANSES), comme un « État mental et physique positif lié à la satisfaction de ses besoins physiologiques et comportements, ainsi que de ses attentes » (ANSES, 2018). En effet, l'application des résultats de cette étude ouvre la voie pour l'étude des animaux de zoo mais doit être prise avec précaution pour plusieurs

raisons. Premièrement, parce que nos conclusions ne s'appliquent qu'aux bonobos. Deuxièmement, parce que notre étude ne permet pas de montrer qu'il est possible de prédire de manière fiable l'état émotionnel des bonobos.

L'évaluation et le suivi du bien-être animal pourraient bénéficier d'une utilisation accrue de méthodes automatisées (Matthews et al., 2016). Un domaine en particulier qui présente des perspectives prometteuses est l'utilisation de l'analyse automatisée sur des vocalisations produites par les animaux pour surveiller leur bien-être. Alors que l'écologie et la conservation semblent adopter rapidement des méthodes acoustiques avancées pour surveiller les populations de faune sauvage (Aodha et al., 2018; Blumstein et al., 2011; Wrege et al., 2017), l'utilisation de ces méthodes dans le domaine du bien-être animal est beaucoup plus lente à se mettre en place et son utilisation est bien plus limitée. Ceci est un peu surprenant car des recherches antérieures ont déjà mis en évidence les avantages de la surveillance bioacoustique sur les animaux de rente (Manteuffel et al., 2004).

Si l'identification de l'état émotionnel des animaux est possible via des méthodes de bioacoustique, il serait alors possible de mesurer et quantifier les émotions négatives chez les animaux captifs et donc mettre en place des réponses pour augmenter leur niveau de bien-être. Un second avantage serait l'automatisation possible de ces méthodes de suivies impliquant donc un gain de temps et d'énergie en comparaison avec les méthodes de suivies comportementales classiques. En revanche, cette approche est pour le moment limitée. En effet, cette étude montre bien que la prédiction de la valence et de l'intensité n'est pas fiable uniquement sur la base des mesures acoustiques. Avec nos outils et connaissance actuelles, il semble donc raisonnable de penser que bien qu'informatif, les données vocales pour l'étude des émotions et du bien-être doivent être supportées par des données comportementales et/ou physiologiques.

Ainsi, si l'utilisation des vocalisations semble intéressante, il semble encore difficile actuellement de ne s'appuyer que sur ce genre d'indice. De nouvelles études sont nécessaires pour mieux évaluer le lien entre émotions et paramètres acoustiques. Les futures recherches pourraient combiner des observations naturalistes avec des conditions expérimentales permettant de manipuler la valence émotionnelle tout en contrôlant l'intensité émotionnelle des animaux et inversement. Une combinaison d'indicateurs émotionnels, associée à des tests de préférence, pourrait également aider à valider les indicateurs vocaux de la valence et de

l'intensité émotionnelle qui sont actuellement suggérés. Dans un second temps, une approche intra et interspécifique pourrait être intéressante. Des expériences de playback (repassage sonore) pourraient être menées sur d'autres groupes de bonobos et sur d'autres espèces proches phylogénétiquement comme l'humain ou le chimpanzé afin de voir si les modifications acoustiques observées sont détectables pour les récepteurs, que ceux-ci soient de la même espèce ou fasse partie d'une espèce différente.

## **V- Conclusion intermédiaire**

Dans cette étude, nous avons pu étudier la relation entre valence et intensité émotionnelle et les paramètres acoustiques des vocalisations produites chez les bonobos.

Nous avons pu voir que lorsque la valence émotionnelle était négative, la durée des vocalisations était plus longue, le pic en fréquence avait une valeur plus élevée (et ceci bien que la fréquence fondamentale ne soit pas modifiée), le moment d'apparition de ce pic en fréquence était plus tôt dans la vocalisation et enfin le pourcentage de PNLs dans ces vocalisations était augmenté avec une augmentation de la proportion de chaos déterministique.

De plus, lors de contexte à forte intensité émotionnelle, nous avons pu démontrer que les vocalisations durent plus longtemps, avec un pic en fréquence plus haut en fréquence (avec encore une fois aucune modification de la fréquence fondamentale) et qui apparaît plus tôt dans la vocalisation. Il y a également une augmentation de la fréquence de PNLs, de quelque nature que ce soit.

Le suivi du bien-être animal de la faune sauvage captive est primordiale. En effet, ces animaux ne sont pas adaptés au milieu de vie en captivité et ce mode de vie qui est en inadéquation avec les besoins de l'espèce peut conduire à une extrême atteinte de leur bien-être.

De nombreuses méthodes existent pour monitorer leur niveau de bien-être. Ces méthodes sont diverses, plus ou moins invasives, fiables et rapides. Un compromis doit être trouvé dans l'utilisation de ces méthodes afin d'avoir le meilleur équilibre entre l'aspect financier, éthique et humain. Développer de nouvelles méthodes les moins invasives, les plus fiables et les plus rapides possibles reste un enjeu économique majeur.

Dans cette direction l'étude du bien-être animal par les vocalisations est un volet de la recherche qui promet de belles perspectives d'avenir. C'est une méthode non invasive qui tend vers l'automatisation qui est fiable et rapide. Il faut tout de même toujours garder en tête que chaque méthode a ses limites et qu'un bon suivi du bien-être animal ne sera possible qu'en combinant plusieurs méthodes d'étude.

# CONCLUSION



L'intérêt général pour le domaine des émotions animales croît rapidement et fait intervenir plusieurs disciplines scientifiques telles que la zoologie évolutive, la neuroscience, la psychologie comparative, les sciences du bien-être animal et la psychopharmacologie (Mendl et al., 2010). Étant donné que nous ne pouvons pas avoir un accès direct aux informations concernant les expériences émotionnelles subies par les animaux, d'autres indicateurs sont nécessaires pour déduire leurs états émotionnels (par exemple, neurophysiologiques, comportementaux, cognitifs et/ou physiologique).

Un indicateur comportemental de plus en plus utilisé dans l'étude des émotions est la production vocale. Les indicateurs vocaux des animaux pourraient représenter des indices non invasifs de leur état émotionnel, ce qui serait particulièrement utile pour l'évaluation et l'amélioration du bien-être (Briefer, 2012; Manteuffel et al., 2004; Watts and Stookey, 2000).

L'objectif de cette thèse était d'étudier la relation entre les paramètres acoustiques des vocalisations et les paramètres associés aux états émotionnels des individus à l'origine de ces vocalisations (valence et intensité) chez une espèce sociale : le bonobo. Dans ce travail, nous avons pu mettre en évidence des modifications de la structure acoustique lors de changement émotionnel. Ainsi, lorsque la valence émotionnelle était négative, la durée des vocalisations était plus longue, le pic en fréquence avait une valeur plus élevée (et ceci bien que la fréquence fondamentale ne soit pas modifiée), le moment d'apparition de ce pic en fréquence était plus tôt dans la vocalisation et enfin le pourcentage de PNLs dans ces vocalisations était augmenté avec une augmentation de la proportion de chaos déterministique. Cette étude vient supporter les conclusions d'un nombre faible mais grandissant de travaux chez d'autres espèces.

L'étude des émotions et de leurs manifestations comportementales trouve une application directe dans la gestion du bien-être des animaux, en particulier chez les animaux de zoo. L'évaluation du bien-être animal est complexe. Les méthodes scientifiques permettant de le mesurer se développent rapidement, en parallèle d'un intérêt sociétal grandissant (Mormede et al., 2018).

Un challenge majeur réside dans la grande diversité biologique d'espèces détenues par les zoos. Il est donc plus que primordial de continuer l'acquisition de connaissances sur chacune de ces espèces dans leur milieu naturel pour répondre au mieux à leur besoins physiologiques en captivité. L'étude et la compréhension de leur bien-être sont essentielles dans un but de conservation et de réintroduction (Greggor et al., 2018; Swaisgood, 2007).

Le bien-être animal est devenu un sujet majeur en France et dans de nombreux pays industrialisés. L'automatisation de la plupart des processus de surveillance des animaux permet d'envisager un suivi du bien-être des espèces sauvages captives mais pas seulement. En effet, ces processus de surveillance peuvent aussi trouver une application très prometteuse dans le domaine de l'élevage. L'étude des vocalisations présente des avantages indéniables qui la rendent intéressante pour répondre aux questions du bien-être. En effet, c'est une méthode de suivi de l'état émotionnel non-invasive, objective, pouvant être automatisée ce qui la rend rapide. Les coûts imputables à l'achat du matériel et des logiciels sont relativement abordables. L'étude du bien-être animal par la bioacoustique promet d'être un outil pertinent pour compléter les mesures physiologiques et comportementales.

