Behav Ecol Sociobiol (2017) 71 : 96 DOI
10.1007/s00265-017-2325-1

ARTICLE ORIGINAL

Utilisation par les chimpanzés sauvages de signaux vocaux et gestuels simples et combinés

C. Hobaiter[1,2] - R. W. Byrne[1] - K. Zuberbühler[1,2,3]

Reçu : 12 octobre 2016 / Révisé : 8 mai 2017 / Accepté : 10 mai 2017 / Publié en ligne : 27 mai 2017
© L'auteur(s) 2017. Cet article est une publication en libre accès

Résumé
Nous décrivons l'utilisation individuelle et combinée des vocalisations et des gestes chez les chimpanzés sauvages. Le taux de gestuelle a atteint son maximum dans la petite enfance et, à l'exception du mâle alpha, a diminué à nouveau dans les groupes d'âge plus avancés, tandis que les signaux vocaux ont montré la tendance opposée. Bien que les combinaisons gestuelles et vocales soient relativement rares, elles ont été observées dans tous les groupes d'âge, en particulier lors des interactions affiliatives et agonistiques. Dans les contextes comportementaux, le rang (à l'exception du rang alpha) n'a eu aucun effet sur le taux d'utilisation des signaux vocaux ou gestuels par les chimpanzés mâles et n'a eu qu'un faible effet sur l'utilisation des signaux combinés. Le mâle alpha était cependant une exception, à la fois en tant qu'utilisateur prolifique de gestes et en tant que destinataire de niveaux élevés de signaux vocaux et de signaux gestuels-vocaux. La persistance de l'utilisation des signaux varie en fonction du type de signal : les chimpanzés persistent dans l'utilisation des gestes et des combinaisons geste-voix après un échec, mais lorsque leurs signaux vocaux échouent, ils ont tendance à ajouter des signaux gestuels pour produire des combinaisons geste-voix. Dans l'ensemble, les chimpanzés ont utilisé des signaux avec une sensibilité à la nature publique/privée de l'information, en ajustant leur utilisation des types de signaux en fonction de la nature de l'information.

Nous discutons de ces résultats en relation avec les différents défis socio-écologiques auxquels les chimpanzés sont exposés dans leurs habitats forestiers naturels et la discussion actuelle sur la communication multimodale chez les grands singes. Nous discutons de ces résultats en relation avec les différents défis socio-écologiques auxquels les chimpanzés sont exposés dans leurs habitats forestiers naturels et la discussion actuelle sur la communication multimodale chez les grands singes.

Déclaration d'importance
Toute communication animale combine différents types de signaux, notamment des vocalisations, des expressions faciales et des gestes. Cependant, l'étude de la communication chez les primates s'est généralement concentrée sur l'utilisation de types de signaux isolés. Par conséquent, nous savons peu de choses sur la façon dont les primates utilisent l'ensemble du répertoire de signaux dont ils disposent. Nous présentons ici une étude systématique sur l'utilisation individuelle et combinée des gestes et des vocalisations chez les chimpanzés sauvages. Nous constatons que l'utilisation des gestes est maximale dans la petite enfance et diminue avec l'âge, tandis que les signaux vocaux présentent la distribution inverse. Les modèles de persistance après un échec suggèrent que les signaux gestuels et vocaux peuvent encoder différents types d'informations. Dans l'ensemble, les chimpanzés ont utilisé des signaux avec une sensibilité à la nature publique/privée de l'information, en ajustant leur utilisation des types de signaux en fonction du contexte social
et en tenant compte des publics potentiels non visibles.

Mots-clés Multimodal · Singe · Origines du langage · *Pan troglodytes* · Combinaison de signaux

Communication de David P. Watts

Matériel complémentaire électronique La version en ligne de cet article (doi:10.1007/s00265-017-2325-1) contient du matériel complémentaire, qui est disponible pour les utilisateurs autorisés.

✉ C. Hobaiter
clh42@st-andrews.ac.uk

[1] École de psychologie et de neurosciences, Université de St Andrews, St Marys College, South Street, St Andrews KY16 9JP, Écosse

[2] Budongo Conservation Field Station, Masindi, Ouganda

[3] Département de cognition comparée, Université de Neuchâtel, Neuchâtel, Suisse

Introduction

L'un des moyens d'explorer les origines évolutives de la communication humaine est d'examiner la communication des primates pour y déceler des zones de chevauchement et de disjonction, en particulier parmi les grands singes (Fitch 2010). Les animaux humains et non humains ont en commun la capacité de communiquer à l'aide de différents types de signaux, notamment des vocalisations, des gestes, des expressions faciales et des mouvements corporels

(par exemple, les singes : Goodall 1968 ; van Hooff 1973 ; de Waal 1988 ; araignées : Uetz et Roberts 2002 ; grenouilles : de Luna et al. 2010 ; oiseaux : Cooper et Goller 2004). Dans la communication humaine, l'intégration d'informations provenant de vocalisations et de gestes est une caractéristique universelle. Par exemple, dans toutes les cultures, les parents intègrent des gestes dans le discours qu'ils adressent à leur enfant (Gogate et al. 2006) et les gestes complètent, voire contredisent, les informations fournies par le discours de l'adulte (Goldin-Meadow 1999). En effet, les humains communiquent en combinant les signaux de la parole, des gestes, des expressions faciales et des mouvements du corps en un seul flux (Iverson et Goldin-Meadow 1998), mais l'étude de la communication chez les primates non humains s'est traditionnellement concentrée sur les signaux vocaux, faciaux ou gestuels pris isolément.

Suite à un article fondateur de Partan et Marler (1999), un certain nombre de chercheurs ont relevé le défi d'étudier la "multimodalité" dans la communication des primates non humains (Partan 2002 ; Palagi et Norscia 2008 ; Micheletta et al. 2012 ; Higham et al. 2013 ; Rigaill et al. 2013 ; Wilke et al. 2017). Chez les grands singes, ces recherches ont été menées en grande partie avec des groupes en captivité (Leavens et Hopkins 2005 ; Pollick et de Waal 2007 ; Pollick et al. 2008 ; Leavens et al. 2010 ; Genty et al. 2014). Une conclusion commune de cette recherche est que les signaux "multimodaux" chez les primates ont évolué non pas pour élargir la gamme d'informations pouvant être communiquées, mais simplement pour améliorer la détection (Pollick et de Waal 2007 ; Leavens et al. 2010 ; Micheletta et al. 2012 ; cependant, voir Genty et al. 2014 pour certaines preuves de signaux de communication supplémentaires fournis par les combinaisons vocales-gestuelles des bonobos), une hypothèse soutenue par des données neurobiologiques (Taglialatela et al. 2011).

Il est cependant nécessaire de faire ici une distinction qui n'a pas été clairement établie dans la littérature sur la communication chez les primates. L'intégration de différentes sources d'information peut se produire (a) au sein d'un seul type de signal : par exemple, la parole humaine est elle-même multisensorielle, impliquant une combinaison d'indices visuels et auditifs à la fois dans la production et la perception (Sekiyama et Tohkura 1993 ; Schwartz et al. 2004). De même, la vocalisation "pant-hoot" d'un chimpanzé fournit des indices visuels et auditifs frappants, tandis que la majorité des gestes des chimpanzés contiennent des indices auditifs distinctifs des gestes produits, même si le signaleur est hors de vue, par exemple une *secousse d'objet* par rapport à un *objet frappé*. Les gestes audibles intègrent généralement un objet, y compris le sol ou un autre individu, afin de générer des sons distinctifs. En outre, les informations peuvent être intégrées (b) par la combinaison de différents types de signaux, comme dans l'utilisation de gestes accompagnant la parole chez les humains (Goldin-Meadow 1999), ou la combinaison d'un geste et d'une expression faciale chez les primates humains et non humains (Parr et al. 2007). Le terme "signalisation multimodale", tel qu'il a été utilisé dans certaines études sur la communication animale, fait référence à la *combinaison d'informations provenant de différents canaux sensoriels* (visuel, auditif, tactile, olfactif) et, en ce sens, de nombreux signaux individuels de primates sont intrinsèquement multimodaux (Partan et Marler 1999). Dans chaque cas, les signaux particuliers des primates sont multimodaux.

La combinaison des indices disponibles pour le destinataire dépend de son état attentionnel et de la gamme perceptive de ses sens individuels. Ainsi, chez les chimpanzés, le signal gestuel unique "*secouer l'objet*" contient à la fois des informations visuelles et acoustiques ; un individu en vue du signaleur reçoit les deux modalités, tandis qu'un individu hors de vue ne reçoit qu'une information acoustique. Dans la littérature sur les primates, certains chercheurs ont adopté cette définition (par exemple Partan 2002 ; Palagi et Norscia 2008 ; Micheletta et al. 2012 ; Rigaill et al. 2013). Cependant, d'autres chercheurs ont utilisé le terme de signalisation multimodale pour désigner la combinaison de *différents types de signaux*, tels qu'un geste, une vocalisation ou une expression faciale (Pollick et de Waal 2007 ; Liebal et al. 2013 ; Genty et al. 2014 ; Wilke et al. 2017). Ici, une expression faciale visuelle silencieuse, telle qu'un *sourire de dents nues*, pourrait être combinée à un geste visuel silencieux, tel qu'un *Reach* : cela serait considéré comme multimodal, bien que transmettant des informations par le biais d'une seule modalité sensorielle. Nous utilisons ici la définition standard plus large de la signalisation multimodale (par exemple Partan et Marler 1999), en traitant la combinaison de gestes et de vocalisations ou d'expressions faciales comme des "combinaisons de signaux".

