

Utilisation de gestes dans la communication entre les mères et leur progéniture chez les orangs-outans sauvages (*Pongo pygmaeus wurmbii*) de la tourbière de Sabangau Forêt, Bornéo



Andrea Knox, et al [détails complets sur l'auteur à la fin de l'article].

Reçu : 17 septembre 2018 / Accepté : 9 mai 2019 / Publié en ligne : 24 juin 2019

© The Author(s) 2019

Résumé

La recherche sur les grands singes captifs et sauvages a établi qu'ils utilisent de vastes répertoires de signaux gestuels intentionnels pour atteindre les objectifs souhaités. Cependant, la recherche sur les gestes s'est concentrée sur les grands singes africains, les données sur les orangs-outans se limitant à quelques études en captivité. Nous comblons cette lacune en décrivant l'utilisation des gestes chez des paires de mères et de petits d'orangs-outans sauvages de Bornéo Sud-Ouest (*Pongo pygmaeus wurmbii*). Nous avons effectué des suivis focaux sur 16 individus dans la forêt marécageuse de Sabangau à Bornéo, en Indonésie. Les 681 heures de vidéo ont permis de recueillir 1299 signaux de communication : 858 signaux vocaux et 441 signaux gestuels. Onze types de signaux vocaux et 21 types de gestes ont répondu aux critères d'inclusion dans le répertoire ; cependant, le répertoire gestuel n'a pas approché l'asymptote et d'autres types de gestes seront probablement identifiés à l'avenir. Les signaleurs ont utilisé des gestes de toute modalité plus fréquemment lorsque le destinataire portait une attention visuelle, et ils ont tenu compte de l'attention visuelle du destinataire lorsqu'ils ont sélectionné les modalités des gestes. Les orangs-outans utilisent davantage les mains et les bras que les jambes et les pieds pour faire des gestes, mais ils sont plus flexibles dans le choix des membres que les chimpanzés qui utilisent les mêmes gestes. Les orangs-outans étaient très réceptifs aux demandes gestuelles, les utilisant pour atteindre huit objectifs et, lorsqu'ils y parvenaient, ils répondaient soit avant la fin du geste, soit en moins d'une seconde dans 90 % des communications. Nos résultats sur la gamme de types de gestes et l'impact de l'attention visuelle confirment les résultats obtenus chez les orangs-outans en captivité, et ceux sur la réactivité et l'utilisation des membres soulignent l'importance d'étudier la communication des grands singes dans le contexte social et écologique auquel elle est adaptée.

Mots clés État d'attention · Geste · *Pongo* · Réactivité · Modalité du signal · Vocal

Rédacteur en chef : Joanna M. Setchell.

Matériel complémentaire électronique La version en ligne de cet article (<https://doi.org/10.1007/s10764-019-00095-w>) contient du matériel complémentaire, qui est disponible pour les utilisateurs autorisés.

Introduction

L'utilisation par les grands singes non humains (ci-après les grands singes) de 60 à 80 gestes dans la communication intentionnelle reste le seul grand *système de communication* en dehors du langage humain dans lequel il existe des preuves de l'utilisation généralisée et flexible de signaux orientés vers un but pour communiquer une signification semblable à celle du langage dans l'interaction sociale quotidienne (Graham *et al.* 2018 ; Hobaiter et Byrne 2014, 2017 ; Moore 2014). Les grands singes utilisent divers répertoires de signaux vocaux, gestuels et faciaux pour communiquer un large éventail d'informations nuancées (par exemple, les bonobos, *Pan paniscus* : Graham *et al.* 2017 ; Pika *et al.* 2005 ; chimpanzés, *Pan troglodytes* : Bard *et al.* 2017 ; Fröhlich *et al.* 2016a, 2016b ; Hobaiter et Byrne 2011a, 2011b, 2014 ; Plooij 1978 ; Roberts *et al.* 2012 ; Tomasello *et al.* 1985, 1989 ; gorilles, *Gorilla gorilla* : Genty *et al.* 2009 ; Perlman *et al.* 2012 ; Pika *et al.* 2003 ; Tanner et Byrne 1999 ; orangs-outans, *Pongo* : Liebal *et al.* 2006 ; espèces croisées : Bard et Vauclair 1984 ; Pollick et de Waal 2007). Récemment, les chercheurs ont commencé à décrire la manière dont les grands singes combinent leurs signaux : gestes, vocalisations et expressions faciales, entre autres, sont utilisés dans un système de communication unique. Ces études ont souligné l'importance de considérer la communication de manière holistique (Hobaiter *et al.* 2017 ; Liebal *et al.* 2011 ; Wilke *et al.* 2017), ainsi que de brouiller la frontière entre les catégories de signaux (par exemple, l'utilisation par les orangs-outans de leurs mains pour modifier les propriétés acoustiques de certaines vocalisations : Lameira *et al.* 2013 ; Peters 2001).

Le comportement vocal a été étudié chez toutes les espèces de grands singes, tant en captivité qu'à l'état sauvage (par exemple, chimpanzés : Crockford et Boesch 2005 ; Goodall 1986 ; Hauser et Wrangham 1987 ; bonobos : Bermejo et Omedes 1999 ; de Waal 1988 ; gorilles : Salmi *et al.* 2013 ; orangs-outans : Lameira *et al.* 2015 ; Wich *et al.* 2012). Cependant, les efforts de recherche sur la gestuelle se sont surtout concentrés sur les grands singes africains, avec des répertoires détaillés décrits pour la gestuelle des chimpanzés captifs et sauvages (par exemple, Bard *et al.* 2014 ; Hobaiter et Byrne 2011a ; Pollick et de Waal 2007 ; Roberts *et al.* 2012 ; Tomasello *et al.* 1985, 1989), des bonobos (par exemple, Genty *et al.* 2014, 2015), des gorilles (par exemple, les gorilles, les gorilles et les orangs-outans) et de l'homme (par exemple, les gorilles et les orangs-outans), Genty *et al.* 2014, 2015 ; Graham *et al.* 2017 ; Halina *et al.* 2013 ; Pika *et al.* 2005) et les gorilles (Byrne et Tanner 2006 ; Genty *et al.* 2009 ; Pika *et al.* 2003 ; Tanner *et al.* 2006), tandis que la recherche gestuelle sur les orangs-outans se limite à quelques études en captivité (Cartmill 2008 ; Cartmill et Byrne 2007, 2010 ; Liebal *et al.* 2006 ; cf. Mackinnon 1974 pour la description des signaux des orangs-outans sauvages, Bard 1992 pour l'utilisation des gestes chez les individus réintroduits en liberté, et Waller *et al.* 2015 pour les manifestations faciales).

Les grands singes font preuve d'une grande flexibilité dans la production de leurs signaux, montrant par exemple des effets d'audience nuancés dans leurs vocalisations (composition de l'audience : Crockford *et al.* 2012 ; Schel *et al.* 2013a, 2013b ; Slocombe et Zuberbühler 2007) et des expressions faciales (attention du public : Waller *et al.* 2015). Contrairement aux répertoires de signaux vocaux ou faciaux, les répertoires gestuels contiennent des signaux avec une gamme de modalités d'information (par exemple, dans le cas du geste : audible, visuel et tactile). Tous les signaux vocaux et faciaux contiennent, respectivement, des informations audiovisuelles ou visuelles. Cependant, les signaux gestuels offrent à ceux qui les émettent une certaine souplesse dans le choix du signal en fonction de l'attention visuelle du destinataire. Les grands singes peuvent ajuster leur sélection de types de gestes pour prendre en compte la capacité des autres individus à recevoir l'information (e.g., Cartmill et Byrne 2007 ; Cudmore et Galdikas 2012 ; Hobaiter et Byrne 2011a ; Liebal *et al.* 2004a,

2004b ; Poss *et al.* 2006 ; Tomasello *et al.* 1994), y compris les oreilles indiscretes potentielles (Hobaiter *et al.* 2017).

Les études sur la communication chez les grands singes en captivité ont fourni des informations uniques sur leurs capacités cognitives, par exemple, la sélection de la modalité appropriée pour l'attention visuelle de leur auditoire, la compréhension de la base physique de la communication gestuelle (par exemple, Tomasello *et al.* 1985, 1989), et la compréhension de l'état des connaissances des destinataires (Cartmill et Byrne 2007).

Cependant, un environnement captif a un impact sur l'expression des comportements typiques de l'espèce (par exemple, Hobaiter et Byrne 2011a ; Seyfarth et Cheney 2017), et peut conduire à la production spontanée régulière de comportements rarement, voire jamais, observés dans la nature (chimpanzé pointant : Hobaiter *et al.* 2013 ; Leavens *et al.* 2005b ; utilisation d'outils chez les gorilles : Fontaine *et al.* 1995 ; Lonsdorf *et al.* 2009).

L'étude de la communication gestuelle chez les orangs-outans sauvages fournit un point de comparaison général plus large pour une exploration des origines évolutives de la communication gestuelle. Les estimations actuelles situent le dernier ancêtre commun des singes africains et des orangs-outans il y a environ 17 millions d'années (Pozzi *et al.* 2014). Cependant, et c'est plus intéressant, les orangs-outans occupent également une niche socio-écologique très différente de celle de leurs cousins africains. La communication, comme d'autres comportements, est adaptée à la niche de l'espèce qui l'emploie (Cheney and Seyfarth 2018). La niche semi-solitaire et arboricole occupée par les orangs-outans sauvages fournit un point de comparaison unique pour l'utilisation communicative de leurs gestes, par rapport aux grands singes africains. Les chimpanzés et les bonobos vivent dans de grands groupes multi-multifemelles de 20 à > 200 individus, dans une structure sociale de fission-fusion (Aureli *et al.* 2008 ; Nishida 1968). Alors que les groupes de gorilles sont généralement beaucoup plus petits, ils comprennent aussi plusieurs mâles et femelles adultes, ainsi que des individus immatures (Robbins et Robbins 2018). Le jeu, le sexe et l'exhibition sont parmi les contextes les plus prolifiques pour la communication gestuelle chez les grands singes africains sauvages ou captifs (Fröhlich *et al.* 2016a ; Genty et Zuberbühler 2014 ; Goodall 1986 ; Graham *et al.* 2017 ; Hobaiter *et al.* 2017 ; Plooij 1978 ; Schneider *et al.* 2012 ; Tomasello *et al.* 1997). En revanche, les partenaires sociaux les plus réguliers chez les orangs-outans sauvages sont les mères et leur progéniture (Mitani *et al.* 1991 ; van Schaik 1999). Bien que les frères et sœurs interagissent, les longs intervalles entre les naissances de 6 à 8 ans (Wich *et al.* 2004) limitent les interactions entre frères et sœurs aux premières années de vie, avec une grande différence d'âge. Sans gestes audibles connus sur de longues distances (cf. tambourinage des chimpanzés : Arcadi *et al.* 1998, 2004), la signalisation des orangs-outans en dehors de la relation mère-frère est typiquement vocale (ex. appels longs des mâles : Delgado *et al.* 2009 ; Mitani 1985). Des études récentes ont souligné l'importance de la socialisation précoce sur la communication des grands singes africains (Bard *et al.* 2014 ; Fröhlich *et al.* 2016a, 2017 ; Laporte et Zuberbühler 2011), mais l'impact de l'environnement social sur le développement de la gestuelle des orangs-outans sauvages reste inconnu. Leur niche écologique présente des défis physiques et cognitifs qui les distinguent également des grands singes africains. Leur régime alimentaire nécessite l'acquisition de techniques complexes de transformation des aliments (Galdikas 1988 ; Jaeggi *et al.* 2008 ; van Adrichem *et al.* 2006 ; Van Noordwijk et Van Schaik 2005 ; Wich *et al.* 2004) et leur mode de vie est plus arboricole (Thorpe et Crompton 2006). Par conséquent, les mains et les pieds des orangs-outans sont utilisés simultanément dans la locomotion plus souvent que chez les grands singes africains (chimpanzés et les gorilles : Gebo 1992), ce qui limite peut-être leur disponibilité pour les gestes.

L'environnement socio-écologique des orangs-outans en captivité diffère considérablement de celui de la nature. Ils sont souvent hébergés socialement avec plusieurs individus adultes et leur progéniture (Price et Stoinski 2007). Outre les différences de partenaires sociaux et de comportement, les orangs-outans en captivité sont également très différents des orangs-outans dans la nature.

En fonction des contextes disponibles, l'environnement physique a un impact sur la sélection et la transmission des signaux (Hobaiter *et al.* 2017 ; Mitani *et al.* 1999). Les habitats en captivité sont limités en taille, mais aussi en forme - avec des enclos généralement ouverts qui permettent des lignes de vue plus longues et un comportement plus terrestre (Hebert et Bard 2000 ; Manduelli *et al.* 2011). Par conséquent, l'expression de la communication gestuelle chez les orangs-outans sauvages peut différer considérablement de celle enregistrée dans les groupes en captivité (Cartmill 2008 ; Cartmill et Byrne 2010 ; Liebal *et al.* 2006). Compte tenu des pressions anthropiques croissantes, de nombreuses populations de primates sauvages sont en diminution (Estrada *et al.* 2017). Les trois espèces d'orangs-outans étant considérées comme étant en danger critique d'extinction à l'état sauvage (Ancrenaz *et al.* 2016 ; Goossens *et al.*, 2006 ; Nowak *et al.* 2017), il existe un besoin urgent de recherche et de conservation dans leur habitat naturel.