# BIBLIOGRAPHIE

Albone, E.S., Fox, M.W., 1971. Anal Gland Secretion of the Red Fox. *Nature* 233, 569–570. <https://doi.org/10.1038/233569a0>

Altmann, J., 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49, 227–266. <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>

Amaya, J.P., Zufiaurre, E., Areta, J.I., Abba, A.M., 2019. The weeping vocalization of the screaming hairy armadillo (*Chaetophractus vellerosus*), a distress call. *Journal of Mammalogy* 100, 1427–1435. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz108>

Andersen, P.A., Guerrero, L.K., 1996. Chapter 3 - Principles of communication and emotion in social interaction, in: Andersen, P.A., Guerrero, L.K. (Eds.), *Handbook of Communication and Emotion*. Academic Press, San Diego, pp. 49–96. <https://doi.org/10.1016/B978-012057770-5/50005-9>

Anikin, A., 2020. The perceptual effects of manipulating nonlinear phenomena in synthetic nonverbal vocalizations. *Bioacoustics* 29, 226–247. <https://doi.org/10.1080/09524622.2019.1581839>

Anikin, A., 2019. Soundgen: An open-source tool for synthesizing nonverbal vocalizations. *Behav Res* 51, 778–792. <https://doi.org/10.3758/s13428-018-1095-7>

Anikin, A., Pisanski, K., Massenot, M., Reby, D., 2021. Harsh is large: nonlinear vocal phenomena lower voice pitch and exaggerate body size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288, 20210872. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0872>

Aodha, O.M., Gibb, R., Barlow, K.E., Browning, E., Firman, M., Freeman, R., Harder, B., Kinsey, L., Mead, G.R., Newson, S.E., Pandourski, I., Parsons, S., Russ, J., Szodoray-Paradi, A., Szodoray-Paradi, F., Tilova, E., Girolami, M., Brostow, G., Jones, K.E., 2018. Bat detective—Deep learning tools for bat acoustic signal detection. *PLOS Computational Biology* 14, e1005995. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005995>

Aviezer, H., Trope, Y., Todorov, A., 2012. Body Cues, Not Facial Expressions, Discriminate Between Intense Positive and Negative Emotions. *Science* 338, 1225–1229. <https://doi.org/10.1126/science.1224313>

Baker, E., Chesmore, D., 2020. Standardisation of bioacoustic terminology for insects. *Biodivers Data J* 8, e54222. <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e54222>

Bardeli, R., Wolff, D., Kurth, F., Koch, M., Tauchert, K.-H., Frommolt, K.-H., 2010. Detecting bird sounds in a complex acoustic environment and application to bioacoustic monitoring. *Pattern Recognition Letters, Pattern Recognition of Non-Speech Audio* 31, 1524–1534. <https://doi.org/10.1016/j.patrec.2009.09.014>

Bayazit, V., 2009. Evaluation of Cortisol and Stress in Captive Animals. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences* 3, 1022–1031.

Beaune, D., Douglas, P.H., 2018. Daily Differences in Bonobo Activities: More Sex in the Morning? *Anthropology* 6, 1–3. <https://doi.org/10.4172/2332-0915.1000200>

- Bennett, V., Gourkow, N., Mills, D.S., 2017. Facial correlates of emotional behaviour in the domestic cat (*Felis catus*). *Behavioural Processes, Feline Behavior & Cognition* 141, 342–350. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.03.011>
- Bergan, C.C., Titze, I.R., 2001. Perception of Pitch and Roughness in Vocal Signals with Subharmonics. *Journal of Voice* 15, 165–175. [https://doi.org/10.1016/S0892-1997\(01\)00018-2](https://doi.org/10.1016/S0892-1997(01)00018-2)
- Bermejo, M., Omedes, A., 1999. Preliminary vocal repertoire and vocal communication of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Lilungu (Democratic Republic of Congo). *Folia Primatol (Basel)* 70, 328–357. <https://doi.org/10.1159/000021717>
- Bloom, T., Friedman, H., 2013. Classifying dogs' (*Canis familiaris*) facial expressions from photographs. *Behavioural Processes* 96, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.02.010>
- Blumstein, D.T., Mennill, D.J., Clemins, P., Girod, L., Yao, K., Patricelli, G., Deppe, J.L., Krakauer, A.H., Clark, C., Cortopassi, K.A., Hanser, S.F., McCowan, B., Ali, A.M., Kirschel, A.N.G., 2011. Acoustic monitoring in terrestrial environments using microphone arrays: applications, technological considerations and prospectus. *Journal of Applied Ecology* 48, 758–767. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.01993.x>
- Boissy, A., Aubert, A., Désiré, L., Greiveldinger, Delval, E., Veissier, I., 2011. Cognitive science to relate ear postures to emotions in sheep. *Animal welfare (South Mimms, England)* 47–56.
- Botía, M., Escribano, D., Martínez-Subiela, S., Tvarijonaviciute, A., Tecles, F., López-Arjona, M., Cerón, J.J., 2023. Different Types of Glucocorticoids to Evaluate Stress and Welfare in Animals and Humans: General Concepts and Examples of Combined Use. *Metabolites* 13, 106. <https://doi.org/10.3390/metabo13010106>
- Bowling, D.L., Garcia, M., Dunn, J.C., Ruprecht, R., Stewart, A., Frommolt, K.-H., Fitch, W.T., 2017. Body size and vocalization in primates and carnivores. *Sci Rep* 7, 41070. <https://doi.org/10.1038/srep41070>
- Bradley, M.M., Miccoli, L., Escrig, M.A., Lang, P.J., 2008. The pupil as a measure of emotional arousal and autonomic activation. *Psychophysiology* 45, 602–607. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2008.00654.x>
- Briefer, E.F., 2012. Vocal expression of emotions in mammals: mechanisms of production and evidence. *Journal of Zoology* 288, 1–20. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00920.x>
- Briefer, E.F., Maigrot, A.-L., Mandel, R., Freymond, S.B., Bachmann, I., Hillmann, E., 2015a. Segregation of information about emotional arousal and valence in horse whinnies. *Sci Rep* 4, 9989. <https://doi.org/10.1038/srep09989>
- Briefer, E.F., Tettamanti, F., McElligott, A.G., 2015b. Emotions in goats: mapping physiological, behavioural and vocal profiles. *Animal Behaviour* 99, 131–143. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.11.002>
- Brooks, J., Kano, F., Sato, Y., Yeow, H., Morimura, N., Nagasawa, M., Kikusui, T., Yamamoto, S., 2021. Divergent effects of oxytocin on eye contact in bonobos and chimpanzees. *Psychoneuroendocrinology* 125, 105119. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2020.105119>
- Brooks, J., Kano, F., Yeow, H., Morimura, N., Yamamoto, S., 2022. Testing the effect of oxytocin on social grooming in bonobos. *American Journal of Primatology* 84, e23444. <https://doi.org/10.1002/ajp.23444>



Burgat, F., Dantzer, R., 1997. Une nouvelle préoccupation: le bien-être animal. *Le Mangeur et l'Animal Autrement* 69–86.

Burnard, C., Ralph, C., Hynd, P., Edwards, J.H., Tilbrook, A., Burnard, C., Ralph, C., Hynd, P., Edwards, J.H., Tilbrook, A., 2016. Hair cortisol and its potential value as a physiological measure of stress response in human and non-human animals. *Anim. Prod. Sci.* 57, 401–414. <https://doi.org/10.1071/AN15622>

Casey, R.A., 2007. Clinical Problems Associated with the Intensive Management of Performance Horses, in: Waran, N. (Ed.), *The Welfare of Horses, Animal Welfare*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 19–44. [https://doi.org/10.1007/978-0-306-48215-1\\_2](https://doi.org/10.1007/978-0-306-48215-1_2)

Cheng, L., Lucchesi, S., Mundry, R., Samuni, L., Deschner, T., Surbeck, M., 2021. Variation in aggression rates and urinary cortisol levels indicates intergroup competition in wild bonobos. *Horm Behav* 128, 104914. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2020.104914>

Chmelíková, E., Bolechová, P., Chaloupková, H., Svobodová, I., Jovičić, M., Sedmíková, M., 2020. Salivary cortisol as a marker of acute stress in dogs: a review. *Domestic Animal Endocrinology* 72, 106428. <https://doi.org/10.1016/j.domaniend.2019.106428>

Classen, D., Kiessling, S., Mangalam, M., Kaumanns, W., Singh, M., 2016. Fission–fusion species under restricted living conditions: a comparative study of dyadic interactions and physical proximity in captive bonobos and Bornean orangutans. *Current Science* 110, 839–850.

