

Reconnaissance des signaux visuels de parenté chez les chimpanzés (*Pan troglodytes*) par les humains (*Homo sapiens*)

Hella Péter^{1,2}, Marion Laporte^{3,4}, Nicholas E. Newton-Fisher¹, Vernon Reynolds^{5,6}, Liran Samuni⁷, Adrian Soldati^{2,8}, Linda Vigilant⁹, Jakob Villioth¹, Kirsty E. Graham², Klaus Zuberbühler^{6,8},
et Catherine Hobaiter^{2,6}

¹ École d'anthropologie et de conservation, Université du Kent

² École de psychologie et de neurosciences, Université de St Andrews

³ Histoire naturelle de l'Homme préhistorique - Unité Mixte de Recherche - PaleoFED - Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

⁴ Institut des Sciences du Calcul et des Données, Sorbonne Université

⁵ École d'anthropologie et d'ethnographie muséale, Université d'Oxford

⁶ Budongo Conservation Field Station, Budongo CFR, Masindi, Ouganda

⁷ Département de biologie de l'évolution humaine, Université de Harvard

⁸ Faculté de biologie, Université de Neuchâtel

⁹ Département de primatologie, Institut Max Planck d'anthropologie évolutive, Leipzig, Allemagne



L'association avec des membres de la famille offre des avantages individuels, mais exige que ces relations soient détectables. Chez l'homme, la concordance des phénotypes faciaux pourrait aider à évaluer la paternité, mais les preuves sont mitigées. Chez les chimpanzés, la dissimulation des indices visuels de paternité peut être bénéfique en raison de la promiscuité de leur système d'accouplement et du risque considérable d'infanticide par les mâles. D'autre part, la détection de la parenté peut également aider les chimpanzés à éviter la consanguinité et à former des alliances qui améliorent l'efficacité de la parenté. Bien qu'il existe des études antérieures évaluant la parenté sur la base de la ressemblance faciale chez les chimpanzés, elles ont utilisé des images de populations captives dans lesquelles les pressions de sélection et les opportunités de reproduction sont contrôlées et n'ont évalué que la maternité ou la paternité de la progéniture adulte. Dans les populations naturelles, les risques d'infanticide sont les plus élevés pendant la petite enfance, ce qui suggère que les jeunes nourrissons bénéficieraient le plus de la dissimulation de la paternité, tandis que les adultes et les subadultes bénéficieraient de la détection de tous les types de parents, y compris les demi-frères et demi-sœurs. Dans notre expérience, nous avons mené une étude en ligne avec des participants humains, dans laquelle ils devaient évaluer la parenté des chimpanzés sur la base de la similarité faciale. Pour répondre aux contraintes méthodologiques précédentes, nous avons

Cet article a été publié en ligne le 7 novembre 2022.

Hella Péter  <https://orcid.org/0000-0002-3717-6072>

Marion Laporte  <https://orcid.org/0000-0002-8565-7663>

Nicholas E. Newton-Fisher  <https://orcid.org/0000-0002-7657-2641>

Liran Samuni  <https://orcid.org/0000-0001-7957-6050>

Adrian Soldati  <https://orcid.org/0000-0002-3618-5022>

Kirsty E. Graham  <https://orcid.org/0000-0002-7422-7676>

Klaus Zuberbühler  <https://orcid.org/0000-0001-8378-088X>

Catherine Hobaiter  <https://orcid.org/0000-0002-3893-0524>

Les auteurs n'ont aucun conflit d'intérêt connu à divulguer. Ils remercient le personnel du Budongo Conservation Field Station pour son aide tout au long de la recherche. Les auteurs remercient l'Uganda Wildlife Authority et le Conseil national ougandais pour la science et la technologie pour leur autorisation de mener des recherches en Ouganda. Ils remercient également la Royal Zoological Society Scotland pour le financement de base qu'elle fournit à la Budongo Conservation Field Station. Les auteurs remercient Roger Mundry pour avoir généreusement partagé sa fonction d'évaluation de la stabilité des modèles et des intervalles de confiance.

Hella Péter a été responsable de la conservation des données, de l'administration du projet, des logiciels et de la visualisation. Marion Laporte a joué un rôle de soutien pour les ressources et la rédaction - révision et édition. Nicholas E. Newton-Fisher a joué un rôle de soutien pour les ressources et la rédaction - révision et édition.

Vernon Reynolds a joué un rôle de soutien pour les ressources et la rédaction - révision et édition. Liran Samuni a joué un rôle de soutien pour l'analyse formelle, les ressources et la rédaction - révision et édition. Adrian Soldati a joué un rôle de soutien pour les ressources et la rédaction - révision et édition. Linda Vigilant a joué un rôle de soutien pour les ressources et la rédaction - révision et édition. Jakob Villioth a joué un rôle de soutien pour les ressources et la rédaction - révision et édition. Kirsty E. Graham a apporté son soutien à la méthodologie, aux ressources et à la rédaction - révision et édition. Klaus Zuberbühler a joué un rôle de soutien pour l'administration du projet, les ressources et la rédaction - révision et édition. Catherine Hobaiter a été responsable de la supervision et a joué un rôle de soutien pour l'administration du projet, les ressources et les logiciels. Hella Péter et Catherine Hobaiter ont contribué à la rédaction de ce document.

également à la conceptualisation, à l'analyse formelle, à l'investigation, à la méthodologie, à la rédaction - projet original, révision et édition.

 Les données sont disponibles à l'adresse suivante : <https://github.com/wild-minds/chimpfaces>

 Le matériel d'expérimentation est disponible à l'adresse suivante :

<https://gorilla.sc/openmaterials/110651>

La correspondance concernant cet article doit être adressée à Hella Péter, École d'anthropologie et de conservation, Université du Kent, Marlowe Building, Canterbury CT2 7NR, Royaume-Uni. Courriel : hep32@kent.ac.uk

a utilisé des images de chimpanzés de tous âges, ainsi que des demi-frères et demi-sœurs maternels et paternels. Nous avons constaté que la détection du statut de parent était supérieure au hasard dans toutes les catégories de parenté, avec une détection plus facile des paires père-enfant, des femelles et des chimpanzés plus âgés. L'ensemble de ces résultats confirme l'existence d'une confusion de paternité chez les bébés chimpanzés et fournit un mécanisme possible pour l'évitement de l'inceste et les alliances sociales basées sur la parenté chez les individus plus âgés.

Mots clés : sélection de la parenté, reconnaissance de la parenté, ressemblance faciale, chimpanzé

Matériel supplémentaire : <https://doi.org/10.1037/com0000327.supp>

La discrimination fondée sur la parenté consiste à traiter différemment les membres de la parenté (individus qui sont des parents biologiques), par opposition aux non-membres de la parenté, principalement en adoptant un comportement prosocial qui leur est bénéfique. Ce faisant, les individus de tous les taxons améliorent leur condition physique globale (Hamilton, 1963, 1964 ; écureuil terrestre de Belding [*Spermophilus beldingi*] : Sherman, 1981 ; corbeaux charognards [*Corvus corone corone*] : Baglione et al. 2003 ; lémuriens gris [*Microcebus murinus*] : Eberle & Kappeler, 2006). La discrimination de la parenté est grandement facilitée par la reconnaissance de la parenté, qui est facilitée par des indices comportementaux tels que l'association antérieure et les similitudes perceptives entre les phénotypes (Waldman et al., 1988 ; Tang-Martinez, 2001). L'appariement phénotypique nécessite une corrélation entre la similitude phénotypique et génotypique impliquant à la fois la signalisation de la parenté dans le phénotype et des mécanismes qui permettent la reconnaissance de la parenté par l'appariement de soi-même avec d'autres ou l'appariement de deux autres individus apparentés. L'appariement se produit chez diverses espèces, y compris les humains, et dans différents domaines sensoriels, par exemple visuel (Bressan & Zucchi, 2009 ; Charpentier et al., 2020 ; Parr & de Waal, 1999 ; Parr et al., 2010), olfactifs (Brown & Macdonald, 1985 ; Henkel & Setchell, 2018 ; Krause & Caspers, 2012 ; Mehlis et al., 2008) et sonores (Akçay et al., 2013 ; Rendall et al., 1996).

Reconnaissance de la parenté chez les primates

Chez les espèces où la fécondation est interne et où les femelles s'accouplent avec plusieurs mâles au cours d'un cycle ovulatoire, y compris chez l'homme, la paternité est incertaine. L'ovulation cachée et la promiscuité des accouplements dans de nombreuses espèces signifient que les primates mâles n'ont aucune connaissance ni aucun contrôle sur la conception (Bellis & Baker, 1990). Bien que les sociétés humaines varient considérablement au sein d'une même culture et d'une culture à l'autre en ce qui concerne l'occurrence de la non-monogamie, celle-ci reste très répandue (Broude & Greene, 1976). Dans les sociétés occidentales, le taux de non-paternité est estimé entre 1 % et 10 % (Anderson, 2006 ; Wolf et al., 2012) et dans d'autres, comme les pasteurs Himba, la non-paternité peut atteindre 48 % (Scelza et al., 2020). La progéniture des primates, en particulier chez les humains et les autres grands singes, nécessite un investissement important de la part des adultes qui s'en occupent (indépendamment de la parenté génétique), en particulier pendant les premières années de vulnérabilité de la petite enfance (humains : Crittenden & Marlowe, 2008 ; Kramer, 2011 ; Li et al., 2013 ; orangs-outans [*Pongo sp.*] : van Noordwijk et al., 2018 ; chimpanzés [*Pan troglodytes*] : Emery Thompson, 2013 ; tamarins à tête de coton [*Saguinus oedipus oedipus*] : Price, 1992). Il a été avancé que les mécanismes de reconnaissance de la parenté paternelle devraient être sélectionnés lorsque les soins paternels sont présents (par exemple, chez les humains : DeBruine et al., 2008), car le coût de sélection biologique d'une erreur est important : soit élever un nourrisson non apparenté et "gaspiller" des ressources précieuses, soit refuser des soins précieux à un nourrisson avec lequel ils sont apparentés. De même, chez les nourrissons, les mécanismes de signalisation phénotypique qui favorisent la probabilité de soins paternels (lorsqu'ils sont présents) et/ou qui diminuent la probabilité de soins paternels (lorsqu'ils sont présents) ont un effet positif sur la qualité des soins.

Le potentiel de nuisance devrait être sélectionné. Que les soins paternels soient présents ou non, il peut également y avoir un avantage sélectif à la ressemblance am-biguë des nourrissons (par exemple, l'hypothèse de la ressemblance faciale ambiguë : Brédart & French, 1999 ; Oda et al., 2002), car le coût d'être considéré comme non apparenté à son père peut être considérable, allant de la maltraitance et de la négligence à l'infanticide (présence de soins paternels) : Daly & Wilson, 1996 ; DeBruine et al., 2008 ; soins paternels absents - chimpanzés : Lowe et al., 2019 ; gorilles de montagne [*Gorilla beringei beringei*] : Robbins et al., 2013 ; langurs de Hanuman [*Presbytis entellus*] : Hrdy, 1974).

L'appariement des phénotypes faciaux fournit une option pour la reconnaissance de la parenté à travers les types de relations et à différents stades de l'histoire de vie et a été suggéré comme un mécanisme possible pour la reconnaissance de la paternité par les pères sur la base de la signalisation phénotypique de la paternité chez la progéniture (Pagel, 1997). Pour que l'appariement des phénotypes faciaux soit présumé, deux caractéristiques sont nécessaires : la parenté doit être signalée phénotypiquement dans les caractéristiques faciales, et il doit y avoir un mécanisme présent qui a un impact sur les réponses comportementales sur la base de ces signaux de parenté. Le terme "reconnaissance" peut être trompeur - un impact sur la condition physique individuelle ne nécessite pas que l'individu soit conscient de sa relation, mais seulement que son comportement soit modifié par sa réponse aux signaux phénotypiques de la parenté. De même, il ne dépend pas nécessairement de la connaissance de nos propres traits faciaux. Il a été démontré que l'appariement phénotypique autoréférent (ou "effet bras-pit" : Dawkins, 1982) utilise des indices visuels, par exemple l'appariement des couleurs chez le vacher à tête brune (*Molothrus ater* ; Hauber et al., 2000). De même, une série d'espèces, dont les humains, les chimpanzés (Amsterdam, 1972), les éléphants d'Asie (*Elephas maximus* ; Plotnik et al., 2006), les grands dauphins (*Tursiops truncatus* ; Reiss & Marino, 2001) et les corbeaux domestiques indiens (*Corvus splendens* ; Buniyaadi et al., 2020), semblent capables de reconnaître leur propre image dans un miroir (Gallup, 1970 ; Kitchen et al., 1996). Mais la connaissance de leurs traits faciaux chez les individus sauvages est probablement limitée (comme cela a pu être le cas pour les humains avant l'utilisation généralisée des miroirs). La reconnaissance de la parenté utilise aussi couramment l'appariement basé sur d'autres individus apparentés en utilisant des modèles de référence de la parenté (par exemple, les souris domestiques [*Mus musculus domesticus*] : Penn & Potts, 1998 ; babouins [*Papio cynocephalus*] : Alberts, 1999). Ainsi, les changements de comportement en réponse à des indices faciaux de parenté paternelle (progéniture du père ou frères et sœurs paternels) pourraient inclure des modèles de parenté, par exemple lorsque la progéniture du père ressemble à la parenté maternelle connue du père (sa mère et ses frères et sœurs, la grand-mère paternelle de l'enfant, ses oncles et ses tantes).