Les combinaisons de signaux sont particulièrement intéressantes pour comprendre la cognition des grands singes, étant donné l'utilisation intentionnelle répandue de gestes (e.g. Tomasello et al. 1985 ; Genty et al. 2009) et de vocalisations spécifiques (e.g. Schel et al. 2013a ; et voir Townsend et al. 2016), et une capacité documentée à la fois à sup- presser (Brosnan et de Waal 2002 ; Townsend et al. 2008) et à produire des vocalisations pour favoriser des audiences spécifiques (Crockford et al. 2012 ; Schel et al. 2013a). Alors que les composants multimodaux d'un signal unique sont fixés par sa production (un chimpanzé ne peut pas produire un son de panthère sans bouger également ses lèvres), les combinaisons de signaux permettent une certaine flexibilité, comme la transmission d'informations acoustiques avec un signal visuel silencieux, offrant potentiellement des niveaux supplémentaires de sophistication au répertoire communicatif. Par exemple, les vocalisations et les gestes contiennent des informations audibles sur le signaleur, par exemple qu'il est en présence de nourriture (Schel et al. 2013b) ou de danger (Schel et al. 2013a), ou qu'il souhaite être toiletté, menacer ou voyager (Hobaiter et Byrne 2014). Cependant, à l'exception du tambourinage (Arcadi et al. 1998), il n'y a aucune preuve que la composante audible des gestes encode l'identité du signaleur, alors qu'une gamme de vocalisations contient des informations sur l'identité ou l'appartenance au groupe du signaleur (Crockford et al. 2004) que d'autres chimpanzés sont capables de reconnaître (Herbinger et al. 2009 ; Kojima et al. 2003). Ainsi, l'une des conséquences de l'utilisation par un signaleur d'un signal vocal plutôt que gestuel, ou de l'ajout d'un signal vocal à un signal gestuel, est qu'il révèle son identité non seulement à tout destinataire immédiat de l'information visuelle contenue dans le signal, mais aussi à d'autres individus potentiellement hors de vue ou à des oreilles indiscrètes.

A l'inverse, lors des accouplements, les chimpanzés sauvages utilisent des gestes dont l'audibilité est limitée. Dans d'autres circonstances,

Les chimpanzés combinent généralement des gestes audibles à courte et à longue distance au sein d'une même séquence de communication. Cependant, pendant la consortage, ils limitent l'utilisation de signaux à des gestes contenant des indices visuels, tactiles et audibles uniquement à courte distance (par exemple, le *tremblement d'objet*, mais pas le *tambour d'objet* ; Hobaiter et Byrne 2012). Ce faisant, ils semblent prendre en compte la variabilité perceptive de deux auditoires différents : la femelle à proximité immédiate et les autres mâles qui ne disposent pas d'informations visuelles et audibles à courte distance.

On ne sait pratiquement rien de la manière dont les chimpanzés sauvages utilisent tout le répertoire de signaux dont ils disposent. Il a été démontré qu'un grand nombre de variables ont un impact sur la communication gestuelle et vocale des chimpanzés, par exemple : l'âge (Tomasello et al. 1985 ; Hayaki 1990 ; Kojima 2008 ; Hobaiter et Byrne 2011a, b) ; le sexe (Laporte et Zuberbühler 2010 ; Frohlich et al. 2016) ; le rang (Clark et Wrangham 1993 ; Schel et al. 2013b ; Bard et al. 2014) ; et les liens sociaux (Crockford et al. 2012 ; Fedurek et al. 2013). Nous présentons les résultats d'une étude systématique de l'utilisation individuelle et combinée des signaux vocaux et gestuels chez les grands singes sauvages, la communauté de chimpanzés Sonso de la forêt de Budongo, en Ouganda. Nous commençons par fournir une description détaillée de l'utilisation individuelle et combinée des signaux vocaux et gestuels tels qu'ils sont naturellement produits par les signaleurs et perçus par les destinataires de différentes classes d'âge et de sexe et de différents rangs. Nous étudions ensuite les explications possibles de l'utilisation sélective des gestes, des vocalisations ou des combinaisons des deux.

Un : redondance contre raffinement Alors que le type d'indices présents dans les vocalisations est fixe (visuel et audible), les gestes peuvent être produits avec une gamme d'indices différents (par exemple, visuel silencieux vs. tactile). La combinaison de signaux vocaux et gestuels peut permettre aux signaleurs de produire une communication adaptée à un environnement ou à un objectif particulier. L'ajout d'une modalité différente de signal pourrait simplement fournir un canal de "secours" garantissant que le signal est reçu (Partan et Marler 2005 ; oiseaux : Smith et Evans 2008 ; araignées-loups : Uetz et Roberts 2002) ; la combinaison de signaux vocaux et gestuels pourrait permettre aux signaleurs de produire une communication adaptée à un environnement ou à un objectif particulier : Uetz et Roberts 2002) ; alternativement, les différents indices pourraient fournir différents types d'informations permettant d'affiner ou d'augmenter la spécificité du contenu du signal (Partan et Marler 2005 ; étourneaux : Jacob et al. 2011 ; bonobos : Genty et al. 2014). Nous examinons l'utilisation de signaux individuels et combinés, suite à l'échec d'un signal initial, pour trouver des preuves de redondance ou de raffinement. Si les chimpanzés combinent les signaux gestuels et vocaux comme une forme de redondance, nous prédisons que les combinaisons de signaux seront produites plus fréquemment après l'échec d'un signal initial unique. Si les chimpanzés combinent les signaux gestuels et vocaux pour affiner le contenu du signal, nous prédisons que l'utilisation de signaux uniques ou combinés sera indépendante de l'échec d'un signal initial.

Les signaux ne sont pas transmis de manière isolée, qu'ils soient destinés à un destinataire particulier ou à un autre.

L'identité et le contexte social (comme l'alimentation, le voyage ou l'agonisme) du signaleur et de l'auditoire influencent l'utilisation des signaux chez les chimpanzés (Mitani et Nishida 1993 ; Slocombe et Zuberbühler 2007 ; Hobaiter et Byrne 2014) comme ils le font chez de nombreuses espèces (par exemple, les poissons combattants siamois : Doutrelant et al. 2001 ; babillards pie : Engesser et al. 2016 ; éléphants d'Afrique : Soltis et al. 2005 ; voir Smith 1965). Différents indices peuvent être détectés par différents publics. Alors que les signaux visuels et tactiles sont généralement limités à un auditoire connu, les signaux qui intègrent des indices sonores peuvent être reçus par un auditoire qui n'est pas en vue ; une telle variation permet aux sig- nalistes de limiter potentiellement les indices à un auditoire particulier, en évitant les coûts éventuels de l'écoute clandestine (Higham et Hebets 2013). Si les chimpanzés sont sensibles à la distinction message public/message privé, nous prédisons que lorsque les coûts d'écoute sont élevés, les signaleurs utiliseront des signaux gestuels plutôt que vocaux ; inversement, lorsque la transmission de l'identité du signaleur est bénéfique, nous prédisons l'utilisation de signaux vocaux plutôt que gestuels, révélant ainsi de manière fiable l'information sur l'identité du signaleur.

Méthode

Site de l'étude et sujets

L'étude a été menée au Budongo Conservation Field Station (BCFS), situé dans la réserve forestière de Budongo, en Ouganda. La réserve comprend 482 km^2 de forêt secondaire continue de moyenne altitude à feuilles semi-décidues (Eggeling 1947). Au début de la collecte des données en janvier 2012, la communauté de chimpanzés de l'étude de Sonso était composée de 72 individus nommés. Suivant Reynolds (2005), nous avons défini les groupes d'âge comme suit : nourrissons (0-4 ans), juvéniles (5-9 ans), subadultes (m : 10-15 ans, f : 10-14 ans) et adultes (m : 16+ ans, f : 15+ ans). En utilisant ces catégories, la composition initiale du groupe était de 31 adultes (10 mâles et 21 femelles), 14 subadultes (4 mâles et 10 femelles), 17 juvéniles (4 mâles et 3 femelles), et un groupe d'enfants (4 mâles et 2 femelles).
et 13 femmes) et 9 nourrissons (4 hommes et 5 femmes).

Collecte de données

Nous avons utilisé l'échantillonnage des animaux focaux (Altmann 1974) avec des suivis focaux d'une heure pendant 3 mois de janvier à mars 2012. Il n'était pas possible d'enregistrer les données en aveugle car notre étude impliquait des animaux focaux sur le terrain. La forêt de Budongo est une forêt tropicale secondaire dense avec une couverture végétale épaisse, ce qui rend les observations continues difficiles. Si un individu focal était hors de vue pendant moins de 10 minutes, nous interrompions la collecte de données et la reprenions une fois que l'individu était de nouveau en vue. Si un individu focal était hors de vue pendant plus de 10 minutes, le suivi focal était interrompu. Dans certains cas, il a été nécessaire d'accumuler deux suivis focaux plus courts pour obtenir le critère d'une heure. Aucun suivi focal n'a été plus court

plus de 20 min et, un jour donné, un seul échantillon focal a été prélevé au cours d'une seule période de temps ou de périodes de temps adjacentes (par exemple, le matin et le milieu de la journée, ou le milieu de la journée et l'après-midi, voir BDefinitions^ : Activité).

Les données pour chaque série de signaux comprenaient les éléments suivants : la date, l'heure, le lieu, la taille du groupe, l'activité de l'individu focal, le rôle de l'individu focal (signaleur ou destinataire potentiel), le nombre de signaux, le mode de signalisation (gestuel, vocal, combinaison geste-voix), le type de vocalisations ou de gestes, si les signaux semblaient être dirigés vers l'individu focal (produits dans la direction du focal et accompagnés de signes d'attention visuelle de la part du signaleur, tels que le fait de regarder le focal ou de se retourner vers lui). Dans la mesure du possible, nous avons enregistré l'identité du signaleur (lorsque le focal était un destinataire potentiel) et la distance du signaleur ou du destinataire potentiel. La taille des groupes est collectée à un intervalle de 15 minutes dans le cadre des données à long terme du BCFS par une équipe permanente d'assistants de terrain. Le groupe comprend des individus dans un rayon de 35 m autour de l'individu focal, ce qui représente la distance moyenne de déplacement des groupes à Budongo (Newton Fisher 2004). La distance a été estimée et la composition du groupe enregistrée par CH et son assistant de terrain.

Nous avons enregistré des données détaillées sur un seul individu focal. Lorsque notre focal émettait un signal, il était défini comme un *signaleur*. Dans la recherche gestuelle, un destinataire est généralement défini comme un individu auquel un signal est destiné, les signaleurs vérifiant fréquemment l'état d'attention du destinataire ou contrôlant la réponse (par exemple Hobaiter et Byrne 2011a, b). Dans la recherche vocale, de nombreuses vocalisations ont évolué pour communiquer sur de longues distances, suggérant que tout individu dans la portée du signal est un destinataire potentiel. Ici, nous avons considéré tout individu focal comme un *destinataire potentiel* si (1) il était visiblement ciblé par un signaleur, par exemple avec un geste de *Reach* accompagné d'une attente de réponse ou d'une vérification de son attention, ou (2) s'il était exposé à un signal dirigé vers un autre indi- vidu ou simplement diffusé à l'ensemble du groupe, par exemple un *hululement de Panthère* produit pendant qu'un individu grimpe à un arbre situé à 200 m de distance. Dans le second cas, bien qu'ils ne soient pas spécifiquement ciblés, les animaux focaux peuvent toujours extraire des informations du signal, telles que les changements de rang entre les mâles ou l'emplacement d'un arbre où ils se nourrissent. Nous avons cherché à enregistrer les expressions faciales sur la base de toutes les occurrences, mais les conditions d'observation ont empêché la collecte systématique de données, de sorte qu'elles n'ont pas été incluses dans les analyses.