Clay, Z., Archbold, J., Zuberbühler, K., 2015. Functional flexibility in wild bonobo vocal behaviour. *PeerJ* 3, e1124. <https://doi.org/10.7717/peerj.1124>

Clay, Z., Palagi, E., De Waal, F.B.M., 2018. Ethological approaches to empathy in primates, in: *Neuronal Correlates of Empathy: From Rodent to Human*. Elsevier Academic Press, San Diego, CA, US, pp. 53–66. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805397-3.00005-X>

Clay, Z., Waal, F.B.M. de, 2015. Sex and strife: post-conflict sexual contacts in bonobos. *Behaviour* 152, 313–334. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003155>

Clay, Z., Zuberbühler, K., 2011. Bonobos Extract Meaning from Call Sequences. *PLOS ONE* 6, e18786. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018786>

Collins, R., 1984. The Role of Emotion in Social Structure, in: *Approaches To Emotion*. Psychology Press.

Cook, W.R., 1999. Pathophysiology of bit control in the horse. *Journal of Equine Veterinary Science* 19, 196–204. [https://doi.org/10.1016/S0737-0806\(99\)80067-7](https://doi.org/10.1016/S0737-0806(99)80067-7)

Cordeiro, A.F. da S., Nääs, I. de A., da Silva Leitão, F., de Almeida, A.C.M., de Moura, D.J., 2018. Use of vocalisation to identify sex, age, and distress in pig production. *Biosystems Engineering, Advances in the Engineering of Sensor-based Monitoring and Management Systems for Precision Livestock Farming* 173, 57–63. <https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2018.03.007>

Correia-Caeiro, C., Guo, K., Mills, D.S., 2020. Perception of dynamic facial expressions of emotion between dogs and humans. *Anim Cogn* 23, 465–476. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01348-5>

Daros, R.R., Costa, J.H.C., Keyserlingk, M.A.G. von, Hötzel, M.J., Weary, D.M., 2014. Separation from the Dam Causes Negative Judgement Bias in Dairy Calves. *PLOS ONE* 9, e98429. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098429>

- Darwin, C., 1872. The expression of the emotions in man and animals. John Murray, London. <https://doi.org/10.1037/10001-000>
- Davey, G., 2007. Visitors' Effects on the Welfare of Animals in the Zoo: A Review. *Journal of Applied Animal Welfare Science* 10, 169–183. <https://doi.org/10.1080/10888700701313595>
- Dawkins, M.S., 2008. The Science of Animal Suffering. *Ethology* 114, 937–945. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01557.x>
- de Almeida, R.M.M., Cabral, J.C.C., Narvaes, R., 2015. Behavioural, hormonal and neurobiological mechanisms of aggressive behaviour in human and nonhuman primates. *Physiology & Behavior* 143, 121–135. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.02.053>
- de Vere, A.J., Kuczaj II, S.A., 2016. Where are we in the study of animal emotions? *WIREs Cognitive Science* 7, 354–362. <https://doi.org/10.1002/wcs.1399>
- de Waal, F.B.M., 2011. What is an animal emotion? *Annals of the New York Academy of Sciences* 1224, 191–206. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05912.x>
- De Waal, F.B.M., 2003. Darwin's Legacy and the Study of Primate Visual Communication. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1000, 7–31. <https://doi.org/10.1196/annals.1280.003>
- de Waal, F.B.M., 1990. Sociosexual Behavior Used for Tension Regulation in All Age and Sex Combinations Among Bonobos, in: Feierman, J.R. (Ed.), *Pedophilia: Biosocial Dimensions*. Springer, New York, NY, pp. 378–393. [https://doi.org/10.1007/978-1-4613-9682-6\\_15](https://doi.org/10.1007/978-1-4613-9682-6_15)
- D'Eath, R.B., Jack, M., Futro, A., Talbot, D., Zhu, Q., Barclay, D., Baxter, E.M., 2018. Automatic early warning of tail biting in pigs: 3D cameras can detect lowered tail posture before an outbreak. *PLOS ONE* 13, e0194524. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194524>
- Defensor, E.B., Corley, M.J., Blanchard, R.J., Blanchard, D.C., 2012. Facial expressions of mice in aggressive and fearful contexts. *Physiology & Behavior, International Behavioral Neuroscience Society (IBNS)* 107, 680–685. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2012.03.024>
- Demuru, E., Ferrari, P.F., Palagi, E., 2015. Emotionality and intentionality in bonobo playful communication. *Anim Cogn* 18, 333–344. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0804-6>
- Deputte, B.L., Jumelet, E., Gilbert, C., Titeux, E., 2021. Heads and Tails: An Analysis of Visual Signals in Cats, *Felis catus*. *Animals (Basel)* 11, 2752. <https://doi.org/10.3390/ani11092752>
- Descovich, K.A., Wathan, J., Leach, M.C., Buchanan-Smith, H.M., Flecknell, P., Farningham, D., Vick, S.-J., 2017. Facial expression: An under-utilised tool for the assessment of welfare in mammals. *ALTEX* 34, 409–429. <https://doi.org/10.14573/altex.1607161>
- Desiderà, E., Guidetti, P., Panzalis, P., Navone, A., Valentini-Poirrier, C.-A., Boissery, P., Gervaise, C., Iorio, L.D., 2019. Acoustic fish communities: sound diversity of rocky habitats reflects fish species diversity. *Marine Ecology Progress Series* 608, 183–197. <https://doi.org/10.3354/meps12812>
- Dickinson, A., Balleine, B., 1995. Motivational Control of Instrumental Action. *Current Directions in Psychological Science* 4, 162–167.
- Diogo, R., Wood, B.A., Aziz, M.A., Burrows, A., 2009. On the origin, homologies and evolution of primate facial muscles, with a particular focus on hominoids and a suggested unifying nomenclature for the facial muscles of the Mammalia. *J Anat* 215, 300–319. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2009.01111.x>

- Dolan, R.J., 2002. Emotion, Cognition, and Behavior. *Science* 298, 1191–1194. <https://doi.org/10.1126/science.1076358>
- Düpjan, S., Schön, P.-C., Puppe, B., Tuchscherer, A., Manteuffel, G., 2008. Differential vocal responses to physical and mental stressors in domestic pigs (*Sus scrofa*). *Applied Animal Behaviour Science* 114, 105–115. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2007.12.005>
- Eckstein, M., Mamaev, I., Ditzen, B., Sailer, U., 2020. Calming Effects of Touch in Human, Animal, and Robotic Interaction—Scientific State-of-the-Art and Technical Advances. *Frontiers in Psychiatry* 11.
- Ekman, P., 1993. Facial expression and emotion. *American Psychologist* 48, 384–392. <https://doi.org/10.1037/0003-066X.48.4.384>
- Ekman, P., Rolls, E.T., Perrett, D.I., Ellis, H.D., Bruce, V., Cowey, A., Ellis, A.W., Perrett, D.I., 1997. Facial expressions of emotion: an old controversy and new findings. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 335, 63–69. <https://doi.org/10.1098/rstb.1992.0008>
- Elemans, C.P.H., Rasmussen, J.H., Herbst, C.T., Düring, D.N., Zollinger, S.A., Brumm, H., Srivastava, K., Svane, N., Ding, M., Larsen, O.N., Sober, S.J., Švec, J.G., 2015. Universal mechanisms of sound production and control in birds and mammals. *Nat Commun* 6, 8978. <https://doi.org/10.1038/ncomms9978>
- Ellis, S.L., 2018. Recognising and assessing feline emotions during the consultation: History, body language and behaviour. *Journal of Feline Medicine and Surgery* 20, 445–456. <https://doi.org/10.1177/1098612X18771206>
- Elsbeth McPhee, M., 2004. Generations in captivity increases behavioral variance: considerations for captive breeding and reintroduction programs. *Biological Conservation* 115, 71–77. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00095-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00095-8)
- Erbe, C., 2018. Overview of animal bioacoustics. *The Journal of the Acoustical Society of America* 143, 1734. <https://doi.org/10.1121/1.5035656>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s10329-006-0033-y>
- Fant, G., n.d. Automatic recognition and speech research.
- Feddersen-Petersen, D.U., 2000. Vocalization of European wolves (*Canis lupus lupus* L.) and various dog breeds (*Canis lupus* f. fam.). *Archives Animal Breeding* 43, 387–398. <https://doi.org/10.5194/aab-43-387-2000>
- Ferres, K., Schloesser, T., Gloor, P.A., 2022. Predicting Dog Emotions Based on Posture Analysis Using DeepLabCut. *Future Internet* 14, 97. <https://doi.org/10.3390/fi14040097>
- Feuerstein, N., Terkel, J., 2008. Interrelationships of dogs (*Canis familiaris*) and cats (*Felis catus* L.) living under the same roof. *Applied Animal Behaviour Science* 113, 150–165. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2007.10.010>
- Fitch, W.T., Neubauer, J., Herzog, H., 2002. Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Animal Behaviour* 63, 407–418. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1912>