Les primates, y compris les humains, à l'instar d'autres espèces sociales, bénéficient de la capacité de reconnaître d'autres individus à l'intérieur et à l'extérieur de leurs groupes sociaux et semblent identifier les individus de manière fiable à partir de leurs traits faciaux (revue : Pascalis et al., 1999 ; chimpanzés : Parr et al., 1998 ; macaques à longue queue [*Macaca fascicularis*] :

Dasser, 1987 ; macaques japonais [*Macaca fuscata*] : Tomonaga, 1994 ; macaques rhésus [*Macaca mulatta*], Parr et al., 1999 ; Pascalis & Bachevalier, 1998 ; capucins bruns [*Cebus apella*], Dufour et al., 2006). La capacité à reconnaître les liens de parenté entre les individus à l'aide des caractéristiques faciales a été démontrée chez certains primates (*Mandrillus sphinx* : Charpentier et al., 2020), mais les preuves de sa présence chez les grands singes, y compris les humains, restent mitigées. Les premières études chez l'homme suggèrent que les enfants ressemblent à leur père, mais pas à leur mère (Christenfeld & Hill, 1995) et que ce biais dépend de l'âge et du sexe, les enfants de sexe masculin ressemblant particulièrement à leur père vers l'âge de 2 à 3 ans (Alvergne et al., 2007). Un biais similaire pour les traits faciaux masculins a été suggéré chez les primates (Cellerino et al., 2004 ; Parr et al., 2010). Cependant, des études ultérieures n'ont pas pu reproduire les résultats d'une plus grande ressemblance faciale avec les pères (Brédart & French, 1999 ; Oda et al., 2002). L'image de l'espèce humaine est particulièrement compliquée par la variation des comportements socioculturels. Par exemple, indépendamment de toute ressemblance physique réelle, les mères occidentales et les parents maternels ont décrit les bébés comme ressemblant davantage à leur père qu'à leur mère, alors que des juges indépendants étaient plus susceptibles de détecter avec précision les relations maternelles (McLain et al., 2000).

Reconnaissance de la parenté chez les chimpanzés

La paternité n'est jamais totalement certaine chez les grands singes - l'accouplement extra-groupe a été documenté chez des espèces monogames (gibbons à main blanche [*Hylobates lar*] : Barelli et al., 2013), ainsi que chez des unités à un seul mâle (gorilles de montagne [*Gorilla beringei beringei*] : Nsubuga et al., 2008), mais elle est particulièrement incertaine chez ceux qui ont un système d'accouplement promiscuous, comme les bonobos (*Pan paniscus* : Ishizuka et al., 2018) et les chimpanzés (*Pan troglodytes*). Bien que les femelles chimpanzés signalent leur disponibilité sexuelle par de grandes tumescences génitales bien visibles, celles-ci ne fournissent pas de signaux visuels précis de l'ovulation. La tumescence maximale dure environ 10 jours, et bien qu'il y ait de légères augmentations et d'autres indices, comme l'olfaction, qui peuvent affiner l'information sur la période fertile, ces signaux ne soutiennent pas l'hypothèse qu'ils sont des indicateurs fiables (Deschner et al., 2003). Lorsqu'elles sont sexuellement réceptives, les femelles chimpanzés s'accouplent généralement avec plusieurs mâles, de sorte que les pères candidats ne peuvent pas être sûrs de la paternité (Newton-Fisher, 2014). Les relations sociales avec les proches et les non-parents sont importantes pour la condition physique des chimpanzés (Langergraber et al., 2007 ; Samuni et al., 2018 ; Watts, 2006). Les chimpanzés mâles sont philopatriques et hiérarchiques, et le soutien social entre les mâles est une stratégie clé pour augmenter la position et la permanence dans la hiérarchie sociale (Nishida, 1983 ; Mitani et al., 2002 ; Pusey, 1990 ; Sandel et al., 2020), ce qui est ensuite associé à une meilleure condition physique individuelle (Newton-Fisher et al., 2010 ; Boesch et al., 2006 ; Wroblewski et al., 2009). Les femelles chimpanzés émigrent généralement à l'adolescence, et la compétition avec les femelles résidentes représente un coût important pour les nouveaux immigrants (pouvant aller jusqu'à l'infanticide, Kahlenberg et al., 2008 ; Townsend et al., 2007), qui doivent rapidement développer un nouveau réseau de soutien. Comme les chimpanzés connaissent des taux d'infanticide relativement élevés, même au sein de groupes sociaux stables (Bronikowski et al., 2016 ; Lowe et al., 2019, 2020 ; Townsend et al., 2007 ; Wilson et al., 2014), l'annonce de la paternité de manière moins ambiguë pourrait avoir un coût substantiel, pour un bénéfice apparent faible. Cela pourrait réduire le risque d'infanticide de la part du père, mais pourrait augmenter le risque de la part de multiples autres personnes.

Les mâles, qui subiraient peu de coûts et bénéficieraient de l'entrée en œstrus de la mère après l'infanticide. Ainsi, l'hypothèse de l'évitement de l'infanticide chez les chimpanzés prédit des indices de paternité ambigus (Lowe et al., 2020). En effet, contrairement aux humains, il y a relativement peu de preuves d'un investissement paternel actif (Lehmann et al., 2006). Certains éléments indiquent que les pères passent plus de temps à jouer et à se toiletter avec leur progéniture et qu'ils s'associent fréquemment avec les mères allaitantes de leur progéniture (Lehmann et al., 2006 ; Murray et al., 2016 ; Sandel et al., 2020) ; cependant, on ne sait pas exactement dans quelle mesure les opportunités de se reproduire avec la mère et l'association ultérieure avec la progéniture sont médiatisées par la relation du père avec la mère (plutôt que par l'investissement paternel plus direct). Par exemple, la tendance des chimpanzés mâles à s'occuper des chimpanzés orphelins est influencée par la force de leur relation antérieure avec la mère (Samuni et al., 2019). En revanche, comme les chimpanzés femelles semblent moins susceptibles de commettre des infanticides au sein du groupe, les relations maternelles publicitaires peuvent entraîner moins de coûts et, à l'âge adulte, les relations avec les frères et sœurs maternels et paternels peuvent offrir un mécanisme de soutien efficace de la parenté (Sandel et al., 2020 ; hypothèse du soutien de la parenté à l'âge adulte).

Comme les chimpanzés ont une période de développement prolongée, avec des intervalles entre les naissances généralement autour de 5 ans (Emery Thompson et al., 2012) et une indépendance de la mère généralement autour de 10 ans (Goodall, 1986 ; Nishida et al., 2003), les relations entre la mère et la progéniture sont claires, tout comme celles entre les frères et sœurs maternels adjacents. Les frères et sœurs maternels plus âgés fréquentent encore souvent leur mère et leurs frères et sœurs plus jeunes s'ils restent dans leur communauté natale (Reddy & Sandel, 2020). Cependant, les frères et sœurs maternels non adjacents, en particulier les plus jeunes dont la sœur maternelle plus âgée est déjà indépendante, et les frères et sœurs paternels ne passent pas beaucoup de temps ensemble, de sorte que l'association fournit des indices limités de la parenté pour ces personnes.

Les chimpanzés sont capables de reconnaître d'autres individus par leur visage (Parr & de Waal, 1999) et, lors de balayages visuels rapides d'images de congénères, ils montrent une préférence pour regarder les visages plutôt que les arrière-plans ou les corps, comme les humains effectuant la même tâche (Kano & Tomonaga, 2010). Bien que la pression exercée pour détecter ou dissimuler des types de relations spécifiques puisse varier entre les chimpanzés et les humains, les chimpanzés peuvent bénéficier de la capacité à signaler la parenté par la correspondance phénotypique. Des individus captifs et entraînés ont été capables de faire correspondre des images de paires mère-fils non familières (Parr & de Waal, 1999) et tous les types d'images de parents et de descendants avec un taux supérieur au hasard (Parr et al., 2010). Les performances élevées sur les paires mère-fils et père-fille en particulier suggèrent que la discrimination visuelle de la parenté peut fournir un mécanisme pour éviter la consanguinité (hypothèse de l'évitement de l'inceste ; Parr et al., 2010). Cependant, étant donné que seuls des chimpanzés matures (adultes et subadultes) ont été utilisés et que seules les relations entre parents et descendants ont été testées, les hypothèses qui ont pu être explorées ont été limitées. Par exemple, si la discrimination visuelle de la parenté a un impact sur la survie des bébés, comme cela a été avancé chez les humains (Christenfeld & Hill, 1995), elle devrait être détectable sur les visages des bébés. De même, l'évitement de la consanguinité devrait également sélectionner la détection de la parenté entre frères et sœurs matures, en particulier les frères et sœurs paternels qui disposent d'un nombre limité d'indices provenant d'associations antérieures. Tester ces mécanismes chez les chimpanzés nous permet d'étudier plus directement si les chimpanzés peuvent discriminer ces indices (par exemple, comme dans Parr & de Waal, 1999). Cependant, à ce jour, ces hypothèses n'ont pas été testées à l'aide de stimuli provenant d'une population de singes sauvages.

L'utilisation de stimuli provenant de visages de chimpanzés sauvages constitue une étape importante. La diversité génétique est probablement plus élevée dans les populations captives (même artificiellement), et les mécanismes qui sous-tendent la sélection sexuelle et naturelle sont perturbés par l'élevage contrôlé et les soins de santé contrôlés, de sorte que des phénotypes particuliers peuvent proliférer - ou s'éteindre - d'une manière qui diffère de leur expression dans les populations sauvages. En revanche, l'utilisation de chimpanzés n'est possible qu'en captivité, où le petit nombre de sujets disponibles et la nécessité d'une formation intensive restent une limitation. Une alternative consiste à utiliser des participants humains. Outre le fait que les chimpanzés sont, avec les bonobos, nos plus proches parents génétiques, nous sommes aussi les leurs, et il a été démontré que les humains sont des juges fiables des marqueurs visuels faciaux de la parenté avec les chimpanzés (Alvergne et al., 2009b ; Vokey et al., 2004). Dans la première étude, des sujets humains ont pu identifier correctement des paires mère-enfant de chimpanzés (Vokey et al., 2004), et dans la seconde, des sujets humains ont pu identifier de manière fiable des paires mère-enfant de chimpanzés, de gorilles et de mandrills (mais pas de babouins chacma ; Alvergne et al., 2009b). L'ensemble de ces résultats suggère que les humains sont extrêmement efficaces pour détecter les liens de parenté dans les visages de primates, en particulier dans ceux des autres grands singes, et qu'un entraînement spécifique à l'espèce n'est pas nécessaire pour y parvenir. Une explication possible est que la grande similarité des traits faciaux entre les espèces de grands singes permet au mécanisme humain de fonctionner dans un groupe plus large d'espèces étroitement apparentées (Alvergne et al., 2009b) - ce qui pose la question intéressante de savoir si les chimpanzés (qui semblent également capables de détecter la parenté à travers les traits faciaux ; Parr & de Waal, 1999) seraient capables de détecter les relations de parenté chez l'homme. Cependant, il est également possible que les humains et les autres grands singes possèdent des mécanismes distincts spécifiques à l'espèce pour la reconnaissance faciale des liens de parenté. Indépendamment de la question de savoir si les humains ont des mécanismes de reconnaissance de la parenté différents de ceux des chimpanzés, la capacité des humains à détecter ces relations apporterait un soutien à la signalisation phénotypique de la parenté dans les visages des chimpanzés.

L'étude actuelle

Ici, nous testons les relations entre cinq groupes d'âge, du nourrisson à l'adulte, et quatre types de parenté : les pères et leur progéniture, les mères et leur progéniture, les demi-frères et demi-sœurs paternels et les demi-frères et demi-sœurs maternels. Nous émettons l'hypothèse que les humains seront capables de détecter des signaux phénotypiques de parenté chez les chimpanzés sur la base de la ressemblance faciale, conformément aux résultats précédents, mais que la force des signaux disponibles et, par conséquent, le succès des participants dans la détection de la parenté, varieront en fonction du type de relation, du sexe et de l'âge de l'individu. Nous prévoyons que, bien que la signalisation faciale de la parenté chez les chimpanzés soit

Dans le cas présent, il ne fournira que des signaux faibles (hypothèse de la ressemblance faciale ambiguë ; hypothèse de l'évitement de l'infanticide), ce qui se traduira par un succès plus grand que la chance, mais pas élevé, dans la détection des paires de parents. Nous prédisons qu'il y aura un signal facial plus fort (et donc un plus grand succès dans la détection) des relations parent-fille (hypothèse de l'évitement de l'inceste). Sur la base de la philopatrie masculine et des indices d'association de parenté dont disposent les parents maternels, nous prédisons que les signaux faciaux des relations entre père et progéniture et entre frères et sœurs paternels seront plus forts que ceux des relations entre mère et progéniture ou entre frères et sœurs maternels (hypothèse de l'évitement de l'inceste ; hypothèse du soutien de la parenté à l'âge adulte). Nous prédisons que les signaux faciaux de parenté augmenteront avec l'âge (hypothèse de la ressemblance faciale ambiguë ; hypothèse de l'évitement de l'infanticide ; hypothèse de l'évitement de l'inceste ; hypothèse du soutien de la parenté à l'âge adulte). Les résultats actuels sur les effets du sexe dans le comportement des chimpanzés rendent difficile la prédiction de l'impact du sexe. Les preuves de la spécificité faciale des mâles chez plusieurs primates, associées à la philopatrie masculine, à l'impact des relations sociales masculines sur la condition physique à l'âge adulte (Langergraber et al., 2007) et à l'absence d'indices d'association disponibles pour la parenté maternelle, prédisent une sélection pour des signaux faciaux de parenté plus forts chez les chimpanzés mâles (hypothèse de la spécificité faciale des mâles). En revanche, le biais apparent en faveur de l'infanticide des bébés mâles (Lowe et al., 2020 ; Takahata, 1985 ; Wilson et al., 2014), associé à l'hypothèse de l'évitement de l'infanticide, prédit des signaux de parenté plus faibles dans les visages des chimpanzés mâles (Tableau 1).