Nous fournissons ici une première description du répertoire de signaux gestuels et vocaux utilisés par les paires mère-fils d'orangs-outans sauvages de Bornéo Sud-Ouest. Le mode de vie largement arboricole des orangs-outans sauvages peut avoir un impact à la fois sur l'expression des formes gestuelles, par exemple l'utilisation des membres, et sur la gamme des types de gestes disponibles dans une interaction particulière. Nous examinons la sélection des signaux et leur adaptation à l'attention du destinataire. Nous explorons également la réactivité des orangs-outans aux communications gestuelles et décrivons l'éventail des objectifs pour lesquels les gestes sont employés entre les paires mère-petit.

Méthodes

Nous avons recueilli des données au cours de suivis focaux (Altmann 1974) de mères et de petits orangs-outans dépendants dans la forêt marécageuse tourbeuse de Sabangau à Bornéo, en Indonésie, sur le site de recherche de la Borneo Nature Foundation (BNF) en collaboration avec le Centre for International Co-operation in Management of Tropical Peatland (CIMTROP). Le site d'étude est une zone protégée de 500 km² connue sous le nom de Laboratoire naturel de la forêt marécageuse tourbeuse (NLPSF), qui est gérée par l'Université de Palangkaraya à des fins de recherche scientifique. Un camp de base est situé à 2°19'S et 114°00'E, à 20 km au sud-ouest de Palangkaraya. Contrairement à la plupart des forêts de Kalimantan, la forêt de Sabangau n'est pas affectée par des niveaux élevés de fragmentation, ce qui en fait l'une des plus grandes zones continues de forêts de marais tourbeux restant sur l'île (Morrogh-Bernard *et al.* 2003). Cette forêt abrite la plus grande population d'orangs-outans au monde, avec une densité de deux ou trois individus par km² (Husson *et al.* 2009 ; Morrogh-Bernard *et al.* 2003 ; Singleton *et al.* 2004 ; Wich *et al.* 2008).

Thèmes

Nous avons suivi 16 orangs-outans tout au long de l'étude, dont 7 paires de jeunes mères dépendantes (Tableau 1) et 2 jeunes semi-indépendants plus âgés (Georgia, la sœur maternelle de Gretel, et Isabella, la sœur maternelle d'Indy et d'Ima) qui ont été occasionnellement rencontrés lors de l'interaction avec les paires focales. Suivant Rijksen (1978) et Morrogh-Bernard *et al.* (2002), nous définissons les groupes d'âge/sexe comme suit : nourrissons (0-3 ans), juvéniles (3-6,5 ans), adolescents (6,5-10 ans), femelles adultes (femelles avec jeunes), mâles non bridés (adultes), et mâles bridés (adultes). En utilisant ces catégories, nous avons inclus 7 femelles adultes, 2 adolescents (tous deux de sexe féminin), 6 juvéniles (4 mâles et 2

femelles), et 1 bébé femelle. Six des femelles adultes avaient un domaine vital dans le site d'étude de la NLSPSF. Nous avons rencontré pour la première fois la septième femelle et sa progéniture au printemps 2016, et nous pensons qu'elle était nouvelle dans la région en raison d'un déplacement potentiel dû aux incendies de forêt à proximité qui ont eu lieu en septembre et octobre 2015.

Collecte de données

La collecte standardisée de données comportementales et vidéo, basée sur les procédures de collecte de données de terrain de la Fondation Leakey Orang-outans Compared Workshop à San Anselmo, CA (Morrogh-Bernard *et al.* 2002), a commencé en mai 2014. Nous avons collecté des données de mai 2014 à juillet 2016, pour un total de 681 heures de séquences enregistrées. Nous avons suivi des paires d'orangs-outans de nid en nid avec une équipe de deux ou trois observateurs pendant un minimum de 5 jours par mois s'ils étaient rencontrés et non perdus. Une ou deux personnes ont enregistré des données primaires sur le comportement, la proximité et les vocalisations de la mère et de sa progéniture, tandis que l'observateur restant a pris des enregistrements vidéo. La majorité des données vidéo enregistrées provenaient d'orangs-outans dans un contexte arboricole. Toutes les observations au sol ont été effectuées à une distance minimale de 10 m. La distance *minimale* pour les observations en milieu arboricole était de 5 m, mais une distance de 10 à 20 m était plus habituelle. Lorsqu'un comportement d'orang-outan semblait être dirigé vers les observateurs lors de l'approche ou du déplacement pour trouver un lieu d'observation, nous avons arrêté et/ou augmenté notre distance d'observation. La variation de la distance d'observation et des conditions a un impact sur notre capacité à observer les signaux ; par exemple, des vocalisations plus faibles ou des mouvements subtils peuvent être manqués à de plus grandes distances. Par conséquent, nous utilisons un échantillonnage ad libitum plutôt qu'un échantillonnage *continu* des signaux (Altmann 1974).

Nous avons enregistré des données vidéo et audio à l'aide d'une caméra vidéo Canon Powershot sx50 HS ou Panasonic DMC FZ-1000 et d'un monopode Velbon up-400. L'utilisation de la fonction

Tableau 1 Paires mère-jeune orang-outan focal suivies

Paire	Individuel	Le sexe	Classe d'âge	Estimation du mois de naissance	Jours focaux (complets)
1	Fév Fio	Femme Homme	Adultes Juvéniles	Inconnu Avril 2010	14 (10)
2	Gracia Gretel	Femme Femme	Adultes Juvéniles	Inconnu Juin 2010	12 (8)
3	Teresia Trevor	Femme Homme	Adultes Juvéniles	Inconnu Nov. 2011	11 (8)
4	Cleo Chuck	Femme Homme	Adultes Juvéniles	Inconnu Juillet 2012	2 (1)
5	Indy Icarus	Femme Homme	Adultes Juvéniles	Inconnu Août 2012	27 (20)
6	Indah Ima	Femme Femme	Adulte Nourri sson	Inconnu Mars 2014	13 (10)
7	Juno Joy	Femme Femme	Adultes Juvéniles	Inconnu Inconnu	1 (0)

Identité, sexe et âge des paires focales suivies dans la forêt marécageuse tourbeuse de Sabangau à Bornéo, Indonésie 2014-2016. Nombre de jours focaux pendant lesquels le couple a été suivi et, dans ce total, le nombre d'événements focaux d'une journée entière.

Le microphone de la caméra vidéo présente des limites importantes pour la collecte précise des signaux vocaux, en particulier dans un environnement bruyant de forêt tropicale arborescente. Par conséquent, nos données vocales sont biaisées en faveur des cris qui étaient soit plus forts, soit plus distincts sur le plan acoustique que le milieu environnant. Malgré les limites imposées au nombre et au type de cris qui pouvaient être codés, ils représentaient presque le double du nombre de signaux gestuels enregistrés. (Le codage des signaux gestuels exclut généralement 20 à 40 % des cas potentiels lorsqu'ils ne répondent pas aux critères d'utilisation intentionnelle ; voir, par exemple, Genty *et al.* 2009 ; Kersken *et al.* 2018). Par conséquent, nous avons estimé qu'il était important d'inclure les données vocales pour souligner l'importance des signaux vocaux dans la communication des orangs-outans, mais nous sommes prudents dans notre analyse et notre interprétation de ces données....

Analyse vidéo

Conformément à Genty *et al.* (2009), nous avons analysé les clips vidéo à la recherche d'épisodes "potentiellement communicatifs" avant de les coder. Cela signifie essentiellement que nous avons isolé toutes les circonstances dans lesquelles au moins deux individus étaient présents et au moins un individu n'était pas occupé à une activité solitaire telle que la toilette ou le sommeil, ce qui a donné 52 heures d'enregistrement (heures d'enregistrement par individu : fourchette = 0,33-15,94, moyenne = 5,2 ± SD 4,5 ; voir Electronic Supplementary Material [ESM] Table SI). Nous avons codé tous les signaux vocaux et gestuels utilisés pour initier une interaction sociale. Les gestes faciaux ont été inclus ici ; cependant, les expressions faciales n'ont pas pu être codées de manière cohérente en raison de la visibilité dans l'habitat arboricole. Nous avons codé les expressions faciales ad libitum dans la mesure du possible, mais elles n'ont pas été incluses dans les analyses ultérieures. Les signaux vocaux proviennent de la bouche ou de la gorge, et peuvent être altérés par l'utilisation des mains ou d'objets étrangers tels que des feuilles (Hardus *et al.* 2009 ; van Schaik 2003). Comme les cris spécifiques utilisés par les orangs-outans varient selon les lieux, connus sous le nom de "cultures de cris" (Wich *et al.* 2012), nous avons classé les cris en utilisant un éthogramme condensé adapté des protocoles de la BNF et des études antérieures sur les orangs-outans captifs et sauvages (Tableau II). Nous avons défini les signaux gestuels comme des mouvements physiques discrets et mécaniquement inefficaces du corps observés pendant les périodes de communication intentionnelle (Cartmill et Byrne 2010 ; Hobaiter et Byrne 2011a). Les mouvements discrets ont un point de départ et un point d'arrivée clairs, qui se distinguent généralement par une pause ou un changement de vitesse ou de direction du mouvement (Kita *et al.* 1997). Nous avons d'abord classé les gestes selon le répertoire décrit par Byrne *et al.* (2017 ; mis à jour dans Hobaiter et Byrne 2017), qui comprenait des gestes déjà observés chez les quatre grands singes en captivité et à l'état sauvage. Des exemples de vidéos sont disponibles à l'adresse <http://www.greatapedictionary.com>. Étant donné le niveau élevé de contrôle des muscles faciaux observé chez les orangs-outans (Caeiro *et al.* 2013), nous avons ensuite élargi la liste des gestes pour inclure des manifestations faciales précédemment décrites chez les orangs-outans, qui se distinguent des expressions faciales par la preuve de leur utilisation intentionnelle (Cartmill 2008).

L'exploration de la communication intentionnelle chez les primates humains ou non humains est un défi, car elle nécessite de décoder l'intention d'un signal, un état cognitif invisible, à partir du comportement observable du signal. Les critères pour y parvenir ont été adaptés des premières explorations du développement du langage chez les jeunes enfants. Bates et ses collègues (Bates *et al.* 1975) ont distingué les actes illocutoires, dans lesquels un enfant utilise un signal conventionnel pour atteindre un objectif reconnaissable, des actes perlocutoires, dans lesquels un signal modifie le comportement d'un destinataire, mais sans aucune preuve que cet effet était voulu par le signal. Tomasello et ses collègues (Tomasello *et al.* 1985)

Tableau II Vocalisations d'orangs-outans

enregistrées Vocalisation

	nom	Descriptio
n		
de baiser		Bruit de baiser aigu créé par l'inspiration d'air par les lèvres de la trompette. ¹
Bdeavec les mains	Similaire à un bruit de baiser classique, avec la bouche seule, mais le bruit est approfondi.	par l'ajout d'une main autour de la bouche du signaleur. ¹
Crissement de baiser avec des feuilles	Similaire à un couinement de baiser classique, avec la bouche seule, mais le bruit est complété par des feuilles.	la tenue d'une ou plusieurs feuilles autour de la bouche du signaleur. ²
Grumph	Vocalisation basse d'une durée de 1 à 2 s émise à l'inspiration. ¹	
Coups de baisers + grognements	Un grincement de baiser classique suivi immédiatement d'un seul grumph. ¹	
Gorkum	Un grincement de baiser classique suivi d'une série de grincements multiples. ¹	Appel complexe
		Appel créé par le mélange et la distorsion de bruits gutturaux graves, y compris les grognements, les appels roulants, les grincements de baisers et les aboiements. ¹
Grondement	Créé par des bruits d'expiration faibles, rapides et répétitifs, semblable au son d'un moteur qui démarre. ³	
Appel long	Produit uniquement par les mâles bridés et non bridés ; les appels longs commencent souvent par des grondements, suivis de pulsations, et se terminent par des bulles. Les impulsions sont nécessaires à un long appel, mais les grondements et les bulles ne les accompagnent pas toujours. ¹	
Lork	Produit uniquement par les femelles et les mâles non bridés ; un lorgnon est similaire à un lorgnon.	Le son est similaire à celui d'un appel long, mais avec des impulsions plus bruyantes et des queues qui s'élèvent en hauteur. ¹
Squeak	Voix brève, aiguë et rauque, souvent émise lors des combats. ³	
Huées douces/glapissements	Appel composé de deux bruits distincts. Le premier est un bruit aigu créé à l'expiration qui se transforme en longs gémissements, souvent plus doux, entrecoupés de doux hoquets. ¹	
	Pleurer/crier Plus aigu et plus intense qu'un doux hullement/whimper ; les cris sont accompagnés de bruits d'air étouffé à l'inspiration. ¹	
Cri de frustration	Son similaire à un doux hullement, mais ponctué de courts intervalles entre les gémissements qui s'élèvent. ¹	
	Racler de gorge Bruit doux ressemblant à un croassement. ⁴	
	Bruit de claquement doux potentiellement créé par le mouvement de la langue contre le palais et qui peut être émis à une fréquence basse ou élevée. ⁴	
Framboise	Vocalisation aphone dans laquelle un léger bruit de crachotement est créé lors de l'expiration. ¹	
Autre	Appel non identifié, décrit dans les notes.	