- Flack, J.C., de Waal, F., 2007. Context modulates signal meaning in primate communication. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 1581–1586. <https://doi.org/10.1073/pnas.0603565104>
- Flack, J.C., Jeannotte, L.A., de Waal, F.B.M., 2004. Play signaling and the perception of social rules by juvenile chimpanzees (*Pan troglodytes*). *J Comp Psychol* 118, 149–159. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.118.2.149>
- Flint, H.E., Coe, J.B., Serpell, J.A., Pearl, D.L., Niel, L., 2018. Identification of fear behaviors shown by puppies in response to nonsocial stimuli. *Journal of Veterinary Behavior* 28, 17–24. <https://doi.org/10.1016/j.jveb.2018.07.012>
- Fox, M.W., 1970. A comparative study of the development of facial expressions in canids: Wolf, coyote and foxes. *Behaviour* 36, 49–73. <https://doi.org/10.1163/156853970X00042>
- Franklin, B., Warlaumont, A.S., Messenger, D., Bene, E., Nathani Iyer, S., Lee, C.-C., Lambert, B., Oller, D.K., 2014. Effects of Parental Interaction on Infant Vocalization Rate, Variability and Vocal Type. *Language Learning and Development* 10, 279–296. <https://doi.org/10.1080/15475441.2013.849176>
- FROMMOLT, K.-H., 1999. Sidebands—Facts and Artefacts. *Bioacoustics* 10, 219–224. <https://doi.org/10.1080/09524622.1999.9753432>
- Fruth, B., Hohmann, G., 2018. Food Sharing across Borders. *Hum Nat* 29, 91–103. <https://doi.org/10.1007/s12110-018-9311-9>
- Fureix, C., Hausberger, M., Seneque, E., Morisset, S., Baylac, M., Cornette, R., Biquand, V., Deleporte, P., 2011. Geometric morphometrics as a tool for improving the comparative study of behavioural postures. *Naturwissenschaften* 98, 583–592. <https://doi.org/10.1007/s00114-011-0803-2>
- Furuichi, T., 2009. Factors underlying party size differences between chimpanzees and bonobos: a review and hypotheses for future study. *Primates* 50, 197–209. <https://doi.org/10.1007/s10329-009-0141-6>
- Gähwiler, S., Bremhorst, A., Tóth, K., Riemer, S., 2020. Fear expressions of dogs during New Year fireworks: a video analysis. *Sci Rep* 10, 16035. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72841-7>
- Gholami, N., Hosseini Sabzvari, B., Razzaghi, A., Salah, S., 2017. Effect of stress, anxiety and depression on unstimulated salivary flow rate and xerostomia. *J Dent Res Dent Clin Dent Prospects* 11, 247–252. <https://doi.org/10.15171/joddd.2017.043>
- Glaw, F., Vences, M., 1991. Bioacoustic differentiation in Painted frogs (*Discoglossus*). *Amphibia-Reptilia* 12, 385–394. <https://doi.org/10.1163/156853891X00031>
- Gogoleva, S.S., Volodin, I.A., Volodina, E.V., Kharlamova, A.V., Trut, L.N., 2010. Sign and strength of emotional arousal: vocal correlates of positive and negative attitudes to humans in silver foxes (*Vulpes vulpes*). *Behaviour* 147, 1713–1736.
- Goncharova, M.V., Klenova, A.V., Bragina, E.V., 2015. Development of cues to individuality and sex in calls of three crane species: when is it good to be recognizable? *J Ethol* 33, 165–175. <https://doi.org/10.1007/s10164-015-0428-6>
- Goudbeek, M., Scherer, K., 2010. Beyond arousal: Valence and potency/control cues in the vocal expression of emotion. *The Journal of the Acoustical Society of America* 128, 1322–1336. <https://doi.org/10.1121/1.3466853>

Greggor, A.L., Vicino, G.A., Swaisgood, R.R., Fidgett, A., Brenner, D., Kinney, M.E., Farabaugh, S., Masuda, B., Lamberski, N., 2018. Animal Welfare in Conservation Breeding: Applications and Challenges. *Frontiers in Veterinary Science* 5.

Gruber, T., Grandjean, D., 2017. A comparative neurological approach to emotional expressions in primate vocalizations. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 73, 182–190. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.12.004>

Harding, E.J., Paul, E.S., Mendl, M., 2004. Animal behaviour: cognitive bias and affective state. *Nature* 427, 312. <https://doi.org/10.1038/427312a>

Hare, B., Wobber, V., Wrangham, R., 2012. The self-domestication hypothesis: evolution of bonobo psychology is due to selection against aggression. *Animal Behaviour* 83, 573–585. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.12.007>

Hatfield, E., Cacioppo, J.T., Rapson, R.L., 1992. Primitive emotional contagion, in: *Emotion and Social Behavior, Review of Personality and Social Psychology*, Vol. 14. Sage Publications, Inc, Thousand Oaks, CA, US, pp. 151–177.

Hauser, M.D., 1993. The evolution of nonhuman primate vocalizations: effects of phylogeny, body weight, and social context. *Am Nat* 142, 528–542. <https://doi.org/10.1086/285553>

Heath, S., 2009. Aggression in cats, in: Horwitz, Mills (Eds.), *BSAVA Manual of Canine and Feline Behavioural Medicine*. British Small Animal Veterinary Association, pp. 223–235. <https://doi.org/10.22233/9781905319879.19>

Heimbürge, S., Kanitz, E., Otten, W., 2019. The use of hair cortisol for the assessment of stress in animals. *General and Comparative Endocrinology* 270, 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2018.09.016>

Hohmann, G., Mundry, R., Deschner, T., 2009. The relationship between socio-sexual behavior and salivary cortisol in bonobos: tests of the tension regulation hypothesis. *American Journal of Primatology* 71, 223–232. <https://doi.org/10.1002/ajp.20640>

Homma, I., Masaoka, Y., 2008. Breathing rhythms and emotions. *Experimental Physiology* 93, 1011–1021. <https://doi.org/10.1113/expphysiol.2008.042424>

Honess, Paul E., Gimpel, J.L., Wolfensohn, S.E., Mason, G.J., 2005. Alopecia Scoring: The Quantitative Assessment of Hair Loss in Captive Macaques. *Altern Lab Anim* 33, 193–206. <https://doi.org/10.1177/026119290503300308>

Honess, P. E., Marin, C., Brown, A.P., Wolfensohn, S.E., 2005. Assessment of stress in non-human primates: application of the neutrophil activation test. *Animal Welfare* 14, 291–295. <https://doi.org/10.1017/S0962728600029614>

Horstmann, G., 2003. What do facial expressions convey: Feeling states, behavioral intentions, or actions requests? *Emotion* 3, 150–166. <https://doi.org/10.1037/1528-3542.3.2.150>

Idris, M., Uddin, J., Sullivan, M., McNeill, D.M., Phillips, C.J.C., 2021. Non-Invasive Physiological Indicators of Heat Stress in Cattle. *Animals (Basel)* 11, 71. <https://doi.org/10.3390/ani11010071>

Inoue, M., 1988. Age Gradations in Vocalization and Body Weight in Japanese Monkeys (*Macaca fuscata*). *Folia Primatologica* 51, 76–86. <https://doi.org/10.1159/000156359>