Méthode

Matériau

Nous avons mené une expérience de science citoyenne en ligne via la plateforme web Gorilla.sc, où nous avons demandé aux participants de faire correspondre des images de chimpanzés apparentés sur la base d'une similarité faciale. Les stimuli consistaient en 180 photographies en couleur de chimpanzés sauvages d'Afrique de l'Est (*Pan troglodytes schweinfurthii*), vivant dans la réserve forestière de Budongo, en Ouganda. Les images ont été prises entre 1995 et 2018. Tous les goudrons, les réponses et la plupart des fleurets étaient des individus de la communauté Sonso, qui ont été habitués à l'observation humaine au cours des années 1990 (Newton-Fisher, 1997 ; Reynolds, 2005), et pour lesquels des enregistrements détaillés de la parenté sont disponibles. Des images d'individus de la communauté voisine de Waibira, où l'habitation a commencé en 2011 (Samuni et al., 2014), ont parfois été incluses en tant que foils.

L'âge (en années) a été inclus comme prédicteur dans les analyses statistiques. Comme nous ne disposions pas d'un nombre suffisant d'individus pour faire correspondre toutes les options de réponse possibles à l'âge en années, nous avons fait correspondre la cible ou la réponse à l'âge en années.

Tableau 1

Résumé des prédictions des cinq hypothèses pour la signalisation des kin faciales

Prédictions	Hypothèses				
	Ressemblance ambiguë	Évitement de l'infanticide	Inceste évitement	Soutien de la famille à l'âge adulte	Caractère distinctif de l'homme
Signalisation faciale de la parenté	Oui, mais faible	Oui, mais faible	Oui	Oui	Oui
Les parents et les descendants sont plus faciles à détecter	-	-	Oui	-	-
Les relations paternelles sont plus faciles à détecter	-	-	Oui	Oui	-
Les cibles plus anciennes sont plus faciles à détecter	Oui	Oui	Oui	Oui	-
Les cibles masculines plus faciles à détecter	-	Non	-	-	Oui

Note : Le signe "-" indique qu'aucune prédiction spécifique n'est faite. La mention "Non" indique qu'aucune prédiction spécifique n'est faite.

les individus au sein des catégories d'âge. Les chimpanzés ont été classés dans l'une des catégories d'âge suivantes définies par Reynolds (2005) : les individus de **moins de 5 ans** sont classés comme bébés, ceux de 5 à 9 ans comme juvéniles, les mâles de 10 à 15 ans comme subadultes, les femelles de 10 à 14 ans comme subadultes, et les mâles **de 15 ans** et les femelles **de 14 ans** comme adultes. Nous avons également divisé la catégorie d'âge des nourrissons en nourrisson 1 (2 ans) et nourrisson 2 (2 à 5 ans), car la plupart des victimes d'infanticide ont moins de 2 ans (Kirchhoff et al., 2018 ; Lowe et al., 2020). La catégorie d'âge et les liens maternels ont été attribués sur la base de données démographiques à long terme. L'identité des pères a été déterminée par analyse ADN des échantillons fécaux, avec une évaluation de la paternité basée sur la probabilité (Langergraber et al., 2014).

Conformément à Alvergne et al. (2009b), les images ont été laissées en couleur, recadrées de près et présentées sur un fond blanc afin d'éliminer tout biais possible dû à l'arrière-plan (des recherches antérieures avaient indiqué que cela pouvait influencer les performances en matière de reconnaissance visuelle de la parenté ; Vokey et al., 2004). Les images comprenaient des oreilles et des poils du visage, car elles représentent des caractéristiques faciales héréditaires. La luminosité et/ou le contraste de certaines images ont été ajustés pour améliorer la qualité. Les ajustements ont été effectués par Hella Péter sans qu'elle ait connaissance des paires cibles-réponses finales, afin de minimiser l'introduction possible d'indices ambiants. Nous avons traité toutes les photographies à l'aide de l'éditeur en ligne Pixlr.

Des images dans lesquelles les chimpanzés faisaient directement face à l'appareil photo avec une expression faciale neutre ont été sélectionnées dans la mesure du possible ; cependant, comme il s'agissait de chimpanzés sauvages vivant dans une forêt tropicale naturelle, la qualité des stimuli était variable. Certaines images présentaient le visage sous un angle de 45°, d'autres montraient des individus avec la bouche ouverte, et certaines photographies plus anciennes (nécessaires pour inclure des paires parent-fils à travers les âges) étaient d'une netteté ou d'une résolution plus faible. La qualité de toutes les photographies a été codée selon trois critères : l'angle (direct, indirect), la bouche (ouverte, fermée) et la clarté de l'image (nette, floue). La fiabilité interobservateurs du codage de ces variables a été assurée par Catherine Hobaiter, avec des niveaux d'accord modérés pour toutes les variables (κ de Cohen : $j = 0,67$ pour les images floues ; $j = 0,83$ pour les images en angle ; et $j = 0,63$ pour les images avec une bouche ouverte).

Choix des paires cible-réponse

Chaque ensemble se composait d'une image cible et de quatre images de réponse possibles : une réponse correcte et trois images fantômes. Nous avons inclus quatre conditions de type apparenté : paires mère-famille, paires père-famille, demi-frères et demi-sœurs maternels et demi-frères et demi-sœurs paternels. Chaque condition comportait 45 ensembles, répartis en trois groupes de 15 ensembles de questions - chaque ensemble de questions contenait 15 paires uniques cible-réponse d'individus. Nous avons exclu les frères et sœurs à part entière de l'ensemble des données. Les parents humains et leur progéniture ont généralement un lien de parenté (R) de 0,5 ; et les demi-frères et sœurs ont généralement un R de 0,25, dans lequel les mères et les pères ne sont pas apparentés. Cependant, étant donné que les communautés de chimpanzés dans la nature sont patrilinéaires, il existe une parenté entre les mâles dans une communauté de chimpanzés (Inoue et al., 2008) et que certaines femelles restent et se reproduisent au sein de leur communauté natale (Walker & Pusey, 2020), la parenté des paires dans ces catégories peut être légèrement plus élevée que ce que l'on observe généralement dans un ensemble de données humaines - par conséquent, les paires parents-enfants de chimpanzés sauvages de notre ensemble de données auront au moins un R de 0,5, et les paires de demi-frères et sœurs au moins un R de 0,25. Tous les films ont été sélectionnés de manière à avoir un R inférieur ou égal à 0,25 et à appartenir à la même classe d'âge ou à une classe d'âge adjacente à celle de l'image de la bonne réponse. Certains parents connus ayant un $R = 0,25$ ou moins (par exemple, des oncles, des grands-parents) ont été utilisés comme cobayes, mais uniquement dans les ensembles mère-famille et père-famille dans lesquels le R à détecter

était d'au moins 0,5. Les fleurets utilisés dans les conditions de demi-frères et demi-sœurs maternels et paternels avaient tous un $R = 0,25$. Nous n'avons pas été en mesure de faire correspondre la cible, la réponse et les miroirs sur le sexe dans les conditions de fratrie en raison du nombre limité de stimuli.

Pour les ensembles mère-fille et père-fille, l'image de la progéniture servait de cible, tandis que l'image du parent servait de réponse, conformément à la méthodologie des études précédentes sur les humains et les primates non humains (Alvergne et al., 2009a, 2009b ; Oda et al., 2002). Pour les ensembles de demi-frères et demi-sœurs, un demi-frère ou une demi-sœur a été désigné(e) au hasard comme cible, tandis que l'autre demi-frère ou demi-sœur a été désigné(e) comme réponse. La position de la cible parmi les feuilles était aléatoire. Bien que le nombre limité d'individus et d'images par individu ait rendu nécessaire la répétition des images de la feuille, de la cible et de la réponse tout au long de l'expérience, toutes les paires cibles-réponses possibles dans une condition donnée ont été incluses au moins une fois dans les trois versions de cette condition, mais n'ont pas été répétées dans les ensembles de questions. Bien que les images de film aient également été répétées dans les conditions, les participants n'ont reçu aucune information sur la série de questions à laquelle ils avaient répondu correctement pendant l'expérience et n'ont reçu qu'un score final sur 15 à la fin de l'expérience. Par conséquent, le risque que de "mauvaises" réponses connues aient un impact sur leurs réponses est minime. Les images de la cible et des réponses possibles étaient appariées sur l'angle du visage lorsque celui-ci s'écartait du regard droit.

Approbation éthique

Les participants ont reçu à l'avance tous les détails de l'étude et ont été invités à remplir un formulaire de consentement avant de commencer l'expérience. L'expérience a été laissée accessible aux jeunes participants, car nous pensons qu'elle convient à un public d'enfants et qu'elle pourrait constituer un outil éducatif et divertissant permettant aux enfants d'aborder en ligne un sujet lié à la science, à la technologie, à l'ingénierie et aux mathématiques. L'expérience a commencé par un écran demandant aux participants leur année de naissance, puis les redirigeant vers l'une des trois versions de l'expérience adaptées au groupe d'âge.

En raison de la nature en ligne de l'expérience, il n'a pas été possible de vérifier l'âge des participants ou d'obtenir un consentement parental supplémentaire. Le fait d'empêcher les participants d'un âge inférieur d'accéder à une expérience en ligne comporte le risque important que certains participants ne disent pas la vérité sur leur âge pour accéder à l'expérience. Nous pensons qu'il est plus approprié de concevoir ces expériences de manière à ce qu'elles conviennent à des participants de tous âges. Tous les aspects de l'étude, y compris l'accès aux enfants de moins de 16 ans, ont été approuvés par le comité d'éthique de l'école de psychologie et de neurologie de l'université de St Andrews (code d'approbation PS13177).

Les enfants de moins de 12 ans ont rempli le questionnaire comme un jeu éducatif. Aucune donnée n'a été enregistrée sur eux, car nous avons estimé qu'il n'était pas possible d'obtenir un consentement éclairé pour une recherche scientifique avec ce groupe d'âge en ligne. Les enfants plus âgés sont capables de donner leur consentement éclairé lorsqu'on leur présente des documents adaptés à leur âge (Hein et al., 2015). Les participants âgés de 12 à 15 ans ont reçu une fiche d'information et un formulaire de consentement adaptés à leur âge, aucune information démographique ne leur a été demandée et ils ont reçu un message de débriefing adapté à leur âge à la fin de l'expérience. Les personnes âgées de 16 ans ont reçu une fiche d'information et un formulaire de consentement pour adultes, ont été invitées à décrire leur groupe d'âge, leur sexe, leur expérience antérieure avec les primates et à indiquer si elles reprenaient l'expérience, puis ont reçu un message de débriefing adapté à leur âge à la fin de l'expérience.

un message de débriefing à la fin de l'expérience. Tous les participants, quel que soit leur âge, étaient libres de se retirer de l'expérience à tout moment. La procédure expérimentale complète, y compris les documents d'information, de consentement et de compte rendu pour tous les groupes, est publiée dans la section Open Materials de la plateforme Gorilla sous "Chimp_Fa-ces" (<https://gorilla.sc/openmaterials/110651>).

Procédure

Les participants étaient 5 315 humains recrutés volontairement en ligne par le biais de la plateforme web Gorilla.sc. L'année de naissance de tous les participants a été recueillie et ils ont été dirigés vers un formulaire de consentement adapté à leur âge. Les participants âgés de 16 ans ou plus ont rempli un questionnaire démographique supplémentaire. Le questionnaire demandait aux participants d'identifier leur sexe (femme, homme, autre, préfère ne pas divulguer), leur groupe d'âge (16-20, 21-30, 31-40, 41-50, 51-60, 60+), s'ils avaient une expérience antérieure avec les primates (non, oui [0-2 ans], oui [3-5 ans], oui [5+ ans]), et s'ils refaisaient le test. Les données démographiques n'ont pas été collectées pour les participants âgés de 12 à 15 ans. Les participants âgés de moins de 12 ans ont été autorisés à réaliser l'expérience en tant que jeu éducatif, mais leurs réponses n'ont pas été enregistrées.

Tous les participants ont été assignés au hasard à l'une des quatre conditions de relation, puis à l'une des trois versions possibles de cette condition. En raison d'une erreur de l'expérimentateur, les participants âgés de 12 à 15 ans ont tous été assignés à la même version de la condition mère-enfant. Chaque participant a reçu 15 essais ; cependant, les participants étaient libres d'interrompre leur participation à tout moment, et certains ($n = 2\,900$) n'ont pas terminé les 15 essais. L'ordre des essais a été randomisé pour chaque participant.