Nous avons équilibré l'ensemble des données de manière à ce que les deux sexes soient représentés de manière égale dans les catégories adultes et subadultes (Tableau 1). Ceci n'a pas été possible dans les catégories juvéniles et nourrissons car le 4ème mâle juvénile potentiel et 4 des 9 nourrissons appartenaient à des mâles périphériques difficiles à observer. Les chimpanzés mâles matures (adultes et subadultes) ont été classés de manière linéaire de 1 à 9 sur la base des données unidirectionnelles pant-grunt collectées dans le cadre des enregistrements à long terme.

Définitions

Nous définissons *une unité de* communication comme un appel, un geste ou une expression faciale produit une seule fois ou à plusieurs reprises dans le cadre *d'une série*. Nous utilisons le terme "*signal"* pour désigner la production d'une seule unité ou d'une série d'unités suivie d'une pause de >1 s (selon Hobaiter et Byrne 2011a, b, 2012). Lors du calcul du nombre d'unités dans une série, les répétitions du même type d'unité n'ont pas été comptées comme des unités multiples. Nous utilisons le terme "vocal" pour les signaux composés uniquement de vocalisations, "gestuel" pour les gestes tactiles, visuels silencieux et auditifs, et "combinaison" pour les combinaisons d'unités vocales et gestuelles dans un seul signal.

Nous avons considéré la *persistance* comme la production d'un signal supplémentaire après l'*attente d'une réponse* et l'avons utilisée comme une indication de l'*échec* du signal précédent. L'attente d'une réponse a été définie comme une pause de >1 s au cours de laquelle aucune nouvelle activité n'a été entamée par le signaleur, que ce soit dans des situations solitaires (par exemple, se toiletter, se nourrir) ou sociales (par exemple, voyager, se toiletter). Les échecs n'ont été comptabilisés que pour les signaux produits pour l'individu focal. Nous avons considéré que le début d'une nouvelle activité représentait la fin d'un événement de communication.

Comme il était difficile de filmer en continu les individus focaux, nous avons dicté toutes nos observations sur un enregistreur portatif. Notre objectif était de documenter tous les signaux produits et reçus par l'animal focal. Nous avons catégorisé les unités en nous basant sur les répertoires précédemment publiés des chimpanzés sauvages, c'est-à-dire 66 gestes (Hobaiter et Byrne 2011a) et 15 vocalisations (Crockford et Boesch 2005).

Activité Les taux d'activité des chimpanzés fluctuent tout au long de la journée. Afin de contrôler les effets de la journée, nous avons équilibré la collecte d'échantillons sur trois périodes de temps. Au total, 3 heures de données ont été collectées pour chaque individu, 1 heure le matin ("*am*" = 7-10 am), 1 heure à la mi-journée ("*mid*" = 10-13 pm) et 1 heure l'après-midi ("*pm*" = 1-4 pm).

Dominance Le mâle alpha d'une communauté de chimpanzés occupe une position unique qui, en soi, peut affecter l'environnement com- municatif dans lequel il existe. Par exemple, tous les autres individus de la communauté font du pantagruétisme à son égard, alors qu'il n'en fera à aucun autre. Pour contrôler la position alpha comme source de variation possible, les données du mâle alpha n'ont pas été incluses dans les analyses du comportement du "mâle adulte". Comme il ne peut y avoir qu'un seul mâle alpha dans la communauté à un moment donné, nous n'avons pas pu collecter les données de plusieurs individus dans cette catégorie. La variation du comportement entre les communautés peut être affectée par la variation de la structure sociale d'une communauté (taille, sex-ratio) et de son environnement (Schöning et al. 2008). Les mâles alpha peuvent rester en place pendant plus de dix ans, ce qui rend difficile les observations répétées au sein d'une même communauté. Comme nous souhaitions limiter les erreurs dues à la petite taille de l'échantillon, nous avons collecté un total de 6 heures de données à partir de la communauté de l

Tableau 1 Nombre et type de signaux enregistrés (production et exposition), âge et sexe des individus focaux. g = geste, v = vocal, c = combinaison

Classe d'âge	Sexe	ID	Obs (h)	Signalé			Exposé à		
				g	v	c	g	v	c
Alpha	Masculin	NK	6	77	48	8	57	566	43
Adulte, *n* = 8	Homme , *n* = 4	HW	3	2	10	3	12	129	5
		KT	3	6	34	1	21	116	14
		MS	3	11	18	6	24	172	4
		ZF	3	17	23	12	16	169	10
	Femme, *n* = 4	JN	3	9	18	0	30	177	18
		ML	3	17	29	4	31	99	15
		NB	3	9	23	3	13	190	24
		OK	3	6	33	7	22	151	12
Subadulte, *n* = 8	Homme, *n* = 4	FK	3	15	24	4	21	110	5
		KZ	3	6	19	1	20	167	13
		PS	3	5	31	2	24	180	25
		ZD	3	4	15	0	35	271	26
	Femme, *n* = 4	JT	3	13	15	0	26	178	11
		KA	3	2	21	1	10	128	7
		KR	3	11	6	1	40	253	26
		RS	3	7	11	1	46	205	20
Juvénile, *n* = 8	Homme, *n* = 3	JM	3	3	9	1	37	144	9
		KC	3	10	21	9	35	232	26
		KS	3	8	18	2	28	125	14
	Femme, *n* = 5	HY	3	5	8	1	63	184	11
		KB	3	10	15	2	52	219	17
		KX	3	6	4	1	15	67	2
		RM	3	7	3	0	29	163	11
		FA	3	9	26	4	15	153	12
Nourrisson, *n* = 5	Homme, *n* = 2	JB	3	23	7	0	36	145	13
		MB	3	42	18	5	33	111	10
	Femme, *n* = 3	RF	3	7	27	2	54	182	21
		HE	3	28	7	0	56	151	4
		KH	3	13	6	1	67	194	12
Total	*n* = 30 (14 m, 16 f)		93	388	547	82	968	5331	440

alpha mâle, 2 h par période de temps, et a ensuite calculé un taux moyen par heure à partir de ce chiffre, pour permettre la comparaison avec les autres catégories d'âge/sexe.

Contexte L'activité focale a été enregistrée à la minute près. Afin de contrôler les effets possibles du contexte sur la signalisation de l'individu focal, par exemple lors de l'étude du rang du mâle, nous avons totalisé le nombre de minutes d'observation au cours desquelles l'individu focal a été enregistré comme s'étant engagé dans cette activité au moins une fois (voir tableau 2).

Individus blessés au collet Comme tout handicap physique peut influencer le choix du canal de communication ou du type de signal, nous n'avons inclus que les individus ne présentant pas de blessures majeures (c'est-à-dire au niveau de la main, du pied ou du membre entier, plutôt qu'au niveau des doigts ou des orteils individuels).

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel SPSS Statistics, les moyennes ± l'écart-type étant indiqués tout au long du document. La normalité de toutes les données a été testée avant l'analyse statistique. Dans certains cas, les données n'étaient pas normales mais des transformations ont pu être appliquées. Dans ce cas, les analyses utilisant des données transformées sont indiquées dans la section "Résultats". Les données individuelles ont été transformées en taux, généralement en signaux par heure, afin d'éliminer tout effet de pseudo-réplication.

Transformations spécifiques utilisées Pour l'asymétrie, les valeurs *Z* sur
1,96 ou inférieures à -1,96 ont été considérées comme positivement ou négativement asymétriques, respectivement. Dans le cas d'une asymétrie positive, une transformation de $\sqrt{(x)}$ a été appliquée. Dans le cas d'une asymétrie négative, nous avons transformé les données avec $\sqrt{((x_{max} + 1) - x)}$. Si

Tableau 2 Définition des contextes comportementaux de communication chez les chimpanzés sauvages. Des exemples de signaux enregistrés dans chaque contexte sont également fournis ; cependant, les signaux ne sont pas spécifiques à un contexte particulier et peuvent se produire dans plusieurs d'entre eux.