Type d'appel, descriptions et première occurrence enregistrée. ¹ Mackinnon (1974) ; ² Peters (2001) ; ³ Rijksen (1978) ; ⁴ van Schaik *et al.* (2006). Dans nos données de la forêt marécageuse tourbeuse de Sabangau à Bornéo, Indonésie (2014-2016), le codage des signaux vocaux à partir de fichiers vidéo signifie que notre enregistrement des signaux vocaux est biaisé en faveur des cris qui étaient soit plus forts, soit plus distinctifs que l'environnement acoustique environnant.

a adapté les critères de Bates aux singes non humains, et les études ultérieures sur la communication intentionnelle chez les animaux non humains ont utilisé des critères

similaires.

Nous définissons la communication intentionnelle comme incluant au moins l'un des trois critères suivants : 1) le signal oriente son corps et son regard vers le destinataire (Call et Tomasello 2007 ; Cartmill et Byrne 2010) ; 2) le signal attend une réponse du destinataire, puis répète le geste si la réponse souhaitée n'est pas obtenue (Call et Tomasello 2007 ; Cartmill et Byrne 2010) ; 3) le signal attend une réponse du destinataire, puis répète le geste si la réponse souhaitée n'est pas obtenue (Call et

Tomasello 2007 ; Leavens *et al.* 2005a ; Tomasello *et al.* 1994) ; et 3) en l'absence d'une réponse qui, dans d'autres cas, est satisfaisante, le signaleur fait preuve de persistance pour attendre un objectif, comme modifier le geste en fonction de la réponse du destinataire, ou de l'absence de réponse, ou utiliser le geste en conjonction avec d'autres gestes ou comportements communicatifs (Cartmill et Byrne 2007 ; Leavens *et al.* 2005 ; Tomasello *et al.* 1994). Nous exigeons que chaque cas d'utilisation potentielle d'un geste réponde à au moins un de ces critères pour être considéré comme un cas de geste intentionnel.

Le codage de la direction du regard est un défi dans un environnement naturel, en particulier pour les sujets arboricoles. À l'instar de Hobaiter et Byrne (2011a, 2011b), nous avons considéré qu'un individu dirigeait son regard vers un destinataire lorsque le regard était visible ou lorsque les mouvements de la tête indiquaient qu'il suivait les mouvements du destinataire (de la même manière, par exemple, que la direction du regard peut être déduite lorsque l'on se tient derrière quelqu'un qui regarde un match de tennis, lorsque les mouvements de la tête de la personne suivent ceux de la balle). De plus amples détails sur le codage sont fournis dans le texte qui suit.

Les signaux gestuels sont typiquement classés par modalité en trois groupes correspondant à silencieux-visuel, audible ou de contact (par exemple, Hobaiter et Byrne 2011a). Tous les gestes comprennent une composante visuelle, les gestes audibles comprennent toujours une composante audible comme résultat de l'action (cf. les gestes silencieux-visuels qui font occasionnellement un contact "accidentel" avec une surface, comme un geste de "balancement" du bras qui touche des feuilles), et les gestes de contact font toujours un contact physique avec le destinataire et peuvent également inclure une composante auditive. Après le codage vidéo, mais avant l'analyse, nous avons regroupé les catégories de modalité en deux catégories : visuelle et tactile. La catégorie visuelle incluait les gestes visibles silencieux et audibles. Nous les avons combinés parce qu'il était difficile de distinguer de manière fiable les gestes audibles des gestes visuels silencieux dans l'habitat arboricole, les bruits de feuilles et de branches accompagnant la plupart des mouvements. Bien que certains gestes aient semblé utiliser le son à dessein, tels que "Stomp" et "Shake object", nous les avons vus dans des fréquences très basses et les avons donc combinés avec tous les autres gestes visuels.

Pour le signal et le destinataire, nous avons codé l'identité et l'âge de l'individu, le contexte comportemental immédiatement avant et après le signal (affiliation, agonisme, exposition, alimentation-individu, alimentation-partage de nourriture, toilettage, nidification, allaitement, jeu-social, jeu-solitaire, repos, sexe, déplacement, voyage, autre, inconnu ; voir tableau SII pour les définitions), la distance estimée entre le signal et le destinataire (<1 m, 1-2 m, 2-3 m, 3-5 m, 5-10 m, >10 m ; distances estimées en utilisant la taille du corps comme point de référence ; Cant 1992 ; Oishi *et al.* 2009). Nous avons enregistré l'état de l'attention visuelle du destinataire au moment où le signal a été initié comme suit : attention (le destinataire a eu un contact visuel avec le signal ou a montré qu'il suivait le comportement du signal par des mouvements de la tête ou du corps) ; tête dans la direction (le destinataire se trouve devant le signal avec la tête dans un arc allant jusqu'à 45° de part et d'autre de la direction à laquelle le signal est confronté) ; vue partielle (le destinataire est dans le champ de vision périphérique du signal, avec la tête à 45-90° de chaque côté) ; hors de vue (le destinataire n'est pas en mesure de voir un mouvement physique effectué par le signal) ; hors de vue mais en contact avec le corps (comme hors de vue, mais le destinataire est en contact physique avec le signal). Les combinaisons de signaux peuvent être produites comme une combinaison planifiée de signaux, ou en raison de l'ajout d'un autre signal après l'échec d'un signal précédent (Genty et Byrne 2010 ; Hobaiter et Byrne 2011b ; Liebal *et al.* 2004b). Nous avons suivi Hobaiter et Byrne (2011b) pour distinguer ces deux types de combinaison de signaux. *Les séquences* sont deux ou plusieurs signaux qui se chevauchent ou

Tableau III Résultats des tests de fiabilité inter-observateurs et intra-observateurs, par catégorie de codage

Catégorie de codage	Résultats interobservateurs		Résultats intra-observateur	
	κ	Accord en pourcentage	κ	Accord en pourcentage
Intentionnalité	0.78	91.5	0.83	90.7
A l'attention du destinataire	0.70	86.4	0.73	91.0
Regarder avant le signal	0.62	78.2	0.74	85.5
Regard pendant le signal	0.65	79.7	0.73	84.8
Type de geste	0.86	94.8	0.84	91.3
Expression faciale	0.68	81.2	0.73	82.2
Type de vocalisation	0.89	91.4	0.92	94.9
Objectif du signaleur	0.69	87.2	0.69	88.5
Persistance du signal	0.49	75.7	0.71	83.1
Contexte du signal	0.68	77.9	0.75	80.5
Réponse du destinataire	0.75	88.9	0.70	87.3

La fiabilité inter-observateurs a été évaluée sur 10% des données, et la fiabilité intra-observateurs a été évaluée sur 7,5% des données supplémentaires. Nous indiquons à la fois la valeur κ et le % d'accord entre les catégories de codage

séparés par <1 s. Les *bouts* sont deux ou plusieurs signaux individuels ou séquences de signaux qui sont produits avec ≥ 1 s d'attente de réponse entre eux.

Fiabilité inter-observateurs

Nous codons les données vidéo des études sur les gestes des grands singes en utilisant la même méthodologie et le même protocole de codage, indépendamment des hypothèses testées ou de la population étudiée. AK et EH ont été formés par CH, un codeur gestuel expérimenté, et chacun a ensuite codé 55% de toutes les séquences vidéo. Nous avons évalué la fiabilité à la fois entre les codeurs et au sein de chacun d'entre eux. Nous avons utilisé un chevauchement de 10 % des séquences codées pour évaluer la fiabilité interobservateurs. Nous avons évalué la fiabilité intra-observateur en codant deux fois 7,5 % de l'ensemble des séquences vidéo.

≥ 72 h d'intervalle. Nous avons sélectionné les vidéos pour le test de fiabilité à l'aide d'un générateur de nombres aléatoires et mesuré le degré de concordance pour des catégories de codage spécifiques entre les évaluations en utilisant à la fois le pourcentage d'accord et le κ de Cohen (Altman 1991). Les résultats des tests de fiabilité inter- et intra-observateurs ont montré un chevauchement de 76 à 95 % et une concordance "modérée" à "très bonne" pour 10 des 11 variables (tableau III), ce qui suggère que les coefficients dépassent le hasard pour le comportement codé (Bakeman et Gottman 1997 ; McHugh 2012). L'accord inter-juges sur la persistance du signal était de 76 %, mais n'a atteint qu'un degré d'accord "faible" κ score (0,49).

Analyse

En décrivant le répertoire des chimpanzés sauvages, Hobaiter et Byrne (2011a) ont exigé au moins deux cas d'utilisation d'un geste par un individu pour l'inclure dans un répertoire individuel, et l'utilisation par au moins deux individus pour l'inclure dans des répertoires d'espèces possibles. Cependant, comme notre ensemble de données était relativement petit et que la recherche a indiqué que la taille du répertoire est étroitement corrélée à la quantité de données enregistrées dans un ensemble de données plus petit, nous avons décidé de ne pas l'inclure dans le répertoire individuel.

(Hobaiter et Byrne 2011a), nous décrivons tous les types de gestes potentiels utilisés et fournissons le nombre d'exemples d'utilisation de gestes. Nous avons calculé le nombre de types de gestes identifiés par rapport au nombre d'instances de gestes (un exemple individuel d'utilisation d'un geste) codées pour l'ensemble des données, et individuellement pour une inspection visuelle afin d'évaluer si les répertoires atteignaient l'asymptote. Pour tenir compte de tout effet de pseudo-réplication dû à l'utilisation d'un échantillonnage ad libitum, nous avons converti les données en moyennes pour chaque individu avant de les analyser.

Dans les analyses du choix du signal, nous avons exclu tous les signaux pour lesquels l'état d'attention du destinataire n'était pas clair, ainsi que tous les signaux apparemment dirigés vers les observateurs afin de limiter nos analyses à l'utilisation du signal entre les orangs-outans. Nous avons effectué des analyses du choix du signal avec l'état d'attention du destinataire en ajustant des modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) en utilisant une distribution d'erreur binomiale et une fonction de lien logarithmique dans RStudio 1.0.136 exécutant R version 3.3.1 (2016-06-21). Nous avons ajusté les modèles en utilisant le package lme4 pour R. Nous n'avons inclus que des signaux uniques, ou le premier signal d'une séquence rapide (signaux séparés par 1 s ou moins ; suivant Hobaiter et Byrne 2011b), dans les analyses de l'état de l'attention, et exclu les signaux d'un individu ayant moins de cinq interactions communicatives (communications). Le GLMM n'incluait que les gestes intentionnels et utilisait la modalité du geste comme réponse à l'attention du destinataire. En outre, nous avons inclus la relation sociale (mère-enfant, autre ; généralement mère-enfant), la classe d'âge du signal (adulte, immature) et l'emplacement du signal (sol, arbre) dans le modèle en tant qu'effets de contrôle. Le GLMM incluait l'identité du signal ($N = 12$), l'identité du destinataire ($N = 13$), le contexte du signal avant la communication ($N = 16$ niveaux ; voir tableau SII) et le contexte du destinataire avant la communication ($N = 16$ niveaux ; voir tableau SIII) en tant qu'effets aléatoires. Ces facteurs sont susceptibles d'influencer le choix du signal intentionnel ; cependant, nous ne disposons pas de suffisamment de données pour les explorer pleinement dans le cadre de cette analyse et les observations enregistrées représentent un échantillon restreint et aléatoire des niveaux possibles pour chaque facteur. Nous les incluons en tant qu'effets aléatoires afin de prendre en compte leur impact. Nous rapportons l'influence de l'état attentionnel du destinataire et des trois facteurs de contrôle (Bolker *et al.* 2008). Nous avons appliqué un test de rapport de vraisemblance en utilisant des tests d'indépendance χ^2 pour évaluer la corrélation potentielle entre l'état d'attention du destinataire et l'intentionnalité et la modalité du signal communicatif suivant.