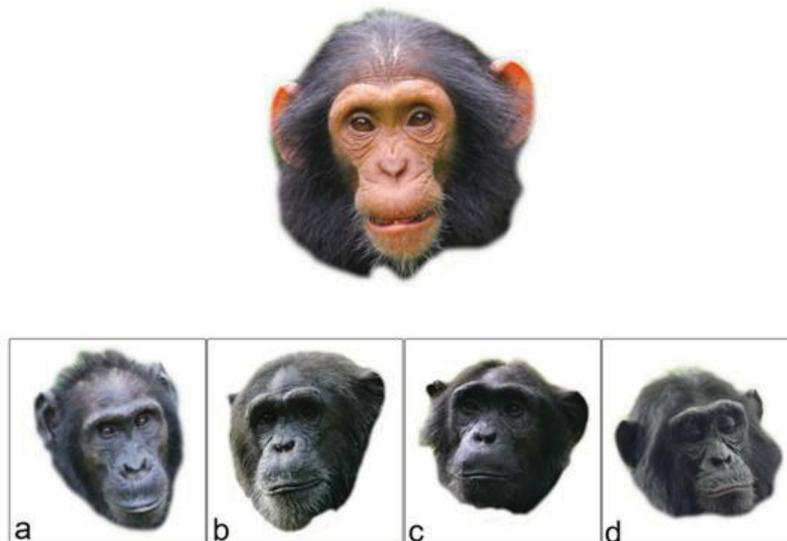
Nous avons suivi les études précédentes en fournissant de courtes instructions spécifiant le type de relation à détecter (Alvergne et al.),

2009a, 2009b ; Oda et al., 2002), en l'occurrence s'il s'agissait de détecter des paires de parents et de descendants ou des paires de frères et sœurs. Les participants ont été préparés à la tâche d'appariement, dans laquelle ils devaient choisir le chimpanzé apparenté au chimpanzé cible parmi un choix de quatre (figure 1). Nous leur avons demandé de prendre tout le temps nécessaire. À chaque essai, un point focal était affiché pendant 700 ms, avant que l'image de l'échantillon ne soit révélée en haut au centre de l'écran de l'ordinateur et que les quatre images de réponse possibles ne soient affichées en dessous. Les participants choisissaient leur réponse en cliquant sur l'image de leur choix. Après 15 essais, les participants ont accédé à l'écran final, qui comprenait à la fois un compte rendu et un score global.

Exclusions de données

La présence de robots et de participants qui "cliquent" dans les études en ligne est un problème reconnu (Godinho et al., 2020). Les réponses pour lesquelles le temps de réaction était inférieur à 2 s ont été exclues, car nous avons estimé qu'il s'agissait du temps minimum requis pour regarder toutes les images présentées et déplacer la souris pour sélectionner une option, sur la base du temps de réponse le plus rapide de deux auteurs déjà familiarisés avec le dispositif expérimental (Hella Péter et Catherine Hobaïter). Les réponses dont le temps de réaction était supérieur à 3 écarts-types par rapport à la moyenne ont également été exclues, car l'étude a été réalisée en ligne et nous n'avons pas pu contrôler les cas où les participants ont été distraits de la tâche pendant de longues périodes de temps. En excluant les réponses basées sur les limites de temps, nous risquons d'exclure de véritables participants particulièrement rapides ou lents ; cependant, cette méthode a permis d'éliminer moins de 0,01 % de notre échantillon, qui est resté suffisamment important pour une analyse rigoureuse ($n = 462$ exclus par la limite inférieure ; $n = 50$ exclus par la limite supérieure, sur un échantillon total $n = 70\,423$). En revanche, l'inclusion de données susceptibles d'avoir été générées par des robots ou des participants ayant cliqué risque d'introduire une erreur dans notre variable dépendante : l'humain.

Figure 1
Capture d'écran d'un exemple d'essai dans le cadre de la condition relative à la relation entre la mère et la progéniture



Remarque. L'image en haut au centre est la cible, tandis que les quatre images en dessous sont les réponses possibles. Les images a, c et d sont des films, alors que la réponse correcte pour l'essai est b. Voir l'article en ligne pour la version couleur de cette figure.

précision. Les données démographiques d'un participant adulte étaient manquantes. Ne sachant pas quelle était la cause de cette erreur et comment elle avait pu influencer les résultats, nous avons décidé d'exclure tous les essais de ce participant ($n = 15$).

Analyse des données

Les analyses statistiques ont été effectuées avec RStudio 1.2.5042 ; R version 4.0 (2020-04-24). Les données et le code sont disponibles dans un dépôt Github (<https://github.com/Wild-Minds/ChimpFaces>). Nous avons analysé $n = 69\,895$ réponses de $n = 5\,046$ participants. Nous avons utilisé un test G de qualité d'ajustement pour comparer le pourcentage global de réponses correctes à un niveau de chance de un sur quatre (25 %).

Nous avons ajusté deux modèles linéaires généralisés en utilisant une distribution d'erreur binomiale et une fonction de lien logarithmique, en suivant la procédure suggérée par Bolker et al. (2009) pour l'analyse des données binomiales. Le modèle 1 - caractéristiques de la qualité de l'image a évalué l'impact de la qualité de l'image des photographies de target et de réponse sur l'évaluation de la parenté. Le flou, l'angle et la bouche ouverte ont été inclus comme facteurs fixes, et la justesse de la réponse (oui/non) comme variable dépendante. Le modèle 2 - caractéristiques des participants a évalué l'impact des caractéristiques des participants sur la réussite du jugement de parenté. L'âge du participant (12-16, 16-20, 21-30, 31-40, 41-50, 51-60, 60+), le sexe du participant (femme, homme, autre, préfère ne pas divulguer), l'expérience (non, oui (0-2 ans), oui (3-5 ans), oui (5+ ans)), l'état d'achèvement (si le participant a terminé les 15 essais ou s'il a quitté l'expérience pendant qu'elle était en cours : live, complete), et redo (si le participant a indiqué qu'il avait déjà terminé l'expérience : oui, non) ont été considérés comme des facteurs fixes, et la justesse de la réponse (oui/non) comme la variable dépendante.

Facteurs du modèle 1 (caractéristiques de la qualité de l'image) et du modèle

Les variables du modèle 2 (caractéristiques des participants) ayant un impact sur la correction des participants ont été identifiées sur la base de leur signification et ont été retenues comme variables de contrôle dans le modèle 3 (caractéristiques des chimpanzés). Il s'agit du flou, de l'angle, de la bouche ouverte, de l'état d'achèvement et du sexe du participant (seul le niveau de sexe masculin avait un effet par rapport au niveau de référence, ici féminin), de sorte que les autres catégories de sexe (féminin, autre, préfère ne pas divulguer) ont été regroupées dans le modèle 3.

Pour analyser comment les proportions de réponses correctes variaient en fonction de la condition (mère-fille, père-fille, sœur maternelle, sœur paternelle), de l'âge de la cible (en années) et du sexe de la cible (mâle, femelle), nous les avons inclus comme effets fixes dans le modèle 3 - caractéristiques des chimpanzés, un modèle mixte linéaire généralisé logistique (Baayen, 2008) utilisant la fonction glmer du paquet R lme4 (version 1.1.23) et l'optimiseur "bobyqa". En outre, le modèle comportait le flou (oui, non), l'angle (oui, non), la bouche ouverte (oui, non), l'état d'achèvement (en direct, achevé) et le sexe du participant (homme ; tous les autres) comme facteurs de contrôle fixes, et l'identité du goudron ($N = 53$), l'identité de la réponse ($N = 56$) et le numéro de l'essai (1- 15) ont été inclus comme effets aléatoires. Les interactions entre les effets fixes et les pentes aléatoires n'ont pas été incluses en raison de matrices de combinaison incomplètes. Pour tester globalement les effets fixes des prédicteurs (condition, âge de la cible et sexe de la cible), nous avons comparé l'adéquation du modèle complet avec celle d'un modèle nul comprenant uniquement les effets fixes du contrôle (flou, angle, bouche ouverte et état d'achèvement) et les effets aléatoires de l'identité de la cible, de l'identité de la réponse et du numéro de l'essai en utilisant un test de rapport de vraisemblance (Forstmeier & Schielzeth, 2011 ; Dobson, 2002 ; en utilisant la fonction R d'analyse de la variance avec l'argument "test" réglé sur "Chisq"). Nous avons utilisé la fonction drop1 pour

Nous avons obtenu des valeurs p individuelles pour les effets fixes en supprimant systématiquement chaque effet fixe du modèle 1 à la fois et en comparant le modèle réduit au modèle complet (Barr, 2013). Nous avons utilisé la fonction multcomp pour exécuter des contrastes supplémentaires afin d'obtenir des valeurs p individuelles pour les niveaux distincts de la condition de l'effet fixe.

Pour exclure toute colinéarité, nous avons déterminé les facteurs d'inflation de la variance (Field, 2005) pour un modèle linéaire standard excluant les effets aléatoires à l'aide de la fonction car, qui a montré des facteurs d'inflation de la variance de 1,0 à 1,1 pour tous les effets fixes, suggérant qu'il n'y avait pas de problème de colinéarité. Nous avons déterminé les tailles d'effet marginales (effets fixes) et conditionnelles (effets fixes et aléatoires) à l'aide de la fonction r.squaredGLMM du progiciel MuMIn (version 1.43.17). Nous avons évalué la stabilité du modèle en comparant les estimations obtenues à partir du modèle basé sur toutes les données avec les estimations obtenues à partir du modèle composé uniquement du contrôle fixe et des effets aléatoires exclus un par un (Nieuwenhuis et al., 2011). Cela a révélé que le modèle était relativement stable, à l'exception de l'effet de l'effet fixe de l'angle, qui était supérieur à zéro. Les intervalles de confiance ont été dérivés à l'aide de la fonction bootMer du paquet lme4, en utilisant 1 000 bootstraps paramétriques et en effectuant un bootstrap sur le contrôle fixe et les effets aléatoires.

Résultats

Des participants humains peuvent-ils identifier des chimpanzés apparentés sur la base de leur ressemblance faciale ?

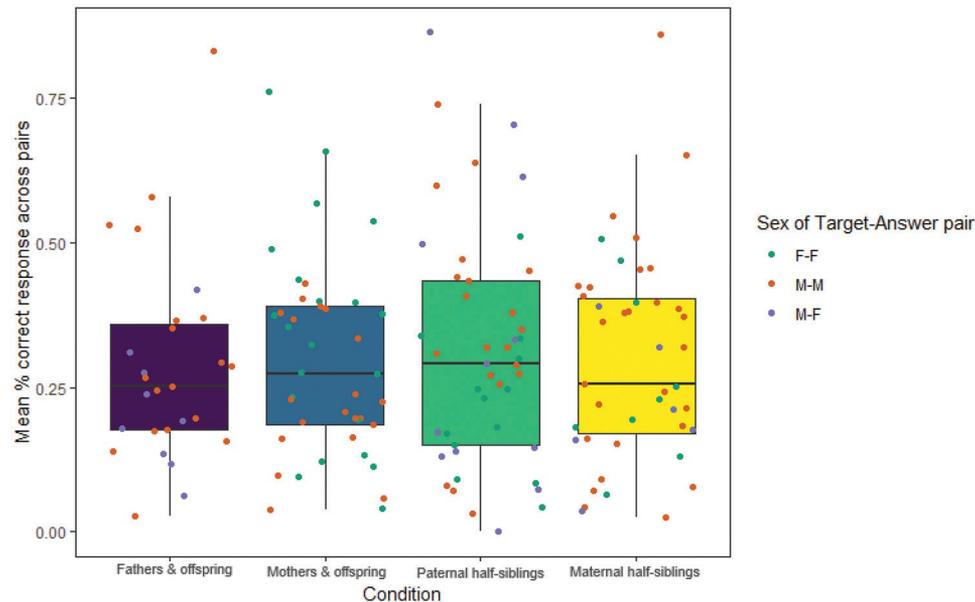
Sur les 69 895 réponses reçues, les participants ont correctement identifié 20 555, soit 29,41% des paires de chimpanzés apparentés. Les participants ont été capables d'identifier correctement des chimpanzés apparentés sur la base de leurs caractéristiques faciales ; cependant, la taille de cet effet semble faible (niveau de réussite aléatoire = 25 % ; réponses correctes $M = 29,41\%$ 645,6 % ; $n = 69\,895$, test G de qualité de l'ajustement : $G_{(1)} = 698,72$, $p < .001$). La proportion moyenne de réponses correctes varie considérablement au niveau des paires, certaines paires ayant 0,75 % de réponses correctes. Ce large éventail était présent dans toutes les catégories de parenté (pères et enfants : 2,67%-83,25% ; mères et enfants : 3,82%-76,18%) : 3,82%-76,18% ; demi-frères et sœurs paternels : 0%-86,42% ; demi-frères et sœurs maternels : 2,56%-86,01% ; figure 2).

Les caractéristiques de l'image et du participant influencent-elles la détection de la ressemblance ?

Sur les 69 895 réponses, 11 774 comportaient une image de réponse ou d'essai floue, 10 581 une image de réponse ou d'essai inclinée et 7 918 une image avec la bouche ouverte. Les essais dans lesquels les images de la cible ou de la réponse étaient floues étaient plus difficiles à évaluer ($n = 11\,774$ réponses, pourcentage moyen de réponses correctes sur l'ensemble des réponses = 26,99 % 644,39) que les essais avec des images non floues ($n = 58\,121$ réponses (tableau 1). Comme ils affectent l'évaluation de la parenté (modèle 1 - caractéristiques de la qualité de l'image, tableau 2), le flou, l'angle et la bouche ouverte ont été retenus comme facteurs de contrôle dans les tests ultérieurs de l'impact du type de parenté, de l'âge et du sexe dans le modèle 3.

Les réponses des participants qui n'ont pas effectué l'expérience complète ont été correctes beaucoup moins souvent ($n = 33\,289$ réponses, pourcentage moyen de réponses correctes sur l'ensemble des réponses = 28,72% 645,25) par rapport aux participants qui ont complété le questionnaire complet.

Figure 2
Pourcentage moyen de réponses correctes parmi les paires pour les quatre conditions de type de parenté



Remarque. Les quatre conditions de parenté sont les suivantes : pères et enfants, mères et enfants, demi-frères et demi-sœurs paternels et demi-frères et demi-sœurs maternels. Un point représente le pourcentage moyen de bonnes réponses pour une paire cible-réponse. La couleur du point représente le sexe de la paire cible-réponse. Le pourcentage moyen de réponses correctes pour chaque condition est représenté par une ligne horizontale continue à l'intérieur de la boîte correspondante, tandis que les SE sont représentés par des lignes verticales continues à chaque extrémité de la boîte. Voir l'article en ligne pour la version couleur de cette figure.

