

<https://doi.org/10.1038/s42003-024-06133-5>

Communication multimodale et orientation vers le public dans le comportement de salutation des éléphants semi-captifs de la savane africaine



Vesta Eleuteri ¹✉ Lucy Bates ²Jake Rendle-Worthington³, Catherine Hobaiter ^{4,6} & Angela Stoeger ^{1,5,6} ✉

De nombreuses espèces communiquent en combinant des signaux dans des combinaisons multimodales. Les éléphants vivent dans des sociétés à plusieurs niveaux où les individus se séparent et se retrouvent régulièrement. Lorsqu'ils se retrouvent, les éléphants s'engagent souvent dans des rituels de salutation élaborés, au cours desquels ils utilisent des vocalisations et des gestes produits à l'aide de différentes parties du corps et de diverses modalités sensorielles (par exemple, audibles, tactiles). Cependant, on ne sait toujours pas si ces actes corporels représentent des gestes de communication et si les éléphants combinent vocalisations et gestes pendant les salutations. Ici, nous utilisons des événements de séparation-réunion pour explorer le comportement de salutation des éléphants semi-captifs (*Loxodonta africana*). Nous cherchons à savoir si les éléphants utilisent des gestes silencieux-visuels, audibles et tactiles qui les dirigent vers leur auditoire en fonction de leur état d'attention visuelle et comment ils combinent ces gestes avec des vocalisations pendant la salutation. Nous montrons que les éléphants sélectionnent la modalité des gestes de manière appropriée en fonction de l'attention visuelle de leur public, ce qui suggère l'existence d'une utilisation communicative intentionnelle de premier ordre. Nous montrons également que les éléphants intègrent les vocalisations et les gestes dans des combinaisons et des ordres différents. La combinaison la plus fréquente consiste en des vocalisations de grondement avec des gestes de battement d'oreille, utilisés le plus souvent entre femelles. En montrant qu'une espèce évolutivement éloignée de notre propre lignée de primates fait preuve de sensibilité à l'attention visuelle de son auditoire dans ses gestes et combine des gestes avec des vocalisations, notre étude fait progresser notre compréhension de l'émergence de l'intentionnalité de premier ordre et de la communication multimodale à travers les taxons.

Les animaux communiquent en utilisant des vocalisations, des gestes, des expressions faciales, des signaux olfactifs et d'autres signaux transmettant des informations à travers différentes modalités sensorielles. La recherche sur la communication animale s'est concentrée sur l'exploration séparée des types de signaux ou des modalités^{1,2}. Cependant, le fait d'isoler un signal de son contexte de communication plus large peut limiter notre compréhension de sa fonction. Par exemple, dans le discours humain, nous utilisons fréquemment des signaux visuels paralinguistiques, tels que les expressions faciales ou les gestes, pour ajuster le sens des messages.²

La signalisation multimodale est différenciée en fonction de la production ou de la perception des signaux : les combinaisons multicomposantes impliquent des signaux provenant de différents articulateurs (c'est-à-dire d'organes de production), tels que des vocalisations produites avec le conduit vocal ou des gestes effectués avec les membres, tandis que les combinaisons multisensorielles impliquent des signaux provenant de différents articulateurs (c'est-à-dire d'organes de production).

Les combinaisons multisensorielles impliquent des signaux véhiculant des informations sensorielles (par exemple, visuelles et acoustiques) perçues par différents canaux sensoriels (par exemple, la vision et l'audition)^{3,4}. Les combinaisons multicomposantes et multisensorielles peuvent remplir différentes fonctions de communication. Dans les combinaisons redondantes, les signaux transmettent la même information pour faciliter sa détection ou améliorer la réponse du destinataire, tandis que dans les combinaisons non redondantes, les fonctions des signaux constitutifs peuvent être affinées et susciter une réponse distincte de la part des destinataires^{5,6}. En dehors des grands singes, la recherche s'est concentrée sur les combinaisons multisensorielles dans des contextes tels que la parade nuptiale (grillons⁷ ; oiseaux⁸), les interactions agonistiques (grenouilles⁹ ; poissons cichlidés¹⁰) et les manifestations anti-prédatrices (insectes¹¹ ; écureuils¹²). Par exemple, les mouches font la cour en combinant des signaux visuels, acoustiques, vibratoires et chimiques¹³, tandis que différentes espèces d'oiseaux combinent des manifestations visuelles élaborées

¹Département de biologie comportementale et cognitive, Université de Vienne, Vienne, Autriche. ²Département de psychologie, Université de Portsmouth, Portsmouth, Royaume-Uni.

³Elephant CREW, Réserve de Jafuta, Victoria Falls, Zimbabwe. ⁴École de psychologie et de neurosciences, université de St Andrews, St Andrews, Royaume-Uni. ⁵Acoustique Institut de recherche, Académie autrichienne des sciences, Vienne, Autriche. ⁶Ces auteurs ont supervisé conjointement ce travail : Catherine Hobaiter, Angela Stoeger. ✉
e-mail : vesta.eleuteri@univie.ac.at ; angela.stoeger-horwath@univie.ac.at

avec des chansons⁸. Inversement, la recherche sur les primates s'est concentrée sur les combinaisons à composantes multiples qui montrent des signes de raffinement¹⁴. Par exemple, les bonobos combinent des gestes avec différentes expressions faciales pour exprimer des intentions agressives ou ludiques, tandis que chez les chimpanzés, les combinaisons vocales-gestuelles peuvent servir à attirer l'attention sur les gestes ou à en désambiguïser la signification.¹⁵⁻¹⁷

Les éléphants de la savane africaine (*Loxodonta africana*) représentent un candidat prometteur pour explorer plus avant l'utilisation et les fonctions de la communication multimodale. Ils possèdent un riche système de communication comprenant des signaux acoustiques, chimiques, sismiques, visuels et tactiles souvent combinés dans des présentations élaborées¹⁸⁻²¹. Le cri le plus fréquent est le grondement, qui contient des informations telles que l'identité individuelle^{22,23}, le sexe²⁴, l'âge²⁵, l'état reproducteur^{26,27}, et l'excitation²⁸. D'autres vocalisations courantes en cas d'excitation élevée sont les trum-pets et les rugissements^{21,29,30}. En outre, la bouche, les glandes temporales et les organes génitaux des éléphants produisent des sécrétions chimiques contenant des informations relatives à l'identité individuelle, à l'état reproducteur ou à l'état émotionnel¹⁹, et les éléphants examinent fréquemment ces parties du corps ou leurs sécrétions à l'aide de leur trompe²⁰. Enfin, les éléphants utilisent de nombreuses actions corporelles visuelles et tactiles dans différents contextes comportementaux, ce qui suggère que la vision et le toucher sont particulièrement importants dans leur communication³⁰. Cependant, on ne sait pas encore si et dans quelle mesure les éléphants utilisent ces gestes corporels pour communiquer de manière flexible et intentionnelle.

L'intentionnalité serait à la base du caractère unique du langage humain³¹. Avec le langage, nous choisissons de communiquer une pensée sous-jacente à un partenaire, en tenant compte de ses états mentaux^{32,33}. La capacité de communication intentionnelle peut être distinguée en différents niveaux³⁴. L'intentionnalité d'ordre zéro est attribuée aux signaux déclenchés en tant que simples réactions à des stimuli, tandis que l'intentionnalité de premier ordre (ou orientée vers un but) est attribuée aux signaux produits pour communiquer des buts et susciter des réactions comportementales chez les destinataires, et l'intentionnalité de second ordre aux signaux produits pour modifier les états mentaux des destinataires³⁴. Il est suggéré que la plupart des signaux animaux sont intentionnels d'ordre zéro^{31,35,36}, et il y a peu de preuves d'intentionnalité de second ordre en dehors des humains (mais voir réf. 37,38). Mais l'intentionnalité de premier ordre - un précurseur essentiel de l'intentionnalité de second ordre - s'est avérée très répandue chez d'autres singes³⁹. Tous les grands singes utilisent de vastes répertoires de gestes pour communiquer leurs objectifs de manière flexible, et acquièrent cette capacité pendant la petite enfance, de manière similaire à l'apparition de la parole chez les nourrissons humains^{40,41}. L'un des aspects de l'intentionnalité de premier ordre est que les signaux sont dirigés vers un public : le signaleur doit être en présence d'un destinataire, le contrôler visuellement et se montrer sensible à l'état attentionnel du destinataire en sélectionnant la modalité appropriée du signal (c'est-à-dire l'orientation vers le public).^{42,43}

Les capacités de communication sont adaptées aux besoins socio-écologiques et aux systèmes sensori-moteurs des espèces qui les utilisent. D'autres grands singes partagent notre schéma corporel et nos vies sociales richement structurées, mais pour comprendre quels facteurs sociaux et écologiques ont conduit à l'évolution de l'intentionnalité de premier ordre, nous devons également explorer des espèces plus éloignées de nous, y compris celles qui ont des systèmes sensori-moteurs différents⁴⁴. Les éléphants sont des candidats particulièrement intéressants car ils sont physiquement différents et évolutivement éloignés de nous⁴⁵, mais ils partagent notre longue vie et nos sociétés de fission-fusion à plusieurs niveaux⁴⁶⁻⁴⁸, dans lesquelles des gestes flexibles orientés vers un but pourraient servir de médiateur à diverses interactions sociales. De plus, les éléphants sauvages exécutent de nombreux gestes dans différents contextes comportementaux et sociaux³⁰, et il a été démontré que les éléphants semi-captifs ajustent leur utilisation de gestes visuels vers un expérimentateur humain en fonction de son état d'attention visuelle, ce qui suggère des preuves d'une utilisation intentionnelle de premier ordre⁴⁹. Cependant, la question de savoir si les éléphants dirigent des gestes vers des congénères et lesquels, le cas échéant, de leurs actes corporels décrits peuvent représenter des gestes intentionnels de premier ordre n'a pas fait l'objet d'une étude systématique.

Comme d'autres espèces vivant dans des sociétés de fission-fusion, les éléphants se séparent et se réunissent régulièrement⁴⁸, et peuvent se saluer lorsqu'ils se retrouvent. Chez les animaux, les salutations sont censées servir de médiation aux interactions sociales^{50,51} en réduisant les tensions et en évitant les conflits⁵², en réaffirmant les liens sociaux existants⁵³, en rétablissant la dynamique de dominance⁵⁴, ou en fournissant des informations actualisées sur les individus, telles que leur état reproductif ou affectif⁵⁵. Plusieurs espèces produisent et intègrent des signaux lorsqu'elles saluent les membres d'un groupe^{52,56,57}, comme le font les éléphants. Lorsqu'ils se rencontrent, les éléphants mâles sauvages peuvent occasionnellement gronder et diriger souvent leur trompe vers la bouche de leurs congénères, les glandes temporales,

ou les organes génitaux, apparemment pour faciliter les interactions positives ou obtenir des informations olfactives socialement pertinentes^{19,30,55}. En outre, alors que les éléphants captives inconnues ne se saluent pas lorsqu'elles se rencontrent, les éléphants sauvages et captives apparentées ou étroitement liées se livrent à des manifestations comportementales élaborées, apparemment pour faciliter la reconnaissance et renforcer les liens sociaux^{20,30}. Les femelles peuvent vocaliser avec des grondements, des rugissements et des trompettes, écarter et battre leurs oreilles, se toucher, se reculer l'une l'autre et déféquer ou uriner³⁰. La diversité des gestes et des vocalisations fait de la salutation un contexte prometteur pour explorer les gestes dirigés par l'auditoire et les combinaisons multicomposantes dans la communication des éléphants.

Nous avons étudié l'utilisation de gestes dirigés vers le public et de combinaisons de vocalisations et de gestes à composantes multiples pendant les salutations dans un groupe d'éléphants de savane africains semi-captifs. Tout d'abord, nous avons identifié la gamme de vocalisations et de gestes utilisés. Deuxièmement, nous avons décrit quels gestes corporels, s'il y en a, représentent des gestes dirigés vers l'auditoire en cherchant à savoir si les éléphants ciblent les gestes corporels sur les destinataires en sélectionnant leur modalité de manière appropriée en fonction des états attentionnels visuels des destinataires. Nous avons prédit que les éléphants utiliseraient davantage d'actes corporels audibles ou tactiles lorsque les destinataires ne sont pas attentifs et davantage d'actes corporels visuels silencieux lorsqu'ils sont attentifs^{41,58}. Nous avons également cherché à savoir si les éléphants combinaient des vocalisations spécifiques (par exemple, Rumble) avec des gestes ou des actes corporels spécifiques (par exemple, Ear-Flapping) et s'ils les ordonnaient de manière spécifique au sein de combinaisons multicomposantes. Les salutations des éléphants étant décrites comme des combinaisons chaotiques de signaux^{20,30}, nous avons prédit que des signaux spécifiques ne seraient pas ordonnés lorsqu'ils sont combinés dans ce contexte.