- Izard, C.E., Libero, D.Z., Putnam, P., Haynes, O.M., 1993. Stability of emotion experiences and their relations to traits of personality. *J Pers Soc Psychol* 64, 847–860. <https://doi.org/10.1037//0022-3514.64.5.847>
- Kano, F., Hirata, S., Call, J., 2015. Social Attention in the Two Species of Pan: Bonobos Make More Eye Contact than Chimpanzees. *PLOS ONE* 10, e0129684. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129684>
- Karp, D., Manser, M.B., Wiley, E.M., Townsend, S.W., 2014. Nonlinearities in Meerkat Alarm Calls Prevent Receivers from Habituating. *Ethology* 120, 189–196. <https://doi.org/10.1111/eth.12195>
- Keenan, S., Mathevon, N., Stevens, J.M.G., Nicolè, F., Zuberbühler, K., Guéry, J.-P., Levréro, F., 2020. The reliability of individual vocal signature varies across the bonobo's graded repertoire. *Animal Behaviour* 169, 9–21. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.08.024>
- Kiyokawa, Y., 2017. Social Odors: Alarm Pheromones and Social Buffering, in: Wöhr, M., Krach, S. (Eds.), *Social Behavior from Rodents to Humans: Neural Foundations and Clinical Implications, Current Topics in Behavioral Neurosciences*. Springer International Publishing, Cham, pp. 47–65. [https://doi.org/10.1007/7854\\_2015\\_406](https://doi.org/10.1007/7854_2015_406)
- Kosonogov, V., Zorzi, L.D., Honoré, J., Martínez-Velázquez, E.S., Nandrino, J.-L., Martínez-Selva, J.M., Sequeira, H., 2017. Facial thermal variations: A new marker of emotional arousal. *PLOS ONE* 12, e0183592. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183592>
- Kovács, L., Jurkovich, V., Bakony, M., Szenci, O., Póti, P., Tózsér, J., 2014. Welfare implication of measuring heart rate and heart rate variability in dairy cattle: literature review and conclusions for future research. *animal* 8, 316–330. <https://doi.org/10.1017/S1751731113002140>
- Krejtz, K., Żurawska, J., Duchowski, A.T., Wichary, S., 2020. Pupillary and Microsaccadic Responses to Cognitive Effort and Emotional Arousal During Complex Decision Making. *J Eye Mov Res* 13. <https://doi.org/10.16910/jemr.13.5.2>
- Kremer, L., Klein Holkenborg, S.E.J., Reimert, I., Bolhuis, J.E., Webb, L.E., 2020. The nuts and bolts of animal emotion. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 113, 273–286. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.01.028>
- Kret, M.E., Jaasma, L., Bionda, T., Wijnen, J.G., 2016. Bonobos (*Pan paniscus*) show an attentional bias toward conspecifics' emotions. *Proc Natl Acad Sci U S A* 113, 3761–3766. <https://doi.org/10.1073/pnas.1522060113>
- Kuppens, P., Tuerlinckx, F., Russell, J.A., Barrett, L.F., 2013. The relation between valence and arousal in subjective experience. *Psychol Bull* 139, 917–940. <https://doi.org/10.1037/a0030811>
- Laiolo, P., 2010. The emerging significance of bioacoustics in animal species conservation. *Biological Conservation, Conservation planning within emerging global climate and economic realities* 143, 1635–1645. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.025>
- Langford, D.J., Bailey, A.L., Chanda, M.L., Clarke, S.E., Drummond, T.E., Echols, S., Glick, S., Ingrao, J., Klassen-Ross, T., LaCroix-Fralish, M.L., Matsumiya, L., Sorge, R.E., Sotocinal, S.G., Tabaka, J.M., Wong, D., van den Maagdenberg, A.M.J.M., Ferrari, M.D., Craig, K.D., Mogil, J.S., 2010. Coding of facial expressions of pain in the laboratory mouse. *Nat Methods* 7, 447–449. <https://doi.org/10.1038/nmeth.1455>
- L'Anses propose une définition du bien-être animal et définit le socle de ses travaux de recherche et d'expertises [WWW Document], 2018. . Anses - Agence nationale de sécurité sanitaire de

l'alimentation, de l'environnement et du travail. URL <https://www.anses.fr/fr/content/l%E2%80%99anses-propose-une-d%C3%A9finition-du-bien-%C3%AAtre-animal-et-d%C3%A9finit-le-socle-de-ses-travaux-de> (accessed 10.15.23).

Lanyon, W.E., Tavolga, W.N., 1960. *Animal Sounds and Communication*. American Institute of Biological Sciences.

Laurijs, K.A., Briefer, E.F., Reimert, I., Webb, L.E., 2021. Vocalisations in farm animals: A step towards positive welfare assessment. *Applied Animal Behaviour Science* 236, 105264. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2021.105264>

Lee, C., Verbeek, E., Doyle, R., Bateson, M., 2016. Attention bias to threat indicates anxiety differences in sheep. *Biology Letters* 12, 20150977. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0977>

Lee, D.H., Susskind, J.M., Anderson, A.K., 2013. Social transmission of the sensory benefits of eye widening in fear expressions. *Psychol Sci* 24, 957–965. <https://doi.org/10.1177/0956797612464500>

Leiner, L., Fendt, M., 2011. Behavioural fear and heart rate responses of horses after exposure to novel objects: Effects of habituation. *Applied Animal Behaviour Science* 131, 104–109. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2011.02.004>

Lesimple, C., Fureix, C., De Margerie, E., Sénèque, E., Menguy, H., Hausberger, M., 2012. Towards a postural indicator of back pain in horses (*Equus caballus*). *PLoS One* 7, e44604. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044604>

Levréro, F., Carrete-Vega, G., Herbert, A., Lawabi, I., Courtiol, A., Willaume, E., Kappeler, P.M., Charpentier, M.J.E., 2015. Social shaping of voices does not impair phenotype matching of kinship in mandrills. *Nat Commun* 6, 7609. <https://doi.org/10.1038/ncomms8609>

Lezama-García, K., Orihuela, A., Olmos-Hernández, A., Reyes-Long, S., Mota-Rojas, D., 2019. Facial expressions and emotions in domestic animals. *CABI Reviews* 2019, 1–12. <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR201914028>

Liebal, K., Waller, B.M., Burrows, A.M., Slocombe, K.E., 2014. *Primate communication: a multimodal approach*. Cambridge University Press, Cambridge.

Light, G.S., Hardie, E.M., Young, M.S., Hellyer, P.W., Brownie, C., Hansen, B.D., 1993. Pain and anxiety behaviors of dogs during intravenous catheterization after premedication with placebo, acepromazine or oxymorphone. *Applied Animal Behaviour Science* 37, 331–343. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(93\)90122-6](https://doi.org/10.1016/0168-1591(93)90122-6)

Lupanova, A.S., Egorova, M.A., 2015. Vocalization of sex partners in the house mouse (*Mus Musculus*). *J Evol Biochem Phys* 51, 324–331. <https://doi.org/10.1134/S0022093015040080>

Machado, M., Silva, I.J.O., 2020. Body expressions of emotions: does animals have it? *JABB* 8, 1–10. <https://doi.org/10.31893/jabb.20001>

Manteuffel, G., Puppe, B., Schön, P.C., 2004. Vocalization of farm animals as a measure of welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 88, 163–182. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2004.02.012>

Marler, P., Hobbett, L., 1975. Individuality in a Long-Range Vocalization of Wild Chimpanzees. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 38, 97–109. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1975.tb01994.x>