L'expérience ($n = 36\ 606$ réponses, pourcentage moyen de réponses correctes pour l'ensemble des réponses = 30,03 % \pm 45,84). De même, le sexe des participants a eu un impact limité, les hommes corrigeant légèrement moins souvent ($n = 27\ 099$ réponses, pourcentage moyen de réponses correctes pour l'ensemble des réponses = 28,95 % \pm 45,35) que les femmes ($n = 39\ 730$ réponses, pourcentage moyen de réponses correctes pour l'ensemble des réponses = 29,84 % \pm 45,76).

Aucun autre facteur lié au participant n'a influé sur la détection (modèle 2-participant caractéristiques, tableau 3). L'état d'achèvement et le sexe ont été retenus comme facteurs de contrôle dans les tests ultérieurs de l'impact du type de relation, de l'âge de la cible et du sexe de la cible dans le modèle 3.

La ressemblance est-elle influencée par le type de parenté, l'âge et le sexe du chimpanzé ?

Dans l'ensemble, les trois principales variables du test ont clairement influencé la précision de l'évaluation de la parenté avec le chimpanzé (modèle 3 - caractéristiques du chimpanzé : comparaison du modèle nul complet dans lequel le modèle nul inclut tous les prédicteurs à l'exception de la condition, de l'âge de la cible et du sexe de la cible : $v^2 = 410,19$, $df = 5$, $p < 0,0001$). La proportion de la variance expliquée par les effets fixes était $R^2 = 0,14$, et la proportion expliquée par les effets fixes et aléatoires était $R^2_{\text{conditionnel}} = 0,54$.

Plus précisément, nous avons constaté que les participants étaient moins précis

Les chercheurs ont été moins performants dans l'appariement des frères et sœurs, en particulier des frères et sœurs paternels, que dans celui des pères et de leur progéniture. Mais aussi, lorsque d'autres facteurs sont pris en compte, ils sont moins précis pour juger les mères et les enfants que les pères et les enfants (modèle 3, tableau 4).

En outre, nous avons constaté que les participants réussissaient mieux à faire correspondre la parenté avec l'âge de l'individu cible, et que le sexe de l'individu cible avait également un impact sur la réussite des participants, avec une réussite plus faible pour les cibles masculines (tableau 4). En ce qui concerne les prédicteurs de contrôle, nous avons constaté que le flou de l'image diminuait le succès (flou : $-22,6$.06, $z = -4,49$, $p < .0001$), tout comme l'angle du visage (angle : $-16,6$.59, $z = -2,76$, $p = .006$), et les participants qui ont abandonné en cours de route ont légèrement moins bien réussi (statut : $-0,07$.02, $z = -3,72$, $p < .0001$). Le sexe du participant a tendance à avoir un petit effet, les hommes réussissant à nouveau marginalement moins bien que les autres sexes ($-0,04$ \pm 0,02, $z = -1,88$, $p = 0,06$), tout comme la bouche ouverte ($0,17$ \pm 0,09, $z = 1,96$, $p = 0,05$).

Comme une première analyse de l'ensemble des données a montré un niveau élevé de qualité des données, la Commission a décidé d'utiliser les données de la base de données.

En raison de l'écart entre certains résultats, nous avons effectué une double analyse en utilisant l'échantillon complet avant les exclusions de données (qui ont supprimé moins de 0,001 % de l'échantillon) afin d'évaluer la solidité de nos résultats. Nous n'avons trouvé aucune différence dans les résultats entre l'analyse de l'échantillon restreint et celle de l'échantillon complet sans exclusions. Dans l'échantillon complet sans exclusions, sur les 70 408 réponses reçues, les participants ont correctement identifié 20 688, soit 29,38% \pm 645,6% des paires de chimpanzés apparentés. Une fois de plus, les trois principales variables du test ont clairement influencé la précision de l'évaluation de la parenté des chimpanzés (modèle 3b_pas d'exclusion-caractéristiques des chimpanzés : comparaison entre le modèle complet et le modèle nul dans lequel le modèle nul inclut tous les prédicteurs à l'exception de la condition, de l'âge de la cible et du sexe de la cible : $v^2 = 375,79$, $df = 5$, $p < .0001$; pour un résumé complet des résultats du modèle, voir le tableau S1 dans les documents complémentaires en ligne).

Tableau 2

Estimations des paramètres pour le modèle 1 - Caractéristiques de la qualité de l'image : Un modèle linéaire généralisé binomial pour l'exactitude de la réponse en fonction du flou, de l'angle et de la bouche ouverte

Corriger ~ Flou + Angle + Ouvrir				
Paramètres	Estimation	Valeur	SEz	p
Intercept	-0.84	0.01	a	a
Flou	-0.14	0.02	-6.05	.001***
Angle	0.07	0.02	-2.77	.006
Bouche ouverte	0.07	0.03	-2.56	.010

Note : Les niveaux de flou sont oui, non. Les niveaux de flou sont oui, non, les niveaux d'angle sont oui, non, et les niveaux d'ouverture de la bouche sont oui, non. La catégorie de référence pour les trois prédicteurs est "non".

^a Non indiqué en raison de sa valeur interprétative limitée.

*** statistiquement significatif à $p \# .001$.

Discussion

Les participants ont été capables de distinguer des chimpanzés apparentés sur la base de similitudes faciales, ce qui confirme que les informations relatives à la parenté sont encodées dans les visages des chimpanzés et que les humains sont capables de reconnaître des visages apparentés d'une espèce à l'autre. Dans des conditions idéales, où les difficultés visuelles telles que le flou de l'image et l'angle du visage ont été éliminées, la précision s'est généralement maintenue autour de 30 % (avec une chance de 25 %). Cependant, il y avait des variations importantes entre les paires d'individus, certaines paires atteignant des taux de détection très élevés de plus de 80 % de précision. En général, sur l'ensemble des

Tableau 3

Estimations des paramètres pour le modèle 2 - Caractéristiques des participants : Modèle linéaire généralisé binomial pour l'exactitude des réponses en fonction du sexe, de l'âge, de la répétition, de l'expérience et de l'état d'achèvement du participant.

Corriger ~ Sexe du participant + Page + Refaire + Expérience du participant + Statut				
Paramètres	Estimation	Valeur	SEz	p
Interception	-0.87	0.09	a	a
Les hommes Autres	-0.04	0.02	-2.25	.025*
Inconnu	-0.05	0.09	-0.51	.613
16-20	-0.09	0.07	-1.25	.210
21-30	0.01	0.10	0.15	.879
31-40	0.09	0.09	0.98	.326
41-50	0.02	0.09	0.27	.788
51-60	0.06	0.09	0.64	.524
60+	0.02	0.09	0.23	.816
Refaire	0.01	0.09	0.17	.900
Oui (0-2 ans)	-0.09	0.05	-1.57	.117
Oui (3-5 ans)	0.02	0.04	0.54	.588
Oui (5+ ans) Statut de vivant	0.06	0.08	0.70	.485
	0.10	0.06	1.66	.096
	-0.06	0.02	-3.65	<.001***

Note : Les niveaux de sexe des participants sont les suivants : femmes, hommes, autres et inconnus. Les niveaux de sexe des participants sont les suivants : femmes, hommes, autres et inconnu ; les niveaux d'âge des participants (en années) sont les suivants : 12-16, 16-20, 21-30, 31-40, 41-50, 51-60, 60+ ; les niveaux de reprise sont les suivants : oui et non ; les niveaux d'expérience des participants sont les suivants : non, oui (0-2 ans), oui (3-5 ans), oui (5+ ans) ; et les niveaux d'état d'achèvement sont les suivants : en direct et achevé. Le sexe de référence est une femme, l'âge de référence est de 12 à 16 ans, la répétition de référence est non, l'expérience de référence est non et l'état de référence est complet.

^a Non indiqué en raison de sa valeur interprétative limitée.

* statistiquement significatif à $p \# .05$. *** statistiquement significatif à $p \# .001$.

individus et paires de chimpanzés, la détection de la ressemblance faciale chez les chimpanzés était présente mais très variable et offrait typiquement une amélioration relativement faible, mais constante, par rapport au hasard chez les évaluateurs humains, ce qui confirme l'hypothèse d'une ressemblance faciale ambiguë.

Nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de l'âge du participant ou de son expérience antérieure avec les primates sur la précision, bien qu'une tendance ait indiqué que l'âge du participant était plus élevé que l'expérience.

Les participants ayant au moins 5 ans d'expérience peuvent avoir été Nous avons constaté que les chimpanzés mâles étaient moins facilement identifiables que les chimpanzés femelles (hypothèse de la distinction faciale des mâles), et que l'effet de l'âge était faible mais clair. Nous avons constaté que la parenté des chimpanzés mâles était moins facilement identifiable que celle des chimpanzés femelles (hypothèse de la spécificité faciale des mâles), et un effet faible mais clair de l'âge : la parenté est plus facilement identifiable lorsque l'âge de la cible augmente (hypothèses de l'évitement de l'infanticide, de l'évitement de l'inceste et du soutien de la parenté à l'âge adulte ; tableau 5). Des différences constantes ont également été observées dans la détection des différents types de liens de parenté : par rapport aux pères et à leur progéniture, les participants étaient moins susceptibles de détecter les relations entre frères et sœurs (en particulier les frères et sœurs paternels) et moins susceptibles de détecter les relations entre les mères et leur progéniture.

Nous ne trouvons aucune preuve d'un biais masculin dans le caractère distinctif du visage décrit dans d'autres espèces de primates (macaques rhésus : Parr et al., 2010 ; humains : Cellerino et al., 2004). Bien que nous semblions trouver un biais en faveur de la détection des pères et de leur progéniture, par rapport à d'autres types de relations, nous constatons que la détection de la parenté augmente avec l'âge, ce qui soutiendrait l'hypothèse selon laquelle la protection contre l'infanticide est assurée par la confusion de paternité, plutôt que par une publicité (Heistermann et al., 2001 ; Newton-Fisher, 2014 ; Lowe et al., 2019). Bien que nous n'ayons pas pu le tester directement, il est peu probable que cet effet de l'âge soit dû à la différence d'âge entre la cible et son parent dans les stimuli, car les différences d'âge entre les demi-frères et sœurs étaient plus petites et semblaient plus difficiles à détecter. Les études précédentes montrant le caractère distinctif du visage masculin l'ont fait en examinant des individus adultes. Comme nos données proviennent de

Tableau 4

Estimations des paramètres pour le modèle 3 - Caractéristiques des chimpanzés : Un modèle linéaire mixte généralisé binomial pour l'exactitude de la réponse en fonction de la condition, de l'âge de la cible et du sexe de la cible

Paramètre	Correct ~ Condition + Âge cible + Sexe cible CI					
	Estime	SE	LL	UL	valeur z	p
Intercept	0.73	0.28	0.15	1.34	a	a
Mothers and offspring	-0.67	0.23	-1.15	-0.15	-2.98	.003
Paternal siblings	-2.23	0.14	-2.54	-1.91	-15.82	<.001
Maternal siblings	-1.79	0.13	-2.07	-1.49	-13.52	<.001
Target age ^b	0.39	0.04	0.31	0.48	10.72	<.001
Target sex ^c	-0.56	0.26	-1.10	-0.04	-2.15	.031

Les niveaux de condition sont les pères et leur progéniture, les mères et leur progéniture, les frères et sœurs paternels et les frères et sœurs maternels ; l'âge cible est en années continues ; et les niveaux de sexe cible sont les femmes et les hommes. Nous indiquons les valeurs p pour les effets fixes âge cible et sexe cible à partir de la fonction drop1, et pour les niveaux individuels au sein de la condition à partir de la fonction multcomp. IC = intervalle de confiance ; LL = limite inférieure ; UL = limite supérieure.

^a Non indiqué en raison de sa valeur interprétative limitée. ^b z-transformé en une moyenne de 0 et un écart-type de 1. ^c Variable fictive codée avec une femme comme niveau de référence.

Ce document est protégé par les droits d'auteur de l'American Psychological Association ou de l'un de ses éditeurs associés. Cet article est destiné uniquement à l'usage personnel de l'utilisateur individuel et ne doit pas être diffusé à grande échelle.

Tableau 5
Résumé du soutien apporté aux cinq hypothèses concernant la signalisation de la kin faciale

Prédictions	Hypothèses				
	Ressemblance ambiguë	Éviter l'infanticide	Éviter l'inceste	Soutien de la famille à l'âge adulte	Caractère distinctif de l'homme
Signalisation faciale de la parenté	✓	✓	✓ mais faible	✓ mais faible	X
Parents - progéniture plus facile à détecter	-	-	?	-	-
Les relations paternelles sont plus faciles à détecter	-	-	✓	✓	-
Les cibles plus anciennes sont plus faciles à détecter	✓	✓	✓	✓	-
Les cibles masculines sont plus faciles à détecter	-	✓	-	-	X

Note. Les tirets indiquent qu'aucune prédiction spécifique n'a été faite, les points d'interrogation indiquent que les prédictions ne sont pas clairement étayées, et les coches et les croix indiquent les prédictions qui ont été étayées (✓) ou non (X) par les résultats.

Chez les chimpanzés sauvages, où les femelles migrent à l'adolescence, il ne nous a pas été possible d'explorer pleinement l'interaction entre le sexe et l'âge, et il se peut que la spécificité faciale masculine s'exprime différemment tout au long de la vie.