Enfin, pour comprendre les fonctions des combinaisons multicomposantes lors des salutations, nous avons cherché à savoir si des facteurs individuels et sociaux affectaient l'utilisation combinée de vocalisations avec des gestes ou des actes corporels. En raison de leurs salutations plus élaborées dans la nature³⁰, nous avons prédit que les femelles salueraient plus fréquemment que les mâles à l'aide de combinaisons communes à plusieurs composantes. En outre, nous avons prédit un effet d'ordre dans l'utilisation générale des vocalisations et des gestes en combinaison : les éléphants vocaliseraient d'abord, puis commenceraient à faire des gestes, peut-être pour attirer l'attention des destinataires sur les gestes afin d'améliorer la transmission de l'information.^{3,5}

Nous avons constaté que les éléphants saluent par des vocalisations et des gestes spécifiques. La plupart des gestes corporels étaient destinés aux destinataires et leur modalité était sélectionnée de manière appropriée en fonction de l'état de l'attention visuelle du destinataire, représentant ainsi des gestes dirigés par l'auditoire. Les éléphants ont combiné des vocalisations spécifiques avec des gestes ou des actes corporels dans des combinaisons multicomposantes spécifiques et Rumble-Ear-Flapping était la combinaison la plus fréquente, particulièrement utilisée par les femelles. En montrant que les éléphants produisent des gestes dirigés vers l'auditoire et des combinaisons spécifiques à composantes multiples pendant les salutations, notre étude élargit les connaissances actuelles sur la communication des éléphants et améliore notre compréhension de l'évolution de la communication intentionnelle de premier ordre et de l'intégration des signaux au-delà de la lignée des primates.

Méthodes

Site de l'étude et sujets

Les procédures de séparation et de réunion sont un moyen utile de promouvoir le comportement de salutation et d'étudier les vocalisations chez les éléphants⁵⁹. Alors que les éléphants sauvages n'ont pas l'habitude d'être séparés des humains et montrent des niveaux élevés de stress s'ils sont séparés de force⁶⁰, les éléphants semi-captifs sont régulièrement séparés pour de courtes périodes à des fins de dressage, d'interactions avec les humains ou d'interventions médicales. En outre, il est extrêmement difficile de reconnaître qui vocalise chez les éléphants sauvages, en particulier lors de leur comportement de salutation élaboré où les individus s'appellent souvent ensemble^{20,30}. Nous avons donc décidé de mener notre étude sur le comportement de salutation des éléphants sur un groupe d'éléphants semi-captifs. Nous avons recueilli des données en novembre et décembre 2021 auprès d'un groupe d'éléphants de savane africaine semi-captifs dans la réserve de Jafuta au Zimbabwe. La réserve se compose d'une forêt de teck et de prairies et est habitée par d'autres espèces, y compris des éléphants sauvages. Le groupe semi-captif est composé de 9 éléphants (4 mâles et 5 femelles) engagés par elephantCREW dans des programmes de soins de santé sans hospitalisation, des interactions invasives avec les touristes et les habitants.

Le cadre STRANGE a été établi pour identifier les biais d'échantillonnage dans les études sur le comportement animal qui peuvent affecter la reproductibilité et la généralisabilité des résultats^{61,62}. Issus de différents troupeaux sauvages et vivant en semi-captivité, nos sujets d'étude vivent dans un groupe social artificiel composé de mâles et de femelles adultes, ce qui peut avoir un impact sur leur comportement social et leur communication. Conformément au cadre STRANGE, nous discutons nos résultats en tenant compte du biais d'échantillonnage dans notre étude^{61,62}.

Collecte des données Les données sur les salutations des éléphants ont été collectées à partir d'une plate-forme d'observation surélevée située à côté d'un point d'eau, avec une bonne visibilité des éléphants sur au moins 200 m de tous les côtés. Pour favoriser les salutations entre les éléphants, nous avons utilisé une procédure de séparation-réunion. Tout d'abord, les soigneurs d'éléphants ont conduit deux éléphants à plus de 200 m l'un de l'autre et derrière la végétation, de manière à ce qu'ils ne soient plus visibles l'un de l'autre. Ensuite, après dix minutes, ils ont fait sortir les éléphants de la végétation et leur ont permis de s'approcher librement l'un de l'autre. Les éléphants n'ont été séparés les uns des autres qu'une seule fois par jour, et deux essais de séparation au maximum ont été effectués chaque jour afin de minimiser le stress des éléphants. Des protocoles ont été établis pour réunir immédiatement les éléphants qui montraient des signes de détresse pendant la séparation, mais cela n'a jamais été observé et aucun essai n'a dû être interrompu pour cette raison.

Des études antérieures ont décrit des éléphants ayant des liens sociaux plus forts et adoptant un comportement de salutation plus élaboré^{20,63}. Lorsque nous avons séparé et réuni des individus ayant des liens sociaux faibles, ils ne se sont pas approchés l'un de l'autre et ne se sont pas salués. Ainsi, pour avoir un échantillon suffisant de signaux de salutation par sujet, nous avons sélectionné pour les séparations-réunions 8 paires de 6 éléphants présentant des liens sociaux forts, en veillant à ce que chaque sujet ait au moins deux partenaires possibles. Pour déterminer les liens sociaux des éléphants, nous avons évalué le niveau d'association de chaque dyade d'éléphants dans le groupe en calculant leur indice du plus proche voisin (NN_{AB})⁶⁴ en utilisant les données focales du site de terrain sur les associations entre tous les éléphants collectés au cours de l'année précédente.

Les soigneurs d'éléphants ont recueilli des données sur les voisins les plus proches en effectuant deux fois par mois des suivis focaux de chaque éléphant pendant toute une journée, au cours desquels ils ont noté l'activité et le voisin le plus proche de l'individu focal toutes les 15 minutes. NN_{AB} représente le taux auquel un individu B était le plus proche de l'individu focal A pendant l'échantillon focal. Nous avons déterminé cet indice en utilisant les échantillons de balayage de 15 minutes pour chaque individu B afin de calculer la proportion suivante :

$$NN_{AB} = \frac{A_{fB_{mn}}}{A_h} \times \frac{1}{4}$$

$A_{fB_{mn}}$ est le nombre de balayages de 15 minutes dans lesquels un individu B était le plus proche voisin de l'individu focal A lorsque ce dernier était suivi. A_h est le nombre total de balayages de 15 minutes pour A pour la période d'octobre 2020 à novembre 2021. Nous avons considéré comme associés forts les individus B qui avaient des indices NN_{AB} supérieurs à un quart d'écart-type au-dessus de la moyenne des indices NN_{AB} de tous les individus B (Données complémentaires 1, Tableau complémentaire 1).

Nous avons recueilli des enregistrements vidéo et audio de la réunion à l'aide d'une caméra vidéo Panasonic AG-UX90EJ8 et d'un microphone omnidirectionnel Neumann KM183 modifié pour enregistrer les fréquences inférieures à 20 Hz (enregistrement plat jusqu'à 5 Hz) et connecté à un enregistreur Mix Pre-6 à une fréquence d'échantillonnage de 48 kHz et à une résolution d'amplitude de 16 bits. Nous avons transféré les vidéos et les enregistrements audio sur un MacBook Pro et synchronisé les fichiers vidéo et audio séparés à l'aide de DaVinci Resolve version 17.

Définitions des types de signaux et des modalités

Nous nous sommes concentrés sur la production de signaux et avons défini les combinaisons multicomposantes comme l'apparition simultanée ou le chevauchement de vocalisations avec des actes corporels comprenant des composantes visuelles, tactiles, auditives et éventuellement olfactives. L'unité de base pour l'identification des actes corporels dans notre répertoire est l'action, le mouvement physique qui caractérise de manière unique un acte corporel (par exemple, l'extension d'une partie du corps vers le destinataire)⁶⁵. Ensuite, nous

Nous avons défini les types d'actes corporels comme des cas de mouvements inefficaces d'une partie du corps dans un contexte social qui n'ont pas été utilisés pour effectuer la locomotion, la recherche de nourriture, l'abreuvement ou des activités autodirigées (par exemple, Trunk-Reach pour atteindre avec le tronc). Pour définir les différents types d'actes corporels, nous avons exploré l'éthogramme du comportement des éléphants disponible sur ElephantVoices³⁰.

Le but des salutations n'étant pas d'obtenir une réponse particulière du destinataire qui satisfasse le signaleur, nous avons déterminé l'utilisation intentionnelle de premier ordre en nous basant sur la preuve que les gestes étaient dirigés vers le public et choisis de manière appropriée en fonction de la capacité du public à les percevoir. Plus précisément, nous avons défini les types d'actes corporels qui répondaient au critère d'intentionnalité de premier ordre de l'orientation vers l'auditoire comme des gestes orientés vers l'auditoire³⁶. Nous avons exigé que (1) le signaleur exécute le type d'acte corporel en présence du destinataire, par exemple lorsque le destinataire sort de la végétation et s'approche du signaleur (utilisation sociale) ; (2) le signaleur produit le type d'acte corporel plus souvent que prévu lorsqu'il montre une attention visuelle au destinataire (vérification de l'audience) ; (3) le signaleur gère la sensibilité à l'état attentionnel visuel du destinataire lorsqu'il sélectionne la modalité de l'acte corporel⁴² (voir ci-dessous pour plus de détails sur les analyses statistiques).

Comme tous les gestes potentiels ont une composante visuelle et peuvent donc être perçus visuellement, nous avons classé les types d'actes corporels en fonction de la présence de toute modalité sensorielle supplémentaire (selon^{41,58}). Lorsque l'exécution d'un type d'acte corporel n'impliquait pas de composante auditive ou tactile dans sa réalisation, il était classé comme silencieux-visuel ; lorsqu'il impliquait une composante auditive intrinsèque, il était classé comme auditif ; et lorsqu'il incorporait un contact physique avec le destinataire, il était classé comme tactile. En outre, en raison de l'utilisation décrite des comportements olfactifs dans les salutations des éléphants³⁰, nous avons défini l'olfaction comme une catégorie potentielle supplémentaire de modalité pour les types d'actes corporels qui pourraient être utilisés pour faciliter l'échange d'informations olfactives (voir le tableau 1 ci-dessous). Dans nos données, les types d'actes corporels produits avec la queue (c.-à-d. les types d'actes corporels avec la queue), à l'exception de Tail-Touch, n'incluaient pas d'informations auditives et tactiles, de sorte qu'ils auraient été classés a priori comme silencieux-visuels. Cependant, des analyses préliminaires ont suggéré que ces actes étaient systématiquement produits sans tenir compte de l'attention visuelle du destinataire. Il pourrait donc s'agir soit a) de mouvements corporels non intentionnels, soit b) de gestes utilisés pour transmettre des informations olfactives de la zone génitale au destinataire.