Contexte	Définition
Affiliation	Une personne recherche un soutien social ou un contact physique positif de la part d'une autre personne, par exemple : des salutations, en cas de détresse ou de réconciliation. Cela comprend des gestes tels que toucher (par exemple les testicules) ou serrer la main et des vocalisations telles que haleter ou haleter-gronder.
Agonisme	Un individu cherche à chasser ou à attaquer physiquement un autre individu, ce qui conduit généralement l'autre individu à quitter le groupe ou à s'engager dans une bagarre physique. Le signaleur est généralement en position piloérectile. Comprend des gestes tels que secouer un objet ou gifler et des vocalisations telles qu'aboyer ou crier.
Mendicité [b]	Une personne demande de la nourriture ou l'accès à la nourriture à une autre personne. Cela comprend la position assise et le regard scrutateur, des gestes tels que tendre la main ou caresser la bouche, et des vocalisations telles que gémir ou haleter.
Consortium [b]	Comprend les individus engagés dans un comportement de consorting ou sollicitant un tel comportement (non observé pendant la période de collecte des données).
Déplacer [b]	Un individu cherche à en déplacer physiquement un autre, cela n'inclut pas le fait de courir vers un autre individu ou de s'enfuir avec un autre individu (voir démonstration ou agonisme). Comprend des gestes tels que lancer la main ou gifler un objet, et des vocalisations telles qu'aboyer.
Afficher à [c]	Les manifestations sociales, comme courir à travers le groupe ou vers d'autres individus, comprennent des gestes tels que secouer un objet et/ou des vocalisations telles que pousser un cri ou pousser un cri.
Alimentation	Il s'agit principalement de la localisation, de la préparation et de l'ingestion de nourriture, y compris l'allaitement et la boisson. Il s'agit également du comportement de chasse après la mise à mort, c'est-à-dire de la consommation de viande. Les signaux gestuels sont rares, mais comprennent, par exemple, le fait de lever le bras et les vocalisations telles que le grognement alimentaire ou le halètement-hullement.
Toilettage	Un individu participe au toilettage ou demande à un autre de se faire toiletter. Cela comprend des gestes tels que la poussée dirigée ou le grattement fort et bruyant, et des vocalisations telles que le halètement ou le grognement haletant.
Chasse [b]	Cela comprend les patrouilles (les individus marchent les uns derrière les autres en ligne tout en restant silencieux et très vigilants), la poursuite et la mise à mort des espèces ciblées, mais pas la consommation ultérieure de viande. Cela comprend les vocalisations telles que les aboiements ou les cris.
Invitation-sexuelle	Comprend les présentations sexuelles des femelles en oestrus (les femelles non en oestrus sont considérées comme recherchant une affiliation lorsqu'elles présentent leurs organes génitaux, tout comme les mâles). Comprend également le comportement relatif à l'inspection du gonflement de la femelle, à la monte et à la copulation entre mâles de tous les groupes d'âge. Comprend des gestes tels que secouer un objet ou couper une feuille, et des vocalisations telles que crier ou haleter.
Rencontre intercommunautaire [a]	Inclut les patrouilles de groupe (les individus marchent les uns derrière les autres en ligne tout en restant silencieux et très vigilants) vers l'emplacement d'une communauté voisine, ou l'individu rejoignant le groupe lors d'une rencontre existante. Comprend des gestes tels que secouer un objet ou frapper un objet, et des vocalisations telles que crier ou haleter.
Auvent mobile	Déplacement d'une zone à une autre dans la canopée. N'inclut pas les déplacements brefs entre individus au sein d'un groupe. Les signaux gestuels sont rares mais incluent, par exemple, le piétinement d'un objet et les vocalisations telles que le halètement-hullement.
Déplacement vers le haut/bas de l'arbre	Montée ou descente entre le sol et la canopée. Signaux gestuels rares, vocalisations telles que halètement-hullement ou grognement alimentaire.
Jeu-social	Deux ou plusieurs individus se livrent à un comportement ludique, qui peut inclure à la fois des jeux de poursuite et/ou des jeux de contact comme la lutte. Les signaux gestuels sont courants et variés, par exemple : un objet dans la bouche ou suspendu, et des vocalisations telles que des halètements ou des rires.
Repos	Un individu reste immobile sans participer à une activité physique dirigée par lui-même ou par quelqu'un d'autre ; cela inclut le sommeil. La communication est rare mais comprend des gestes tels que des poussées dirigées ou des vocalisations telles que des « huées ».
Voyage	Locomotion d'une zone à une autre sur le sol. N'inclut pas les déplacements brefs entre individus au sein d'un groupe. Comprend les gestes tels que le fait de faire un objet avec un tambour et de balancer les bras ou les vocalisations telles que le hululement ou le halètement-hululement.

[a] Données trop peu nombreuses pour être analysées

[b] Pas vu pendant la période de collecte des données ;

[c] Nous définissons "Display" selon Nishida et al. 2010, p. 17

les données transformées étant conformes aux exigences, des analyses paramétriques ont été effectuées, avec des tests *t* post hoc après une ANOVA à une voie. En cas de données non homogènes, soit des tests non paramétriques, tels que les tests du chi-carré, soit des tests paramétriques prenant en compte l'écart à la normalité de l'égalité des variances, tels que l'$_{\text{ANOVABrown-Forsythe}}$, ou le $_{\text{test}}$ tunequal$_{\text{var- iances}}$, ont été effectués et clairement signalés.

Si des comparaisons planifiées pouvaient être effectuées, des tests *t* standard ou leurs équivalents non paramétriques ont été utilisés, avec une correction de Bonferroni si le nombre de comparaisons planifiées était égal ou supérieur au nombre de conditions expérimentales. Dans le cas de tests post hoc non planifiés, nous avons utilisé le HSD de Tukey (pour des tailles d'échantillons égales) ou les tests de Games-Howell (les tailles d'échantillons variaient entre les conditions ; l'exigence d'homogénéité de la variance n'était pas respectée).

Comme les données sur le rang n'étaient disponibles que pour les individus mâles matures, nous les avons analysées séparément de nos analyses sur l'âge et le sexe. Pour étudier l'effet du rang, nous avons calculé un taux par minute d'utilisation de signaux dans chaque contexte pour chacun des neuf mâles matures, et nous avons examiné comment le rang (en tant que covariable) et le contexte (en tant que facteur indépendant) affectaient le taux d'utilisation de signaux (dans les huit contextes dans lesquels au moins cinq des neuf mâles ont été enregistrés en train de signaler : agonisme, affiliation, présentation, alimentation, toilettage, déplacement dans l'arbre, repos et déplacement). La variance d'erreur diffère entre les groupes, nous avons donc utilisé un modèle linéaire généralisé (Gamma avec distribution de lien logarithmique), qui n'est pas affecté par cela, pour tester le changement dans le taux par minute de production de type de signal avec le changement de rang du mâle, tout en contrôlant le contexte.

Résultats

La taille des groupes varie de 1 à 30 individus, et la taille moyenne des groupes varie de 10 à 14 individus tout au long de la journée (moyenne matin : 9,7 ± 6,9, milieu de journée : 11,5 ± 7,7, après-midi : 13,8 ± 8,3). Les
Le taux de signalisation d'un individu était constant tout au long de la journée (ESM, tableau S1) ; nous avons donc combiné les données de toutes les périodes de temps dans toutes les analyses ultérieures.

Au total, nous avons enregistré 7076 vocalisations et 2372 gestes, qui faisaient partie de 7756 signaux émis au cours de la période d'observation totale de 93 heures focales. Les individus focaux ont produit 643 vocalisations et 671 gestes, dans le cadre de 1017 signaux (547 vocaux, 388 gestuels, 82 combinés) et, en tant que destinataires potentiels, ont été exposés à un total de 6433 vocalisations et 1701 gestes, dans le cadre de 6739 signaux (5331 vocaux, 968 gestuels et 440 combinés).
(tableau 1).

Production et exposition

En tant que signaleurs, les individus diffèrent dans la manière dont ils répartissent leurs efforts de communication entre les différentes modalités (f = 30,5, df = 1. 5, 42. 6, p < 0 .0001 ; mesures répétées $_{\text{ANOVAGreenhouse-Geisser}}$). Cette variation n'est pas due à les différences entre la signalisation vocale et gestuelle (vocale : 5,8 ± 2,9 signaux par heure (signaux/h) ; gestuel : 3,9 ± 3,2 signaux/h ; différence moyenne = 1,9, p = 0,07 ; test post hoc avec correction de Bonferroni), mais liées aux différences entre la signalisation vocale ou gestuelle simple, et la signalisation combinée (combinaison : 0,9 ± 1,0 signaux/h ; vocal vs. combinaison : différence moyenne = 4,9, p < 0,0001 ; gestuel vs. combinaison : différence moyenne = 3,0, p < 0,0001).

Les destinataires potentiels ont été exposés aux signaux vocaux (56,1 ± 16,6 signaux/h) beaucoup plus souvent qu'aux signaux gestuels (10,4 ± 5,1 signaux/h) ou aux signaux combinés (4,7 ± 2,4 signaux/h ; f = 289,7, df = 1,2, 34,1, p < 0,0001).
mesures répétées $_{\text{ANOVAGreenhouse-Geisser}}$; tests post hoc avec correction de Bonferroni : différence moyenne vocale et gestuelle = 45,7, p < 0,0001 ; différence moyenne vocale et combina- tion = 51,4 p < 0,0001).

Les signaleurs ont produit en moyenne 9,8 ± 4,8 signaux par heure. Les unités individuelles étaient plus fréquentes que les séries (unités individuelles : 7,7 ± 3,2 par heure ; séries : 2,1 ± 1,9 par heure ; t = 14,12, df = 29, p < 0,0001 ; test t par paires, bilatéral). Il n'y avait pas de différence entre les fréquences des signaux d'un seul type (gestuel ou vocal) ou des séries combinées (signaux d'un seul type : 1,4 ± 2,3 par heure ; séries combinées :
0,9 ± 1,0 par heure ; t = 1,36, df = 29, p = 0,185 ; paired t test, two-tailed). Les séries étaient généralement composées de deux unités, quelle que soit la modalité (gestuelle : moyenne produite = 2,5 ± 1,0, plage de 2 à 9 types de gestes ; vocale : moyenne produite = 2,0 ± 0,2, plage de 2 à 3 types d'appels ; combinaison : moyenne produite = 2,3 ± 0,7, plage de 2 à 5 unités). Les séries de combinaisons commençaient généralement par une vocalisation (données produites et reçues par les individus focaux combinés : vocalisation en premier = 71, geste en premier = 11, chi- carré = 43,0, df = 1, p < 0,0001). Si trois unités ou plus étaient combinées, elles consistaient généralement en des vocalisations uniques combinées à deux gestes ou plus (≥3 unités : n = 37, toutes combinées) ; en revanche, les gestes uniques combinés à deux vocalisations ou plus étaient moins fréquents (n = 16 ; chi carré = 8,3, df = 1, p = 0,004, voir tableau S2 de l'ESM).

Sexe et âge

Nous n'avons pas trouvé d'effet du sexe sur la vitesse à laquelle les chimpanzés utilisaient les différents types de signaux pendant la communication (signaux gestuels, vocaux ou combinés ; mesures répétées $_{\text{ANOVAGreenhouse-Geisser}}$: F = 0,079, df = 1,5, p = 0,880), mais il y avait de forts effets de l'âge.