Le taux de réussite plus faible pour les relations entre demi-frères et demi-sœurs que pour les relations entre parents et descendants peut être dû à des niveaux de parenté plus faibles chez ces individus ($R = 0,5$ pour les parents et descendants, $R = 0,25$ pour les demi-frères et demi-sœurs). Cependant, la variation du degré de parenté ne peut pas expliquer la différence dans le succès de l'appariement des paires père-fils et mère-fils. Compte tenu de la philopatrie des chimpanzés, il est possible que les fleurets mâles soient légèrement plus étroitement liés à la progéniture dans le cas de la progéniture du père que les fleurets femelles dans le cas de la progéniture de la mère ; cependant, cela aurait dû rendre la détection des liens de parenté entre le père et la progéniture plus difficile que celle des liens de parenté entre la mère et la progéniture. De même, la parenté entre les mâles chimpanzés d'une même communauté pourrait conduire à une parenté légèrement plus élevée entre demi-frères et demi-sœurs maternels, par opposition aux demi-frères et demi-sœurs paternels. Mais, une fois de plus, nos données suggèrent qu'entre ces groupes, la détection des frères et sœurs maternels était légèrement plus difficile. La combinaison de la détection des relations père-fille et de la détection plus facile des cibles féminines dans toutes les conditions est cohérente avec les études précédentes sur les populations captives dans lesquelles les relations père-fille étaient particulièrement détectables (Parr et al., 2010), mais une étude plus approfondie des interactions possibles entre le type de relation et le sexe de l'individu est nécessaire.

Dans l'ensemble, nos données soutiennent l'hypothèse de la ressemblance faciale ambiguë décrite chez les humains (Brédart & French, 1999 ; Oda et al., 2002), dans laquelle la progéniture ressemble à son père, mais pas trop. Chez les chimpanzés, compte tenu des soins paternels limités (Lehmann et al., 2006 ; Murray et al., 2016 ; Sandel et al., 2020), le fait de signaler la paternité est susceptible d'augmenter le risque lié à la présence de plusieurs mâles sans père, tout en offrant des avantages limités, voire inexistantes. Les taux d'exactitude des paires d'individus varient, mais même au sein de cette variation, l'exactitude dans la petite enfance est rarement supérieure à 50 % pour chaque individu, alors que dans les paires plus âgées, elle peut atteindre plus de 80 %, conformément aux prédictions des hypothèses d'évitement de l'infanticide, de soutien de la parenté à l'âge adulte et d'évitement de l'inceste.

La détection de la parenté entre les différents types de relations était, en moyenne, constamment mais seulement légèrement supérieure au hasard et variait entre les types de relations qui partageaient le même degré de parenté génétique (par exemple, pères et progéniture et mères et progéniture $R \sim 0,5$). Cette variation suggère que les indices faciaux peuvent fournir plus que de simples informations sur la proximité génétique générique et que, comme on l'a constaté chez les mandrills (Charpentier

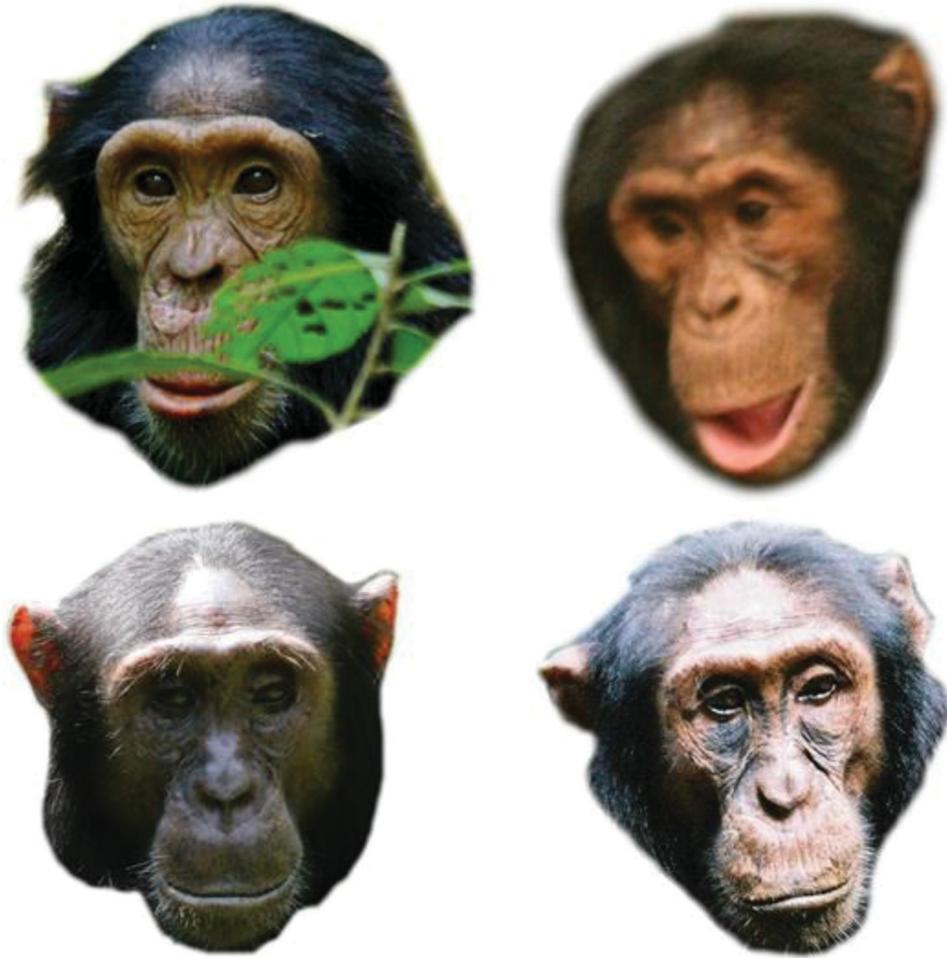
et al., 2020), différents types de parenté chez les chimpanzés peuvent avoir fait l'objet d'une sélection différente pour la reconnaissance de la parenté. Les liens de parenté ont été plus facilement détectés chez les pères et leur progéniture, mais moins facilement détectés dans les paires de frères et sœurs paternels. Ce schéma de résultats ne s'inscrit pas clairement dans une hypothèse unique : la détection accrue des relations père-fils soutient l'évitement de l'inceste en l'absence d'indices d'association (disponibles dans les relations mère-fils). Mais le même schéma devrait alors s'appliquer aux relations entre frères et sœurs paternels et maternels, alors que nos données suggèrent le contraire (que les relations entre frères et sœurs paternels peuvent être plus difficiles à détecter). Les femelles chimpanzés émigrent typiquement à l'adolescence (Goodall, 1986 ; Reynolds, 2005 ; Walker et al., 2018) ; cependant, certains individus restent dans leur communauté natale (Walker & Pusey, 2020), et les individus commencent généralement leur cycle de reproduction avant l'émigration (Nishida et al., 2003 ; Walker et al., 2018). Les pères et les frères représentent tous deux un risque potentiel d'inceste, mais ces relations n'ont pas été détectées de manière similaire, ce qui suggère que si les indicateurs visuels de parenté fonctionnent comme un indice supplémentaire pour éviter l'inceste (lorsqu'il y a des informations limitées provenant d'une association antérieure), cela n'est pas sélectionné de manière similaire pour tous les types de relations. Cependant, l'augmentation de la détection de la parenté chez les individus plus âgés peut servir à compenser le risque d'inceste. Un autre avantage sélectif de la détection de la parenté dans les paires de chimpanzés de même sexe et de sexe opposé est la formation de coalitions et de soutien à l'âge adulte. Compte tenu des différences d'âge, on peut soutenir que ces coalitions sont plus utiles dans les relations entre frères et sœurs, comme c'est le cas pour les frères maternels (Sandel et al., 2020) ; cependant, il a été démontré que le rang social de la mère covarie avec le rang de ses fils adultes chez les bonobos (Furuichi, 1997 ; Surbeck et al., 2011), et bien qu'ici le lien de parenté soit transparent pour les deux parties, la variation de la présence ou des avantages du soutien social entre les pères et leur progéniture chez les bonobos et l'un ou l'autre des parents et leur progéniture adulte chez les chimpanzés reste à étudier.

Il est intéressant de noter que, pour certaines paires - quel que soit le type de relation -, le taux d'emploi est plus élevé que le taux de chômage.

La détection pourrait être très fiable. L'importante variation interindividuelle dans la signalisation faciale de la parenté suggère une présomption limitée à l'échelle de la population ; au lieu de cela, la détection élevée dans des paires particulières peut être le résultat d'une différence interindividuelle dans l'expression des gènes. Par exemple, une pigmentation faciale inhabituelle était une caractéristique dans certains ensembles d'individus avec une détection élevée de la parenté (figure 3).

Par exemple, bien qu'il soit impossible d'avoir des chimpanzés sauvages qui tentent de détecter des relations de parenté dans une expérience, de grands ensembles de stimuli représentant des chimpanzés sauvages pourraient être utilisés pour détecter des relations de parenté.

Figure 3
Cible-Réponse Paire d'enfants et leur père présentant une pigmentation faciale inhabituelle



Note. L'individu en haut à gauche (BG) est une femelle juvénile plus âgée, l'individu en haut à droite (FD) est son père adulte ; l'individu en bas à gauche (KS) est un mâle subadulte, l'individu en bas à droite est son père adulte (BB) ; tous les quatre présentent une pigmentation faciale pâle inhabituellement cohérente. Les images de BG, BB et KS sont claires, bouche fermée et sans angle, tandis que l'image de FD est floue, bouche ouverte et en angle. Voir l' article en ligne pour la version couleur de cette figure.

pourrait être utilisé dans les études en captivité, lorsque ce type de dispositif expérimental est réalisable. En outre, dans les études humaines, même si la taille de l'échantillon s'en trouverait considérablement réduite, l'utilisation de conditions plus contrôlées dans les tests directs et, surtout, l'utilisation de modèles intra-sujets plus longs dans lesquels chaque participant évalue des individus de toutes les catégories de relations pourraient fournir des contrôles importants susceptibles de réduire la variation sub-stantielle que nous avons constatée dans nos résultats. Dans de futurs travaux, il pourrait être particulièrement intéressant d'explorer les indices de similarité faciale chez les bonobos (*Pan paniscus*), chez qui il n'existe à ce jour aucune description de comportement infanticide, ni même de meurtre conspécifique, ou chez les chimpanzés d'Afrique de l'Ouest (*P. t. verus*), chez qui les meurtres conspécifiques, y compris l'infanticide, semblent être très rares (Furuichi et al., 1998 ; Fowler & Hohmann, 2010 ; Wilson et al., 2014). Chez ces espèces, en l'absence de risques associés, les indices

de la parenté peuvent s'exprimer plus librement. En effet, les forts signaux des relations père-fille décrits dans les études précédentes sur les individus en captivité peuvent avoir été influencés par des effets de sous-espèces. Bien que les détails de la sous-espèce n'aient pas été rapportés, la population de Yerkes des chimpanzés testés est majoritairement composée de *P.t. verus* ou verus-hybrides (Ely et al., 2005). Il est également probable que les chimpanzés intègrent des indices supplémentaires pour évaluer leur lien de parenté avec d'autres individus et ainsi reconnaître leur progéniture ou leur parenté. Par exemple, les chimpanzés semblent également capables de reconnaître leurs congénères en fonction de leurs organes génitaux (de Waal & Pokorny, 2008 ; Kret & Tomonaga, 2016), de leurs vocalisations (Kojima et al., 2003 ; pant hoots : Mitani et al., 1996) et de leur odeur (Henkel & Setchell, 2018). L'étude du schéma des indices de signalisation de la parenté paternelle chez les espèces et sous-espèces de *Pan* et d'*Homo* nous permettrait de démêler les différentes possibilités d'identification de la parenté paternelle chez les *Pan* et les *Homo*.

les effets de la suppression due à l'infanticide ou de la promotion due aux soins paternels, au soutien à l'âge adulte ou à l'évitement de l'inceste sur la sélection des indices de parenté paternelle dans l'évolution récente des hominidés.

Nos résultats confirment que les traits du visage fournissent des indices de parenté

dans une population sauvage de chimpanzés d'Afrique de l'Est. Nous ne trouvons aucun soutien pour la distinction des mâles, et nos données soutiennent la présence d'une confusion de paternité, plutôt qu'une distinction, chez les jeunes chimpanzés. Nous trouvons des preuves que différents types de parenté chez les chimpanzés peuvent avoir été soumis à une sélection différente pour la reconnaissance de la parenté, mais étant donné le signal généralement faible et la grande variation interindividuelle, nous suggérons qu'il n'y a eu qu'une pression de sélection limitée sur l'expression des signaux de correspondance des phénotypes faciaux chez les chimpanzés sauvages.