Codage des données

Nous avons codé les vidéos synchronisées avec le logiciel de codage vidéo Elan 6.2 et le logiciel de codage audio PRAAT 6.1.54. Après que les manipulateurs ont quitté les sujets, nous avons considéré que le comportement de salutation commençait lorsque l'un des sujets était en train d'être salué.

les sujets ont produit la première vocalisation et/ou le premier geste corporel après avoir commencé à s'approcher l'un de l'autre. Nous avons considéré que la salutation prenait fin lorsque les deux sujets cessaient d'émettre des signaux et se reposaient ou adoptaient un autre comportement (par ex, voyage). Nous avons annoté toutes les vocalisations et tous les gestes produits pendant les réunions. Nous avons codé les vidéos à trois niveaux de détail : i) l'événement de communication, ii) les vocalisations produites et iii) les gestes produits. Notre méthode de codage était basée sur l'approche de codage ascendante de GesturalOrigins⁶⁵. L'événement de communication comprenait des informations sur la communication de salutation : identité du signaleur et du destinataire, contexte antérieur et postérieur à la communication du signaleur, utilisation de comportements olfactifs par le signaleur. Nous avons ensuite codé les informations sur toutes les vocalisations produites par le signaleur (par exemple, le type de vocalisation). Enfin, nous avons codé des informations sur tous les actes corporels produits par le signaleur : type d'acte corporel, état de l'attention visuelle du signaleur et du destinataire au début de la production de l'acte corporel, et distance du destinataire par rapport au signaleur (voir le tableau supplémentaire 2). La longueur moyenne du corps de nos éléphants était de 3 m. Nous avons établi la distance entre les sujets en estimant le nombre de longueurs de corps entre eux au début de la production de tout acte corporel. De plus, la position de leurs yeux sur les côtés de leur tête signifie que les éléphants ont un champ visuel potentiel de 313 degrés⁶⁶. Toutefois, par prudence, nous avons considéré que l'attention visuelle se produisait lorsque les signaleurs faisaient face au destinataire, se tenaient à un angle de 90 degrés par rapport aux yeux du destinataire ou regardaient le destinataire en arrière et que les oreilles n'obstruaient pas leur vue. De même, nous avons considéré que l'attention visuelle était présente chez les destinataires lorsqu'ils faisaient face au signaleur, que leur tête était alignée à un angle de 90 degrés par rapport aux yeux du destinataire et que les oreilles n'obstruaient pas leur vue.

Tableau 1 - Définitions de tous les types et modalités de signaux identifiés avec les fréquences de production chez nos sujets et si les signaux ont été précédemment décrits comme faisant partie du comportement de salutation des éléphants dans l'éthogramme ElephantVoices du comportement des éléphants³⁰ (pour une vidéo et des descriptions d'un événement de salutation, voir le film supplémentaire 1 et la note supplémentaire 1, 2).

Type de signal ^a	Signal	Modalité	Fréquence	Définition	Décrit précédemment	ElephantVoices Définition
Vers l'arrière	Geste	Silencieux-visuel	18	Il se tourne vers le destinataire et marche à reculons vers eux.	Oui	Vers l'arrière
Brosse à oreilles	Geste	Tactile	5	Brosser une oreille contre une partie du corps du destinataire (oreille, tête, tronc, croupe).	Oui	Brosse à oreilles
Tirage d'oreille	Geste	Audible	272	Battre les oreilles d'avant en arrière. Le battement des oreilles produit un son distinct.	Oui	Claquement d'oreilles rapide
Claquement d'oreille	Geste	Audible	15	Frapper l'oreille ou les oreilles bruyamment et fortement contre le cou et les épaules.	Oui	Claquement d'oreille
Oreille-Lumière-Étendue	Geste	Silencieux-visuel	65	Ouverture de l'oreille ou des oreilles entre 45° et 90°. L'oreille ou les oreilles peuvent également être soulevées.	Oui	Oreille raide
Écartement des oreilles	Geste	Silencieux-visuel	99	Ouverture complète de l'oreille (des oreilles) à un minimum de ~90° du corps. L'oreille ou les oreilles peuvent également être soulevées.	Oui	Écartement des oreilles
Oreilles rigides	Geste	Silencieux-visuel	149	Ouverture de l'oreille ou des oreilles entre 30° et 45°. L'oreille ou les oreilles peuvent également être soulevées.	Oui	Oreille raide
Relèvement de la tête	Geste	Silencieux-visuel	29	Lever la tête en étendant le cou vers le haut et vers l'extérieur.	Oui	Lever de tête
Rugissement	Vocalisation		16	Sons gradués allant de la tonalité au chaotique. Généralement émis dans des situations de détresse ou de forte excitation. ²¹	Oui	Rugissement
Frottement-Autre	Geste	Tactile	4	Frotter une partie du corps sur le destinataire. Produit avec la tête et le visage. Le contact a été établi avec l'oreille, la tête, le tronc ou le visage du destinataire.	Oui	Social-Rubbing
Chahut	Vocalisation		227	Sons harmoniques et vocaux dont les fréquences fondamentales sont proches de la gamme des infrasons. Ils sont émis pour des fonctions sociales telles que la dynamique spatiale et la coordination des mouvements ou l'appel au contact. ¹⁸	Oui	Chahut
Croupion-Présent	Geste	Silencieux-visuel	18	Présenter sa propre croupe au destinataire.	Non	Croupion-Présent
Queue sur le côté	Acte de corps	Olfactif ?	51	Tenir la queue à droite ou à gauche de la croupe.	Non	Précédemment identifié comme Tail-Raising
Queue-rase	Acte de corps	Olfactif ?	47	Lever la queue à plus de 90° par rapport à la ligne verticale au repos.	Oui	Levée de queue
Queue raide	Acte de corps	Olfactif ?	40	Lever la queue à moins de 90° de la ligne verticale au repos.	Non	Précédemment identifié comme Tail-Raising
Tail-Touch	Geste	Tactile	10	Extension de la queue pour toucher le receveur. Le contact a été établi avec l'avant du corps, le centre du corps, le membre antérieur ou la défense du destinataire.	Non	
Agitation de la queue	Acte de corps	Olfactif ?	107	Remuer la queue en la soulevant de haut en bas, d'un côté à l'autre.	Oui	Précédemment identifié comme Tail-Raising
Trompette	Vocalisation		25	Sons forts et à haute fréquence produits par l'expulsion forcée de l'air du tronc ²¹ . Généralement émis dans des situations de détresse ou d'excitation élevée. ¹⁸	Oui	Trompette
Portée du coffre	Geste	Silencieux-visuel	40	Extension de la trompe vers le destinataire. Peut être l'action de renifler mais il est suggéré de l'utiliser comme un signal visuel. ³⁰ . Dirigé vers l'avant du corps, le centre du corps, les organes génitaux, la tête, la bouche, le pénis, la croupe ou la glande temporale du destinataire.	Oui	Reach-Touch
Tronc-Reach_Touch_Unc	Geste		10	Identique à Trunk-Reach, mais on ne sait pas si le contact avec le destinataire a été établi. Dirigé vers l'avant du corps, le centre du corps, la tête, la bouche, le pénis ou la glande temporale du destinataire.	Oui	Reach-Touch
Secousses du tronc	Geste	Silencieux-visuel	15	Secouer le tronc rapidement et de façon répétée dans différentes directions.	Non	
Balancement latéral du coffre	Geste	Silencieux-visuel	10	Balancer le tronc de façon répétée d'un côté à l'autre en montant et en descendant de chaque côté.	Non	
Le balancement du tronc	Geste	Silencieux-visuel	10	Balancer le tronc de façon répétée d'avant en arrière.	Non	

^aLes gestes/actes corporels se terminant par "ing" indiquent un mouvement répétitif d'une action physique (par exemple, le battement d'oreille implique un mouvement répétitif d'avant en arrière de l'oreille ou des oreilles).

ou qu'ils regardent en arrière vers le signaleur, les oreilles n'obstruant pas leur vue.

La fiabilité inter-observateurs a été réalisée sur un sous-ensemble de 100 signaux codés par V.E. et un codeur formé, Mounia Kehy, sur trois variables : le type de signal utilisé (c'est-à-dire le type de geste corporel ou de vocalisation), l'état de l'attention visuelle du destinataire et l'état de l'attention visuelle du destinataire (attentif = Oui, non attentif = Non). Nous avons constaté des niveaux d'accord substantiels à presque parfaits pour les trois variables (κ de Cohen : enregistrement du signal $K = 0,88$; regard du signaleur $K = 0,80$; attention visuelle du destinataire $K = 0,88$).

Déclaration éthique Nous avons respecté toutes les réglementations éthiques pertinentes pour l'utilisation des animaux. La collecte des données a suivi les lignes directrices de l'ASAB pour le traitement des animaux pendant les études comportementales (2018) et les lignes directrices de l'ASAB pour le traitement des animaux dans la recherche comportementale et l'enseignement (ANIMAL BEHAVIOUR, 135, I-X). L'approbation éthique de l'étude a été donnée par la Faculté des sciences de la vie de l'Université de Vienne (Approbation éthique n° 2021-021).

Statistiques et reproductibilité

Pour décrire le répertoire de salutations des éléphants de notre étude, nous avons retenu tous les types de vocalisations et d'actes corporels observés au moins deux fois chez au moins deux éléphants pendant les retrouvailles pour s'assurer que les signaux étaient représentatifs du répertoire du groupe (suivant la réf. 58). L'acuité visuelle des éléphants sur de grandes distances n'est pas documentée. Cependant, comme les éléphants peuvent voir un objet de 2,75 cm à l'extrémité de leur trompe de 2 m⁶⁷, nous avons calculé qu'ils seraient capables de détecter un objet de 2,75 cm à l'extrémité de leur trompe.

objet de 2,5 à 3 m, ce qui représente la taille moyenne de nos éléphants, de à une distance d'environ 180 m. De même, nous avons calculé qu'ils pouvaient détecter un objet de 1 m, qui représente la taille minimale des parties du corps utilisées pour produire les gestes (par exemple, la queue, le tronc), à environ 70 m de distance. Par conséquent, pour être prudents, nous avons exclu les cas où le signaleur produisait un geste corporel alors que le destinataire se trouvait à plus de 100 m. Nous avons également exclu les cas où nous n'étions pas sûrs de l'exactitude des données. Nous avons également exclu les cas où nous n'étions pas certains que le signaleur était conscient de la présence du destinataire. Pour explorer la taille du répertoire de salutations, nous avons calculé le nombre de types de signaux utilisés par rapport au nombre de cas de signaux codés et nous avons tracé les données pour vérifier visuellement si le répertoire atteignait l'asymptote.

Pour considérer les types d'actes corporels comme des gestes dirigés par le public, nous devons tout d'abord exiger que les signaleurs vérifient visuellement le destinataire à une fréquence supérieure au hasard lorsqu'ils les produisaient. Étant donné qu'avec les gestes tactiles, les signaleurs peuvent transmettre des informations aux destinataires sans avoir à les contrôler visuellement au préalable, nous n'avons pas exigé que les types de gestes tactiles remplissent cette condition. Nous avons également exigé que les signaleurs produisent des types d'actes corporels silencieux-visuels à une fréquence supérieure à la chance lorsque le destinataire y assiste visuellement. Cette condition n'a pas été appliquée aux types d'actes corporels audibles ou tactiles, car le destinataire n'a pas besoin d'y assister visuellement pour recevoir des informations audibles ou tactiles.

Ensuite, afin de déterminer si les éléphants choisissent leur comportement corporel, il a été décidé de mettre en place un programme de formation.

Pour déterminer si l'acte corporel a été produit selon la modalité appropriée en fonction de l'état d'attention visuelle du destinataire, nous avons utilisé un modèle logit multinomial⁶⁸. La variable réponse indiquait la modalité de l'acte corporel (c'est-à-dire silencieux-visuel, tactile, sonore) et la variable prédictive indiquait si l'acte corporel était produit lorsque les destinataires étaient visuellement attentifs ou non. Comme les signaux ont été recueillis auprès des mêmes individus, pour éviter une pseudo-réplication, nous avons intégré l'identité du signaleur comme un effet aléatoire. Nous avons inclus la pente aléatoire théoriquement identifiable pour la modalité du signal dans le Signaler.

En outre, suivant Hobaiter & Byrne⁵⁸, pour explorer l'ajustement actif de la modalité de l'acte corporel en fonction de l'état de l'attention visuelle du destinataire, nous avons calculé le pourcentage de déviation des actes corporels silencieux-visuels, audibles et tactiles en fonction de l'attention visuelle du destinataire. Pour ce faire, nous avons d'abord calculé la proportion d'actes corporels silencieux-visuels, audibles et tactiles dans l'ensemble du répertoire. Nous avons ensuite séparé les cas où les destinataires étaient visuellement attentifs de ceux où ils ne l'étaient pas. Dans ces deux sous-ensembles, nous avons calculé la proportion d'utilisation d'actes corporels silencieux-visuels, audibles et tactiles. Enfin, nous avons calculé le pourcentage de déviation dans chaque modalité d'acte corporel lorsque les

$\alpha - 1) \times 100$. β représente la proportion d'actes corporels d'une modalité spécifique (par exemple, silencieux-visuel) lorsque les destinataires étaient dans un état d'attention visuelle spécifique (par exemple, visuellement attentifs) et α la proportion d'actes corporels dans cette modalité dans l'ensemble du répertoire. Les écarts positifs indiquent que les signaleurs adaptent activement la modalité de leurs actes corporels à l'état d'attention visuelle du destinataire (données supplémentaires 2).