Pour quantifier davantage l'utilisation de la modalité gestuelle avec l'attention du destinataire, nous avons calculé la variation de l'utilisation (suivant Hobaiter et Byrne 2011a). Tout d'abord, nous avons calculé la proportion d'utilisation du signal par modalité sur l'ensemble du corpus et par individu. Ensuite, nous avons calculé le pourcentage d'écart par rapport à cette utilisation de base pour chaque état d'attention du destinataire à l'aide de la formule suivante : $\text{Écart} = (\beta / \alpha - 1) * 100$, où β = portion de signaux dans chaque état d'attention et α = portion de signaux dans l'ensemble du corpus. Nous avons ensuite analysé les écarts résultants, indiquant les ajustements effectués par le signal en fonction de l'état d'attention du destinataire, à l'aide de *tests t* planifiés, et nous les avons rapportés avec la moyenne \pm l'écart-type. Nous ne disposons pas d'un nombre suffisant de cas d'utilisation réussie de gestes par individu pour déterminer si des objectifs spécifiques étaient associés à chaque type de geste. Cependant, comme la recherche a montré que l'identité individuelle du signal n'avait pas d'impact sur la signification du signal (Graham *et al.* 2018 ; Hobaiter et Byrne 2014), nous présentons ici une étude préliminaire dans laquelle l'utilisation des gestes a été combinée entre les signaleurs. Après l'utilisation d'un geste, la réaction qui a fait cesser le signal a été considérée comme la réaction apparemment la plus importante. le résultat satisfaisant ou l'objectif du geste.

Tableau IV Types de gestes des orangs-outans sauvages de Bornéo enregistrés dans le cadre de cette étude

Geste enregistré	Description ^a	#G	#ind	Enregistré précédemment		Nouvellement	
				Captifs	Sauvage	Sauvage	Tous
Beckon	La main (ou le pied) se déplace en balayant le coude ou le poignet (le genou ou la cheville) vers le signaleur.	3	1	+ 2		+	
Morsure	Le corps du destinataire est maintenu entre ou contre les lèvres ou les dents du signaleur.	13	8	+ 1,4		+	
Pendentif	Le signaleur passe la main d'un bras (ou d'un bras et d'une jambe) à l'autre ; il peut agiter les pieds/jambes.	10	3	+ 1,4		+	
Fling	Mouvement rapide de la main ou du bras du signaleur vers le destinataire.	2	1	+ 1,2		+	
Saisir	La main (ou le pied) du signaleur est fermement refermée sur une partie du corps du destinataire.	3	2	+ 1,2,5		+	
Prise en main	Comme "Grab" mais le contact est maintenu pendant >2 s.	30	9	+ 1,2		+	
Attraper-tirer	Comme pour la "prise", mais le contact main(s) fermée(s) (ou pied/ft*) est maintenu et une force est exercée pour déplacer le destinataire à partir de la position actuelle.	26	7	+ 1,4		+	
Main sur	Main - typiquement la paume ou les articulations - posée sur le receveur avec un contact d'une durée >2 s.	8	5	+ 1		+	
Frapper l'objet/le sol	Mouvement du (des) bras à partir de l'épaule avec un contact dur et court de la (des) paume(s) vers un point d'appui. l'objet ou le sol.	1	1	+ 1,3		+	
Objet dans la bouche	Le signaleur s'approche du destinataire en portant un objet (par exemple une petite branche) à la bouche.	1	1				+
Déplacement d'objet	L'objet est déplacé dans une direction ; le contact est maintenu avec l'objet pendant toute la durée du déplacement.	1	1	+ 1		+	
Secousse de l'objet	Mouvement répété de va-et-vient d'un objet (tenu dans la (les) main(s) ou le (les) pied(s)).	23	5	+ 1,4,6	+ 7		
Poke	Poussée ferme et brève d'un ou plusieurs doigts (ou orteils) dans le corps du receveur ; peut être répétée.	2	2	+ 1,2		+	
Partie du corps actuelle	Une partie du corps est déplacée pour exposer délibérément une zone à l'attention du destinataire.	105	6	+ 1,2,4		+	
Lèvre inférieure proéminente	Geste facial dans lequel le signalant écarte uniquement sa lèvre inférieure tandis que la lèvre supérieure reste tendue, créer une étagère ouverte en direction du destinataire.	5	2	+ 2		+	
Pousser	La paume (ou solea) est en contact avec le corps du destinataire et une force est exercée pour tenter de l'atteindre. déplacer le destinataire.	4	3	+ 1,4		+	
Poussée dirigée	Une "poussée" brève et sans effet de lumière qui indique la direction du mouvement souhaité, immédiatement suivie par le déplacement du destinataire comme indiqué.	74	7	+ 1,4		+	
Paume de la main	Le bras est tendu vers le destinataire, la main en position ouverte, paume exposée (pas de contact).	19	3	+ 1,2,5,6		+	

Tableau IV (suite)

Geste enregistré	Description ^a	#G	#ind	Enregistré précédemment ^b		Nouvellement	
				En captivité	Sauvage	Sauvages	Tous
Atteindre le poignet	Comme "Atteindre la paume", mais le poignet ou le dos de la main est tendu vers le destinataire avec la paume. 3 en position abritée.			2+	1-6		+
<i>Stomp</i>	<i>La plante des pieds est soulevée verticalement et mise en contact bref et dur avec la surface sur laquelle on se tient.</i>	1	1				+
Accident vasculaire cérébral	Caresser une autre personne en effectuant de légers mouvements de va-et-vient de la paume de la main ou des doigts (ou pied/toes ^a).	13	2	+	1-6		+
Balançoire	Grand mouvement de va-et-vient du (des) bras ou de la (des) jambe(s) ^a à partir de l'épaule (ou de la hanche).	41	5				+
Swing (avec objet)	Comme "Swing" mais le signal tient un objet détaché dans la main/le pied.	21	2	+	8	+ 7	
<i>Exploiter d'autres</i>	<i>Mouvement du bras à partir du poignet ou du coude avec un contact ferme, court, rythmique et répété des doigts sur le corps du destinataire.</i>	1	1	+	12		+
Lancer un objet	L'objet est déplacé et relâché de façon à ce qu'il y ait un déplacement dans l'air après le relâchement.	11	5	+	4,6	+ 7	+
Toucher d'autres	Contact léger de la paume et/ou d'une autre partie du corps du destinataire, pendant <2 s.	14	4	+	1-5		+

Les données ont été collectées dans la forêt marécageuse tourbeuse de Sabangau à Bornéo, en Indonésie (2014-2016). Descriptions tirées de Byrne *et al.* (2017) ; mises à jour dans Hobaiter et Byrne (2017). Des exemples de vidéos sont disponibles à l'adresse suivante : <http://www.greatapedictionary.com>

^a Geste précédemment décrit comme étant utilisé par la main ou le bras, mais ici enregistré avec le pied ou la jambe. #G = nombre de cas d'utilisation d'un geste ; #ind = nombre d'individus enregistrés comme utilisant le type de geste. Nous notons les types de gestes qui ont été précédemment enregistrés dans des groupes captifs ou sauvages, ou qui ont été nouvellement enregistrés pour un groupe sauvage, ou pour n'importe quel groupe ; ² Cartmill (2008) ; ³ Cartmill et Byrne (2010) ; ⁴ Liebal *et al.* (2006) ; ⁵ Gruber (2014) ; ⁶ Smith (2009) ; ⁷ Mackinnon (1974) ; ⁸ Observation personnelle, A. Knox. Les gestes *en italique* ont été observés et codés dans un seul cas

^b Rijksen (1978) a enregistré plusieurs gestes d'orangs-outans de Sumatra à l'état sauvage, mais il s'agissait d'individus réhabilités et ils ont été omis de cette liste en raison d'une possible enculturation humaine.

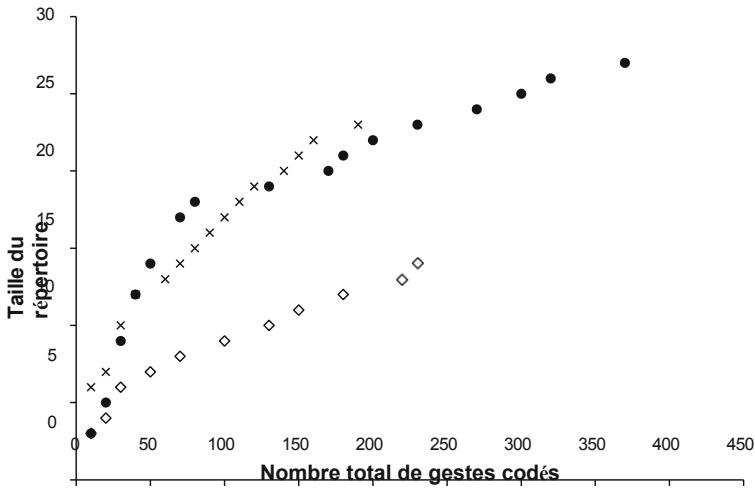


Fig. 1. Le nombre total de types de gestes intentionnels dans le répertoire (cercles pleins) pour tous les orangs-outans de Bornéo observés ($N = 14$ individus) est représenté par rapport au nombre cumulé de gestes codés. Les données ont été collectées dans la forêt marécageuse tourbeuse de Sabangau à Bornéo, en Indonésie (2014-2016). Le graphique comprend également le même tracé avec les données séparées pour les orangs-outans immatures ($N = 8$; croix) et les adultes ($N = 6$; losanges creux).

Disponibilité des données Les ensembles de données analysés dans le cadre de la présente étude sont disponibles dans le dépôt figshare, https://figshare.com/articles/DATA_Orangutan_Signalling/8132159.

Note éthique

Il s'agissait d'une étude d'observation qui ne comportait aucune intervention. Toutes les recherches ont respecté les directives éthiques de l'ASAB/ABS pour l'utilisation d'animaux dans la recherche et le code de bonnes pratiques de l'IPS pour la primatologie de terrain. L'autorisation de l'étude a été accordée par RISTEK. Les auteurs déclarent n'avoir aucun conflit d'intérêt.

Résultats

Le codage vidéo a permis d'obtenir 1299 signaux de communication : 858 signaux vocaux et 441 signaux gestuels. La majorité des signaux de notre ensemble de données ont été produits dans la canopée (emplacement du signal dans la canopée : $N = 1267$, au sol : $N = 17$, pas clair $N = 15$). Lorsqu'un destinataire pouvait être identifié, les signaux étaient généralement émis entre les mères et les bébés ($N = 412$). Les signaux entre d'autres individus dans notre ensemble de données (par exemple, frères et sœurs, individus non apparentés) étaient relativement rares ($N = 19$; voir tableau SIII). Les signaux apparemment dirigés vers des observateurs humains ($N = 295$), des destinataires inconnus ($N = 530$) et d'autres espèces ($N = 41$) ont été exclus de toutes les analyses ultérieures.

Tableau V Les objectifs pour lesquels les gestes ont été employés

Objectif	Définition	Geste % (N)
"Acquérir un objet d'acquérir l'objet."	Le signaleur cesse de faire des gestes lorsque le destinataire donne l'ordre signaler un objet (par exemple, de la nourriture, etc.). ^a	9 (38)
		31 (138)
"Grimpez sur moi"	Le signaleur arrête de faire des gestes lorsque le destinataire grimpe sur le corps du signaleur. ¹	0.2 (1)
"Le signaleur arrête de faire des gestes lorsque le destinataire l'autorise à monter sur lui." ^a		5 (23)
"Franchir de démarcation."	Le signal cesse de faire des gestes lorsque le destinataire franchit la ligne la zone que le signalant occupe actuellement.	2 (11)
"S'éloigner"	Le signaleur arrête de faire des gestes lorsque le destinataire s'éloigne du signaleur. ^a	
"Changement de jeu : diminution de l'intensité"	Le signaleur arrête de faire des gestes lorsque le destinataire passe d'un jeu de contact à un jeu de poursuite. ^a	0.2 (1)
"Reprise du jeu"	Le signaleur cesse de faire des gestes lorsque le destinataire reprend la lecture après une pause dans l'activité. ^a	3 (15)
"Le signaleur arrête de faire des gestes lorsque le destinataire cesse de se comporter comme il le faisait auparavant envers le signaleur ou modifie son comportement pour le diriger vers une autre personne." ^a		2 (10)
"Inconnu"	Le geste intentionnel ne suscite pas de réponse et/ou ne permet pas d'attribuer le but recherché. ^a	46 (204)

Les objectifs ont été définis à l'aide de la méthode des résultats apparemment satisfaisants (ASO) et sont indiqués avec les pourcentages de fréquence auxquels les gestes ont été employés pour atteindre un ASO particulier.

^a Les définitions suivent Hobaiter et Byrne (2014). Nous indiquons à la fois le pourcentage du nombre total de gestes employés pour atteindre un objectif spécifique et le nombre de gestes. Les données ont été collectées dans la forêt marécageuse de Sabangau à Bornéo, en Indonésie (2014-2016).

Nous n'avons pas trouvé de différence dans la proportion de types de signaux utilisés entre les signaleurs adultes ($N = 7$; proportion moyenne de signaux gestuels = $32.4\% \pm \text{SD } 22.5$, gamme : 0-58.9) et juvéniles ($N = 6$; proportion moyenne de signaux gestuels = $24.3\% \pm \text{SD } 12.8$, gamme : 13,3- 49,3 ; *test t*, $t = 0,778$; $df = 11$, $P = 0,453$). Il y avait trop peu de signaleurs nourrissons ou adolescents pour comparer l'utilisation des types de signaux dans ces groupes d'âge.