Références

- Akçay, C., Swift, R. J., Reed, V. A., & Dickinson, J. L. (2013). Vocal kin recognition in kin neighborhoods of western bluebirds. *Behavioral Ecology*, 24(4), 898-905. <https://doi.org/10.1093/beheco/art018>
- Alberts, S. C. (1999). Paternal kin discrimination in wild baboons. *Proceedings. Biological Sciences*, 266(1427), 1501-1506. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0807>
- Alvergne, A., Faurie, C. et Raymond, M. (2007). Differential facial resemblance of young children to their parents : À qui les enfants ressemblent-ils le plus ? *Evolution and Human Behavior*, 28(2), 135-144. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2006.08.008>
- Alvergne, A., Faurie, C. et Raymond, M. (2009a). Father-offspring resemblance predicts paternal investment in humans. *Animal Behaviour*, 78(1), 61-69. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.03.019>
- Alvergne, A., Huchard, E., Caillaud, D., Charpentier, M. J. E., Setchell, J. M., Ruppli, C., Féjan, D., Martínez, L., Cowlshaw, G., & Raymond, M. (2009b). Capacité humaine à reconnaître visuellement les membres de la famille chez les primates. *International Journal of Primatology*, 30(1), 199-210. <https://doi.org/10.1007/s10764-009-9339-0>
- Amsterdam, B. (1972). Mirror self-image reactions before age two. *Developmental Psychobiology*, 5(4), 297-305. <https://doi.org/10.1002/dev.420050403>
- Anderson, K. (2006). How well does paternity confidence match actual paternity ? Evidence from worldwide nonpaternity rates. *Current Anthropology*, 47(3), 513-520. <https://doi.org/10.1086/504167>
- Baayen, R. H. (2008). *Analyzing linguistic data : A practical introduction to statistics using R*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511801686>
- Baglione, V., Canestrari, D., Marcos, J. et Ekman, J. (2003). Kin selection in cooperative alliances of carrion crows. *Science*, 300(5627), 1947-1949. <https://doi.org/10.1126/science.1082429>
- Barelli, C., Matsudaira, K., Wolf, T., Roos, C., Heistermann, M., Hodges, K., Ishida, T., Malaivijitnond, S., & Reichard, U. H. (2013). Paternité extra-pair confirmée chez les gibbons sauvages à mains blanches. *American Journal of Primatology*, 75(12), 1185-1195. <https://doi.org/10.1002/ajp.22180>
- Barr, D. (2013). Structure des effets aléatoires pour tester les interactions dans les modèles linéaires à effets mixtes. *Frontiers in Psychology*, 4, Article 328. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00328>
- Bellis, M. A. et Baker, R. R. (1990). Do females promote sperm competition ? Data for humans. *Animal Behaviour*, 40(5), 997-999. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)81008-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)81008-5)
- Boesch, C., Kohou, G., Néné, H., & Vigilant, L. (2006). Male competition and paternity in wild chimpanzees of the Taï forest. *American Journal of Physical Anthropology*, 130(1), 103-115. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20341>
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H. et White, J. S. S. (2009). Modèles mixtes linéaires généralisés : Un guide pratique pour l'écologie et l'évolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(3), 127-135. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>
- Brédart, S., & French, R. M. (1999). Les bébés ressemblent-ils plus à leur père qu'à leur mère ? A failure to replicate Christenfeld and Hill (1995). *Evolution and Human Behavior*, 20(2), 129-135. [https://doi.org/10.1016/S1090-5138\(98\)00047-6](https://doi.org/10.1016/S1090-5138(98)00047-6)
- Bressan, P. et Zucchi, G. (2009). Human kin recognition is self- rather than family-referential. *Biology Letters*, 5(3), 336-338. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0789>
- Bronikowski, A. M., Cords, M., Alberts, S. C., Altmann, J., Brockman, D. K., Fedigan, L. M., Pusey, A., Stoinski, T., Strier, K. B., & Morris, W. F. (2016). Tables de mortalité des femelles et des mâles pour sept espèces de primates sauvages. *Scientific Data*, 3(1), Article 160006. <https://doi.org/10.1038/sdata.2016.6>
- Broude, G. J. et Greene, S. J. (1976). Cross-cultural codes on twenty sexual attitudes and practices. *Ethnology*, 15(4), 409-429. <https://doi.org/10.2307/3773308>
- Brown, R. E. et MacDonald, D. W. (1985). *Social odours in mammals* (Vol. 1). Oxford University Press.
- Buniyaadi, A., Taufique, S. K. T. et Kumar, V. (2020). Self-recognition in corvids : Evidence from the mirror-mark test in Indian house crows (*Corvus splendens*). *Journal of Ornithology*, 161(2), 341-350. <https://doi.org/10.1007/s10336-019-01730-2>
- Cellerino, A., Borghetti, D. et Sartucci, F. (2004). Sex differences in face gender recognition in humans. *Brain Research Bulletin*, 63(6), 443-449. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2004.03.010>
- Charpentier, M. J. E., Harté, M., Poirotte, C., de Bellefon, J. M., Laubi, B., Kappeler, P. M., & Renoult, J. P. (2020). Même père, même visage : Deep learning reveals selection for signaling kinship in a wild primate. *Science Advances*, 6(22), Article eaba3274. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aba3274>
- Christenfeld, N. J. S., et Hill, E. A. (1995). Whose baby are you ? *Nature*, 378(6558), 669-669. <https://doi.org/10.1038/378669a0>
- Crittenden, A. N., et Marlowe, F. W. (2008). Allomaternal care among the Hadza of Tanzania. *Human Nature*, 19(3), 249-262. <https://doi.org/10.1007/s12110-008-9043-3>
- Daly, M., et Wilson, M. I. (1996). Violence against stepchildren. *Current Directions in Psychological Science*, 5(3), 77-80. <https://doi.org/10.1111/1467-8721.ep10772793>
- Dasser, V. (1987). Slides of group members as representations of the real animals (*Macaca fascicularis*). *Ethology*, 76(1), 65-73. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1987.tb00672.x>
- Dawkins, R. (1982). *Le phénotype étendu*. Freeman.
- DeBruine, L. M., Jones, B. C., Little, A. C. et Perrett, D. I. (2008). Social perception of facial resemblance in humans. *Archives of Sexual Behavior*, 37(1), 64-77. <https://doi.org/10.1007/s10508-007-9266-0>
- Deschner, T., Heistermann, M., Hodges, K. et Boesch, C. (2003). Timing and probability of ovulation in relation to sex skin swelling in wild West African chimpanzees, *Pan troglodytes* versus. *Animal Behaviour*, 66(3), 551-560. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2210>
- de Waal, F. et Pokorny, J. J. (2008). Faces and behinds : Chimpanzee sex perception. *Advanced Science Letters*, 1(1), 99-103. <https://doi.org/10.1166/asl.2008.006>
- Dobson, A. J. (2002). *An introduction to generalized linear models* (2e éd.). CRC Press.
- Dufour, V., Pascalis, O. et Petit, O. (2006). Face processing limitation to own species in primates : A comparative study in brown capuchins, *Leontideus rosalia* and humans. *Behavioural Processes*, 73(1), 107-113. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2006.04.006>
- Eberle, M. et Kappeler, P. M. (2006). Family insurance : Kin selection and cooperative breeding in a solitary primate (*Microcebus murinus*).

- Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(4), 582-588. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0203-3>
- Ely, J. J., Dye, B., Frels, W. I., Fritz, J., Gagneux, P., Khun, H. H., Switzer, W. M., & Lee, D. R. (2005). Subspecies composition and found contribution of the captive U.S. chimpanzee (*Pan troglodytes*) population. *American Journal of Primatology*, 67(2), 223-241. <https://doi.org/10.1002/ajp.20179>
- Field, A. (2005). *Discovering statistics using SPSS* (2e éd.). Sage, Inc. Forstmeier, W. et Schielzeth, H. (2011). Cryptic multiple hypotheses tests dans les modèles linéaires : Les tailles d'effet surestimées et la malédiction du vainqueur. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 47-55. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1038-5>
- Fowler, A. et Hohmann, G. (2010). Cannibalism in wild bonobos (*Pan paniscus*) at Lui Kotalé. *American Journal of Primatology*, 72(6), 509-514. <https://doi.org/10.1002/ajp.20802>
- Furuichi, T. (1997). Agonistic interactions and matrilineal dominance rank of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International Journal of Primatology*, 18(6), 855-875. <https://doi.org/10.1023/A:1026327627943>
- Furuichi, T., Idani, G., Ihobe, H., Kuroda, S., Kitamura, K., Mori, A., Enomoto, T., Okayasu, N., Hashimoto, C., & Kano, T. (1998). Population dynamics of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International Journal of Primatology*, 19(6), 1029-1043. <https://doi.org/10.1023/A:1020326304074>
- Gallup, G. G., Jr. (1970). Chimpanzees : Self-recognition. *Science*, 167(3914), 86-87. <https://doi.org/10.1126/science.167.3914.86>
- Godinho, A., Schell, C. et Cunningham, J. A. (2020). Out damn bot, out : Recruiting real people into substance use studies on the internet. *Substance Abuse*, 41(1), 3-5. <https://doi.org/10.1080/08897077.2019.1691131>
- Goodall, J. (1986). *Les chimpanzés de Gombe*. Harvard University Press. Hamilton, W. D. (1963). The evolution of altruistic behavior (L'évolution du comportement altruiste). *American Naturalist*, 97(896), 354-356. <https://doi.org/10.1086/497114>
- Hamilton, W. D. (1964). L'évolution génétique du comportement social. II. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 17-52. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90039-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90039-6)
- Hauber, M. E., Sherman, P. W. et Paprika, D. (2000). Self-referent phenotype matching in a brood parasite : The armpit effect in brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). *Animal Cognition*, 3(2), 113-117. <https://doi.org/10.1007/s100710000071>
- Hein, I. M., De Vries, M. C., Troost, P. W., Meynen, G., Van Goudoever, J. B., & Lindauer, R. J. L. (2015). Le consentement éclairé au lieu de l'assentiment est approprié chez les enfants à partir de l'âge de douze ans : Implications politiques des nouvelles découvertes sur la compétence des enfants à consentir à la recherche clinique. *BMC Medical Ethics*, 16(1), Article 76. <https://doi.org/10.1186/s12910-015-0067-z>
- Heistermann, M., Ziegler, T., van Schaik, C. P., Launhardt, K., Winkler, P., & Hodges, J. K. (2001). Loss of oestrus, concealed ovulation and paternity confusion in free-ranging Hanuman langurs. *Proceedings. Biological Sciences*, 268(1484), 2445-2451. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1833>
- Henkel, S. et Setchell, J. M. (2018). Reconnaissance de groupe et de parenté via des indices olfactifs chez les chimpanzés (*Pan troglodytes*). *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1889), Article 20181527. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1527>
- Hrdy, S. B. (1974). Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatologica*, 22(1), 19-58. <https://doi.org/10.1159/000155616>
- Inoue, E., Inoue-Murayama, M., Vigilant, L., Takenaka, O. et Nishida, T. (2008). Relatedness in wild chimpanzees : Influence of paternity, male philopatry, and demographic factors. *American Journal of Physical Anthropology*, 137(3), 256-262. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20865>
- Ishizuka, S., Kawamoto, Y., Sakamaki, T., Tokuyama, N., Toda, K., Okamura, H., & Furuichi, T. (2018). Paternité et structure de la parenté parmi les groupes voisins chez les bonobos sauvages de Wamba. *Royal Society Open Science*, 5(1), article 171006. <https://doi.org/10.1098/rsos.171006>
- Kahlenberg, S. M., Thompson, M. E., Muller, M. N. et Wrangham, R. W. (2008). Immigration costs for female chimpanzees and male protection as an immigrant counterstrategy to intrasexual aggression. *Animal Behaviour*, 76(5), 1497-1509. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.05.029>
- Kano, F. et Tomonaga, M. (2010). Face scanning in chimpanzees and humans : Continuité et discontinuité. *Animal Behaviour*, 79(1), 227-235. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.11.003>
- Kirchhoff, C. A., Wilson, M. L., Mjungu, D. C., Raphael, J., Kamenya, S., & Collins, D. A. (2018). Infanticide chez les chimpanzés : Études de cas taphonomiques de Gombe. *American Journal of Physical Anthropology*, 165(1), 108-122. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23335>
- Kitchen, A., Denton, D. et Brent, L. (1996). Self-recognition and abstraction abilities in the common chimpanzee studied with distorting mirrors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(14), 7405-7408. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.14.7405>
- Kojima, S., Izumi, A. et Ceugniet, M. (2003). Identification of vocalizers by pant hoots, pant grunts and screams in a chimpanzee. *Primates*, 44(3), 225-230. <https://doi.org/10.1007/s10329-002-0014-8>
- Kramer, K. L. (2011). L'évolution des soins parentaux humains et le recrutement de l'aide juvénile. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(10), 533-540. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.06.002>
- Krause, E. T. et Caspers, B. A. (2012). Are olfactory cues involved in nest recognition in two social species of estrildid finches ? *PLoS ONE*, 7(5), Article e36615. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036615>
- Kret, M. E. et Tomonaga, M. (2016). Aller au fond de la procession des visages. Effets d'inversion spécifiques à l'espèce pour les visages et les postérieurs chez les humains et les chimpanzés (*Pan Troglodytes*). *PLoS ONE*, 11(11), Article e0165357. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165357>
- Langergraber, K. E., Mitani, J. C. et Vigilant, L. (2007). The limited impact of kinship on cooperation in wild chimpanzees (L'impact limité de la parenté sur la coopération chez les chimpanzés sauvages). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(19), 7786-7790. <https://doi.org/10.1073/pnas.0611449104>
- Langergraber, K. E., Rowney, C., Crockford, C., Wittig, R., Zuberbühler, K., & Vigilant, L. (2014). Les analyses génétiques suggèrent qu'il n'y a pas d'immigration de femelles adultes et de leur progéniture dans la communauté de chimpanzés de Sonso dans la réserve forestière de Budongo, en Ouganda. *American Journal of Primatology*, 76(7), 640-648. <https://doi.org/10.1002/ajp.22258>
- Lehmann, J., Fickenscher, G. et Boesch, C. (2006). Kin biased investment in wild chimpanzees. *Behaviour*, 143(8), 931-955. <https://doi.org/10.1163/156853906778623635>
- Li, W., Farkas, G., Duncan, G. J., Burchinal, M. R., & Vandell, D. L. (2013). Timing of high-quality child care and cognitive, language, and preacademic development. *Developmental Psychology*, 49(8), 1440-1451. <https://doi.org/10.1037/a0030613>
- Lowe, A. E., Hobaiter, C., Asiimwe, C., Zuberbühler, K., & Newton-Fisher, N. E. (2020). Intra-community infanticide in wild, eastern chimpanzees : A 24-year review. *Primates*, 61(1), 69-82. <https://doi.org/10.1007/s10329-019-00730-3>
- Lowe, A. E., Hobaiter, C. et Newton-Fisher, N. E. (2019). Contrer l'infanticide : Les mères chimpanzés sont sensibles aux risques relatifs posés par les mâles sur des trajectoires de rang différentes. *American Journal of Physical Anthropology*, 168(1), 3-9. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23723>
- McLain, D. K., Setters, D., Moulton, M. P. et Pratt, A. E. (2000). Ascription of resemblance of newborns by parents and nonrelatives. *Evolution and Human Behavior*, 21(1), 11-23. [https://doi.org/10.1016/S1090-5138\(99\)00029-X](https://doi.org/10.1016/S1090-5138(99)00029-X)
- Mehlis, M., Bakker, T. C., & Frommen, J. G. (2008). Smells like sib spirit : Kin recognition in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) is mediated by olfactory cues. *Animal Cognition*, 11(4), 643-650. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0154-3>
- Mitani, J. C., Gros-Louis, J. et Macedonia, J. M. (1996). Selection for acoustic individuality within the vocal repertoire of wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 17(4), 569-583. <https://doi.org/10.1007/BF02735192>