Les taux de signaux gestuels varient de manière significative entre les groupes d'âge (données transformées pour corriger les biais positifs avec
$\sqrt{(x)}$: ANOVA à sens unique F = 3,95, df = 3, 28, p = 0,020).
Les nourrissons ont utilisé des signaux gestuels plus souvent que les juvéniles et les subadultes (nourrissons = 6,8 ± 4,5 signaux par heure (signaux/ h) ; juvéniles = 2,2 ± 0,9 signaux/h, post hoc Tukey HSD : p = 0,025 ; subadultes = 2,6 ± 1,5 signaux/h, post hoc Tukey HSD : p = 0,029), mais pas significativement plus souvent que les adultes (taux moyen = 3,2 ± 1,8 signaux/h, post hoc Tukey HSD :

p = 0,111 ; Fig. 1). Les taux de signaux vocaux ont également varié entre les groupes d'âge (ANOVA à sens unique F = 3,22, df = 3, 25, p = 0,040), mais d'une manière différente. Mis à part un pic mineur chez les jeunes (taux moyen = 4,7 ± 3,2 signaux/h), il y a eu une augmentation significative de l'utilisation des vocalisations avec l'âge, des juvéniles aux adultes (post hoc Tukey HSD ; p = 0,025 ; juvéniles = 3,0 ± 0,9 signaux/h ; adultes = 7,0 ± 2,5 signaux/h). Les taux de signaux combinés, enfin, ne varient pas entre les groupes d'âge (données trans- formées pour corriger l'asymétrie positive avec $\sqrt{(x)}$: ANOVA à sens unique F = 1,77, df = 3, 28, p = 0,179 ; Fig. 1), avec un taux moyen d'utilisation de 0,83 ± 1,0 signaux/h.

Du point de vue des destinataires potentiels, nous n'avons trouvé aucune différence dans les taux d'exposition des différents groupes d'âge aux signaux vocaux ou combinés (vocal : F = 0,93, df = 3, 25, p = 0,44 ; combinaison : F = 0,62, df = 3, 35, p = 0,61, ANOVA à sens unique). Le taux d'exposition des individus aux signaux gestuels a cependant varié selon les groupes d'âge, avec une diminution générale en fonction de l'âge (F = 5,27, df = 3, 25, p = 0,006 ; ANOVA à sens unique ; in-
fants = 16,4 ± 4,8 signaux/h ; juvéniles = 11,4 ± 5,6 signaux/h ; subadultes = 9,3 ± 3,9 signaux/h ; nourrissons vs. juvéniles : p = 0,199 ; nourrissons vs. subadultes : p = 0,034 ; nourrissons vs. adultes : p = 0,004 ; post hoc Tukey HSD).

Rang masculin

Les mâles matures, y compris tous les individus adultes et subadultes, se sont vus attribuer un rang linéaire de 1 à 9. La production de signaux gestuels du mâle alpha était supérieure de plus de 4 déviations standard à la moyenne des adultes (Fig. 1), et également supérieure à celle des nourrissons. En tant que destinataire, l'exposition du mâle alpha aux signaux vocaux et combinés était également bien en dehors de la plage normale (vocal : alpha = 94,3 signaux/h, moyenne adulte = 50,1 ± 10,8 signaux/h ; combiné : alpha = 7,2 signaux/h, moyenne adulte = 4,3 ± 2,2 signaux/h ; Fig. 1). Cependant, le comportement du mâle alpha au cours de la journée diffère également de celui des autres individus.

Par exemple, il a été enregistré dans le contexte de la "présentation" plus souvent que les autres mâles subadultes et adultes (8,3 min/h par rapport à 1,2 min/h ; n = 8, plage de 0,3-2,3 min/h). Nous avons réalisé un modèle linéaire généralisé pour chaque type de signal (les statistiques d'ajustement étaient bonnes pour les trois modèles : X^2 /df : gestuel = 1,09 ; vo- cal = 1,42 ; combinaison = 1,04). En contrôlant le contexte, nous n'avons trouvé aucun effet du rang sur le taux par minute des signaux vocaux ou de combinaison chez les chimpanzés mâles, et seulement une très faible augmentation du taux gestuel par minute avec l'augmentation du rang du mâle (voir tableau 3). Compte tenu du statut particulier du mâle alpha dans la hiérarchie des chimpanzés, nous avons réexécuté les mêmes modèles en excluant le mâle alpha (n = 8 individus, les statistiques d'ajustement étaient à nouveau bonnes pour les trois modèles : X^2 /df : gestuel = 0,43 ; vocal = 1,27 ; combinaison = 0,92). En contrôlant pour le texte, nous n'avons pas trouvé d'effet du rang sur le taux par minute des signaux vocaux chez les chimpanzés mâles (non-alpha). Cependant, en excluant le mâle alpha, nous n'avons trouvé aucun effet du rang du mâle (non-alpha) sur le taux de signaux gestuels et une petite augmentation du taux par minute de signaux de combinaison avec l'augmentation du rang du mâle (non-alpha) (voir tableau S4), ce qui suggère que le mâle alpha peut avoir conduit l'effet du rang sur le geste, et masqué un petit effet du rang sur l'utilisation de combinaisons.

Persistance

Nous avons comparé l'utilisation de signaux vocaux, gestuels et combinés à la suite d'un signal apparemment raté avec la répartition générale de ces types de signaux dans la communication. Après des signaux gestuels, les individus étaient plus susceptibles de produire d'autres signaux gestuels (chi-carré = 121,4, df = 2, p < 0,00001). De même, après des signaux combinés, les signaleurs étaient plus susceptibles de produire d'autres signaux combinés (chi carré = 23,0, df = 2, p < 0,00001). En revanche, après des signaux vocaux, les signaleurs étaient plus susceptibles de produire des signaux de combinaison (chi carré = 44,7, df = 2, p < 0,00001 ; Fig. 2).

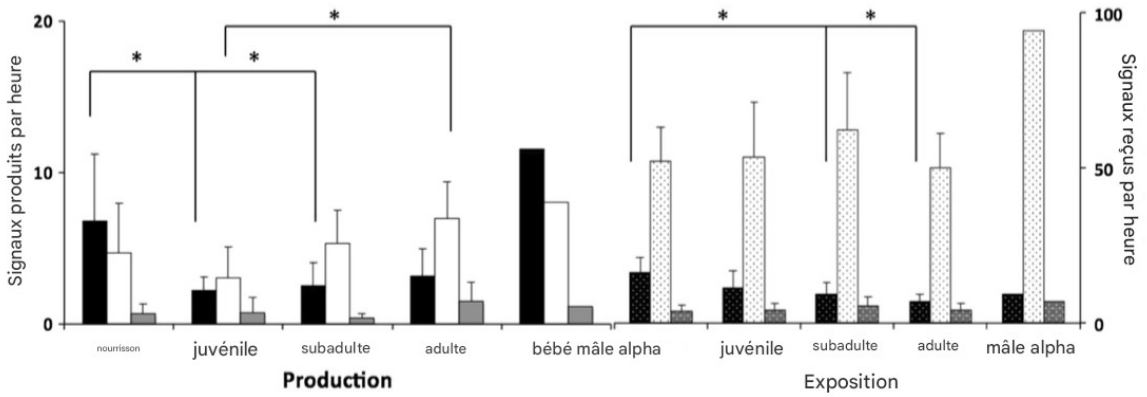

Fig. 1 Production moyenne et taux d'exposition des signaux pour les catégories d'âge et le mâle alpha. Production indiquée à *gauche* : les *barres noires*, *blanches* et *grises* représentent respectivement les signaux gestuels, vocaux et combinés. *Erreur* *Les barres* indiquent l'écart-type. L'exposition est représentée *à droite* : *les barres sont tachetées* pour les différencier de la production. Notez les échelles différentes pour la production et l'exposition. *L'astérisque* représente p < 0,05

Tableau 3 Effet du rang de l'homme sur la fréquence d'utilisation des signaux, en tenant compte du contexte. Modèle linéaire généralisé : une valeur négative de *B* associée à un $p < 0,05$ indique une augmentation du taux. de l'utilisation des signaux avec l'augmentation de la rang. Tous les mâles adultes et subadultes inclus, $n = 9$

Type de signal (taux par min)	*B* (SE)	Intervalle de confiance Wald à 95 pour (*B*)		Chi-deux de Wald (*df*)	valeur *p*
		Inférieur	Supérieure		
Gestuelle	-0.10 (0.04)	-0.19	-0.02	5.69 (1)	0.017
Voix	0.09 (0.07)	-0.05	0.23	1.76 (1)	0.184
Combinaison	-0.08 (0.05)	-0.19	0.02	2.33 (1)	0.127

Variation de l'utilisation selon les contextes

Nous avons comparé la distribution des modalités de signaux produits par les individus focaux dans 15 contextes comportementaux avec la distribution des types de signaux dans l'ensemble des données, tous contextes confondus. Sur les 15 contextes enregistrés, 4 contextes (mendicité, déplacement, chasse et rencontre intercommunautaire) contenaient trop peu de données pour être analysés. Si les chimpanzés sont sensibles à la distinction entre les signaux publics et privés, alors pendant les parades ou les invitations sexuelles, lorsque les mâles signaleurs tireraient un faible bénéfice et un coût potentiellement élevé de l'utilisation de signaux révélant leur identité à des individus hors de vue, ils devraient employer une proportion relativement plus importante de communication gestuelle par rapport à leur utilisation dans tous les autres contextes. Conformément à cette prédiction, pendant les présentations et les invitations sexuelles, la proportion de signaux gestuels dans la communication de chaque signaleur a presque triplé (*test t* apparié ; $p < 0,0001$ $n = 12$ signaleurs ; proportion de signaux gestuels dans les présentations et les invitations sexuelles = 0,85 ± 0,23 ; proportion de signaux gestuels dans tous les autres contextes = 0,29 ± 0,23) et la proportion de signaux vocaux a diminué (test *t* apparié ; $p < 0.0001$ $n = 12$ signaleurs ; proportion vocale affichages et invitations sexuelles = 0.04 ± 0.14 ; proportion vocale tous autres contextes = 0.60 ± 0.21) mais l'utilisation de combinaisons de signaux n'a pas changé (test *t* apparié ; $p = 0.948$ $n = 12$ signaleurs ; proportion de combinaison affichages et invitations sexuelles = 0.11 ± 0.17 ; proportion de combinaison tous autres contextes = 0.29 ± 0.21).