Choix du signal en réponse à l'attention visuelle du destinataire

Les orangs-outans ont également fait varier leur sélection de la modalité du geste (visuelle ou tactile) en fonction de l'attention visuelle du destinataire ($N = 335$ gestes ; GLMM : $\chi^2(4, N = 335) = 24,56$, $P < 0,001$; voir les tableaux SIV et SV pour des informations complètes sur le modèle). La distribution des résidus du modèle complet était normale, ce qui confirme l'adéquation du modèle (Fig. S1). Les orangs-outans ont augmenté leur utilisation de gestes visuels lorsque le destinataire montrait une attention visuelle, et l'ont diminuée lorsque le destinataire était hors de vue (présence : $N = 10$ moyenne = $47.3 \pm \text{SD } 50.1$; pas d'attention $N = 10$, moyenne = $-57.6 \pm \text{SD } 39.3$; $t = 5.21$, $df = 17.03$, $P < 0.001$).

En revanche, ils ont diminué leur utilisation des gestes tactiles lorsque le destinataire montrait une attention visuelle, et l'ont augmentée lorsque le destinataire était hors de vue (présence : $N = 10$ moyenne =

$-23,2 \pm \text{SD } 29,9$; sans présence $N = 10$ moyenne = $35,9 \pm \text{SD } 33,5$; $t = -4,16$, $df = 17,77$, $P < 0,001$). Il y avait un effet de l'emplacement du signal (sol, arbre) sur le choix du signal (tableau SIV) ; cependant, seulement 17 des 335 gestes ont été produits au sol (tous dans un contexte d'alimentation), de sorte qu'une exploration statistique plus poussée n'était pas

possible à ce moment-là.

Communication vocale

Notre identification des signaux vocaux s'est limitée à ceux qui pouvaient être discriminés dans nos données vidéo, et il est probable qu'elle sous-représente la fréquence des signaux, et qu'elle oriente les types de signaux vers ceux qui sont les plus distincts dans l'environnement acoustique environnant. Sur les 855 vocalisations enregistrées, nous avons identifié 11 types, qui avaient tous été enregistrés précédemment chez les orangs-outans de Bornéo (Tableau II). Quatre types d'appels ont été utilisés dans tous les groupes d'âge : "Grumph" ($N = 3$ cas d'utilisation enregistrés), "Kiss squeak" ($N = 321$), "Kiss squeak + mains" ($N = 29$), et "Raspberry" ($N = 14$). Les "appels complexes" ($N = 5$), les "Gorkums" ($N = 52$), et les "Kiss-squeak grumphs" ($N = 266$) n'ont été enregistrés que chez les femelles adultes ; et les "Cris et hurlements" ($N = 5$), les "Cris de frustration" ($N = 6$), les "Grognements" ($N = 2$), et les "Soft hoot whimpers" ($N = 147$), n'ont été enregistrés que chez les orangs-outans immatures.

Communication gestuelle

Nous avons enregistré 441 cas de signaux gestuels répondant aux critères d'utilisation intentionnelle. Les gestes ont été produits individuellement ($N = 131$) et en séquence avec d'autres gestes ($N = 30$ instances ; $N = 15$ séquences). Vingt-six types de gestes distincts ont été provisoirement identifiés ; cependant, cinq d'entre eux n'ont été enregistrés qu'à une seule occasion et ne répondent donc pas, pour l'instant, aux critères d'inclusion dans les répertoires individuels ou de l'espèce (tableau IV). Lorsque l'on compare le nombre total de gestes codés au nombre total de jetons, ni le total, ni les répertoires individuels des adultes ou des jeunes n'atteignent l'asymptote (Fig. 1), ce qui suggère que d'autres types de gestes doivent encore être identifiés. Quatorze types de gestes ont été utilisés par les femelles orangs-outans adultes et 22 types de gestes par leur progéniture immature. Les gestes "pousser", "faire saillir la lèvre inférieure", "faire signe" et "taper" n'ont été utilisés que par les femelles adultes ; les gestes "balancer le bras", "balancer la tête" et "balancer la tête" ont été utilisés par les femelles immatures : "Balancer le bras", "Balancer la jambe", "Balancer l'objet", "Main sur", "Pendre", "Tendre la paume", "Lancer l'objet", "Frapper l'objet/le sol", "Balancer", "Taper du pied", "Déplacer l'objet" et "Objet dans la bouche" ont été observés comme étant utilisés uniquement par des individus immatures. Les signaleurs étaient plus enclins à faire des gestes lorsque le destinataire était proche : 84% de tous les gestes ont été exécutés lorsque le destinataire se trouvait à moins d'un mètre du signaleur. Les gestes exécutés lorsque le destinataire se trouvait à 2 m ou plus étaient exclusivement des gestes silencieux-visuels de type "Présent".

Les adultes ont déployé une proportion similaire de gestes tactiles ($N = 6$; proportion moyenne = $54.3\% \pm SD 23.9$, étendue : $33.3-85.7$) et visuels (audibles ou silencieux : proportion moyenne = $45.7\% \pm SD 23.9$, étendue : $14,3-66,7$; *test t* par paires : $t = 0,440$, $df = 5$, $SE = 0,195$, $P = 0,679$), tandis que les jeunes employaient moins de gestes tactiles ($N = 6$; proportion moyenne : $13,9\% \pm SD 16,3$, fourchette : $0-37,7$) que de gestes visuels (audibles ou silencieux : proportion moyenne = $86,1\% \pm SD 16,3$, fourchette : $62,3-100$; *test t* par paires : $t = 5,44$, $df = 5$, $SE = 0,133$, $P = 0,003$). Il y avait trop peu de signaleurs nourrissons ou adolescents pour comparer l'utilisation des modalités dans ces groupes d'âge.

Combinaisons geste-voix

La taille de notre échantillon de combinaisons de signaux est réduite, et les tests de fiabilité interjuges ont montré qu'il n'y avait qu'un faible consensus sur le codage de la persistance, qui distingue les séquences et les épisodes. Par conséquent, nous ne fournissons qu'une description de base de l'utilisation des combinaisons de signaux. Les combinaisons geste-voix au sein d'une séquence (<1 s

Les séquences de communication (séparation entre les signaux ou chevauchement) étaient rares ($N = 15$) et impliquaient généralement des vocalisations de type Kiss-squeak ($N = 14$) accompagnées d'une gamme de types de gestes ("Objects shake", "Swing with object", bras "Swing", "Dangle", et "Throw object"). Les vocalisations individuelles ou les séquences uniquement vocales ont été employées dans les mêmes épisodes communicatifs (signaux individuels ou séquences séparés par ≥ 1 s d'attente de réponse) que les gestes ou les séquences uniquement gestuelles ($N = 13$), mais ici les signaux des deux modalités ont été produits successivement, séparés par des périodes d'attente de réponse.

Utilisation des membres dans la communication gestuelle

De nombreuses formes de gestes peuvent être produites avec la main/bras ou le pied/jambe, par exemple Reach, Swing. Nous avons comparé la fréquence relative des formes main/bras et pied/jambe de ces gestes produits par les orangs-outans avec celles d'un ensemble de données sur la communication des chimpanzés ($N = 4221$ cas d'utilisation de gestes). Trente des types de gestes des chimpanzés pouvaient être produits soit avec la main/le bras, soit avec le pied/la jambe ; parmi ces types de gestes, il y avait un fort biais en faveur de la production main/bras/pied chez les chimpanzés ($N = 2239$ instances de gestes, $N = 2185$ main/bras, $N = 54$ jambe/pied ; test binomial : $P < 0.0001$). On a observé un biais similaire en faveur de la production de types de gestes avec la main/le bras dans les gestes des orangs-outans ($N = 18$ types de gestes, $N = 258$ instances de gestes, $N = 214$ main/bras, $N = 34$ jambes/pieds ; test binomial : $P < 0,001$) ; cependant, les orangs-outans étaient plus susceptibles que les chimpanzés d'utiliser les formes jambe/gauche (Chi-carré : $\chi^2 = 83,5$, $P < 0,001$) et ont également produit des formes de gestes impliquant l'utilisation simultanée d'une main/bras et d'une jambe/gauche ($N = 10$).

Réceptivité aux demandes gestuelles

Les orangs-outans étaient généralement très réceptifs aux demandes gestuelles ; 80% ($N = 205/255$) des communications comprenant des gestes intentionnels ont réussi à obtenir une réponse comportementale satisfaisante. Il y avait relativement peu de variation dans la réactivité entre les paires mère-petit (paires avec trois communications ou plus, $N = 7$; moyenne = 79%) et les paires mère-petit (paires avec trois communications ou plus, $N = 7$; moyenne = 79%) \pm SD 9 ; intervalle : 67-91%). Lorsque les communications gestuelles étaient réussies, les orangs-outans répondaient fréquemment avant la fin du signal final - réponse chevauchante (paires avec trois communications ou plus, $N = 6$; moyenne = 35 % \pm SD 26) - ou dans la première seconde du signal final (paires avec trois communications ou plus, $N = 6$; moyenne = 55 % \pm SD 25), bien que cela variait de façon frappante entre les paires mère-fils (réponses chevauchantes : gamme : 0-67 % ; réponses dans la première seconde : gamme : 20-83 %).

Objectifs associés à la communication gestuelle

Les orangs-outans ont utilisé $N = 237$ gestes dans $N = 205$ communications pour atteindre au moins un des huit objectifs : Acquérir un objet ; Monter sur moi ; Monter sur toi ; Monter par-dessus ; S'éloigner ; Changer de jeu : diminuer l'intensité ; Reprendre le jeu ; Arrêter ça (Tableau V). Douze types de gestes ont été utilisés avec succès à trois reprises ou plus (11 de ces 12 gestes ont été utilisés avec succès par plus d'un individu, fourchette de 1 à 8 signaleurs par type de geste, moyenne de 1 à 2 signaleurs par type de geste) : 1-8 signaleurs par type de geste, moyenne = 3,8 \pm SD 2,1). Ces gestes ont été utilisés pour atteindre une moyenne de 2,8 \pm SD 1,4 buts (de 1 à 6 buts réussis par type de geste) ; cependant, 4 des 12 gestes ont été utilisés pour atteindre un ou plusieurs buts de jeu. Si l'on considère uniquement les buts non ludiques, les gestes ont été utilisés pour atteindre une moyenne de 1,9 \pm SD 0,9 buts (de 1 à 4 buts réussis par type de geste).

Discussion

Vingt-et-un types de gestes et onze types d'appels ont été identifiés dans les signaux émis par les mères et les petits orangs-outans sauvages dans la forêt marécageuse tourbeuse de Sabangau à Bornéo. Tous les types d'appels avaient déjà été identifiés, mais notre capacité à discriminer les types d'appels était limitée par notre utilisation de données vidéo et par notre focalisation sur la communication entre la mère et sa progéniture, et par conséquent nous avons probablement sous-estimé le répertoire d'appels. En plus des 21 gestes inclus dans le répertoire, cinq types de gestes supplémentaires ont été observés en une seule occasion. Trois d'entre eux ont été décrits dans les répertoires gestuels des populations captives, et les deux types de gestes nouveaux dans les descriptions de l'utilisation des gestes par les orangs-outans ont été décrits dans d'autres répertoires de grands singes (voir tableau IV et Byrne *et al.* 2017). Nos critères d'inclusion comme cas de geste sont stricts et peuvent conduire à l'exclusion de 20 à 40 % des cas potentiels (par exemple, Genty *et al.* 2009 ; Kersken *et al.* 2018). Compte tenu de notre petit ensemble de données, nous suggérons que ces types de gestes, et d'autres qui sont restés inobservés, répondraient probablement aux critères d'inclusion avec des observations supplémentaires, augmentant également la taille totale du répertoire gestuel. Parmi les types de gestes observés, 3 n'avaient jamais été rapportés chez les orangs-outans et 20 n'avaient jamais été enregistrés chez les orangs-outans sauvages. Onze de ces types de gestes ont été employés avec un degré plus élevé de polyvalence physique que dans les descriptions précédentes, par exemple, la même action étant utilisée avec le pied ou la jambe, alors que précédemment seule la main ou le bras avaient été décrits (par exemple, Byrne *et al.* 2017). Les combinaisons de signaux gestuels et vocaux se sont produites à la fois sous forme de combinaisons simultanées et séquentielles, mais les deux formes étaient rares.