- Marx, A., Lenkei, R., Pérez Fraga, P., Bakos, V., Kubinyi, E., Faragó, T., 2021. Occurrences of non-linear phenomena and vocal harshness in dog whines as indicators of stress and ageing. *Sci Rep* 11, 4468. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-83614-1>
- Massenet, M., Anikin, A., Pisanski, K., Reynaud, K., Mathevon, N., Reby, D., 2022. Nonlinear vocal phenomena affect human perceptions of distress, size and dominance in puppy whines. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289, 20220429. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0429>
- Matthews, S.G., Miller, A.L., Clapp, J., Plötz, T., Kyriazakis, I., 2016. Early detection of health and welfare compromises through automated detection of behavioural changes in pigs. *The Veterinary Journal* 217, 43–51. <https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2016.09.005>
- McComb, K., Reby, D., n.d. COMMUNICATION IN TERRESTRIAL MAMMALS.
- Mendl, M., Burman, O.H.P., Parker, R.M.A., Paul, E.S., 2009. Cognitive bias as an indicator of animal emotion and welfare: Emerging evidence and underlying mechanisms. *Applied Animal Behaviour Science, Special Issue: Animal Suffering and Welfare* 118, 161–181. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2009.02.023>
- Mendl, M., Burman, O.H.P., Paul, E.S., 2010. An integrative and functional framework for the study of animal emotion and mood. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 2895–2904. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0303>
- Merla, A., Romani, G.L., 2007. Thermal Signatures of Emotional Arousal: A Functional Infrared Imaging Study, in: 2007 29th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. Presented at the 2007 29th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society, pp. 247–249. <https://doi.org/10.1109/IEMBS.2007.4352270>
- Morimoto, Y., Fujita, K., 2011. Capuchin monkeys (*Cebus apella*) modify their own behaviors according to a conspecific's emotional expressions. *Primates* 52, 279–286. <https://doi.org/10.1007/s10329-011-0249-3>
- Mormede, P., Boisseau-Sowinski, L., Chiron, J., Diederich, C., Eddison, J., Guichet, J.-L., Neindre, P.L., Meunier-Salaün, M.-C., 2018. Bien-être animal : contexte, définition, évaluation. *INRAE Productions Animales* 31, 145–162. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2018.31.2.2299>
- Morris, M.W., Keltner, D., 2000. How Emotions Work: The Social Functions of Emotional Expression in Negotiations. *Research in Organizational Behavior* 22, 1–50. [https://doi.org/10.1016/S0191-3085\(00\)22002-9](https://doi.org/10.1016/S0191-3085(00)22002-9)
- Morton, E.S., 1977. On the Occurrence and Significance of Motivation-Structural Rules in Some Bird and Mammal Sounds. *The American Naturalist* 111, 855–869.
- Moscovice, L.R., Surbeck, M., Fruth, B., Hohmann, G., Jaeggi, A.V., Deschner, T., 2019. The cooperative sex: Sexual interactions among female bonobos are linked to increases in oxytocin, proximity and coalitions. *Hormones and Behavior* 116, 104581. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2019.104581>
- Nathan, C., 2006. Neutrophils and immunity: challenges and opportunities. *Nat Rev Immunol* 6, 173–182. <https://doi.org/10.1038/nri1785>
- Neethirajan, S., Reimert, I., Kemp, B., 2021. Measuring Farm Animal Emotions—Sensor-Based Approaches. *Sensors* 21, 553. <https://doi.org/10.3390/s21020553>



- Newton-Fisher, N., Harris, S., White, P., Jones, G., 1993. Structure and function of red fox, *Vulpes vulpes*, vocalisations. *Bioacoustics* 5, 1–31.
- Novak, M.A., Hamel, A.F., Kelly, B.J., Dettmer, A.M., Meyer, J.S., 2013. Stress, the HPA axis, and nonhuman primate well-being: A review. *Applied Animal Behaviour Science, Special Issue: Laboratory Animal Behaviour and Welfare* 143, 135–149. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2012.10.012>
- Oberweger, K., Goller, F., 2001. The metabolic cost of birdsong production. *Journal of Experimental Biology* 204, 3379–3388. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.19.3379>
- Oliveira, D. de, Keeling, L.J., 2018. Routine activities and emotion in the life of dairy cows: Integrating body language into an affective state framework. *PLOS ONE* 13, e0195674. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195674>
- Oller, D.K., Buder, E.H., Ramsdell, H.L., Warlaumont, A.S., Chorna, L., Bakeman, R., 2013. Functional flexibility of infant vocalization and the emergence of language. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 6318–6323. <https://doi.org/10.1073/pnas.1300337110>
- Owren, M.J., 2011. Human Voice in Evolutionary Perspective. *Acou. Today* 7, 24. <https://doi.org/10.1121/1.3684225>
- Packard, M.G., White, N.M., 1990. Effect of posttraining injections of glucose on acquisition of two appetitive learning tasks. *Psychobiology* 18, 282–286. <https://doi.org/10.3758/BF03327244>
- Palagi, E., Scopa, C., 2017. Integrating Tinbergen’s inquiries: Mimicry and play in humans and other social mammals. *Learn Behav* 45, 378–389. <https://doi.org/10.3758/s13420-017-0278-x>
- Panksepp, J., 2005. Affective consciousness: Core emotional feelings in animals and humans. *Consciousness and Cognition, Neurobiology of Animal Consciousness* 14, 30–80. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2004.10.004>
- Paoli, T., 2009. 16 The Absence of Sexual Coercion in Bonobos, in: *16 The Absence of Sexual Coercion in Bonobos*. Harvard University Press, pp. 410–423. <https://doi.org/10.4159/9780674054349-016>
- Parish, A.R., 1996. Female relationships in bonobos (*Pan paniscus*). *Human Nature* 7, 61–96. <https://doi.org/10.1007/BF02733490>
- Parish, A.R., 1994. Sex and food control in the “uncommon chimpanzee”: How Bonobo females overcome a phylogenetic legacy of male dominance. *Ethology and Sociobiology* 15, 157–179. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(94\)90038-8](https://doi.org/10.1016/0162-3095(94)90038-8)
- Parish, A.R., De Waal, F.B.M., Haig, D., 2000. The Other “Closest Living Relative”: How Bonobos (*Pan paniscus*) Challenge Traditional Assumptions about Females, Dominance, Intra- and Intersexual Interactions, and Hominid Evolution. *Annals of the New York Academy of Sciences* 907, 97–113. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2000.tb06618.x>
- Parr, L.A., Cohen, M., Waal, F. de, 2005a. Influence of Social Context on the Use of Blended and Graded Facial Displays in Chimpanzees. *Int J Primatol* 26, 73–103. <https://doi.org/10.1007/s10764-005-0724-z>
- Parr, L.A., Waller, B.M., 2006. Understanding chimpanzee facial expression: insights into the evolution of communication. *Soc Cogn Affect Neurosci* 1, 221–228. <https://doi.org/10.1093/scan/nsl031>
- Parr, L.A., Waller, B.M., Fugate, J., 2005b. Emotional communication in primates: implications for neurobiology. *Curr Opin Neurobiol* 15, 716–720. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2005.10.017>

- Parr, L.A., Waller, B.M., Vick, S.J., Bard, K.A., 2007. Classifying Chimpanzee Facial Expressions Using Muscle Action. *Emotion* 7, 172–181. <https://doi.org/10.1037/1528-3542.7.1.172>
- Paul, E.S., Harding, E.J., Mendl, M., 2005. Measuring emotional processes in animals: the utility of a cognitive approach. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 29, 469–491. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2005.01.002>
- Penar, W., Magiera, A., Klocek, C., 2020. Applications of bioacoustics in animal ecology. *Ecological Complexity* 43, 100847. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2020.100847>
- Ploog, D.W., 1992. The evolution of vocal communication, in: *Nonverbal Vocal Communication: Comparative and Developmental Approaches, Studies in Emotion and Social Interaction*. Cambridge University Press, New York, NY, US, pp. 6–30.
- Preuschoft, S., van Hooff, J.A.R.A.M., 1997. The social function of “smile” and “laughter”: Variations across primate species and societies, *Nonverbal communication: Where nature meets culture*. Lawrence Erlbaum Associates, Inc, Hillsdale, NJ, US.
- Prochazkova, E., Kret, M.E., 2017. Connecting minds and sharing emotions through mimicry: A neurocognitive model of emotional contagion. *Neurosci Biobehav Rev* 80, 99–114. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.05.013>
- Purves, D., Augustine, G.J., Fitzpatrick, D., Hall, W., LaMantia, A.-S., White, L., 2019. *Neurosciences*. De Boeck Superieur.
- Quaranta, A., Siniscalchi, M., Vallortigara, G., 2007. Asymmetric tail-wagging responses by dogs to different emotive stimuli. *Curr Biol* 17, R199–201. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.02.008>
- Quimby, J.M., Smith, M.L., Lunn, K.F., 2011. Evaluation of the Effects of Hospital Visit Stress on Physiologic Parameters in the Cat. *Journal of Feline Medicine and Surgery* 13, 733–737. <https://doi.org/10.1016/j.jfms.2011.07.003>
- Reby, D., McComb, K., 2003. Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Animal Behaviour* 65, 519–530. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2078>
- Reefmann, N., Muehleemann, T., Wolf, M., 2010. Simultaneous Measurement of Brain Activity, *Physiology & Behavior in Large Animals*.
- Reefmann, N., Wechsler, B., Gygas, L., 2009. Behavioural and physiological assessment of positive and negative emotion in sheep. *Animal Behaviour* 78, 651–659. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.06.015>
- Ridgway, K., Harman, J., 1999. Equine back rehabilitation. *Vet Clin North Am Equine Pract* 15, 263–280, x. [https://doi.org/10.1016/s0749-0739\(17\)30176-1](https://doi.org/10.1016/s0749-0739(17)30176-1)
- Riede, T., Fitch, T., 1999. Vocal tract length and acoustics of vocalization in the domestic dog (*Canis familiaris*). *J Exp Biol* 202, 2859–2867. <https://doi.org/10.1242/jeb.202.20.2859>
- Roubeau, B., Henrich, N., Castellengo, M., 2009. Laryngeal Vibratory Mechanisms: The Notion of Vocal Register Revisited. *Journal of Voice* 23, 425–438. <https://doi.org/10.1016/j.jvoice.2007.10.014>
- Rountree, R.A., Gilmore, R.G., Goudey, C.A., Hawkins, A.D., Luczkovich, J.J., Mann, D.A., 2006. Listening to Fish. *Fisheries* 31, 433–446. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2006\)31\[433:LTF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2006)31[433:LTF]2.0.CO;2)