Nous avons limité les analyses aux individus qui ont contribué à au moins un acte corporel dans chaque modalité et exclu les cas où l'état de l'attention visuelle du destinataire n'était pas clair. L'échantillon final comprenait $n = 670$ cas d'actes corporels.

Les analyses préliminaires ont révélé que les types de gestes de la queue qui pouvaient être définis a priori comme silencieux-visuels (c.-à-d. queue sur le côté, queue levée, queue raide et queue agitée) n'étaient pas utilisés plus souvent que prévu lorsque les destinataires étaient présents visuellement. Ainsi, pour mieux évaluer si ces types de gestes pouvaient être des gestes utilisés pour la communication visuelle, nous avons utilisé un modèle linéaire mixte généralisé (GLMM) avec une structure d'erreur binomiale et une fonction de lien logit. La variable réponse indiquait si l'acte corporel était l'un des types d'actes corporels de la queue ou un acte corporel visuel silencieux (Oui = 1, Non = 0) et la variable prédictive indiquait si le destinataire était présent lorsque l'acte corporel a été produit (Oui = 1, Non = 0). Une fois encore, en raison de la pseudo-réplication, nous avons ajusté l'identité du signaleur en tant qu'effet aléatoire. Nous avons inclus la pente aléatoire théoriquement identifiable pour l'attention visuelle du destinataire dans Signaller. Ensuite, en suivant Hobaiter & Byrne⁵⁸, nous avons calculé l'écart en pourcentage de l'utilisation de ces types d'actes corporels de queue en relation avec l'état d'attention visuelle du destinataire par rapport à la distribution normale des actes corporels silencieux-visuels établis (données supplémentaires 3). Nous avons exclu les cas où l'état de l'attention visuelle du destinataire n'était pas clair. Nous avons ainsi obtenu un total de $n = 543$ cas d'actes corporels inclus dans les analyses. Enfin, nous avons exploré les distances auxquelles ces types d'actes corporels de queue ont été produits afin de comprendre les fonctions alternatives éventuelles.

Pour déterminer si les éléphants produisent des types spécifiques de combinaisons et d'ordres à composantes multiples pendant les salutations, nous avons comparé les taux d'occurrence des combinaisons de types de vocalisations et d'actes corporels en utilisant la méthode linguistique de l'analyse des collocations⁶⁹. L'analyse des collocations est utilisée pour identifier les combinaisons de mots non aléatoires dans les langues en comparant la fréquence de cooccurrence de deux mots spécifiques appelés bigrammes. Plus précisément, l'analyse des collocations distinctes multiples (MDCA) explore l'attraction relative (c'est-à-dire le taux de cooccurrence) entre les signaux au sein des bigrammes à l'aide de tests binomiaux exacts unilatéraux sur chaque combinaison possible de bigrammes, ce qui permet d'estimer l'attraction des signaux les uns par rapport aux autres. La MDCA permet également de déterminer si les signaux sont utilisés dans un ordre particulier au sein des combinaisons. Comme nous voulions savoir si les éléphants combinaient simultanément différents types de signaux, nous avons effectué cette analyse sur les vocalisations et les actes corporels dont les durées se chevauchaient. Nous avons exclu les cas où le début des signaux n'était pas clair. Pour saisir pleinement l'ordre et les façons dont les éléphants combinent les types de vocalisations et d'actes corporels, nous avons mené deux MDCA distinctes. Une première MDCA a été utilisée pour explorer l'ordre dans lequel les types de vocalisations et d'actions corporelles sont combinés ensemble. L'heure de début d'un signal suivant un signal produit avec la même partie du corps dépend de l'heure de fin de ce dernier, ce qui affecte notre capacité à détecter l'ordre dans lequel les types de vocalisations et d'actes corporels sont combinés ensemble. Ainsi, si une vocalisation A chevauche plus d'un acte corporel produit avec la même partie du corps, nous n'avons inclus que le premier acte corporel chevauchant A (par exemple, si Rumble chevauche Ear-Spread puis Ears-Stiff, nous n'avons inclus que Ear-Spread). Une deuxième MDCA a été utilisée pour explorer la fréquence générale de cooccurrence des types de vocalisations et d'actes corporels sans tenir compte d'un quelconque modèle d'ordre. Ici, nous avons inclus l'ensemble des données de signaux multiples cooccurents. Les échantillons comprenaient $n = 337$ bigrammes distincts de vocalisations et d'actes corporels dans MDCA1 et $n = 403$ dans MDCA2. Les analyses de collocation ont été effectuées à l'aide de scripts R développés par Gries.⁷⁰

Pour comprendre si l'utilisation par les éléphants de combinaisons à composantes multiples pendant les salutations dépend de facteurs individuels et sociaux, nous avons ajusté deux GLMM⁷¹ avec une structure d'erreur binomiale et une fonction de lien logit. Dans le premier GLMM, nous avons cherché à savoir si les facteurs individuels et sociaux affectaient l'ordre des vocalisations avec les gestes ou les actes corporels dans les combinaisons multicomposantes.

les combinaisons en général. Dans le second GLMM, nous avons cherché à savoir si des facteurs individuels et sociaux affectaient l'utilisation des combinaisons fréquentes de la vocalisation Rumble avec le geste corporel Ear-Flapping. Dans le premier GLMM, la variable réponse indiquait si la combinaison commençait par une vocalisation (1) ou par un geste ou une action corporelle (0). Dans le second GLMM, la variable réponse indiquait si la combinaison consistait en un bourdonnement et un battement d'oreille dans n'importe quel ordre (1) ou en toute autre combinaison (0). Dans les deux modèles, les variables prédictives étaient : l'interaction entre le sexe du signaleur et le type de dyade sexuelle entre le signaleur et le destinataire (c.-à-d. même sexe ou sexe différent) ; et la force de la relation entre le signaleur et le destinataire, pour laquelle nous avons utilisé leur indice moyen de plus proche voisin transformé en z (voir tableau supplémentaire 1). Étant donné que les échantillons de tous les modèles étaient composés de signaux recueillis auprès des mêmes individus et à l'occasion des mêmes événements de communication, pour éviter une pseudo-réplication, nous avons intégré l'identité du signaleur ainsi que le numéro de communication en tant qu'effets aléatoires. Pour maintenir le taux d'erreur de type I au niveau nominal de 5 %, nous avons construit des modèles maximaux dans lesquels nous avons inclus toutes les pentes aléatoires théoriquement identifiables^{72,73}. Nous avons inclus des pentes aléatoires pour l'indice du plus proche voisin et pour l'interaction entre le sexe du signaleur et la dyade de sexe au sein du signaleur, qui a d'abord été codée de manière fictive et centrée.

Pour explorer l'effet global des effets fixes, nous avons utilisé un test de rapport de vraisemblance comparant le modèle complet au modèle réduit sans les effets fixes mais incluant les effets fixes de contrôle et les effets aléatoires⁷⁴. Nous avons vérifié la multicollinéarité à l'aide des facteurs d'inflation de la variance⁷⁵. Dans les deux modèles, les effets fixes avaient des VIF proches de 1,0. Nous avons évalué la stabilité du modèle en comparant les estimations du modèle complet avec celles des modèles dont les effets aléatoires ont été supprimés un par un⁷⁶. Le premier GLMM était relativement stable en ce qui concerne l'interaction entre le sexe du signaleur et la dyade de sexe (estimation = 0,383 ; estimations de la stabilité du modèle : min = 0,301, max = 0,574). Le second GLMM était instable en ce qui concerne l'indice moyen du plus proche voisin et relativement stable en ce qui concerne l'interaction entre le sexe du signaleur et la dyade de sexe. Nous présentons les intervalles de confiance bootstrapés à 95 %. Dans les deux modèles, l'échantillon était constitué de $n = 337$ combinaisons multicomposantes de vocalisations et d'actes corporels collectés auprès des 6 éléphants.

Résumé du rapport

De plus amples informations sur la conception de la recherche sont disponibles dans le résumé des rapports du portefeuille de la nature lié à cet article.

Résultats

Quels sont les signaux utilisés par les éléphants lors des salutations ? Nous avons enregistré un total de 1282 signaux produits par au moins deux éléphants au minimum deux fois au cours de 89 événements de salutation. Parmi ces signaux, 1014 étaient des gestes et 268 des vocalisations. Parmi ces signaux, nous avons identifié un total de 20 types d'actes corporels et trois types de vocalisations. Tous les types de signaux, à l'exception de Rubbing-Other, ont été utilisés à la fois par les mâles et les femelles (Fig. 1, 2, Tableau 1). L'examen de la fréquence cumulée des types de signaux a révélé que le répertoire atteint une asymptote (voir figure supplémentaire 1), ce qui suggère qu'il est peu probable qu'une observation plus poussée permette d'identifier un nombre substantiel de nouveaux types de signaux.

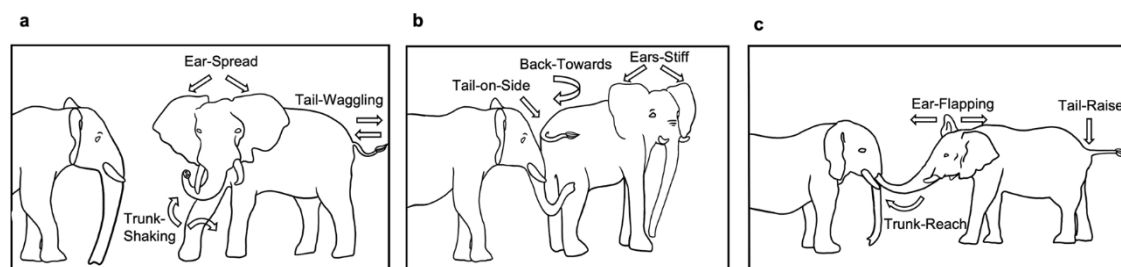


Fig. 1 - Illustrations de types de gestes corporels fréquents utilisés par les éléphants semi-captifs de la savane africaine lors des salutations. Le signaleur (à droite) est représenté en train d'utiliser différents types de gestes corporels dans les panneaux : a Ear-Spread, Tail-Wagging, and Trunk-Shaking ; b les oreilles raides, le dos vers l'avant et la queue sur le côté ; c le battement d'oreilles,

Sur les 89 événements de communication de salutations, 71% impliquaient l'utilisation des comportements olfactifs Urination, Défécation, et Sécrétions des glandes temporales, tandis que 24% ne montraient aucun comportement olfactif et dans 6% on ne savait pas si les éléphants urinaient, déféquaient, ou sécrétaient des glandes temporales (voir tableau supplémentaire 3).

Les éléphants produisent-ils des gestes orientés vers le public pendant les salutations ?

À l'exception du type d'acte corporel tactile Tail-Touch, tous les types d'actes corporels ont été produits plus souvent que prévu par les signaleurs lorsqu'ils étaient visuellement attentifs au destinataire (voir la figure supplémentaire 2 et le tableau supplémentaire 4). La plupart des types d'actes corporels ont également été produits plus souvent que prévu lorsque le destinataire les voyait, à l'exception des types d'actes corporels produits avec la queue (c'est-à-dire les types d'actes corporels avec la queue, Fig. 3, voir tableau supplémentaire 5). Nous avons observé que 86% ($n = 344/398$) des gestes silencieux-visuels et 83% ($n = 209/253$) des gestes audibles étaient utilisés lorsque le destinataire était visuellement présent. En revanche, seuls 58% ($n = 11/19$) des gestes tactiles ont été utilisés lorsque le destinataire était visuellement présent. Le modèle logit multinomial a révélé que les signaleurs utilisaient plus souvent les gestes corporels audibles et les gestes corporels visuels silencieux que les gestes corporels tactiles lorsque les destinataires étaient visuellement présents (tableau 2).

En outre, les actes corporels tactiles ont montré une variation frappante dans leur utilisation, diminuant lorsque les destinataires ont montré de l'attention visuelle et augmentant lorsqu'ils n'en ont pas montré. On observe également une diminution de l'utilisation des gestes corporels silencieux-visuels lorsque le destinataire ne manifeste pas d'attention visuelle. Les gestes corporels audibles ont connu une légère augmentation en l'absence d'attention visuelle (Fig. 4).