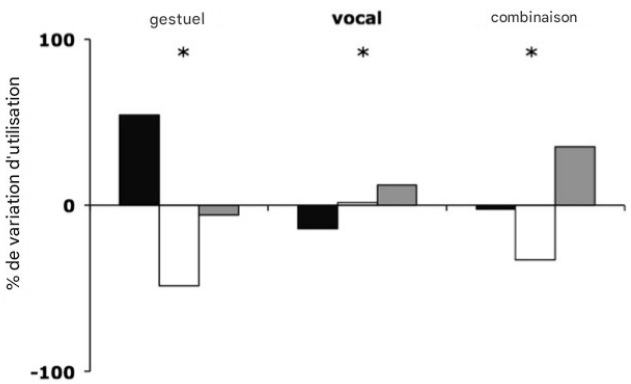

Fig. 2 Variation en pourcentage de la distribution des modalités pendant la persistance après l'utilisation de chacune des trois modalités. Le zéro représente la distribution normale attendue des modalités dans l'ensemble des données ; la variation par rapport à cette distribution est indiquée en pourcentage de fréquence d'utilisation. *L'astérisque* représente une variation significative par rapport à la norme ($p < 0,001$). *Les barres noires*, *blanches* et *grises* représentent respectivement les signaux gestuels, vocaux et combinés produits après l'attente de la réponse.

contextes = 0,11 ± 0,09). En revanche, lorsqu'ils voyagent, se déplacent dans les arbres ou se reposent, les signaleurs ont potentiellement un coût faible et/ou un avantage élevé à transmettre leur identité à des individus hors de vue et peuvent utiliser une plus grande proportion de communication vocale. Conformément à une sensibilité à la nature publique/privée de l'information, la proportion de signaux vocaux dans leur communication augmentait lorsqu'ils se déplaçaient, bougeaient ou se reposaient (test *t* apparié ; $p < 0,0001$, $n = 30$ signaleurs ; proportion vocale des communications de déplacement, de mouvement et de repos = 0,71 ± 0,18 ; proportion vocale de tous les autres contextes = 0,37 ± 0,25) et la proportion de communication gestuelle diminuait (test *t* apparié ; $p < 0.0001$, $n = 30$ signaleurs ; proportion gestuelle des communications de voyage, de mouvement et de repos = 0,22 ± 0,19 ; proportion gestuelle de tous les autres contextes = 0,54 ± 0,29) mais, encore une fois, leur utilisation des combinaisons de signaux n'a pas changé (test *t* apparié ; $p = 0,400$, $n = 30$ signaleurs ; proportion de combinaison des communications de voyage, de mouvement et de repos = 0,07 ± 0,08 ; proportion de combinaison de tous les autres contextes = 0,09 ± 0,10).

Dans les cinq autres contextes (affiliation, agonisme, alimentation, toilettage et jeu), les signaleurs pouvaient accumuler des coûts ou des avantages en fonction de leur rôle (par exemple : dans une attaque agressive où un individu invisible est allié à la victime, un individu dans le rôle de l'attaquant peut accumuler un coût en révélant son identité, tandis qu'un individu dans le rôle de la victime peut accumuler un avantage). Pour étudier l'utilisation des signaux, nous avons effectué des tests d'ajustement du chi carré, en comparant la distribution observée des types de signaux à la distribution attendue (la distribution des types de signaux dans l'ensemble des données, tous contextes confondus). Les cinq contextes ont varié par rapport à la distribution attendue, le biais le plus fort en faveur des signaux combinés a été observé dans les contextes affiliatifs et agonistiques, au détriment des signaux vocaux, qui ont diminué par rapport à leur utilisation dans tous les contextes (Fig. 3, Tableau S3). Le toilettage et le jeu ont montré une augmentation de l'utilisation des signaux gestuels, tandis que dans le cadre de l'alimentation, il y a eu une augmentation des signaux vocaux.

Discussion

Dans la communication animale, y compris le langage humain, un signal unique peut être multimodal s'il combine des éléments visuels, sonores et tactiles. Nous considérons ici un niveau supplémentaire de flexibilité potentielle : la combinaison de deux types différents d'éléments visuels, sonores et tactiles.

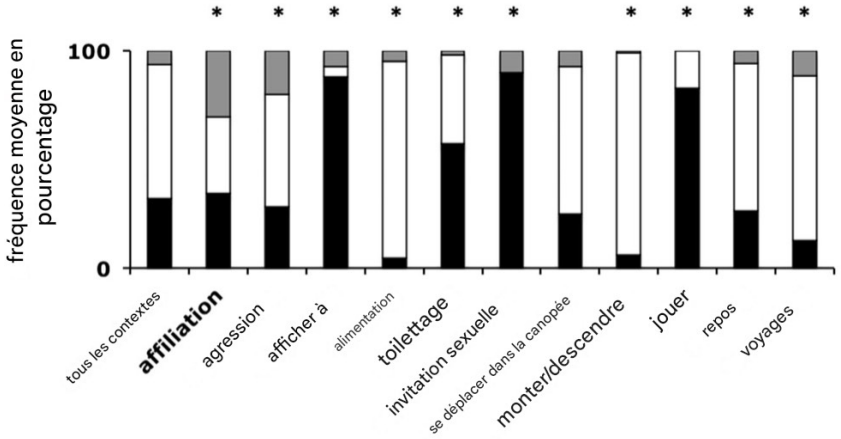

Fig. 3 Distribution des modalités du signal dans le contexte comportemental (15 cas ou plus). Valeurs calculées en faisant la moyenne des moyennes individuelles. *Les segments noirs*, *blancs* et *gris* représentent respectivement les signaux gestuels, vocaux et combinés. *L'astérisque* indique que la distribution s'écarte significativement de la distribution normale (calculée à partir de tous les contextes).

Les chimpanzés utilisent des signaux gestuels, des gestes et des vocalisations. Nos données confirment que les chimpanzés utilisent des signaux vocaux et gestuels à la fois séparément et en combinaison, ce qui suggère que la combinaison de signaux gestuels et vocaux telle qu'elle est observée dans le langage humain n'est pas unique à la lignée humaine. En outre, ils adaptent leur utilisation des types de signaux en fonction du contexte social et du succès des communications précédentes.

Les chimpanzés sont considérés comme des com- municateurs essentiellement vocaux, en raison de la nature dense et visuellement obscure de leur habitat forestier (Slocombe et Zuberbühler 2009). Cependant, dans cette étude, nous constatons que les chimpanzés émettent des signaux vocaux et gestuels avec la même fréquence. Certainement, étant donné leur habitat dense qui permet la réception de vocalisations mais pas de gestes de la part d'individus hors de vue, le monde de la communication auquel ils sont exposés est un monde très vocal. La communication gestuelle tend à se concentrer sur des cibles immédiates dans des contextes spécifiques, alors que les signaux vocaux peuvent être reçus de plusieurs signaleurs à portée de vue ou non - ce qui est très adaptatif dans une société de fission-fusion, mais pas sans coût potentiel en fonction de l'information codée dans un signal particulier. Nous avons constaté que les signaux combinés étaient rares et, comme cela a été observé chez les chimpanzés (Leavens et Hopkins 2005 ; Pollick et de Waal 2007 ; Leavens et al. 2010 ; Wilke et al. 2017) et les bonobos (Pollick et de Waal 2007 ; Pollick et al. 2008 ; Genty et al. 2014), qu'ils étaient employés moins fréquemment que les gestes ou les vocalisations isolés. Les combinaisons étaient principalement utilisées dans le cadre d'inter- actions sociales complexes, comme on le voit dans les comportements affiliatifs et agonistiques, et surtout après un échec des signaux vocaux.

Le mâle alpha est apparu comme une aberration à la fois en tant qu'émetteur et destinataire de signaux : un utilisateur extrêmement prolifique de gestes et des niveaux particulièrement élevés de signaux vocaux et de signaux gestuels-vocaux. Lorsque nous avons contrôlé le contexte dans lequel la communication a eu lieu, nous avons trouvé un petit effet positif du rang de l'homme sur l'utilisation des gestes. Cependant, cet effet disparaît lorsque le mâle alpha est exclu, ce qui suggère que les hommes prolifiques en matière de gestes sont plus susceptibles de faire des gestes que les autres.

L'utilisation de la gestuelle peut être une caractéristique de la position unique occupée par le mâle alpha plutôt que des rangs supérieurs en général, et elle peut être le résultat du fait qu'il passe plus de temps dans des contextes particulièrement associés à l'utilisation de la gestuelle, tels que l'affichage. La production tout aussi prolifique de gestes chez les nourrissons peut également être influencée par le contexte, dans ce cas très probablement celui du jeu. Cependant, une autre explication possible est que les nourrissons ont tendance à limiter leur communication à des individus proches d'eux, par exemple leur mère et leurs frères et sœurs, ce qui peut favoriser l'utilisation de gestes. En excluant le mâle alpha, nous avons constaté une légère augmentation de l'utilisation des signaux de combinaison avec l'augmentation du rang du mâle.

Distinguer les différentes pressions qui ont conduit à l'évolution des combinaisons de signaux n'est pas simple, en particulier parce que plusieurs pressions peuvent interagir sur le même système, comme l'augmentation de l'efficacité et la modification ou l'affinement du contenu (Wilson et al. 2013). Pour aborder cette question, il faudra étudier en détail le comportement des destinataires et son effet sur le choix des gestes, des vocalisations et de leurs combinaisons (Hasson 1994 ; Maynard Smith et Harper 1995 ; Genty et al. 2009 ; Hobaiter et Byrne 2014 ; Wilke et al. 2017), ainsi que faire la distinction entre les différents signaux gestuels et vocaux et prendre en compte les efforts de communication sur de longues et de courtes distances. Cependant, les modèles de comportement dans la sélection des types de signaux offrent quelques indications.

Redondance ou raffinement

Les grands singes produisent régulièrement des séries de signaux. Dans la communication gestuelle, cela inclut la combinaison rapide de signaux dans une séquence indépendamment du comportement du destinataire, peut-être comme une stratégie de "sécurité" (Hobaiter et Byrne 2011b), et aussi l'ajout de signaux supplémentaires après l'attente d'une réponse qui indique la persistance vers un objectif après l'échec des signaux précédents de la série (Liebal et al. 2004, Hobaiter et Byrne 2011b, Roberts et al. 2013). Si l'utilisation de signaux gestuels et vocaux

Si les combinaisons de signaux reflètent une stratégie de redondance visant à améliorer l'efficacité de la signalisation (le type de signal supplémentaire étant ajouté pour améliorer le succès de la transmission), nous nous attendons à ce que les combinaisons de signaux fassent suite à l'échec de l'utilisation unique d'un signal gestuel ou vocal. Cependant, ce n'est que si leurs signaux initiaux étaient vocaux que les signaleurs étaient susceptibles de passer de l'utilisation d'un signal unique à celle d'un signal combiné après l'échec de leurs efforts de communication ; ce n'est pas le cas si leurs signaux étaient gestuels. Cette différence dans les schémas de persistance en fonction du type de signal suggère qu'il peut y avoir une variation dans le type d'information encodée dans les signaux vocaux et gestuels. Si les deux types de signaux encodent des informations similaires, leur combinaison peut fournir une redondance ; cependant, les différences dans le type d'informations encodées suggèrent que leur combinaison peut permettre d'affiner ou de modifier le contenu. De même, Wilke et al. (2017) ont récemment trouvé des preuves que les combinaisons de signaux de chimpanzés (faciaux, vocaux ou gestuels) étaient plus susceptibles de susciter une réponse comportementale que les signaux vocaux seuls, mais pas plus susceptibles de le faire que les signaux gestuels seuls, et ont suggéré que les signaux vocaux peuvent servir à attirer l'attention ou à désambiguïser la signification du signaleur.