- Mitani, J. C., Watts, D. P., Pepper, J. W. et Merriwether, D. A. (2002). Demographic and social constraints on male chimpanzee behaviour (Contraintes démographiques et sociales sur le comportement des chimpanzés mâles). *Animal Behaviour*, 64(5), 727-737. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.4014>
- Murray, C. M., Stanton, M. A., Lonsdorf, E. V., Wroblewski, E. E., & Pusey, A. E. (2016). Les pères chimpanzés orientent leur comportement vers leur progéniture. *Royal Society Open Science*, 3(11), Article 160441. <https://doi.org/10.1098/rsos.160441>
- Newton-Fisher, N. E. (1997). *Tactical behaviour and decision making in wild chimpanzees* [Thèse de doctorat, Université de Cambridge]. <https://kar.kent.ac.uk/27836/>
- Newton-Fisher, N. E. (2014). Les femelles itinérantes et les mâles patients : Une nouvelle perspective sur les stratégies d'accouplement des chimpanzés. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 89(2), 356-374. <https://doi.org/10.1111/brv.12058>
- Newton-Fisher, N. E., Thompson, M. E., Reynolds, V., Boesch, C. et Vigilant, L. (2010). Paternity and social rank in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) from the Budongo Forest, Uganda. *American Journal of Physical Anthropology*, 142(3), 417-428. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21241>
- Nieuwenhuis, S., Forstmann, B. U., & Wagenmakers, E. J. (2011). Erroneous analyses of interactions in neuroscience : A problem of significance. *Nature Neuroscience*, 14(9), 1105-1107. <https://doi.org/10.1038/nn.2886>
- Nishida, T. (1983). Alpha status and agonistic alliance in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Primates*, 24(3), 318-336. <https://doi.org/10.1007/BF02381978>
- Nishida, T., Corp, N., Hamai, M., Hasegawa, T., Hiraiwa-Hasegawa, M., Hosaka, K., Hunt, K. D., Itoh, N., Kawanaka, K., Matsumoto-Oda, A., Mitani, J. C., Nakamura, M., Norikoshi, K., Sakamaki, T., Turner, L., Uehara, S., & Zamma, K. (2003). Demography, female life history, and reproductive profiles among the chimpanzees of Mahale. *American Journal of Primatology*, 59(3), 99-121. <https://doi.org/10.1002/ajp.10068>
- Nsubuga, A. M., Robbins, M. M., Boesch, C., & Vigilant, L. (2008). Patterns of paternity and group fission in wild multimale mountain gorilla groups. *American Journal of Physical Anthropology*, 135(3), 263-274. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20740>
- Oda, R., Matsumoto-Oda, A. et Kurashima, O. (2002). Facial resemblance of Japanese children to their parents. *Journal of Ethology*, 20(2), 81-85. <https://doi.org/10.1007/s10164-002-0057-8>
- Pagel, M. (1997). Desperately concealing father : A theory of parent-infant resemblance. *Animal Behaviour*, 53(5), 973-981. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0317>
- Parr, L. A. et de Waal, F. B. (1999). Visual kin recognition in chimpanzees. *Nature*, 399(6737), 647-648. <https://doi.org/10.1038/21345>
- Parr, L. A., Dove, T. et Hopkins, W. D. (1998). Why faces may be special : Evidence of the inversion effect in chimpanzees. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10(5), 615-622. <https://doi.org/10.1162/089892998563013>
- Parr, L., Winslow, J. T., & Hopkins, W. D. (1999). Is the inversion effect in rhesus monkeys face-specific ? *Animal Cognition*, 2(3), 123-129. <https://doi.org/10.1007/s100710050032>
- Parr, L. A., Heintz, M., Lonsdorf, E. et Wroblewski, E. (2010). Visual kin recognition in nonhuman primates : (*Pan troglodytes* and *Macaca mulatta*) : Inbreeding avoidance or male distinctiveness ? *Journal of Comparative Psychology*, 124(4), 343-350. <https://doi.org/10.1037/a0020545>
- Pascalis, O. et Bachevalier, J. (1998). Reconnaissance des visages chez les primates : A cross-species study. *Behavioural Processes*, 43(1), 87-96. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(97\)00090-9](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(97)00090-9)
- Pascalis, O., Petit, O., Kim, J. H. et Campbell, R. (1999). Picture perception in primates : The case of face perception. *Cahiers de Psychologie Cognitive/Current Psychology of Cognition*, 18(5-6), 889-921.
- Penn, D. et Potts, W. (1998). MHC-disassortative mating preferences reversed by cross-fostering. *Proceedings of the Royal Society B*, 265(1403), 1299-1306. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0433>
- Plotnik, J. M., de Waal, F. B. M. et Reiss, D. (2006). Self-recognition in an Asian elephant (Reconnaissance de soi chez un éléphant d'Asie). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(45), 17053-17057. <https://doi.org/10.1073/pnas.0608062103>
- Price, E. C. (1992). The costs of infant carrying in captive cotton-top tamarins. *American Journal of Primatology*, 26(1), 23-33. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350260106>
- Pusey, A. E. (1990). Behavioural changes at adolescence in chimpanzees. *Behaviour*, 115(3-4), 203-246. <https://doi.org/10.1163/156853990X00581>
- Reddy, R. B., & Sandel, A. A. (2020). Social relationships between chimpanzees and their mothers : Les fils et les mères des chimpanzés perdurent mais changent au cours de l'adolescence et de l'âge adulte. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74(12), Article 150. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02937-7>
- Reiss, D. et Marino, L. (2001). Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin : A case of cognitive convergence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10), 5937-5942. <https://doi.org/10.1073/pnas.101086398>
- Rendall, D., Rodman, P. S., & Emond, R. E. (1996). Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, 51(5), 1007-1015. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0103>
- Reynolds, V. (2005). *The Chimpanzees of the Budongo Forest*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198515463.001.0001>
- Robbins, A. M., Gray, M., Basabose, A., Uwingeli, P., Mburanumwe, I., Kagoda, E. et Robbins, M. M. (2013). Impact of male infanticide on the social structure of mountain gorillas (Impact de l'infanticide des mâles sur la structure sociale des gorilles de montagne). *PLoS ONE*, 8(11), Article e78256. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078256>
- Samuni, L., Mundry, R., Terkel, J., Zuberbühler, K., & Hobaier, C. (2014). Socially learned habituation to human observers in wild chimpanzees (Habituation socialement apprise aux observateurs humains chez les chimpanzés sauvages). *Animal Cognition*, 17(4), 997-1005. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0731-6>
- Samuni, L., Preis, A., Mielke, A., Deschner, T., Wittig, R. M., & Crockford, C. (2018). Les liens sociaux facilitent le partage coopératif des ressources chez les chimpanzés sauvages. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 285(1888), Article 20181643. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1643>
- Samuni, L., Wittig, R. M. et Crockford, C. (2019). L'adoption chez les chimpanzés de Taï : coûts, bénéfices et relations sociales fortes. In C. Boesch, R. M. Wittig, C. Crockford, L. Vigilant, T. Deschner, & F. Leendertz (Eds.), *The chimpanzees of the Tai forest : 40 years of research* (pp. 141-158). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108674218.011>
- Sandel, A. A., Langergraber, K. E. et Mitani, J. C. (2020). Les chimpanzés mâles adolescents (*Pan troglodytes*) forment des liens sociaux avec leurs frères et d'autres personnes pendant la transition vers l'âge adulte. *American Journal of Primatology*, 82(1), Article e23091. <https://doi.org/10.1002/ajp.23091>
- Scelza, B. A., Prall, S. P., Swinford, N., Gopalan, S., Atkinson, E. G., McElreath, R., Sheehama, J. et Henn, B. M. (2020). High rate of extra-pair paternity in a human population demonstrates diversity in human reproductive strategies. *Science Advances*, 6(8), Article eaay6195. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aay6195>
- Sherman, P. W. (1981). Kinship, demography, and Belding's ground squirrel nepotism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8(4), 251-259. <https://doi.org/10.1007/BF00299523>
- Surbeck, M., Mundry, R. et Hohmann, G. (2011). Mothers matter ! Maternal support, dominance status and mating success in male bonobos (*Pan paniscus*). *Proceedings of the Royal Society B*, 278(1705), 590-598. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1572>
- Takahata, Y. (1985). Adult male chimpanzees kill and eat a male newborn infant : Newly observed intragroup infanticide and cannibalism in Mahale National Park, Tanzania. *Folia Primatologica*, 44(3-4), 161-170. <https://doi.org/10.1159/000156210>
- Tang-Martinez, Z. (2001). The mechanisms of kin discrimination and the evolution of kin recognition in vertebrates : A critical re-evaluation.

- Behavioural Processes*, 53(1-2), 21-40. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(00\)00148-0](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(00)00148-0)
- Thompson, M. E. (2013). Écologie de la reproduction des femelles chimpanzées. *American Journal of Primatology*, 75(3), 222-237. <https://doi.org/10.1002/ajp.22084>
- Thompson, M. E., Muller, M. N., & Wrangham, R. W. (2012). The energetics of lactation and the return to fecundity in wild chimpanzees (L'énergétique de la lactation et le retour à la fécondité chez les chimpanzés sauvages). *Behavioral Ecology*, 23(6), 1234-1241. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars107>
- Tomonaga, M. (1994). How laboratory-raised Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) perceive rotated photographs of monkeys : Evidence for an inversion effect in face perception. *Primates*, 35(2), 155-165. <https://doi.org/10.1007/BF02382051>
- Townsend, S. W., Slocombe, K. E., Emery Thompson, M., & Zuberbühler, K. (2007). Female-led infanticide in wild chimpanzees (L'infanticide mené par les femelles chez les chimpanzés sauvages). *Current Biology*, 17(10), R355-R356. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.03.020>
- van Noordwijk, M. A., Utami Atmoko, S. S., Knott, C. D., Kuze, N., Morrogh-Bernard, H. C., Oram, F., Schuppli, C., van Schaik, C. P., & Willems, E. P. (2018). Le singe lent : Une survie élevée des nourrissons et de longs intervalles entre les naissances chez les orangs-outans sauvages. *Journal of Human Evolution*, 125, 38-49. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.09.004>
- Vokey, J. R., Rendall, D., Tangen, J. M., Parr, L. A. et de Waal, F. B. M. (2004). Visual kin recognition and family resemblance in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 118(2), 194-199. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.118.2.194>
- Waldman, B., Frumhoff, P. C., & Sherman, P. W. (1988). Problems of kin recognition. *Trends in Ecology and Evolution*, 3(1), 8-13. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90075-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90075-4)
- Walker, K. K. et Pusey, A. E. (2020). Le risque de consanguinité et le soutien maternel ont des effets opposés sur la dispersion des femelles chimpanzées. *Current Biology*, 30(2), R62-R63. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.11.081>
- Walker, K. K., Walker, C. S., Goodall, J. et Pusey, A. E. (2018). La maturation est prolongée et variable chez les femelles chimpanzées. *Journal of Human Evolution*, 114, 131-140. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.10.010>
- Watts, D. P. (2006). Conflict resolution in chimpanzees and the valuable-relationships hypothesis (Résolution des conflits chez les chimpanzés et hypothèse des relations de valeur). *International Journal of Primatology*, 27(5), 1337-1364. <https://doi.org/10.1007/s10764-006-9081-9>
- Wilson, M. L., Boesch, C., Fruth, B., Furuichi, T., Gilby, I. C., Hashimoto, C., Hobaiter, C. L., Hohmann, G., Itoh, N., Koops, K., Lloyd, J. N., Matsuzawa, T., Mitani, J. C., Mjunga, D. C., Morgan, D., Muller, M. N., Mundry, R., Nakamura, M., Pruett, J., . . . Wrangham, R. W. (2014). L'agression léthale chez Pan est mieux expliquée par les stratégies adaptatives que par les impacts humains. *Nature*, 513(7518), 414-417. <https://doi.org/10.1038/nature13727>
- Wolf, M., Musch, J., Enczmann, J. et Fischer, J. (2012). Estimation de la prévalence de la non-paternité en Allemagne. *Human Nature*, 23(2), 208-217. <https://doi.org/10.1007/s12110-012-9143-y>
- Wroblewski, E. E., Murray, C. M., Keele, B. F., Schumacher-Stankey, J. C., Hahn, B. H. et Pusey, A. E. (2009). Male dominance rank and reproductive success in chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *Animal Behaviour*, 77(4), 873-885. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.014>

Reçu le 26 mars 2021 Révision
reçue le 24 mai 2022
Accepté le 5 juillet 2022