Le GLMM utilisé pour évaluer si la queue sur le côté, la queue levée, la queue raide, et le remuement de la queue pouvaient être des gestes utilisés pour la communication visuelle a révélé que l'attention visuelle du destinataire affectait leur utilisation par les éléphants ($\chi^2 = 11.025$, $P = 0.001$). Spécifiquement, ces types d'actes corporels de la queue sont apparus 13% moins souvent (estimation = -1.858) lorsque les destinataires étaient visuellement attentifs par rapport aux actes corporels silencieux-visuels établis (Tableau Supplémentaire 6). Le modèle expliquait une faible proportion de la variance ($R^2 = 0,010$). En outre, ces types d'actes du corps de la queue n'ont montré aucune variation de pourcentage dans l'utilisation en fonction de l'état d'attention visuelle du destinataire, et étaient en fait moins susceptibles d'être sélectionnés lorsque le destinataire était attentif par rapport aux actes du corps silencieux et visuel (Fig. 3 supplémentaire). Ces résultats suggèrent que ces types d'actes corporels de queue ne semblent pas être utilisés d'une manière qui soit sensible à la capacité du destinataire à les percevoir visuellement. Enfin, nous avons constaté que, par rapport aux autres types d'actions du corps de la queue, la queue sur le côté et la queue relevée étaient produites à moins d'un mètre du destinataire dans la plupart des cas (figure supplémentaire 4). Comme ces résultats indiquent que les éléphants n'adaptent pas la queue sur le côté, la queue relevée, la queue raide et le remuement de la queue à la capacité du destinataire à percevoir l'information visuelle qu'ils contiennent, nous les avons exclus en tant que gestes dirigés vers le public (mais voir la discussion sur leur potentiel d'échange d'informations olfactives).

Quels types de combinaisons multicomposantes les éléphants produisent-ils lors de la salutation ?

Dans MDCA1, 20% ($n = 69$) des 337 bigrammes consistaient en des combinaisons du type de geste Ear-Flapping et du type de vocalisation Rumble. Le plus grand nombre de

secouant ; b les oreilles raides, le dos vers l'avant et la queue sur le côté ; c le battement d'oreilles, l'extension du tronc et le soulèvement de la queue. Pour les définitions des types de gestes corporels, voir le tableau 1. Les illustrations ont été réalisées par Megan Pacifici.

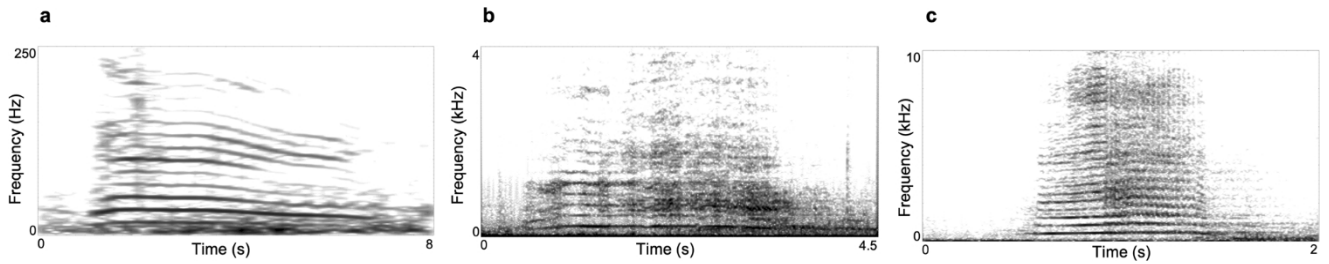


Fig. 2 | Spectrogrammes de types de vocalisations utilisées par des éléphants de savane africains semi-captifs lors de la salutation. a Spectrogramme d'un grondement de l'éléphant mâle Doma ; b Spectrogramme d'un rugissement de la femelle Hwange ; c Spectrogramme d'une trompette de Doma. Pour les définitions des types de vocalisations, voir le tableau 1.

Fig. 3 | Pourcentage d'utilisation des types d'actes corporels pour lesquels le destinataire a montré une attention visuelle à l'acte corporel du signaliste ou non au début de sa production pendant la salutation. "Les lettres précédant le nom de l'acte corporel indiquent que le destinataire a fait preuve d'une attention visuelle à l'acte corporel. Les lettres précédant les noms des actes corporels indiquent la modalité de l'acte corporel : A = Audible ; S = Visuel silencieux ; T = Tactile ; U = Inconnu (par exemple, "A - battement d'oreille" ; S - Dos - Vers ; T - Brosse d'oreille ; U - Queue sur le côté). n = 910 actes corporels.

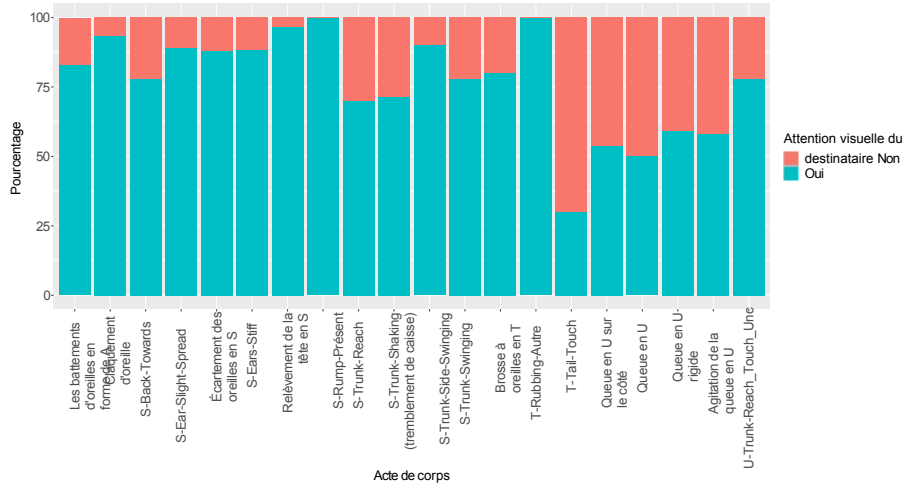


Tableau 2 - Résultats du modèle logit multinomial explorant si la modalité des actes corporels utilisés par les éléphants semi-captifs lors de la salutation varie en fonction de l'état de l'attention visuelle du destinataire.

	<i>b</i>	<i>SE</i>	<i>z</i>	<i>P</i>	<i>Upr CI</i>	<i>Lwr CI</i>
Modalité_Audible ~ (Interception)	5.199	0.397	4.148	(1)	2.384	11.339
modalité_Silent-visuel ~ (Intercept)	6.692	0.389	4.891	(1)	3.122	14.343
Modalité_Audible ~ Attention visuelle du destinataire_Oui	3.527	0.500	2.522	0.012	1.323	9.402
Modalité_Silent-visuel ~ Attention visuelle du destinataire_Oui	4.754	0.494	3.155	0.002	1.803	12.532

n = 670 actes corporels.

Les variables "Modalité_Audible" et "Modalité_Silent-visuel" ont été codées de manière fictive et centrées avant d'entrer les pentes aléatoires dans le modèle. Le tableau présente les rapports de cotes, les erreurs types, les résultats des tests, les valeurs *P* et les intervalles de confiance à 95 %. "(1)" Non indiqué en raison d'une interprétation limitée.

L'attraction relative parmi tous les bigrammes possibles a été trouvée entre Rumble d'abord combiné avec Ear-Flapping (pbin=10.103, $n = 33$, $P < 0.001$). L'ordre inversé de Ear-Flapping d'abord combiné à Rumble s'est produit fréquemment ($n = 36$) mais a eu une attraction relative plus faible (pbin=5.288, $P < 0.001$). La deuxième attraction relative la plus élevée a été trouvée dans l'ordre Brouhaha d'abord combiné avec Oreilles raides (pbin=7,607, $n = 9$, $P < 0,001$). L'ordre inverse (oreilles raides d'abord, combinées au bourdonnement) s'est produit fréquemment ($n = 22$), mais l'attraction relative était plus faible (pbin=1,953 ; $P < 0,05$). Des attractions relatives significatives ont également été trouvées pour d'autres combinaisons, principalement en ce qui concerne les types d'actions corporelles produites avec les oreilles ou la queue (tableau 3, données supplémentaires 4). Un modèle similaire de résultats a été trouvé dans MDCA2, où l'attraction relative la plus élevée était celle de Rumble et Ear-Flapping ($n = 34$; pbin=10.680, $P < 0.001$), suivie de Rumble et Ears-Stiff ($n = 9$, pbin=10.313, $P < 0.001$). Cependant, l'inclusion de tous les cas de signaux chevauchants a permis d'identifier d'autres types de combinaisons multicomposantes dans le MDCA2 (tableau 3, voir données supplémentaires 4).

Des facteurs individuels et sociaux influencent-ils l'ordre des combinaisons de vocalisations avec des gestes ou des actes corporels des éléphants lors des salutations ?

Dans l'ensemble, les effets fixes de l'interaction entre le sexe du signalateur et la dyade de sexe et l'indice moyen du plus proche voisin n'ont pas affecté l'ordre des vocalisations avec les gestes ou les actes corporels dans les combinaisons à plusieurs composantes ($\chi^2 = 2,839$, $P = 0,242$).

Des facteurs individuels et sociaux influencent-ils l'utilisation de combinaisons de bourdonnements et de battements d'oreilles par les éléphants lors des salutations ?

Globalement, les effets fixes de l'interaction entre le sexe du signalateur et la dyade de sexe et l'indice moyen du plus proche voisin ont affecté l'utilisation des combinaisons de grondements avec les battements d'oreilles ($\chi^2 = 6,034$, $P = 0,049$). Les femelles ont utilisé les rumeurs en combinaison avec les battements d'oreille plus fréquemment envers d'autres femelles que les mâles envers d'autres mâles (Fig. 5, Tableau 4). Cependant, le modèle explique une faible proportion de la variance ($R \text{ marginal}^2 = 0,051$).

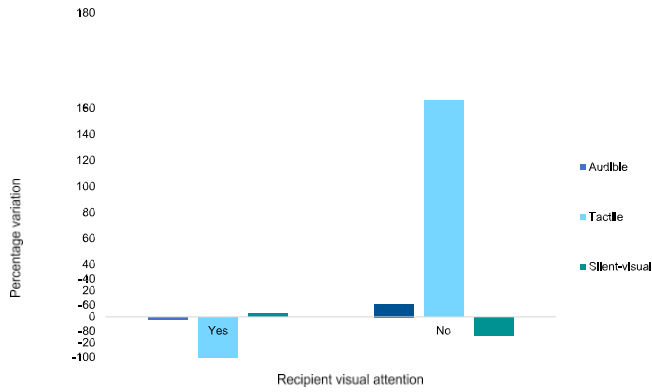


Fig. 4 | Variation en pourcentage de l'utilisation des modalités des actes corporels en fonction de l'état de l'attention visuelle du destinataire pendant la salutation. Les écarts au-dessus et au-dessous de la ligne 0 montrent les changements de modalité en fonction de l'état d'attention visuelle du destinataire par rapport à l'utilisation globale des gestes corporels. "Oui" indique que le destinataire était visuellement attentif à l'acte corporel ; "Non" indique que le destinataire n'était pas visuellement attentif à l'acte corporel. $n = 670$ actes corporels (Silencieux-visuel : $n = 398$; Audible : $n = 253$; Tactile : $n = 19$).

DISCUSSION Nous présentons une étude complète de la communication multimodale des éléphants pendant les salutations, avec la preuve que les éléphants ciblent des gestes sur leur public en sélectionnant leur modalité de manière appropriée en fonction de l'état de l'attention visuelle du public. Nous démontrons que les éléphants saluent avec des vocalisations et des gestes spécifiques ou des actes corporels de différentes modalités, qu'ils intègrent dans des combinaisons à composantes multiples. En outre, nous montrons que des facteurs individuels et sociaux déterminent l'utilisation combinée de vocalisations de grondement et de gestes de battement d'oreille.