Les signaleurs orangs-outans étaient très réactifs aux demandes gestuelles, avec environ 90% de toutes les communications réussies se produisant avec une réponse chevauchante ou immédiate (<1 s). Ce "style" fluide de communication ressemble davantage à celui décrit pour les bonobos (Fröhlich *et al.* 2016c), par rapport aux chimpanzés, où des réponses différées (≥ 2 s) ont été observées aussi fréquemment que des comportements plus réactifs (Fröhlich *et al.* 2016c). Des études antérieures menées sur des groupes de grands singes captifs et sauvages suggèrent que l'utilisation des gestes par les grands singes est influencée par leur expérience sociale précoce (par exemple, Bard *et al.* 2014 ; Fröhlich *et al.* 2016a, b ; 2017 ; Hobaiter et Byrne 2011b ; Schneider *et al.* 2012 ; Tomasello *et al.* 1989). La longue période de dépendance, nécessaire aux orangs-outans pour occuper une niche écologique exigeante sur le plan cognitif (Galdikas 1988 ; Jaeggi *et al.* 2008 ; van Adrichem *et al.* 2006 ; Van Noordwijk et Van Schaik 2005 ; Wich *et al.* 2004), ainsi que leur nombre très restreint de partenaires sociaux par rapport aux grands singes africains (Mitani *et al.* 1991 ; van Schaik 1999), influencent probablement leur compréhension des intentions communicatives de leurs partenaires, ce qui augmente peut-être leur réactivité.

Les orangs-outans sont très flexibles dans l'utilisation de leurs membres afin d'exploiter leur niche arboricole (Manduell *et al.* 2011 ; Thorpe et Crompton 2005, 2006). En comparaison avec les gestes des chimpanzés, nous avons constaté que les orangs-outans étaient plus susceptibles d'utiliser des formes de gestes jambe/bras qui comportaient à la fois une variante main/bras et jambe/bras, et que les orangs-outans étaient plus susceptibles d'utiliser des combinaisons main/bras ou jambe/bras dans les formes de gestes qui impliquaient l'utilisation de deux membres ou plus. Par conséquent, lorsque seule l'utilisation des membres variait par rapport aux descriptions existantes de types de gestes chez d'autres grands singes, nous avons été prudents en les répertoriant comme des variantes du même type de geste, plutôt que comme de nouveaux types de gestes. Bien que nous fournissions une première description des types de gestes employés par les orangs-outans sauvages, nos analyses ne montrent pas d'asymptote dans le répertoire, ce qui suggère fortement que d'autres types de gestes restent à décrire. De même, bien que nous ayons trouvé de faibles niveaux de chevauchement dans le répertoire gestuel des orangs-outans sauvages, nous n'avons pas trouvé d'asymptote.

En ce qui concerne les répertoires des mères et de leur progéniture (10 des 26 types de gestes), aucun répertoire de classe d'âge n'a atteint l'asymptote, et une étude plus approfondie est donc nécessaire pour décrire correctement toute variation dans l'utilisation des différents types de gestes au sein du répertoire au cours du développement. Nous avons constaté que la proportion de types de gestes tactiles par rapport aux types de gestes visuels variait entre les signaleurs adultes et juvéniles, avec une tendance à l'utilisation de signaux gestuels visuels chez les jeunes signaleurs. Des études antérieures ont trouvé soit des proportions similaires d'utilisation (Schneider *et al.* 2012), soit un biais vers l'utilisation de gestes tactiles chez les bébés singes (Fröhlich *et al.* 2016a) ; cependant, l'utilisation de signaux tactiles diminue avec l'augmentation de l'indépendance par rapport à la mère (Fröhlich *et al.* 2016b ; Plooij 1978), et donc la variation dans nos données peut refléter la comparaison entre les signaleurs juvéniles, plutôt que les bébés, et les signaleurs adultes. De plus, comme nos données ont été collectées dans un large éventail de contextes comportementaux, et que des types de gestes spécifiques sont associés à des objectifs de signalisation spécifiques (Cartmill et Byrne 2010 ; Hobaiter et Byrne 2014), la variation dans la sélection des signaux peut refléter une variation dans les objectifs de signalisation des adultes et des juvéniles, plutôt qu'un changement spécifique dans la modalité de la gestuelle avec l'âge. L'environnement social semi-solitaire des orangs-outans sauvages limite non seulement la fréquence des interactions sociales en général, mais particulièrement la fréquence des contextes, tels que le jeu ou la sollicitation sexuelle, qui sont parmi les plus prolifiques pour l'utilisation de gestes chez les grands singes africains sauvages et les orangs-outans captifs (Cartmill 2008 ; Fröhlich *et al.* 2016a ; Genty et Zuberbühler 2014 ; Goodall 1986 ; Graham *et al.* 2017 ; Hobaiter *et al.* 2017 ; Plooij 1978 ; Schneider *et al.* 2012 ; Tomasello *et al.* 1997). Par conséquent, les gestes employés rarement et les gestes associés à des objectifs typiquement exprimés dans des contextes ludiques ou sexuels sont probablement absents de nos données.

En accord avec les résultats obtenus dans des groupes en captivité (Cartmill et Byrne 2007 ; Liebal *et al.* 2004a ; Poss *et al.* 2006 ; Waller *et al.* 2015) et dans d'autres espèces de singes (e.g., Hobaiter et Byrne 2011a ; Leavens *et al.* 2005a ; Tomasello *et al.* 1994), les signaleurs de l'orang-outan varient leur production de gestes intentionnels en fonction de l'attention visuelle de leur auditoire, ajustant la modalité de leur signal (visuel ou tactile) pour correspondre à l'attention visuelle de leur destinataire (présent ou non). Ces résultats suggèrent que les grands singes comprennent la base physique de leurs signaux gestuels et que le regard du destinataire est important pour déployer avec succès un geste visuel. L'ajustement du comportement du signaleur à l'attention visuelle du destinataire peut être réalisé soit en déplaçant la position de manière à ce que le geste visuel soit produit dans le champ de vision du destinataire, soit en sélectionnant un type de geste qui inclut des informations encodées dans les modalités auditives ou tactiles. Bien que des preuves de l'utilisation de ces deux méthodes aient été trouvées chez les signaleurs en captivité (Liebal *et al.* 2004a, 2004b), nous avons très rarement observé des signaleurs orangs-outans sauvages ajustant la position à partir de laquelle ils signalaient, et nous avons plutôt constaté qu'ils utilisaient des gestes tactiles vers des destinataires hors de portée de vue. Ce biais peut refléter les contraintes de leur niche arboricole, dans laquelle le repositionnement peut être plus coûteux que dans un habitat terrestre plus ouvert typique des environnements captifs (Hebert et Bard 2000 ; Manduell *et al.* 2011).

Bien qu'un ensemble de données beaucoup plus important soit nécessaire pour définir systématiquement les significations gestuelles de types de gestes spécifiques, nous avons pu décrire les objectifs pour lesquels les orangs-outans ont utilisé leurs gestes et la flexibilité relative des types de gestes. Les gestes ont été utilisés pour atteindre huit objectifs distincts, dont six demandes positives (Acquérir l'objet ; Monter sur moi ; Monter sur toi ; Monter par-dessus ; Jouer à changer ; Jouer à continuer) et deux négations (S'éloigner ; Arrêter le comportement). Comme on l'a constaté chez les chimpanzés et les bonobos (Graham *et al.* 2018 ; Hobaiter et Byrne 2014), les gestes ont été utilisés de manière flexible pour atteindre des objectifs multiples, mais ils n'ont pas été utilisés pour atteindre des objectifs spécifiques.

la majorité des types de gestes ont été utilisés pour atteindre au moins un objectif lié au jeu ; ainsi, la flexibilité a diminué (à une moyenne de deux objectifs par type de geste) lorsque les données sur le jeu ont été retirées. Ces résultats suggèrent que les orangs-outans présentent également une dissociation *moyens-fins* dans leur gestuelle, avec des types de gestes individuels utilisés pour atteindre plusieurs objectifs distincts et plusieurs gestes utilisés pour exprimer un objectif individuel. Bien qu'il y ait de plus en plus de preuves du contrôle des signaux et de l'utilisation intentionnelle de certaines vocalisations des grands singes (Crockford *et al.* 2012, 2015, 2017 ; Schel *et al.* 2013a, 2013b), il s'agit en général d'un ou deux signaux étroitement associés à des informations spécifiques, telles que le danger ou la nourriture. La communication gestuelle des grands singes reste distincte, en dehors du langage humain, par la portée et la flexibilité des signaux gestuels et de leur signification.

L'exploration de la communication gestuelle chez les orangs-outans sauvages n'est pas simple. Les orangs-outans ont moins d'interactions sociales que les autres espèces de singes non humains (Delgado Jr. et van Schaik 2000 ; Galdikas 1985 ; van Schaik 1999). En combinaison avec leur mode de vie arboricole dans un habitat dense à haute canopée (Thorpe et Crompton 2006), cela rend la collecte de données vidéo sur les signaux de communication particulièrement difficile : près de 700 heures de séquences vidéo ont été nécessaires pour fournir ne serait-ce qu'une modeste première description. Néanmoins, nous avons pu confirmer l'existence de types de gestes jamais enregistrés auparavant chez les orangs-outans, et jamais enregistrés auparavant dans les populations sauvages, et que certains aspects de leur gestuelle - par exemple, une différence apparente dans la diversité de l'utilisation des membres - peuvent refléter des adaptations spécifiques à leur habitat naturel. Étant donné le déclin rapide des populations d'orang-outans, toutes espèces confondues (Davis *et al.* 2013 ; Goosens *et al.* 2006 ; Meijaard *et al.* 2010, 2011 ; Nowak *et al.* 2017), et l'existence de variations culturelles entre les groupes dans leur signalisation (Lamiera *et al.* 2013), il est urgent de poursuivre les recherches sur des aspects peu étudiés de leur comportement, tels que leur communication gestuelle.

Remerciements Nous tenons à remercier tous nos sponsors : feu le Dr Suwido Limin, directeur de CIMTROP, Université de Palangkaraya, pour avoir soutenu nos recherches dans le laboratoire naturel (LAHG) et le ministère de la recherche, de la technologie et de l'enseignement supérieur (RISTEK) pour avoir accordé l'autorisation d'entreprendre ces recherches. Nous remercions nos soutiens financiers : US Fish and Wildlife Service Great Apes Conservation Fund, ARCUS, The Kronendak Foundation et la Borneo Nature Foundation (BNF). Nous remercions l'éditeur, le rédacteur en chef et deux évaluateurs anonymes pour leurs commentaires utiles sur notre manuscrit. Nous remercions tout particulièrement tous nos assistants de terrain, en particulier Twentinoloso, Unyil, Aman, Jali, Adul et Rebecca, qui ont tous participé à la collecte des données de terrain pour ce projet.

Contributions des auteurs JM HMB a conçu et élaboré l'étude. JM et AA ont effectué le travail sur le terrain. AK JM EH CH FJFV HMB a codé le comportement et analysé les données. AK JM EH CH FJFV HMB a rédigé le manuscrit.

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 les auteurs originaux et la source, de fournir un lien vers la licence Creative Commons et d'indiquer si des changements ont été apportés.

Références

- Altman, D. G. (1991). *Statistiques pratiques pour la recherche médicale*. Boca Raton : CRC Press. Altman, J. (1974). Observational study of behaviour sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-267.