Messagerie privée ou publique

Les chimpanzés ont utilisé des combinaisons de signaux le plus souvent dans les contextes d'affiliation et d'agonisme, où une mauvaise interprétation des signaux peut être particulièrement coûteuse. Les coûts potentiels d'une mauvaise communication dans un contexte agonistique sont immédiatement évidents, avec des blessures graves et même des agressions mortelles entre les membres du groupe (Wrangham et al. 2006 ; Wilson et al. 2014), mais les contextes d'affiliation sont également importants. Dans la société des chimpanzés, la régulation subtile des relations individuelles est importante pour la formation et le maintien de liens sociaux à long terme, qui ont un impact sur le succès social et reproductif (par exemple Duffy et al. 2007 ; Gomes et Boesch 2009 ; Gilby et al. 2013). En effet, dans d'autres systèmes de communication de primates, c'est le degré de tolérance sociale qui augmente la complexité et la flexibilité des signaux (Maestripieri 1999 ; Dobson 2012), et dans la communication gestuelle des chimpanzés, une gamme accrue de signaux est employée pour la "négociation sociale" dans la régulation subtile de relations sociales complexes (Hobaiter et Byrne 2014).

La sélection des signaux peut varier en fonction du contexte pour des raisons purement pratiques. Lors de l'escalade, les membres sont utilisés pour la locomotion et peuvent ne pas être disponibles pour les gestes, et en effet ici l'utilisation des signaux vocaux a été augmentée. De même, la sélection des signaux peut être influencée par les contraintes environnementales. Environ un tiers des signaux gestuels ont une composante audible distincte (Hobaiter et Byrne 2011a ; par exemple, un *clip de feuille* ou une *secousse de branche*), et peuvent transmettre cette information sur une distance similaire à celle des vocalisations à courte distance (par exemple, un *grognement de panthère* ou un *hou de voyage*). Néanmoins, leurs propriétés acoustiques sont très différentes de celles des vocalisations, et certains signaux vocaux peuvent donc être plus efficaces que d'autres.

Le répertoire vocal des chimpanzés est très gradué, ce qui leur permet de produire un très grand nombre de variations d'appels. La nature très graduelle du répertoire vocal permet également aux chimpanzés de produire une très large gamme de variations d'appels ; par exemple, un *grognement de Pant* peut être produit seul ou combiné avec un appel d'*écorce* clair, mais en plus une gamme d'appels intermédiaires peut être produite où le grognement devient de plus en plus "écorcé". Cependant, la sélection des signaux peut également offrir la possibilité de discriminer entre les informations fournies à différents publics, en particulier lorsque les observateurs peuvent obtenir des informations précieuses (Wilson et al. 2013 ; Fedurek et al. 2015). Dans un contexte donné, le coût et l'avantage de révéler son identité à des personnes non visibles peuvent dépendre du rôle. Par exemple, il serait avantageux pour un attaquant de dissimuler son identité aux alliés potentiels de sa victime, tandis que la victime aurait intérêt à diffuser son identité et l'information selon laquelle elle est attaquée. Toutefois, dans certains contextes comportementaux, des prédictions plus claires peuvent être faites. Lorsqu'ils sollicitent l'attention sexuelle d'une femelle ou se livrent à des démonstrations de dominance, les chimpanzés mâles peuvent subir un coût élevé en révélant leur identité à des individus non visibles. À l'inverse, il peut être avantageux de communiquer sa position à des individus non visibles lorsqu'ils se déplacent ou se reposent. Nous constatons que, dans ces contextes, les chimpanzés utilisent leurs signaux en fonction d'une analyse coûts/bénéfices : ils utilisent davantage les gestes dans les contextes où l'écoute impose des coûts élevés, et davantage les vocalisations dans les contextes où ils peuvent tirer des bénéfices de la divulgation de leur identité à grande échelle.

Il est important de comprendre comment et quand les gestes et les vocalisations sont utilisés seuls ou en combinaison pour départager les hypothèses de pressions sélectives différentes dans l'évolution d'une communication plus complexe et plus proche du langage. Comme l'ont suggéré Slocombe et al. (2011), il est essentiel que la recherche comparative sur la communication aborde non seulement les questions de l'intégration d'informations provenant de différents canaux en un seul signal, mais aussi la combinaison de signaux gestuels et vocaux. En considérant l'ensemble des signaux gestuels et vocaux à leur disposition, nous démontrons que les chimpanzés sauvages ajustent leur sélection de signaux en fonction du succès des types de signaux précédents, et selon que leurs au- dences sont ou non à portée de vue. L'utilisation combinée de signaux vocaux et gestuels peut également offrir une subtilité accrue lors d'interactions sociales complexes. Nous suggérons que dans les études futures, il est crucial de considérer à la fois le type de signal : geste, vocalisation et les différentes modalités d'information : auditive, visuelle silencieuse, tactile, encodées dans la communication des primates.

Remerciements Nous tenons à remercier le professeur David Watts et deux évaluateurs anonymes pour leurs commentaires détaillés et réfléchis qui ont permis d'améliorer considérablement notre manuscrit. Nous remercions l'ensemble du personnel du Budongo Conservation Field Station. Nous remercions le Conseil national ougandais de la science et de la technologie, le bureau du président, l'Autorité ougandaise de la faune et de la flore et l'Autorité nationale des forêts.

Respect des normes éthiques Cette étude a été généreusement soutenue par le Leverhulme Trust, la Lucie Burgers Stichting et la British Academy. Cette étude a bénéficié d'un financement du septième programme-cadre de l'Union européenne pour la recherche, le développement technologique et la démonstration dans le cadre de la convention de subvention n° 283871. Il s'agit d'une étude purement observationnelle. Toutes les directives inter- nationales, nationales et institutionnelles applicables en matière de soins et d'utilisation des animaux ont été suivies. Toutes les procédures appliquées dans les études impliquant des animaux étaient conformes aux normes éthiques des institutions dans lesquelles les études ont été menées.

Disponibilité des données Un résumé des données qui étayent les résultats de cette étude est disponible dans le tableau 1 et le tableau S1. Toutes les autres données sont disponibles auprès de l'auteur correspondant sur demande raisonnable.

Libre accès Cet article est distribué selon les termes de la licence internationale Creative Commons Attribution 4.0 (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), qui permet l'utilisation, la distribution et la reproduction sans restriction sur n'importe quel support, à condition de mentionner de manière appropriée l'auteur ou les auteurs originaux et la source, de fournir un lien vers la licence Creative Commons et d'indiquer si des modifications ont été apportées.

Références

Altmann J (1974) Étude observationnelle du comportement : méthodes d'échantillonnage.
Behaviour 49:227-265

Arcadi AC, Robert D, Boesch C (1998) Buttress drumming by wild chimpanzees : temporal patterning, phrase integration into loud calls, and preliminary evidence for individual distinctiveness. Primates 39:505-518

Bard KA, Dunbar S, Maguire-Herring V, Veira Y, Hayes KG, McDonald K (2014) Gestures and social-emotional communicative development in chimpanzee infants. Am J Primatol 76:14-29

Brosnan SF, de Waal FBM (2002) Regulation of vocal output by chim- panzees finding food in the presence or absence of an audience. Evol Commun 4:211-224

Clark AP, Wrangham RW (1993) Acoustic analysis of wild chimpanzee pant hoots : do Kibale Forest chimpanzees have an acoustically dis- tinct food arrival pant hoot ? Am J Primatol 31:99-109

Cooper BG, Goller F (2004) Multimodal signals : enhancement and constraint of song motor patterns by visual display. Science 303:544-546

Crockford C, Boesch C (2005) Combinaisons d'appels chez les chimpanzés sauvages.
Behaviour 142:397-421

Crockford C, Herbinger I, Vigilant L, Boesch C (2004) Les chimpanzés sauvages produisent des appels spécifiques au groupe : un cas d'apprentissage vocal ? Ethology 110:221-243

Crockford C, Wittig RM, Mundry R, Zuberbühler K (2012) Wild chim- panzees informating ignorant groups members of danger. Curr Biol 22 : 142-146

de Luna AG, Hödl W, Amezquita A (2010) Colour, size and movement as visual subcomponents in multimodal communication by the frog *Allobates femoralis*. Anim Behav 79:739-745

de Waal FBM (1988) The communicative repertoire of captive bonobos (*Pan paniscus*), compared to that chimpanzees. Behaviour 106 : 183-251

Dobson SD (2012) Coévolution de l'expression faciale et de la tolérance sociale chez les macaques. Am J Primatol 74:229-235

Doutrelant C, McGregor PK, Oliveira RF (2001) The effect of an audi- ence on intrasexual communication in male Siamese fighting fish, *Betta splendens*. Behav Ecol 12:283-286

Duffy KE, Wrangham RW, Silk JB (2007) Male chimpanzees exchange political support for mating opportunities. Curr Biol 17:R586-R587

Eggeling WJ (1947) Observations on the ecology of the Budongo rain forest, Uganda. J Ecol 34:20-87

Engesser S, Ridley AR, Townsend S (2016) Meaningful call combina- tions and compositional processing in the South Pied Babbler. P Natl Acad Sci USA 113:5976-5981

Fedurek P, Machanda ZP, Schel AM, Slocombe KE (2013) Pant hoot chorusing and social bonds in male chimpanzees. Anim Behav 86 : 189-196

Fedurek P, Slocombe SE, Zuberbühler K (2015) Chimpanzees commu- nicate to two different audiences during aggressive interactions. Anim Behav 110:21-28