Lorsque les éléphants se réunissaient, ils se saluaient par des vocalisations de grondement, de rugissement et de trompette, par des gestes comme le battement d'oreille, l'écartement d'oreille, la raideur d'oreille, le retour vers le dos, l'extension du tronc, et par des actes corporels comme le soulèvement de la queue et le remuement de la queue. En outre, les éléphants présentaient souvent des sécrétions des glandes temporales et/ou urinaient. Nos résultats sont cohérents avec les descriptions précédentes du comportement de salutation d'éléphants sauvages apparentés ou étroitement liés et d'éléphants de zoo apparentés se rencontrant après des années de séparation^{30,63}. Cependant, les salutations de nos éléphants mâles diffèrent de celles utilisées dans la nature, où les mâles ne dirigent généralement leur trompe que vers les organes émetteurs d'odeurs et/ou peuvent rumber^{30,55}. Nos mâles se saluaient entre eux et saluaient les femelles en utilisant les mêmes salutations élaborées que les éléphants femelles proches.³⁰

Les fonctions des salutations sont variées. Chez les hyènes tachetées, les chimpanzés ou les bonobos, les salutations peuvent signaler un statut de dominance, tandis que chez les chiens sauvages et les singes capucins, elles peuvent contribuer à promouvoir la cohésion ou la coordination du groupe^{56,77}. Alors que la fonction proposée des salutations élaborées des femelles éléphants étroitement liées est de promouvoir la reconnaissance et de renforcer les liens sociaux^{20,30}, une étude récente a suggéré que les éléphants mâles dirigent leur trompe vers d'autres mâles pour faciliter les interactions positives ou évaluer les informations chimiques lors des retrouvailles⁵⁵. Cependant, cette étude ne contenait aucune information sur les liens sociaux des mâles, mais nos sujets vivent dans un groupe social plus étroit que les mâles à l'état sauvage⁴⁷. Nos résultats suggèrent que les relations sociales ont un impact flexible sur l'utilisation des signaux par les éléphants lors des salutations, et soutiennent l'hypothèse selon laquelle un comportement de salutation élaboré fonctionne pour renforcer les liens sociaux lors des retrouvailles, y compris parmi les mâles semi-captifs étroitement liés.³⁰

L'intentionnalité de premier ordre est une propriété fondamentale du langage humain qui nous permet d'exprimer le sens et qui est un précurseur essentiel de l'intentionnalité de second ordre^{31,33,34}. Nous savons aujourd'hui que tous les singes non humains utilisent de vastes répertoires gestuels avec une intentionnalité de premier ordre³⁹. Cependant, les preuves chez d'autres animaux, y compris les primates non anthropoïdes⁷⁹⁻⁸⁰, sont rares et/ou limitées à quelques signaux. Par exemple, les poissons des récifs coralliens utilisent un geste référentiel pour désigner leur proie pendant la chasse coopérative, tandis que les babillards d'Arabie utilisent la présentation d'objets et la marche du babillard pour se déplacer ensemble^{81,82}.

Tableau 3 - Résultats de l'analyse des collocations distinctes multiples MDCA1 et MDCA2

Signal 1	Signal 2	Pbin Valeurs MDCA1	Valeurs Pbin MDCA2
Vers l'arrière	Chahut	1.520	1.913
Tirage d'oreille	Chahut	5.288	7.185
Oreille-Lumière-Étendue	Chahut	2.284	2.848
Écartement des oreilles	Chahut	2.313	3.087
Oreilles rigides	Chahut	1.953	2.417
Rugissement	Queue sur le côté	1.696	
Chahut	Vers l'arrière	1.729	1.385
Chahut	Tirage d'oreille	10.103	10.68
Chahut	Oreille-Lumière-Étendue	1.442	1.744
Chahut	Écartement des oreilles	2.18	2.512
Chahut	Oreilles rigides	7.607	10.313
Chahut	Relèvement de la tête	1.556	
Chahut	Queue sur le côté		1.309
Chahut	Queue raide	2.766	2.769
Chahut	Agitation de la queue	2.717	2.129
Queue sur le côté	Rugissement	1.476	1.62
Queue sur le côté	Chahut		1.458
Queue raide	Chahut		1.542
Tail-Touch	Trompette		1.314
Agitation de la queue	Chahut	1.537	2.061
Trompette	Oreille-Lumière-Étendue	1.844	1.495
Trompette	Queue-rase	1.954	1.860

Le tableau montre les valeurs Pbin significatives des bigrammes des types de vocalisations et d'actes corporels produits par les sujets lors de la salutation (tailles des échantillons : $n_{MDCA1} = 337$; $n_{MDCA2} = 403$).

Interprétation des valeurs pbin : $pbin_{*} > 3 \Rightarrow P < 0,001$; $pbin_{*} > 2 \Rightarrow P < 0,01$; $pbin_{*} > 1.30103 \Rightarrow P < 0.05$.

La première étape de l'identification de l'utilisation intentionnelle de premier ordre consiste à déterminer si les signaux sont dirigés vers un public spécifique^{36,83}. Nous avons constaté que les éléphants ciblaient la plupart des types d'actes corporels vers des destinataires conspécifiques après les avoir contrôlés visuellement, et qu'ils utilisaient des types d'actes corporels silencieux-visuels et audibles lorsque les destinataires étaient visuellement présents. En outre, lorsque les destinataires étaient visuellement présents, les signaleurs étaient plus susceptibles de choisir un acte corporel silencieux-visuel que lorsqu'ils n'étaient pas présents. En revanche, lorsque les destinataires n'étaient pas présents visuellement, les signaleurs choisissaient de préférence un acte corporel tactile ou auditif par rapport au moment où ils étaient présents. Les chimpanzés sauvages montrent un ajustement similaire, choisissant plus souvent des gestes visuels silencieux lorsque les destinataires sont visuellement présents et des gestes tactiles lorsqu'ils ne le sont pas. En revanche, aucune adaptation n'est observée dans leur utilisation des gestes audibles, probablement parce que les destinataires peuvent acquérir des informations audibles qu'ils soient visuellement présents ou non^{39,58}. Nos résultats prouvent donc que la plupart des types de gestes corporels produits pendant les salutations représentent des gestes dirigés vers l'auditoire, ce qui confirme la présence d'une intentionnalité de premier ordre dans la communication gestuelle de l'éléphant.

Certains types de gestes de la queue qui ne pouvaient être définis a priori que comme silencieux-visuels ont été produits indépendamment de la capacité du destinataire à les percevoir et n'ont donc pas été considérés comme des gestes selon notre définition actuelle. Pour l'instant, l'autre interprétation parcimonieuse est que ces actions de la queue sont des indices non dirigés ou des signes d'excitation émotionnelle. Cependant, ces mouvements de queue étaient parfois accompagnés d'une miction ou d'une défécation, et certains d'entre eux étaient plus fréquents lorsque le destinataire se trouvait à quelques mètres. Ces résultats soulèvent la possibilité que certains mouvements de la queue chez les éléphants puissent avoir une fonction alternative en tant que gestes olfactifs possibles en

envoyant, en soulignant ou en invitant le destinataire à accéder à des informations olfactives dans la zone génitale.¹⁹

Fig. 5 | Probabilité d'utilisation combinée du Rumble et du Ear-Flapping en fonction du sexe du signaleur et du fait qu'il salue un destinataire du même sexe ou du sexe opposé. Les barres représentent la probabilité de combinaison. Les lignes horizontales avec les barres d'erreur représentent les lignes du modèle ajusté et leurs intervalles de confiance bootstrappés pour chaque combinaison du sexe du signaleur et de la dyade de sexe. *n* = 337.

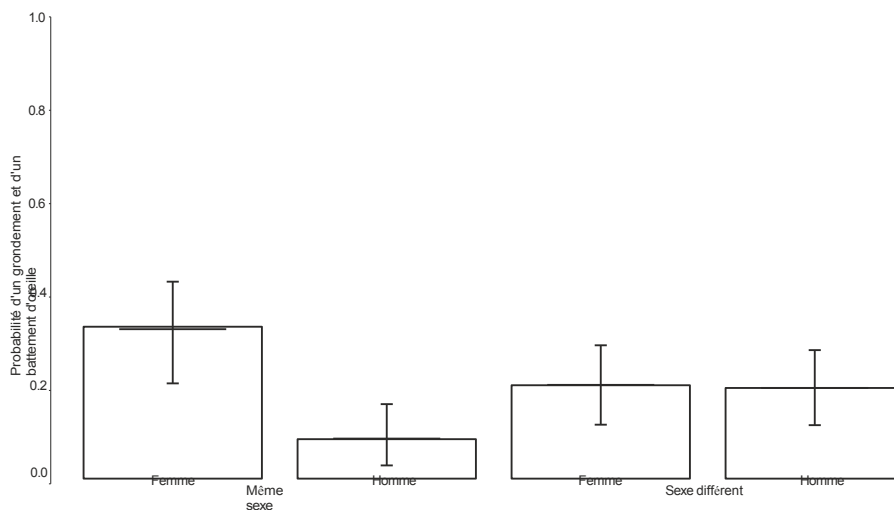


Tableau 4 - Résultats du GLMM2 explorant l'effet de l'interaction entre le sexe du signaleur, la dyade de sexes et l'indice moyen du plus proche voisin sur l'utilisation du bourdonnement avec battement d'oreille par les sujets lors de la salutation.

	estimer	SE	Lwr CI	Upr CI	χ^2	P	min	max
Interception	-0.754	0.239	-1.308	-0.325		(1)	-0.923	-0.504
Signaleur sexe_Male	-1.613	0.492	-2.929	-0.767		(1)	-1.934	-1.088
Dyade de sexe_Différent	-0.628	0.368	-1.419	0.103		(1)	-0.916	-0.087
Indice du plus proche voisin	-0.079	0.126	-0.339	0.179	0.397	0.529	-0.2	0.057
Signaleur sex_Male:Dyade sexuelle_Différente	1.572	0.619	0.49	3.067	5.614	0.018	0.842	1.862

n = 337 combinaisons à plusieurs composants.

L'indice du plus proche voisin a été transformé en z avant d'entrer dans le modèle, tandis que le "sexe du signaleur" et la "dyade sexuelle" ont été codés de manière fictive et centrés avant d'entrer les pentes aléatoires dans le modèle. Le tableau présente les estimations, les erreurs types, les intervalles de confiance bootstrap, les résultats des tests, ainsi que le minimum et le maximum des estimations de la stabilité du modèle après avoir supprimé les niveaux d'effets aléatoires un par un.

Les résultats significatifs sont mis en évidence en gras. "(1)" Non indiqué en raison d'une interprétation limitée.

Nous avons constaté que les éléphants combinaient différentes vocalisations avec des gestes de différentes manières et dans différents ordres. La combinaison la plus fréquente était celle des vocalisations de grondement et des gestes de battement d'oreilles, le grondement venant le plus souvent en premier et le battement d'oreilles en second. La deuxième combinaison la plus fréquente était celle des grondements avec des gestes de raideur des oreilles. Cependant, les formes physiques des oreilles rigides et des oreilles légèrement écartées sont considérées comme des indications du comportement d'écoute chez les éléphants²⁰. Ainsi, les éléphants peuvent légèrement ouvrir leurs oreilles lorsqu'ils vocalisent pour faciliter l'écoute d'une réponse potentielle plutôt que pour communiquer.

Des combinaisons porteuses d'informations avec des propriétés syntaxiques ont été identifiées dans quelques séquences vocales animales⁸⁴. Certains oiseaux ou singes combinent des vocalisations fonctionnellement distinctes en des combinaisons compositionnelles dont la fonction est liée aux fonctions des parties^{85,86}. Une étude récente a suggéré que la rareté des preuves de compositionnalité dans la communication animale pourrait être due à son exploration au niveau d'unicomposant⁸⁷. Cependant, les preuves que les grands singes combinent des vocalisations avec des signaux non vocaux pour susciter des réactions différentes chez les destinataires et, par conséquent, transmettre des significations (ou des objectifs) différentes sont rares^{17,88}. Les éléphants combinent différentes vocalisations dans différents ordres, ce qui est une condition préalable aux capacités syntaxiques, mais on ne sait pas si ces ordres véhiculent un sens syntaxique⁸⁹. En montrant que les éléphants combinent des vocalisations et des gestes de manière et dans des ordres spécifiques, notre étude représente un premier pas vers l'exploration des propriétés syntaxiques dans les combinaisons multicomposantes des éléphants.