- Ancrenaz, M., Guman, M., Marshall, A. J., Meijaard, E., Wich, S. A., & Husson, S. (2016). *Pongo pygmaeus*. La liste rouge des espèces menacées de l'UICN e T17975A17966347.
- Arcadi, A. C., Robert, D. et Boesch, C. (1998). Buttress drumming by wild chimpanzees : Temporal patterning, phrase integration into loud calls, and preliminary evidence for individual distinctiveness. *Primates*, 39(4), 505-518.
- Arcadi, A. C., Robert, D. et Mugurusi, F. (2004). A comparison of buttress drumming by male chimpanzees from two populations. *Primates*, 45(2), 135-139.
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., et al (2008). Fission fusion dynamics : New research frameworks. *Current Anthropology*, 49(4), 627-654.
- Bakeman, R. et Gottman, J. M. (1997). *Observing interaction : An introduction to sequential analysis*. Cambridge : Cambridge University Press.
- Bard, K. A. (1992). Intentional behaviour and intentional communication in young free-ranging orangutans. *Child Development*, 63(5), 1186-1197.
- Bard, K. A. et Vauclair, J. (1984). The communicative context of object manipulation in ape and human adult- infant pairs. *Journal of Human Evolution*, 13, 181-190.
- Bard, K. A., Dunbar, S., Maguire-Herring, V., Veira, Y., Hayes, K. G. et McDonald, K. (2014). Gestures and social-emotional communicative development in chimpanzee infants. *American Journal of Primatology*, 76(1), 14-29.
- Bard, K. A., Maguire-Herring, V., Tomonaga, M. et Matsuzawa, T. (2017). Le geste "toucher" : La construction de sens se développe-t-elle dans l'utilisation par les chimpanzés d'un geste très flexible ? *Animal Cognition*, 1-16.
- Bates, E., Camaioni, L. et Volterra, V. (1975). The acquisition of performatives prior to speech. *Merrill-Palmer Quarterly of Behavior and Development*, 21, 205-226.
- Bermejo, M. et Omedes, A. (1999). Preliminary vocal repertoire and vocal communication of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Lilungu (Democratic Republic of Congo). *Folia Primatologica*, 70(6), 328-357.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulen, J. R., et al (2008). Generalized linear-mixed models : Un guide pratique pour l'écologie et l'évolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3), 127-135.
- Byrne, R. W. et Tanner, J. E. (2006). Gestural imitation by a gorilla : Evidence and nature of the capacity. *International Journal of Psychology and Psychological Therapy*, 6(2), 215-231.
- Byrne, R. W., Cartmill, E., Gentry, E., Graham, K. E., Hobaiter, C. et Tanner, J. (2017). Les gestes des grands singes : Communication intentionnelle avec un riche ensemble de signaux innés. *Animal Cognition*, 20(4), 755-769.
- Cairo, C. C., Waller, B. M., Zimmermann, E., Burrows, A. M., & Davila-Ross, M. (2013). OrangFACS : Un système de codage des mouvements faciaux basé sur les muscles pour les orangs-outans (*Pongo* spp.). *International Journal of Primatology*, 34(1), 115-129.
- Call, J. et Tomasello, M. (2007). Ape gestures and the origins of language. In J. Call & M. Tomasello (Eds.), *The gestural communication of apes and monkeys* (pp. 221-239). Mahwah : Lawrence Erlbaum Associates.
- Cant, J. G. (1992). Positional behavior and body size of arboreal primates : A theoretical framework for field studies and an illustration of its application. *American Journal of Physical Anthropology*, 88(3), 273-283.
- Cartmill, E. A. (2008). *Gestural communication in orangutans (Pongo pygmaeus and Pongo abelii) : A cognitive approach*. Thèse de doctorat, Université de St Andrews.
- Cartmill, E. A. et Byrne, R. W. (2007). Orangutans modify their gestural signalling according to their audience's comprehension (Les orangs-outans modifient leur signalisation gestuelle en fonction de la compréhension de leur public). *Current Biology*, 17(15), 1345-1348.
- Cartmill, E. A. et Byrne, R. W. (2010). Semantics of primate gestures : Intentional meanings of orangutan gestures. *Animal Cognition*, 13(6), 793-804.
- Cheney, D. L. et Seyfarth, R. M. (2018). Utilisation flexible et fonction sociale dans les vocalisations des primates. *Actes de l'Académie nationale des sciences des États-Unis*, 115, 1974-1979. <https://doi.org/10.1073/pnas.1717572115>.
- Crockford, C. et Boesch, C. (2005). Call combinations in wild chimpanzees (Combinaisons d'appels chez les chimpanzés sauvages). *Behaviour*, 142(4), 397-421.
- Crockford, C., Wittig, R. M., Mundry, R. et Zuberbühler, K. (2012). Les chimpanzés sauvages informent les membres ignorants du groupe d'un danger. *Current Biology*, 22(2), 142-146.
- Crockford, C., Wittig, R. M. et Zuberbühler, K. (2015). Une vocalisation intentionnelle attire l'attention des autres : A playback experiment with wild chimpanzees. *Animal Cognition*, 18, 581-591.
- Crockford, C., Wittig, R. M. et Zuberbühler, K. (2017). La vocalisation chez les chimpanzés est influencée par des processus socio-cognitifs. *Science Advances*, 3, e1701742.
- Cudmore, R. J. et Galdikas, B. M. F. (2012). Gestural flexibility in rehabilitant Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus*) at the orangutan care center and quarantine in the state of Kalimantan Tengah. https://www.academia.edu/4472060/Gestural_Flexibility_in_Rehabilitant_Bornean_Orangutans. Consulté le 19 juin 2019.
- Davis, J. T., Mengersen, K., Abram, N. K., Ancrenaz, M., Wells, J. A., & Meijaard, E. (2013). Ce n'est pas seulement le conflit qui a motivé le massacre des orangs-outans. *PLoS One*, 8(10), 1-11.

- de Waal, F. B. M. (1988). The communicative repertoire of captive bonobos (*Pan paniscus*), compared to that of chimpanzees. *Behaviour*, 106(3), 183-251.
- Delgado Jr, R. A., & van Schaik, C. P. (2000). L'écologie comportementale et la conservation de l'orang-outan (*Pongo pygmaeus*) : A tale of two islands. *Evolutionary Anthropology*, 9, 201-218.
- Delgado, R. A., Lameira, A., Davila Ross, M., Husson, S. J., Morrogh-Bernard, H. C. et Wich, S. A. (2009). Geographical variation in orangutan long calls. In S. A. Wich, S. S. U. Atmoko, T. M. Setia, C. P. van Schaik (Eds.), *Orangutans : Geographic variation in behavioral ecology and conservation* (pp 215-224). Oxford : Oxford University Press.
- Estrada, A., Garber, P. A., Ryalnds, A. B., Roos, C., Fernandez-Duque, E., et al (2017). Crise d'extinction imminente des primates du monde : Why primates matter. *Science Advances*, 3(1), e1600946.
- Fontaine, B., Moisson, P. Y., & Wickings, E. J. (1995). Observations of spontaneous tool making and tool use in a captive group of western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Folia Primatologica*, 65(4), 219-223.
- Fröhlich, M., Wittig, R. M., & Pika, S. (2016a). Gestes de sollicitation de jeu chez les chimpanzés dans la nature : Un ajustement flexible aux circonstances sociales et aux matrices individuelles. *Royal Society Open Science*, 3, 160278.
- Fröhlich, M., Wittig, R. M., & Pika, S. (2016b). Should I stay or should I go ? Initiation of joint travel in mother-infant dyads of two chimpanzees communities in the wild. *Animal Cognition*, 19, 483-500.
- Fröhlich, M., Kuchenbuch, P., Müller, G., Fruth, B., Furuichi, T., Wittig, R. M., & Pika, S. (2016c). Unpeeling the layers of language : Les bonobos et les chimpanzés s'engagent dans des séquences coopératives de prise de tour. *Scientific Reports*, 6. <https://doi.org/10.1038/srep25887>.
- Fröhlich, M., Müller, G., Zeitzig, R. W., & Pika, S. (2017). Développement gestuel des chimpanzés dans la nature : L'impact de l'expérience interactionnelle. *Animal Behaviour*, 134, 271-282.
- Galdikas, B. M. F. (1985). Orangutan sociality at Tanjung Puting. *American Journal of Primatology*, 9, 101-119. Galdikas, B. M. F. (1988). Orangutan diet, range, and activity at Tanjung Puting, Central Borneo. *International Journal of Primatology*, 9(1), 1-35.
- Gebo, D. L. (1992). Plantigrady and foot adaptation in African apes : Implications for hominid origins. *American Journal of Physical Anthropology*, 89(1), 29-58.
- Genty, E. et Byrne, R. W. (2010). Pourquoi les gorilles font-ils des séquences de gestes ? *Animal Cognition*, 13, 287-301. Genty, E. et Zuberbühler, K. (2014). Spatial reference in a bonobo gesture (Référence spatiale dans un geste de bonobo). *Current Biology*, 24, 1601-1605.
- Genty, E., Breuer, T., Hobaiter, C., & Byrne, R. W. (2009). Communication gestuelle du gorille (*Gorilla gorilla*) : Répertoire, intentionnalité et origines possibles. *Animal Cognition*, 12, 527-546.
- Genty, E., Clay, Z., Hobaiter, C., & Zuberbühler, K. (2014). Utilisation multimodale d'un appel socialement dirigé chez les bonobos. *PLoS One*, 9(1), e84738.
- Genty, E., Neumann, C. et Zuberbühler, K. (2015). Des modèles complexes de signalisation pour transmettre différents objectifs sociaux du sexe chez les bonobos, *Pan paniscus*. *Scientific Reports*, 5, e16135.
- Goodall, J. (1986). *The chimpanzees of Gombe : Patterns of behaviour (Les chimpanzés de Gombe : modèles de comportement)*. Cambridge : Harvard University Press.
- Goossens, B., Chikhi, L., Ancrenaz, M., Lackman-Ancrenaz, I., Andau, P., & Bruford, M. W. (2006). Genetic signature of anthropogenic population collapse in orang-utans (Signature génétique de l'effondrement anthropique de la population chez les orangs-outans). *PLoS Biology*, 4(2), 285-291.
- Graham, K. E., Furuichi, T. et Byrne, R. W. (2017). Le répertoire gestuel du bonobo sauvage (*Pan paniscus*) : Un système de communication mutuellement compris. *Animal Cognition*, 20(2), 171-177.
- Graham, K. E., Hobaiter, C., Ounsley, J., Furuichi, T. et Byrne, R. W. (2018). Les gestes des bonobos et des chimpanzés se chevauchent largement en termes de signification. *PLoS Biology*, 16, e2004825.
- Gruber, T. (2014). Wild-Born Orangutans (*Pongo abelii*) Engage in Triadic Interactions During Play (Les orangs-outans nés à l'état sauvage (*Pongo abelii*) s'engagent dans des interactions triadiques pendant le jeu). *International Journal of Primatology*, 35(2), 411-424.
- Halina, M., Rossano, F. et Tomasello, M. (2013). La ritualisation ontogénétique des gestes du bonobo. *Animal Cognition*, 16(4), 653-666.
- Hardus, M. E., Lameira, A. R., van Schaik, C. P. et Wich, S. A. (2009). Tool use in wild orang-utans modifies sound production : Une innovation trompeuse sur le plan fonctionnel ? *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 276(1673), 3689-3694.
- Hauser, M. D. et Wrangham, R. W. (1987). Manipulation of food calls in captive chimpanzees. *Folia Primatologica*, 48(3-4), 207-210.
- Hebert, P. L. et Bard, K. A. (2000). Orangutan use of vertical space in an innovative habitat. *Zoo Biology*, 19(4), 239-251.
- Hobaiter, C. et Byrne, R. W. (2011a). Le répertoire gestuel du chimpanzé sauvage. *Animal Cognition*, 14(5), 745-767.
- Hobaiter, C. et Byrne, R. W. (2011b). Serial gesturing by wild chimpanzees : Its nature and function for communication. *Animal Cognition*, 14(5), 827-838.
- Hobaiter, C. et Byrne, R. W. (2014). Les significations des gestes des chimpanzés. *Current Biology*, 24(14), 1596-1600.
- Hobaiter, C. et Byrne, R. W. (2017). Qu'est-ce qu'un geste ? Une approche basée sur le sens pour définir les répertoires gestuels. In *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* (Vol. 82, pp. 3-12).