- Salamon, J., Bello, J.P., Farnsworth, A., Kelling, S., 2017. Fusing shallow and deep learning for bioacoustic bird species classification, in: 2017 IEEE International Conference on Acoustics, Speech and Signal Processing (ICASSP). Presented at the 2017 IEEE International Conference on Acoustics, Speech and Signal Processing (ICASSP), pp. 141–145. <https://doi.org/10.1109/ICASSP.2017.7952134>
- Salas, M., Temple, D., Abáigar, T., Cuadrado, M., Delclaux, M., Enseñat, C., Almagro, V., Martínez-Nevado, E., Quevedo, M.Á., Carbajal, A., Tallo-Parra, O., Sabés-Alsina, M., Amat, M., Lopez-Bejar, M., Fernández-Bellon, H., Manteca, X., 2016. Aggressive behavior and hair cortisol levels in captive Dorcas gazelles (*Gazella dorcas*) as animal-based welfare indicators. *Zoo Biology* 35, 467–473. <https://doi.org/10.1002/zoo.21323>
- Samuni, L., Langergraber, K.E., Surbeck, M.H., 2022. Characterization of Pan social systems reveals in-group/out-group distinction and out-group tolerance in bonobos. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119, e2201122119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2201122119>
- Sandem, A.I., Braastad, B.O., Bøe, K.E., 2002. Eye white may indicate emotional state on a frustration–contentedness axis in dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science* 79, 1–10. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(02\)00029-1](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(02)00029-1)
- Schamberg, I., Cheney, D.L., Clay, Z., Hohmann, G., Seyfarth, R.M., 2016. Call combinations, vocal exchanges and interparty movement in wild bonobos. *Animal Behaviour* 122, 109–116. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.10.003>
- Sch ehka, S., Zimmermann, E., 2009. Acoustic features to arousal and identity in disturbance calls of tree shrews (*Tupaia belangeri*). *Behav Brain Res* 203, 223–231. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2009.05.007>
- Scherer, K.R., Johnstone, T., Klasmeyer, G., 2003. Vocal expression of emotion, in: *Handbook of Affective Sciences*, Series in Affective Science. Oxford University Press, New York, NY, US, pp. 433–456.
- Schubert, G., Vigilant, L., Boesch, C., Klenke, R., Langergraber, K., Mundry, R., Surbeck, M., Hohmann, G., 2013. Co-residence between males and their mothers and grandmothers is more frequent in bonobos than chimpanzees. *PLoS One* 8, e83870. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083870>
- Seibt, B., Mühlberger, A., Likowski, K.U., Weyers, P., 2015. Facial mimicry in its social setting. *Front Psychol* 6, 1122. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.01122>
- Semin, G.R., Scandurra, A., Baragli, P., Lanatà, A., D’Aniello, B., 2019. Inter- and Intra-Species Communication of Emotion: Chemosignals as the Neglected Medium. *Animals* 9, 887. <https://doi.org/10.3390/ani9110887>
- Seyfarth, R.M., Cheney, D.L., 2003. Meaning and Emotion in Animal Vocalizations. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1000, 32–55. <https://doi.org/10.1196/annals.1280.004>
- Shair, H.N., 2014. Parental potentiation of vocalization as a marker for filial bonds in infant animals. *Developmental Psychobiology* 56, 1689–1697. <https://doi.org/10.1002/dev.21222>
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1949. *The mathematical theory of communication*, The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Champaign, IL, US.
- Soltis, J., Blowers, T.E., Savage, A., 2011. Measuring positive and negative affect in the voiced sounds of African elephants (*Loxodonta africana*). *J Acoust Soc Am* 129, 1059–1066. <https://doi.org/10.1121/1.3531798>

- Sommer, V., Bauer, J., Fowler, A., Ortmann, S., 2011. Patriarchal Chimpanzees, Matriarchal Bonobos: Potential Ecological Causes of a Pan Dichotomy, in: Sommer, V., Ross, C. (Eds.), *Primates of Gashaka: Socioecology and Conservation in Nigeria's Biodiversity Hotspot*, *Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer, New York, NY, pp. 469–501. [https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7403-7\\_12](https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7403-7_12)
- Stellato, A.C., Flint, H.E., Widowski, T.M., Serpell, J.A., Niel, L., 2017. Assessment of fear-related behaviours displayed by companion dogs (*Canis familiaris*) in response to social and non-social stimuli. *Applied Animal Behaviour Science* 188, 84–90. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2016.12.007>
- Susskind, J.M., Anderson, A.K., 2008. Facial expression form and function. *Commun Integr Biol* 1, 148–149.
- Swaigood, R.R., 2007. Current status and future directions of applied behavioral research for animal welfare and conservation. *Applied Animal Behaviour Science, Conservation, Enrichment and Animal Behaviour* 102, 139–162. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.05.027>
- Tallet, C., Sénèque, E., Mégnin, C., Morisset, S., Val-Laillet, D., Meunier-Salaün, M.-C., Fureix, C., Hausberger, M., 2016. Assessing walking posture with geometric morphometrics: Effects of rearing environment in pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 174, 32–41. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.10.008>
- Tan, J., Hare, B., 2013. Bonobos Share with Strangers. *PLOS ONE* 8, e51922. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051922>
- Taylor, A.M., Reby, D., 2010. The contribution of source–filter theory to mammal vocal communication research. *Journal of Zoology* 280, 221–236. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00661.x>
- Teixeira, D., Maron, M., van Rensburg, B.J., 2019. Bioacoustic monitoring of animal vocal behavior for conservation. *Conservation Science and Practice* 1, e72. <https://doi.org/10.1111/csp2.72>
- Titze, I.R., 1994. Mechanical stress in phonation. *Journal of Voice* 8, 99–105. [https://doi.org/10.1016/S0892-1997\(05\)80302-9](https://doi.org/10.1016/S0892-1997(05)80302-9)
- Tokuda, I., Riede, T., Neubauer, J., Owren, M.J., Herzog, H., 2002. Nonlinear analysis of irregular animal vocalizations. *J Acoust Soc Am* 111, 2908–2919. <https://doi.org/10.1121/1.1474440>
- Townsend, S.W., Manser, M.B., 2010. The function of nonlinear phenomena in meerkat alarm calls. *Biology Letters* 7, 47–49. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0537>
- Travain, T., Valsecchi, P., 2021. Infrared Thermography in the Study of Animals' Emotional Responses: A Critical Review. *Animals* 11, 2510. <https://doi.org/10.3390/ani11092510>
- Uddin, J., McNeill, D.M., Phillips, C.J.C., 2023. Infrared thermography as a tool for the measurement of negative emotions in dairy cows. *Int J Biometeorol* 67, 219–231. <https://doi.org/10.1007/s00484-022-02410-2>
- Vick, S.-J., Waller, B.M., Parr, L.A., Smith Pasqualini, M.C., Bard, K.A., 2007. A Cross-species Comparison of Facial Morphology and Movement in Humans and Chimpanzees Using the Facial Action Coding System (FACS). *J Nonverbal Behav* 31, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10919-006-0017-z>
- Vincent, I.C., Michell, A.R., Leahy, R.A., 1993. Non-invasive measurement of arterial blood pressure in dogs: a potential indicator for the identification of stress. *Research in Veterinary Science* 54, 195–201. [https://doi.org/10.1016/0034-5288\(93\)90056-L](https://doi.org/10.1016/0034-5288(93)90056-L)