Contrairement à notre prédiction selon laquelle les vocalisations peuvent servir à attirer l'attention sur les gestes incorporés par la suite¹⁵, nous n'avons trouvé aucun effet d'ordre dans les combinaisons multicomposantes. En outre, comme les salutations n'impliquent pas une demande de changement de comportement de la part du destinataire, nous n'avons pas été en mesure de déterminer si des combinaisons et des ordres spécifiques de multicomposants suscitaient des réactions particulières chez les destinataires. Nous suggérons

cependant que

Le bourdonnement et le battement d'oreilles peuvent être combinés de manière redondante. Le battement d'oreille est un geste multisensoriel unique qui transmet des informations visuelles et sonores, ainsi que d'éventuelles informations olfactives provenant des glandes temporales (par exemple, l'identité individuelle, l'état de reproduction ou l'état d'excitation) par l'intermédiaire de l'odeur diffusée^{19,90}. Les grondements contiennent des informations sur l'identité individuelle^{22,23}, le sexe²⁴, l'âge²⁵, l'état reproducteur^{26,27}, et l'état émotionnel²⁸. Leur combinaison peut donc fournir des informations multisensorielles redondantes sur le signaleur, qui seront utiles aux destinataires lors de la réunion.

La plupart des recherches sur la communication multimodale se sont concentrées sur les aspects suivants

à des fins de reproduction⁸. En particulier, les oiseaux ou les primates en couple utilisent des combinaisons multisensorielles pour annoncer et renforcer les liens de couple^{91,92}. Nous avons constaté que les battements d'oreilles et le bourdonnement étaient le plus souvent combinés lors des salutations des femelles, ce qui confirme des descriptions antérieures chez des

éléphants sauvages apparentées et étroitement liées^{20,30}. Dans notre groupe semi-captif, le partenaire le plus fort de trois femelles sur quatre était une autre femelle, ce qui reflète les liens sociaux naturels^{46,48}. En outre, nos éléphants sont tous sous contraception pour éviter les naissances en semi-captivité. Ainsi, la combinaison du battement d'oreille et du bourdonnement, et éventuellement d'autres gestes et vocalisations, pendant la salutation semble plus susceptible de servir à une meilleure reconnaissance et à l'établissement de liens entre les éléphants socialement liés lors de la réunion, plutôt qu'à des fins de reproduction.

Notre étude montre que les salutations des éléphants sont une constellation de vocalisations, de gestes dirigés par l'auditoire et de combinaisons multicomposantes transmettant des informations à divers canaux sensoriels qui peuvent servir à promouvoir la reconnaissance individuelle et le lien social. Les éléphants sont physiquement distincts et éloignés de notre famille de singes, mais ils partagent avec nous un système social à plusieurs niveaux, une longue durée de vie et une cognition sophistiquée⁹³. L'orientation de l'auditoire, une propriété essentielle de l'intentionnalité de premier ordre, est un élément essentiel de l'apprentissage de la vie.

L'étude de l'évolution de la communication, dans une gamme de gestes d'éléphants, et de combinaisons spécifiques de vocalisations et de gestes à plusieurs composantes, comme cela a été démontré chez d'autres primates^{14,39}, suggère une évolution convergente de ces capacités chez des espèces éloignées ayant des niches cognitives et sociales similaires. Les études futures devraient explorer l'impact des relations sociales sur l'utilisation des signaux chez les éléphants sauvages mâles et femelles, la signification des gestes des éléphants et l'utilisation de combinaisons à composantes multiples dans des contextes qui impliquent des changements explicites dans le comportement du destinataire. L'impact des vocalisations et des gestes isolés, combinés et dans des ordres différents sur le comportement du destinataire pourrait être exploré pour comprendre si les combinaisons multicomposantes fournissent une redondance, une flexibilité communicative ou des significations combinatoires spécifiques. Enfin, les recherches futures devraient explorer les effets des combinaisons multicomposantes et multisensorielles sur les destinataires pour aider à élucider les fonctions de la production et de la perception de la signalisation multimodale chez les éléphants.

Disponibilité des données

Les ensembles de données utilisés pour effectuer les analyses statistiques sont disponibles sur Github⁹⁴. Les données sources sous-jacentes aux Fig. 3, 5 et aux Fig. supplémentaires 1, 2, 4 sont disponibles sur Github⁹⁴. Les données sources de la Fig. 4 et de la Fig. 3 supplémentaire sont disponibles dans les Données supplémentaires 2 et les Données supplémentaires 3.

Disponibilité du code

Le code R utilisé pour effectuer les analyses statistiques est disponible sur Github⁹⁴. Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R version 4.0.2 et les paquets suivants : *lme4* version 1.1-23^{95,96} ; *MuMIn* version 1.43.17⁹⁷ ; *mclogit* version 0.9.6⁹⁸ , *stats* version 4.0.2⁹⁶ . Les analyses de collocation ont été effectuées à l'aide des scripts Coll.analysis V 3.2a fournis par Gries.⁷⁰

Reçu : 30 mai 2023 ; Accepté : 2 avril 2024 ;

Published online: 09 May 2024

Références

- Slocombe, K. E., Waller, B. M. & Liebal, K. The language void : the need for multimodality in primate communication research. *Anim. Behav.* 81, 919-924 (2011).
- Levinson, S. C. & Holler, J. L'origine de la communication multimodale humaine. *Philos. Trans. R. Soc. B* 369, 20130302 (2014).
- Partan, S. & Marler, P. La communication devient multimodale. *Science* 283, 1272-1273 (1999).
- Waller, B. M., Liebal, K., Burrows, A. M. & Slocombe, K. E. Comment une approche multimodale de la communication des primates peut-elle nous aider à comprendre l'évolution de la communication ? *Evol. Psychol.* 11, 147470491301100305 (2013).
- Partan, S. & Marler, P. Questions relatives à la classification des signaux de communication multimodaux. *Am. Naturalist* 166, 231-245 (2005).
- Higham, J. P. & Hebets, E. A. An introduction to multimodal communication. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67, 1381-1388 (2013).
- Stoffer, B. & Walker, S. E. The use of multimodal communication in mate choice decisions by female house crickets, *Acheta domesticus*. *Anim. Behav.* 83, 1131-1138 (2012).
- Mitoyen, C., Quigley, C. & Fusani, L. Evolution et fonction des parades nuptiales multimodales. *Ethology* 125, 503-515 (2019).
- de Luna, A. G., Hödl, W. & Amézquita, A. Colour, size and movement as visual subcomponents in multimodal communication by the frog *Allobates femoralis*. *Anim. Behav.* 79, 739-745 (2010).
- Bayani, D.-M., Taborsky, M. & Frommen, J. G. To pee or not to pee : urine signals mediate aggressive interactions in the cooperatively breeding cichlid *Neolamprologus pulcher*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 71, 37 (2017).
- Rowe, C. & Guilford, T. L'évolution des affichages d'avertissement multimodaux. *Evolut. Ecol.* 13, 655-671 (1999).
- Partan, S., Larco, C. & Owens, M. J. Wild tree squirrels respond with multisensory enhancement to conspecific robot alarm behaviour. *Anim. Behav.* 77, 1127-1135 (2009).
- Bretman, A., Westmancoat, J. D., Gage, M. J. G. & Chapman, T. Males use multiple, redundant cues to detect mating rivals. *Curr. Biol.* 21, 617-622 (2011).
- Fröhlich, M. & van Schaik, C. P. La fonction de la communication multimodale des primates. *Anim. Cogn.* 21, 619-629 (2018).
- Hobaiter, C., Byrne, R. W. & Zuberbühler, K. Wild chimpanzees' use of single and combined vocal and gestural signals. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 71, 96 (2017).
- Wilke, C. et al. Production of and responses to unimodal and multimodal signals in wild chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *Anim. Behav.* 123, 305-316 (2017).
- Oña, L. S., Sandler, W. & Liebal, K. Un trempin vers la compositionnalité dans la communication des chimpanzés. *PeerJ* 7, e7623 (2019).
- Poole, J. H. In *The Amboseli Elephants : a Long-term Perspective on a Long-lived Mammal* (eds. Moss, C. J., Croze, H. & Lee, P. C.) (University of Chicago Press, 2011).
- Schulte, B. A. & LaDue, C. A. The chemical ecology of elephants : 21st century additions to our understanding and future outlooks. *Animals* 11, 2860 (2021).
- Poole, J. H. & Granli, P. In *The Amboseli Elephants : a Long-term Perspective on a Long-lived Mammal* (eds. Moss, C. J., Croze, H. & Lee, P. C.) 109-124 (University of Chicago Press, 2011).
- Stoeger, A. S. In *Neuroendocrine Regulation of Animal Vocalization* Ch 12 (eds. Rosenfeld, C. S. & Hoffmann, F.) 189-199 (Academic Press, 2021).
- McComb, K., Reby, D., Baker, L., Moss, C. J. & Sayialel, S. Long- distance communication of acoustic cues to social identity in African elephants. *Anim. Behav.* 65, 317-329 (2003).
- Stoeger, A. S. & Baotic, A. Information content and acoustic structure of male African elephant social rumbles. *Sci. Rep.* 6, 27585 (2016).
- Baotic, A. & Stoeger, A. S. Sexual dimorphism in African elephant social rumbles. *PLoS ONE* 12, e0177411 (2017).
- Stoeger, A. S., Zeppelzauer, M. & Baotic, A. Age-group estimation in free-ranging African elephants based on acoustic cues of low- frequency rumbles. *Bioacoustics* 23, 231-246 (2014).
- Clemins, P. J. & Johnson, M. T. Automatic classification of African elephant (*Loxodonta africana*) follicular and luteal rumbles. *J. Acoustical Soc. Am.* 113, 2306-2306 (2003).
- Poole, J. H. Rutting behavior in African elephants : the phenomenon of musth. *Behaviour* 102, 283-316 (1987).
- Soltis, J., Leong, K. & Savage, A. African elephant vocal communication II : rumble variation reflects the individual identity and emotional state of callers. *Anim. Behav.* 70, 589-599 (2005).
- Stoeger, A. S., Charlton, B. D., Kratochvil, H. & Fitch, W. T. Vocal cues indicate level of arousal in infant African elephant roars. *J. Acoustical Soc. Am.* 130, 1700-1710 (2011).
- Poole, J. H. & Granli, P. The Elephant Ethogram : a library of African elephant behaviour. *Pachyderm* 62, 105-111 (2021).
- Tomasello, M. *Origins of Human Communication* (MIT Press, 2010).
- Grice, H. P. Le sens et les intentions d'Utterer. *Philos. Rev.* 78, 147-177 (1969).
- Grice, H. P. Signification. *Philos. Rev.* 66, 377-388 (1957).
- Dennett, D. C. Intentional systems in cognitive ethology : the 'Panglossian paradigm' defended. *Behav. Brain Sci.* 6, 343-390 (1983).
- Seyfarth, R. M. & Cheney, D. L. Signalers and receivers in animal communication. *Annu. Rev. Psychol.* 54, 145-173 (2003).
- Call, J. & Tomasello, M. (eds) In *The Gestural Communication of Apes and Monkeys* 1-15 (Psychology Press, 2007).
- Cartmill, E. A. & Byrne, R. W. Orangutans modify their gestural signaling according to their audience's comprehension. *Curr. Biol.* 17, 1345-1348 (2007).