- Hobaiter, C., Byrne, R. W. et Zuberbühler, K. (2017). L'utilisation par les chimpanzés sauvages de signaux vocaux et gestuels uniques et combinés. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71, 96.
- Husson, S., Wich, S. A., Marshall, A. J., Dennis, R. D., Ancrenaz, M., et al. (2009). Orangutan distribution, density, abundance and impacts of disturbance (Distribution, densité, abondance et impact des perturbations). In S. A. Wich, S. S. Utami Atmokit, T. M. Setia, & C. P. van Schaik (Eds.), *Orangutans : Geographic variation in behavioural ecology and conservation* (pp. 77-96). Oxford Scholarship Online.
- Jaeggi, A. V., Van Noordwijk, M. A., & Van Schaik, C. P. (2008). Begging for information : Mother-offspring food sharing among wild bornean orangutans. *American Journal of Primatology*, 70, 533-541.
- Kersken, V., Gómez, J.-C., Liszkowski, U., Soldati, A., & Hobaiter, C. (2018). Un répertoire gestuel d'enfants humains âgés de 1 à 2 ans : A la recherche des gestes des singes. *Animal Cognition*. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1213-z>.
- Kita, S., Van Gijn, I. et Van der Hulst, H. (1997). Movement phases in signs and co-speech gestures, and their transcription by human coders. In I. Wachsmuth & M. Fröhlich (Eds.), *Gesture and sign language in human-computer interaction. Lecture notes in computer science* (Vol. 1371). Berlin et Heidelberg : Springer-Verlag.
- Lameira, A. R., Hardus, M. E., Nouwen, K. J. J. M., Topelberg, E., Delgado, R., et al (2013). Population-specific use of the same tool-assisted alarm call between two wild orangutan populations (*Pongo pygmaeus wurmbii*) indication functional arbitrariness. *PLoS One*, 8(7), e69749.
- Lameira, A. R., Hardus, M. E., Bartlett, A. M., Shumaker, R. W., Wich, S. A., & Menken, S. B. (2015). Rythme semblable à celui de la parole dans un appel d'orang-outan avec et sans voix. *PLoS One*, 10(1), e116136.
- Laporte, M. N. C. et Zuberbühler, K. (2011). Le développement d'un signal de salutation chez les chimpanzés sauvages. *Developmental Science*, 14, 1220-1234.
- Leavens, D. A., Russell, J. L. et Hopkins, W. D. (2005a). Intentionality as measured in the persistence and elaboration of communication by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Child Development*, 76(1), 291-306.
- Leavens, D. A., Hopkins, W. D., & Bard, K. A. (2005b). Understanding the point of chimpanzee pointing : Epigenesis and ecological validity. *Current Directions in Psychological Science*, 14(4), 185-189.
- Liebal, K., Pika, S., Call, J., & Tomasello, M. (2004a). To move or not to move : How apes adjust to attentional state of others. *Interaction Studies*, 5(2), 199-219.
- Liebal, K., Call, J. et Tomasello, M. (2004b). Use of gesture sequences in chimpanzees (Utilisation de séquences de gestes chez les chimpanzés). *American Journal of Primatology*, 64, 377-396.
- Liebal, K., Pika, S. et Tomasello, M. (2006). Communication gestuelle des orangs-outans (*Pongo pygmaeus*). *Gesture*, 6(1), 1-38.
- Liebal, K., Waller, B. M. et Slocombe, K. E. (2011). The language void : The need for multimodality in primate communication research. *Animal Behaviour*, 81, 919-924.
- Lonsdorf, E. V., Ross, S. R., Linick, S. A., Milstein, M. S. et Melber, T. N. (2009). An experimental investigation of tool use in chimpanzees and gorillas (Une étude expérimentale de l'utilisation d'outils chez les chimpanzés et les gorilles). *Animal Behaviour*, 77(5), 1119-1126.
- Mackinnon, J. (1974). The behaviour and ecology of wild orang-utans (*Pongo pygmaeus*). *Animal Behaviour*, 22, 3-74.
- Manduell, K. L., Morrogh-Bernard, H. C. et Thorpe, S. K. S. (2011). Locomotor behavior of wild orangutans (*Pongo pygmaeus wurmbii*) in disturbed peat swamp forest, Sabangau, Central Kalimantan, Indonesia. *American Journal of Physical Anthropology*, 145, 348-359.
- McHugh, M. L. (2012). Interrater reliability : The kappa statistic. *Biochemia Medica*, 22(3), 276-282.
- Meijaard, E., Welsh, A., Ancrenaz, M., Wich, S., Nijman, V., et al (2010). Declining orangutan encounter rates from Wallace to the present suggest the species was once more abundant. *PLoS One*, 5(8), 1-9.
- Meijaard, E., Buchori, D., Hadiprakarsa, Y., Utami-Atmoko, S. S., Nurcahyo, A., et al (2011). Quantifying killing of orangutans and human-orangutan conflict in Kalimantan, Indonesia. *PLoS One*, 6(11), 1-10.
- Mitani, J. C. (1985). Mating behaviour of male orangutans in the Kutai game reserve, Indonesia. *Animal Behaviour*, 33(2), 392-402.
- Mitani, J. C., Grether, G. F., Rodman, P. S., & Priatna, D. (1991). Association among wild orang-utans : Socialité, agrégations passives ou hasard ? *Animal Behaviour*, 42, 33-46.
- Mitani, J. C., Hunley, K. L., & Murdoch, M. E. (1999). Geographic variation in the calls of wild chimpanzees : A reassessment. *American Journal of Primatology*, 47, 133-151.
- Moore, R. (2014). Les gestes des singes : Interpréter les esprits des chimpanzés et des bonobos. *Current Biology*, 24, R645-R647.
- Morrogh-Bernard, H. C., Husson, S. J., & McLardy, C. (2002). Orang-utan data collection standardisation. In *Atelier sur la culture de l'orang-outan*, San Anselmo, p. 13.
- Morrogh-Bernard, H., Husson, S., Page, S. E., & Rieley, J. O. (2003). Population status of the Bornean orang-utan (*Pongo pygmaeus*) in the Sabangau peat swamp forest, Central Kalimantan, Indonesia. *Biological Conservation*, 110, 141-152.
- Nishida, T. (1968). The social group of wild chimpanzees in the Mahale Mountains. *Primates*, 9, 167-224.

- Nowak, M. G., Rianti, P., Wich, S. A., Meijaard, E., & Fredriksson, G. (2017). *Pongo tapanuliensis*. La liste rouge des espèces menacées de l'UICN.
- Oishi, M., Oghihara, N., Endo, H., Ichihara, N. et Asari, M. (2009). Dimensions des muscles des membres antérieurs chez les orangs-outans et les chimpanzés. *Journal of Anatomy*, 215(4), 373-382.
- Perlman, M., Tanner, J. E., & King, B. J. (2012). A mother gorilla's variable use of touch to guide her infant. In S. Pika & K. Liebal (Eds.), *Developments in primate gesture research* (pp. 55-72). Amsterdam : John Benjamins.
- Peters, H. H. (2001). Tool use to modify calls by wild orang-utans. *Folia Primatologica*, 72, 242-244.
- Pika, S., Liebal, K. et Tomasello, M. (2003). Gestural communication in young gorillas (*Gorilla gorilla*) : Répertoire gestuel, apprentissage et utilisation. *American Journal of Primatology*, 60, 95-111.
- Pika, S., Liebal, K. et Tomasello, M. (2005). Gestural communication in subadult bonobos (*Pan paniscus*) : Répertoire and use. *American Journal of Primatology*, 65, 39-61.
- Plooi, F. X. (1978). Some basic traits of language in wild chimpanzees ? In A. Lock (Ed.), *Action, gesture and symbol* (pp. 111-131). Londres : Academic Press.
- Pollick, A. S., et de Waal, F. B. M. (2007). Ape gestures and language evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104, 8184-8189.
- Poss, S. R., Kuhar, C., Stoinski, T. S. et Hopkins, W. D. (2006). Differential use of attentional and visual communicative signalling by orangutans (*Pongo pygmaeus*) and gorillas (*Gorilla gorilla*) in response to the attentional status of a human. *American Journal of Primatology*, 68(10), 978-992.
- Pozzi, L., Hodgson, J. A., Burrell, A. S., Sterner, K. N., Raam, R. L., & Disotell, T. R. (2014). Primate phylogenetic relationships and divergence dates inferred from complete mitochondrial genomes (relations phylogénétiques des primates et dates de divergence déduites des génomes mitochondriaux complets). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 75, 165-183.
- Price, E. P., et Stoinski, T. S. (2007). Group size : Determinants in the wild and implications for the captive housing of wild mammals in zoos. *Applied Animal Behaviour Science*, 103(3-4), 255-264.
- Rijksen, H. (1978). *Une étude de terrain sur les orangs-outans de Sumatra (Pongo pygmaeus abelli, Lesson 1827) : Ecologie, comportements et conservation*. Wageningen : Veenman.
- Robbins, M. M., & Robbins, A. M. (2018). Variation dans l'organisation sociale des gorilles : Histoire de vie et perspectives socio-écologiques. *Evolutionary Anthropology*, 27(5), 218-233.
- Roberts, A. I., Vick, S.-J. et Buchanan-Smith, H. M. (2012). Utilisation et compréhension des gestes manuels chez les chimpanzés sauvages. *Animal Behaviour*, 84, 459-470.
- Salmi, R., Hammerschmidt, K. et Doran-Sheehy, D. M. (2013). Répertoire vocal du gorille occidental et utilisation contextuelle des vocalisations. *Ethology*, 119(10), 831-847.
- Schel, A. M., Machanda, Z., Townsend, S. W., Zuberbühler, K., & Slocombe, K. E. (2013a). Les appels de nourriture des chimpanzés sont dirigés vers des individus spécifiques. *Animal Behaviour*, 86(5), 955-965.
- Schel, A. M., Townsend, S. W., Machanda, Z., Zuberbühler, K., & Slocombe, K. (2013b). La production de cris d'alarme chez les chimpanzés répond aux critères clés de l'intentionnalité. *PLoS One*, 8(10), e76674.
- Schneider, C., Call, J. et Liebal, K. (2012). Onset and early use of gestural communication in nonhuman great apes. *American Journal of Primatology*, 74, 102-113.
- Seyfarth, R. M. et Cheney, D. L. (2017). L'origine de la signification des signaux animaux. *Animal Behaviour*, 124, 339-346.
- Singleton, I., Wich, S., Husson, S., Stephens, S., Utami-Atmoko, S. S., Leighton, M., et al. (2004). *Orangutan : Population and habitat viability assessment (évaluation de la viabilité de la population et de l'habitat)*. Disponible à l'adresse : http://awsassets.panda.org/downloads/orangutanphva04_lowres.pdf. Consulté le 19 juin 2019.
- Slocombe, K. E. et Zuberbühler, K. (2007). Les chimpanzés modifient les cris de recrutement en fonction de la composition du public. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104(43), 17228-17233.
- Smith, J. J. (2009). *Orangutan-human interaction in rehabilitation : Orangutan contribution to interaction and conflict*. Thèse de maîtrise, Université de York.
- Tanner, J. E. et Byrne, R. W. (1999). Spontaneous gestural communication in captive lowland gorillas. In : S. T. Parker, R. W. Mitchell, & L. H. Miles (Eds.) *The mentalities of gorillas and orang-utans in comparative perspective* (pp 211-240). Cambridge : Cambridge University Press.
- Tanner, J. E., Patterson, F. G. et Byrne, R. W. (2006). The development of spontaneous gestures in zoo-living gorillas and sign-taught gorillas : From action and location to object representation. *Journal of Developmental Processes*, 1, 69-102.
- Thorpe, S. K. S. et Crompton, R. H. (2005). Locomotor ecology of wild orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*) in the Gunung Leuser ecosystem, Sumatra, Indonesia : A multivariate analysis using log-linear modelling. *American Journal of Physical Anthropology*, 127, 58-78.
- Thorpe, S. K. S. et Crompton, R. H. (2006). Orangutan positional behavior and the nature of arboreal locomotion in Hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology*, 131(3), 1-18.
- Tomasello, M., George, B. L., Kruger, A. C., Jeffrey, M. et Evans, A. (1985). The development of gestural communication in young chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 14, 175-186.

- Tomasello, M., Gust, D. et Frost, G. T. (1989). A longitudinal investigation of gestural communication in young chimpanzees. *Primates*, 30, 35-50.
- Tomasello, M., Call, J., Nagell, K., Olguin, R. et Carpenter, M. (1994). L'apprentissage et l'utilisation de signaux gestuels par de jeunes chimpanzés : A trans-generational study. *Primates*, 35(2), 137-154.
- Tomasello, M., Call, J., Warren, J., Frost, G. T., Carpenter, M. et Nagell, K. (1997). The Ontogeny of Chimpanzee Gestural Signals : A Comparison Across Groups and Generations. *Evolution of Communication*, 1(2), 223-259.
- van Adrichem, G. G. J., Utami, S. S., Wich, S. A., van Hooff, J. A. R. A. M., & Sterck, E. H. M. (2006). The development of wild immature sumatran orangutans (*Pongo abelii*) at Ketambe. *Primates*, 47, 300-309.
- Van Noordwijk, M. A., & Van Schaik, C. P. (2005). Development of ecological competence in Sumatran orangutans (Développement des compétences écologiques chez les orangs-outans de Sumatra). *American Journal of Physical Anthropology*, 127, 79-94.
- van Schaik, C. P. (1999). The socioecology of fission-fusion sociality in orangutans. *Primates*, 40(1), 69-86.
- van Schaik, C. P. (2003). Orangutan cultures and the evolution of material culture. *Science*, 299, 102-105.
- van Schaik, C. P., Van Noordwijk, M. A., & Wich, S. A. (2006). Innovation in wild Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus wurmbii*). *Behaviour*, 143(7), 839-876.
- Waller, B. M., Caeiro, C. C. et Davila-Ross, M. (2015). Les orangs-outans modifient les affichages faciaux en fonction de l'attention du destinataire. *PeerJ*, 3, e827.
- Wich, S. A., Utami-Atmoko, S. S., Mitra Setia, T., Rijksen, H. D., Schurmann, C., et al (2004). Life history of wild Sumatran orangutans (*Pongo abelii*). *Journal of Human Evolution*, 47, 385-398.
- Wich, S. A., Meijaard, E., Marshall, A. J., Husson, S., Ancrenaz, M., et al (2008). Distribution and statut de conservation de l'orang-outan (*Pongo* spp.) sur Bornéo et Sumatra : Combien en reste-t-il ? *Oryx*, 42(3), 329-339.
- Wich, S. A., Krutzen, M., Lameira, A. R., Nater, A., Arora, N., et al (2012). Call cultures in orang-utans ? *PLoS One*, 7(5), 1-9.
- Wilke, C., Kavanagh, E., Donnellan, E., Waller, B. M., Machanda, Z. P. et Slocombe, K. E. (2017). Production et réponses aux signaux unimodaux et multimodaux chez les chimpanzés sauvages, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *Animal Behaviour*, 123, 305-316.

Affiliations

Andrea Knox¹ - Joey Markx^{2,3} - Emma How¹ - Abdul Azis³ - Catherine Hobaiter⁴ - Frank J. F. van Veen¹ - Helen Morrough-Bernard^{1,3}

✉ Catherine Hobaiter
ch42@st-andrews.ac.uk

¹ Centre for Ecology and Conservation, College of Life and Environmental Sciences, University of Exeter, Cornwall TR10 9EZ, UK

² Université de Wageningen, 6708 PB Wageningen, Pays-Bas

³ Borneo Nature Foundation, Bukit Raya, Palangkaraya, Central Kalimantan 73112, Indonésie

⁴ École de psychologie et de neurosciences, Université de St. Andrews, St. Andrews KY16 9JP, Royaume-Uni