- Volodina, E.V., Volodin, I.A., Isaeva, I.V., Unck, C., 2006. Biphonation May Function to Enhance Individual Recognition in the Dhole, *Cuon alpinus*. *Ethology* 112, 815–825. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01231.x>
- von Borell, E., Langbein, J., Després, G., Hansen, S., Leterrier, C., Marchant, J., Marchant-Forde, R., Minero, M., Mohr, E., Prunier, A., Valance, D., Veissier, I., 2007. Heart rate variability as a measure of autonomic regulation of cardiac activity for assessing stress and welfare in farm animals — A review. *Physiology & Behavior, Stress and Welfare in Farm Animals* 92, 293–316. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2007.01.007>
- von Borstel, U.U., Duncan, I.J.H., Shoveller, A.K., Merckies, K., Keeling, L.J., Millman, S.T., 2009. Impact of riding in a coercively obtained Rollkur posture on welfare and fear of performance horses. *Applied Animal Behaviour Science* 116, 228–236. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2008.10.001>
- Waal, F.B.M. de, 1988. The Communicative Repertoire of Captive Bonobos (*Pan paniscus*), Compared to That of Chimpanzees. *Behaviour* 106, 183–251.
- Waaramaa, T., Alku, P., Laukkanen, A.-M., 2006. The role of F3 in the vocal expression of emotions. *Logoped Phoniatr Vocol* 31, 153–156. <https://doi.org/10.1080/14015430500456739>
- Waller, B.M., Kavanagh, E., Micheletta, J., Clark, P.R., Whitehouse, J., 2022. The face is central to primate multicomponent signals. *Int J Primatol*. <https://doi.org/10.1007/s10764-021-00260-0>
- Waller, B.M., Micheletta, J., 2013. Facial Expression in Nonhuman Animals. *Emotion Review* 5, 54–59. <https://doi.org/10.1177/1754073912451503>
- Wascher, C.A.F., 2021. Heart rate as a measure of emotional arousal in evolutionary biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 376, 20200479. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0479>
- Watts, J.M., Stookey, J.M., 2000. Vocal behaviour in cattle: the animal's commentary on its biological processes and welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 67, 15–33. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(99\)00108-2](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(99)00108-2)
- Węgrzyn, E., Węgrzyn, W., Leniowski, K., 2021. Contact calls in woodpeckers are individually distinctive, show significant sex differences and enable mate recognition. *Sci Rep* 11, 22769. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-02034-3>
- Welp, T., Rushen, J., Kramer, D.L., Festa-Bianchet, M., de Passillé, A.M.B., 2004. Vigilance as a measure of fear in dairy cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 87, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2003.12.013>
- White, F.J., Wrangham, R.W., 1988. Feeding Competition and Patch Size in the Chimpanzee Species *Pan paniscus* and *Pan troglodytes*. *Behaviour* 105, 148–164.
- WILDEN, I., HERZEL, H., PETERS, G., TEMBROCK, G., 1998. Subharmonics, Biphonation, and Deterministic Chaos in Mammal Vocalization. *Bioacoustics* 9, 171–196. <https://doi.org/10.1080/09524622.1998.9753394>
- Willacy, R.J., Mahony, M., Newell, D.A., 2015. If a frog calls in the forest: Bioacoustic monitoring reveals the breeding phenology of the endangered Richmond Range mountain frog (*Philoria richmondensis*). *Austral Ecology* 40, 625–633. <https://doi.org/10.1111/aec.12228>

- Wobber, V., Hare, B., Maboto, J., Lipson, S., Wrangham, R., Ellison, P.T., 2010. Differential changes in steroid hormones before competition in bonobos and chimpanzees. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107, 12457–12462. <https://doi.org/10.1073/pnas.1007411107>
- Wolf, K., 2015. Measuring facial expression of emotion. *Dialogues in Clinical Neuroscience* 17, 457–462. <https://doi.org/10.31887/DCNS.2015.17.4/kwolf>
- Wrege, P.H., Rowland, E.D., Keen, S., Shiu, Y., 2017. Acoustic monitoring for conservation in tropical forests: examples from forest elephants. *Methods in Ecology and Evolution* 8, 1292–1301. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12730>
- Xie, J., Colonna, J.G., Zhang, J., 2021. Bioacoustic signal denoising: a review. *Artif Intell Rev* 54, 3575–3597. <https://doi.org/10.1007/s10462-020-09932-4>
- Yamaguchi, C., Izumi, A., Nakamura, K., 2010. Time course of vocal modulation during isolation in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Am J Primatol* 72, 681–688. <https://doi.org/10.1002/ajp.20824>
- Yeon, S.C., Kim, Y.K., Park, S.J., Lee, S.S., Lee, S.Y., Suh, E.H., Houpt, K.A., Chang, H.H., Lee, H.C., Yang, B.G., Lee, H.J., 2011. Differences between vocalization evoked by social stimuli in feral cats and house cats. *Behav Processes* 87, 183–189. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2011.03.003>
- Zollinger, S.A., Riede, T., Suthers, R.A., 2008. Two-voice complexity from a single side of the syrinx in northern mockingbird (*Mimus polyglottos*) vocalizations. *J Exp Biol* 211, 1978–1991. <https://doi.org/10.1242/jeb.014092>

# ANNEXES

*Annexe 1 : QR code à scanner et lien donnant accès au tableau général des données collectées et utilisées lors des analyses.*



<https://me-qr.com/yg2snMPm>

*Annexe 2 : QR code à scanner et lien donnant accès au code réalisé sur R studio. Ce code a permis l'analyse acoustique automatisé, la réalisation de graphique et les analyses statistiques présentés dans cette thèse.*



<https://me-qr.com/NybMPXYM>

**Annexe 3 : Lien pour écouter les enregistrements audios des vocalisations présenté en Figure 16.**

<b>Nom de la figure</b>	<b>Lien</b>
<i>Figure 16A</i>	<a href="https://me-qr.com/Tr8pbe1m">https://me-qr.com/Tr8pbe1m</a>
<i>Figure 16B</i>	<a href="https://me-qr.com/VVHYe6XT">https://me-qr.com/VVHYe6XT</a>
<i>Figure 16C</i>	<a href="https://me-qr.com/3vidFVqE">https://me-qr.com/3vidFVqE</a>





**EST-IL POSSIBLE D’EVALUER L’ETAT EMOTIONNEL D’UN INDIVIDU EN  
S’APPUYANT SUR LES CARACTERISTIQUES ACOUSTIQUES DES VOCALISATIONS  
QU’IL EMET ?**

**ETUDE EXPERIMENTALE CHEZ LE BONOBO ET APPLICATION AU SUIVI BIEN-  
ÊTRE ANIMAL**

Auteur

---

FOURNIER Floriane

Résumé

---

Le bien-être des animaux en captif est une question sociétale majeure. Des nouvelles lois émergent fréquemment pour garantir des conditions de vie en adéquation avec les besoins de l’espèce. Le suivi du bien-être animal peut se faire par diverses méthodes direct ou indirect. Une nouvelle méthode prometteuse émerge : l’étude des vocalisations. Les avantages principaux étant une faible invasivité et une bonne fiabilité. Dans cette thèse, nous nous sommes concentrés sur l’étude du lien entre vocalisations et émotions chez une espèce de primate non-humain : le bonobo (*Pan paniscus*). Cette étude a été menée sur trois populations de bonobos captifs en Europe. Nous avons pu démontrer que les vocalisations sont impactées par la valence et l’intensité des émotions subies par ces primates. Ainsi, lors de valence négative, les vocalisations ont tendance à durer plus longtemps, avec un pic en fréquence plus élevé et qui arrive plus tard dans la vocalisation, ainsi qu’une plus importante proportion de phénomènes non linéaires (NLPs). De plus, nous avons pu démontrer que quand l’intensité de l’émotion est forte, nous observons un pic en fréquence plus haut et qui apparaît plus tard, associé à une durée de vocalisation plus longue. A partir de cette étude, dont certaines conclusions sont soutenues par d’autres, nous pouvons espérer ajouter l’analyse des vocalisations à la liste des indicateurs du suivi des bien-être des animaux captifs associé à d’autres méthodes.

Mots-clés

---

Bien-être animal, Bioacoustique, Vocalisations, Primates, Animaux de zoo, *Pan paniscus*

Jury

---

Président du jury : Pr THOBOIS Stéphane  
Directeur de thèse : Dr MAGNIN Mathieu  
2ème assesseur : Pr DE BOYER DES ROCHES Alice