Fitch WT (2010) L'évolution du langage. Cambridge University Press, Cambridge

Frohlich M, Wittig RM, Pika S (2016) Play-solicitation gestures in chim- panzees in the wild : flexible adjustment to social circumstances and individual matrices. R Soc open sci 3:e160278

Genty E, Breuer T, Hobaiter C, Byrne RW (2009) Gestural communica- tion of the gorilla (*Gorilla gorilla*) : repertoire, intentionality and possible origins. Anim Cogn 12:527-546

Genty E, Clay Z, Hobaiter C, Zuberbühler K (2014) Multi-modal use of a socially directed call in bonobos. PLoS One 9:e8473

Gilby IC, Brent LJN, Wroblewski EE, Rudicell RS, Hahn BH, Goodall J, Pusey AE (2013) Fitness benefits of coalitionary aggression in male chimpanzees. Behav Ecol Sociobiol 67:373-381

Gogate LJ, Bolzani LH, Betancourt EA (2006) Attention to maternal multimodal naming by 6-to 8-month-old infants and learning of word-object relations. Infancy 9:259-288

Goldin-Meadow S (1999) Le rôle du geste dans la communication et la pensée. Trends Cogn Sci 3:419-429

Gomes CM, Boesch C (2009) Wild chimpanzees exchange meat for sex on a long-term basis. PLoS One 4:e5116

Goodall J (1968) The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. Anim Behav Monogr 1:163-311

Hasson O (1994) Cheating signals. J Theor Biol 167:223-238

Hayaki H (1990) Social context of pant-grunting in young chimpanzees. In : Nishida T (ed) The chimpanzees of the Mahale mountains. University of Tokyo Press, Tokyo, pp 189-206

Herbinger I, Papworth S, Boesch C, Zuberbühler K (2009) Vocal, gestural and locomotor responses of wild chimpanzees to familiar and unfa- miliar intruders : a playback study. Anim Behav 78:1389-1396

Higham JP, Hebets EA (2013) Une introduction à la communication multimodale. Behav Ecol Sociobiol 67:1381-1388

Higham JP, Pfefferle D, Heistermann M, Maestripieri D, Stevens M (2013) Signaling in multiple modalities in male rhesus macaques : sex skin coloration and barks in relation to androgen levels, social status, and mating behavior. Behav Ecol Sociobiol 67:1457-1469

Hobaiter C, Byrne RW (2011a) Le répertoire gestuel du chimpanzé sauvage. Anim Cogn 14:745-767

Hobaiter C, Byrne RW (2011b) Serial gesturing by wild chimpanzees : its nature and function for communication. Anim Cogn 14:827-838

Hobaiter C, Byrne RW (2012) Gesture use in consortship : wild chimpan- zees' use of gesture for an evolutionarily urgent purpose. In : Pika S, Liebal K (eds) Developments in primate gesture research. John Benjamins, Amsterdam, pp 127-144.

Hobaiter C, Byrne RW (2014) The meanings of chimpanzee gestures.
Curr Biol 24:1596-1600

Iverson JM, Goldin-Meadow S (1998) Why people gesture when they speak. Nature 396:228

Jacob S, Rieucau G, Heeb P (2011) Multimodal begging signals reflect independent indices of nestling condition in European starlings. Behav Ecol 22:1249-1255

Kojima S (2008) Early vocal development in a chimpanzee infant. In : Matsuzawa T (ed) Primate origins of human cognition and behavior. Springer, Berlin, pp 190-196

Kojima S, Izumi A, Ceugniet M (2003) Identification of vocalizers by pant hoots, pant grunts and screams in a chimpanzee. Primates 44 : 225-230

Laporte M, Zuberbühler K (2010) Vocal greeting behaviour in wild chim- panzee females. Anim Behav 80:467-473

Leavens DA, Hopkins WD (2005) Multimodal concomitants of manual gesture by chimpanzees (*Pan troglodytes*) : influence of food size and distance. Gesture 5:1-2

Leavens DA, Russell JL, Hopkins WD (2010) Multimodal communication by captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). Anim Cogn 13:33-40

Liebal K, Call J, Tomasello M (2004) Utilisation de séquences de gestes chez les chimpanzés. Am J Primatol 64:377-396

Liebal K, Waller BM, Slocombe K, Burrows AM (2013) Primate com- munication : a multimodal approach. Cambridge University Press, Cambridge

Maestripieri D (1999) Primate social organization, gestural repertoire size, and communication dynamics : a comparative study of ma- caques. In : King BJ (ed) The origins of language : what nonhuman primates can tell us. School of American Research Press, Sante Fe, pp 55-77

Maynard Smith J, Harper DG (1995) Animal signals : models and termi- nology. J Theor Biol 177:305-311

Micheletta J, Engelhardt A, Matthews L, Agil M, Waller BM (2012) Multicomponent and multimodal lipsmacking in crested macaques. Am J Primatol 75:763-773

Mitani J, Nishida T (1993) Contexts and social correlates of long-distance calling by male chimpanzees. Anim Behav 45:735-746

Newton Fisher NE (2004) Hierarchy and social status in Budongo chim- panzees. Primates 45:81-87

Nishida T, Zamma K, Matsusaka T, Inaba A, McGrew WC (2010) Chimpanzee behavior in the wild : an audio-visual encyclopedia. Springer-Verlag, Tokyo

Palagi E, Norscia I (2008) Multimodal signalling in wild *Lemur catta* : economic design and territorial function of urine marking. Am J Phys Anthropol 139:182-192

Parr LA, Waller BM, Vick SJ (2007) New developments in understanding emotional facial signals in chimpanzees. Curr Dir Psychol Sci 16 : 117-122

Partan S (2002) Single and multichannel signal composition : facial ex pressions and vocalizations of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). Behaviour 139:993-1027

Partan S, Marler P (1999) La communication devient multimodale. Science 283 : 1272-1273

Partan S, Marler P (2005) Issues in the classification of multimodal com- munication signals. Am Nat 166:231-245

Pollick AS, de Waal FBM (2007) Ape gestures and language evolution. P Natl Acad Sci USA 104:8184-8189

Pollick AS, Jenson A, de Waal FBM (2008) Gestures and multimodal signalling in bonobos. In : Furuichi T, Thompson J (eds) The bono- bos. Springer, New York, pp 75-94

Reynolds V (2005) Les chimpanzés de la forêt de Budongo. Oxford University Press, Oxford

Rigaill L, Higham JP, Lee PC, Blin A, Garcia C (2013) Multimodal sexual signalling and mating behavior in olive baboons (*Papio anubis*). Am J Primatol 75:774-787

Roberts AI, Vick SJ, Buchanan-Smith HM (2013) Communicative inten- tions in wild chimpanzees : persistence and elaboration in gestural signalling. Anim Cogn 16:187-196

Schel AM, Machanda Z, Townsend SW, Zuberbühler K, Slocombe KE (2013a) Chimpanzee food calls are directed at specific individuals. Anim Behav 86:955-965

Schel AM, Townsend SW, Machanda Z, Zuberbühler K, Slocombe KE (2013b) Chimpanzee alarm call production meets key criteria for intentionality. PLoS One 8:e76674

Schöning C, Humle T, Möbius Y, McGrew WC (2008) The nature of culture : technological variation in chimpanzee predation on army ants revisited. J Hum Evol 55:48-59

Schwartz JL, Berthommier F, Savariaux C (2004) Seeing to hear better : evidence for early audio-visual interactions in speech identification. Cognition 93:69-78

Sekiyama K, Tohkura Y (1993) Inter-language differences in the influ- ence of visual cues in speech perception. J Phon 21:427-444

Slocombe KE, Zuberbühler K (2007) Chimpanzees modify recruitment screams as a function of audience composition. P Natl Acad Sci USA 104:17228-17233

Slocombe KE, Zuberbühler K (2009) Vocal communication in chimpan- zees. In : Lonsdorf EV, Ross SR, Matsuzawa T (eds) The mind of the chimpanzee. University of Chicago Press, Chicago, pp 192-207

Slocombe KE, Waller BM, Liebal K (2011) The language void : the need for multimodality in primate communication research. Anim Behav 81:919-924

Smith WJ (1965) Message, signification et contexte en éthologie. Am Nat 99:405-409

Smith CL, Evans CS (2008) Multimodal signaling in fowl, *Gallus gallus*. J Exp Biol 211:2052-2057

Soltis J, Leong K, Savage A (2005) African elephant vocal communica- tion : antiphonal calling behaviour among affiliated females. Anim Behav 70:579-587

Taglialatela JP, Russell JL, Schaeffer JA, Hopkins WD (2011) Chimpanzee vocal signalling points to a multimodal origin of hu- man language. PLoS One 6:e18852

Tomasello M, George BL, Kruger AC, Jeffrey M, Evans A (1985) The development of gestural communication in young chimpanzees. J Hum Evol 14:175-186

Townsend SW, Deschner T, Zuberbühler K (2008) Female chimpanzees use copulation calls flexibly to prevent social competition. PLoS One 3:e2431

Townsend SW, Koski SE, Byrne RW et al (2016) Exorcising Grice's ghost : an empirical approach to studying intentional communication in animals. Biol Rev (publié en ligne). doi:10.1111/brv.12289

Uetz GW, Roberts JA (2002) Multisensory cues and multimodal commu- nication in spiders : insights from video/audio playback studies. Brain Behav Evol 59:222-230

van Hooff JARAM (1973) A structural analysis of the social behavior of a semi-captive group of chimpanzees. In : von Cranach M, Vine I (eds) Social communication and movement : studies of interaction and expression in man and chimpanzee. Academic Press, Londres, pp 75-162.

Wilke C, Kavanagh E, Donnellan E, Waller BM, Machanda ZP, Slocombe KE (2017) Production et réponses aux signaux unimodaux et multimodaux chez les chimpanzés sauvages, *Pan troglodytes schweinfurthii*. Anim Behav 123:305-316

Wilson AJ, Dean M, Higham JP (2013) A game theoretic approach to multimodal communication. Behav Ecol Sociobiol 67:1-17

Wilson ML, Boesch C, Fruth B et al (2014) Lethal aggression in *Pan* is better explained by adaptive strategies than human impacts. Nature 513:414-417

Wrangham RW, Wilson ML, Muller MN (2006) Comparative rates of violence in chimpanzees and humans. Primates 47:14-26