38. Schel, A. M., Townsend, S. W., Machanda, Z., Zuberbühler, K. & Slocombe, K. E. Chimpanzee alarm call production meets key criteria for intentionality. *PLoS ONE* 8, e76674 (2013).
39. Byrne, R. W. et al. Great ape gestures : intentional communication with a rich set of innate signals. *Anim. Cognition* 20, 755-769 (2017).
40. Bates, E., Camaioni, L. & Volterra, V. The acquisition of performatives avant le discours. *Merrill-Palmer Q. Behav. Dev.* 21, 205-226 (1975).
41. Call, J. & Tomasello, M. *The Gestural Communication of Apes and Monkeys*. (Lawrence Erlbaum Associates, 2007).
42. Townsend, S. W. et al. Exorciser le fantôme de Grice : une approche empirique pour étudier la communication intentionnelle chez les animaux : Intentional communication in animals. *Biol. Rev.* 92, 1427-1433 (2017).
43. Rodrigues, E. D. & Fröhlich, M. Operationalizing intentionality in primate communication : social and ecological considerations. *Int. J. Primatol.* <https://doi.org/10.1007/s10764-021-00248-w> (2021).
44. Oller, D. K. & Griebel, U. *Evolution of Communication Systems : A Comparative Approach*. (MIT Press, 2004).
45. Murphy, W. J. et al. Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. *Science* 294, 2348-2351 (2001).
46. Archie, E., Moss, C. J. & Alberts, S. Friends and relations : Kinship and the nature of female elephant social relationships. *Amboseli Elephants : A Long-term Perspective on A Long-lived Mamma (Une perspective à long terme sur une mère qui vit longtemps)*. 238-245 <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226542263.003.0015> (2011).
47. Evans, K. E. & Harris, S. Adolescence in male African elephants, *Loxodonta africana*, and the importance of sociality. *Anim. Behav.* 76, 779-787 (2008).
48. Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I. & Getz, W. M. The socioecology of elephants : analysis of the processes creating multitiered social structures. *Anim. Behav.* 69, 1357-1371 (2005).
49. Smet, A. F. & Byrne, R. W. African elephants (*Loxodonta africana*) recognize visual attention from face and body orientation. *Biol. Lett.* 10, 20140428 (2014).
50. Smith, J. M. & Price, G. R. The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15-18 (1973).
51. Amici, F., Aureli, F. & Call, J. Dynamique de la fission-fusion, comportementale et de l'action. et le contrôle inhibiteur chez les primates. *Curr. Biol.* 18, 1415-1419 (2008).
52. Aureli, F. & Schaffner, C. M. Aggressivité et gestion des conflits lors de la fusion chez les singes-araignées. *Biol. Lett.* 3, 147-149 (2007).
53. Dal Pesco, F. & Fischer, J. Greetings in male Guinea baboons and the function of rituals in complex social groups. *J. Hum. Evol.* 125, 87-98 (2018).
54. Rodrigues, E. D., Santos, A. J., Hayashi, M., Matsuzawa, T. & Hobaite, C. Exploring greetings and leave-takings : communication during arrivals and departures by chimpanzees of the Bossou community, Guinea. *Primates* 63, 443-461 (2022).
55. Allen, C. R. B., Croft, D. P., Testard, C. & Brent, L. J. N. Function of trunk-mediated "greeting" behaviours between male African elephants : insights from choice of partners. *Animals* 11, 2718 (2021).
56. Rütten, S. & Fleissner, G. On the function of the greeting ceremony in social canid-exemplified by African wild dogs *Lycaon pictus*. *Canid News* (2004).
57. Smith, J. E. et al. Greetings promote cooperation and reinforce social bonds among spotted hyaenas. *Anim. Behav.* 81, 401-415 (2011).
58. Hobaite, C. & Byrne, R. W. Le répertoire gestuel du chimpanzé sauvage. *Anim. Cognition* 14, 745-767 (2011).
59. Stoeger, A. S. et al. Visualizing sound emission of elephant vocalizations : evidence for two rumble production types. *PLoS ONE* 7, e48907 (2012).
60. Zungu, M. & Slotow, R. A Systematic review of the success and unintended consequences of management interventions on African elephants. *Pachyderm* 63, 99-139 (2022).
61. Rutz, C. & Webster, M. M. L'éthologie adopte le cadre STRANGE pour la recherche sur le comportement animal, afin d'améliorer les normes de rapport. *Ethology* 127, 99-101 (2021).
62. Webster, M. M. & Rutz, C. A quel point vos animaux d'étude sont-ils STRANGE ? *Nature* 582, 337-340 (2020).
63. Hörner, F. et al. Monitoring behaviour in African elephants during introduction into a new group : differences between related and unrelated animals. *Animals* 11, 2990 (2021).
64. Schel, A. M., Machanda, Z., Townsend, S. W., Zuberbühler, K. & Slocombe, K. E. Les cris de nourriture des chimpanzés sont dirigés vers des individus spécifiques. *Anim. Behav.* 86, 955-965 (2013).
65. Grund, C., Badihi, G., Graham, K. E., Safryghin, A. & Hobaite, C. GesturalOrigins : Un cadre ascendant pour l'établissement de données gestuelles systématiques entre les espèces de singes. *Behav. Res.* <https://doi.org/10.3758/s13428-023-02082-9> (2023).
66. Fowler, M. & Mikota, S. K. *Biologie, médecine et chirurgie des éléphants* (Blackwell Publishing, 2006).
67. Shyan-Norwalt, M. R., Peterson, J., Milankow King, B., Staggs, T. E. & Dale, R. H. I. Initial findings on visual acuity thresholds in an African elephant (*Loxodonta africana*). *Zoo. Biol.* 29, 30-35 (2010).
68. Agresti, A. *Analyse des données catégorielles*. (John Wiley & Sons, 2012).
69. Gries, S. T. 50 ans de travail sur les collocations : Qu'est-ce qui est ou devrait être la prochaine étape ? *Int. J. Corpus Linguist.* 18, 137-166 (2013).
70. Gries, S. Th. Collostructional analysis resource page. <https://www.stgries.info/teaching/groningen/index.html> (2022).
71. Baayen, R. H. *Analyzing Linguistic Data : A Practical Introduction to Statistics Using R* (Cambridge University Press, 2008).
72. Barr, D. J., Levy, R., Scheepers, C. & Tily, H. J. Random effects structure for confirmatory hypothesis testing : keep it maximal. *J. Mem. Lang.* 68, 255-278 (2013).
73. Schielzeth, H. & Forstmeier, W. Conclusions beyond support : overconfident estimates in mixed models. *Behav. Ecol.* 20, 416-420 (2009).
74. Dobson, A. J. & Barnett, A. G. *An Introduction to Generalized Linear Models* (CRC Press, 2018).
75. Field, A., Miles, J. & Field, Z. *Discovering Statistics Using R* (Sage Publications Ltd, 2012).
76. Nieuwenhuis, R., te Grotenhuis, M. & Pelzer, B. J. influence.ME : Outils pour détecter les données influentes dans les modèles à effets mixtes. *R-J.* 4 (2012).
77. Lynch Alfaro, J. Scream-embrace displays in wild black-horned capuchin monkeys. *Am. J. Primatol.* 70, 551-559 (2008).
78. Meunier, H., Prieur, J. & Vauclair, J. Les babouins olivâtres communiquent intentionnellement en pointant. *Anim. Cogn.* 16, 155-163 (2013).
79. Molesti, S., Meguerditchian, A. & Bourjade, M. Gestural communication in olive baboons (*Papio anubis*) : repertoire and intentionality. *Anim. Cogn.* 23, 19-40 (2020).
80. Schel, A. M., Bono, A., Aychet, J., Pika, S. & Lemasson, A. Intentional gestural communication among red-capped mangabeys (*Cercocebus torquatus*). *Anim. Cogn.* <https://doi.org/10.1007/s10071-022-01615-7> (2022).
81. Vail, A. L., Manica, A. & Bshary, R. Gestes de référence dans la chasse collaborative des poissons. *Nat. Commun.* 4, 1765 (2013).
82. Ben Mocha, Y., Mundry, R. & Pika, S. Joint attention skills in wild Arabian babblers (*Turdoides squamiceps*) : a consequence of cooperative breeding ? *Proc. R. Soc. B : Biol. Sci.* 286, 20190147 (2019).
83. Tomasello, M. et al. Le développement de la communication gestuelle chez les jeunes chimpanzés. *J. Hum. Evol.* 14, 175-186 (1985).
84. Zuberbühler, K. Syntaxe et compositionnalité dans la communication animale. *Philos. Trans. R : Soc. B* 375, 20190062 (2019).
85. Berwick, R. C., Okanoya, K., Beckers, G. J. L. & Bolhuis, J. J. Songs to syntax : the linguistics of birdsong. *Trends Cogn. Sci.* 15, 113-121 (2011).

86. Zuberbühler, K. La communication intentionnelle chez les primates. *Trav. Neuchâtelois Linguistique* 68, 69-75 (2018).
87. Amici, F., Oña, L. & Liebal, K. Compositionality in primate gestural communication and multicomponent signal displays. *Int. J. Primatol.* <https://doi.org/10.1007/s10764-022-00316-9> (2022).
88. Genty, E. Combinaisons vocales-gestuelles chez les bébés bonobos : nouveaux aperçus de la spécificité fonctionnelle du signal. *Anim. Cogn.* 22, 505-518 (2019).
89. Pardo, M. A. et al. Differences in combinatorial calls among the 3 elephant species cannot be explained by phylogeny. *Behav. Ecol.* 30, 809-820 (2019).
90. von Dürckheim, K. E. M. et al. A pachyderm perfume : odour encodes identity and group membership in African elephants. *Sci. Rep.* 12, 16768 (2022).
91. Ota, N., Gahr, M. & Soma, M. Des couples qui s'affichent : L'audience favorise la parade nuptiale multimodale des mâles et des femelles chez un oiseau chanteur. *Sci. Adv.* 4, eaat4779 (2018).
92. Singletary, B. & Tecot, S. Multimodal pair-bond maintenance : A review of signaling across modalities in pair-bonded nonhuman primates. *Am. J. Primatol.* 82, e23105 (2020).
93. Byrne, R. W., Bates, L. A. & Moss, C. J. Elephant cognition in primate perspective. *Comp. Cognition Behav. Rev.* 4, 65-79 (2009).
94. Eleuteri, V. Données et code : Communication multimodale des éléphants et orientation de l'auditoire pendant la salutation. *GitHub* <https://doi.org/10.5281/zenodo.10775239> (2024).
95. Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* 67, 1-48 (2015).
96. R Core Team. *R : A language and Environment for Statistical Computing* (R Foundation for Statistical Computing, 2021).
97. Bartoń, K. MuMIn : multi-model inference. Paquet R version 1.43.17 (2020).
98. EIFF, M. mclogit : Modèles logit multinomiaux, avec ou sans effets aléatoires ou surdispersion. Paquet R version 0.9.6 (2022).

Remerciements

Les auteurs remercient les soigneurs d'éléphants et l'ensemble du personnel de l'Elephant CREW pour leur aide sur le terrain. Nous remercions Katharina Prager et Yvonne Nyaradzo Masarira pour leur aide dans la collecte des données. Nous remercions Megan Pacifici pour ses illustrations scientifiques des actes corporels des éléphants. Cette recherche a été financée par le Fonds autrichien pour la science (FWF) [AW0126211] et le 8e programme-cadre de l'Union européenne, Horizon 2020 [802719]. À des fins de libre accès, l'auteur a appliqué une licence de droit d'auteur public CC BY à toute version du manuscrit acceptée par l'auteur et découlant de cette soumission.

Contributions des auteurs

Vesta Eleuteri : Conceptualisation, enquête, méthodologie, analyse formelle, rédaction - version originale ; Lucy Bates : Méthodologie, Rédaction-Révision & Edition ; Jake Rendle-Worthington : Ressources, rédaction-relecture et édition ; Catherine Hobaiter : Conceptualisation, Méthodologie, Supervision, Acquisition de fonds, Rédaction-Révision & Edition ; Angela Stöger : Conceptualisation, méthodologie, supervision, acquisition de fonds, rédaction et révision.

Intérêts concurrents

Les auteurs ne déclarent aucun intérêt concurrent.

Informations complémentaires

Informations complémentaires La version en ligne contient des informations complémentaires disponibles à l'adresse <https://doi.org/10.1038/s42003-024-06133-5>.

La correspondance et les demandes de matériel doivent être adressées à Vesta Eleuteri ou Angela Stoeger.

Information sur l'examen par les pairs *Communications Biology* remercie les examinateurs anonymes pour leur contribution à l'examen par les pairs de ce travail. Rédacteurs en chef principaux : Julio Hechavarría et Tobias Goris. Un dossier d'évaluation par les pairs est disponible.

Les informations relatives à la réimpression et aux autorisations sont disponibles à l'adresse suivante : <http://www.nature.com/reprints>

Note de l'éditeur Springer Nature reste neutre en ce qui concerne les revendications juridictionnelles dans les cartes publiées et les affiliations institutionnelles.

Libre accès Cet article est placé sous licence Creative Commons Attribution 4.0 International License, qui permet l'utilisation, le partage, l'adaptation, la distribution et la reproduction sur tout support ou dans tout format, à condition de mentionner les auteurs originaux et la source, de fournir un lien vers la licence Creative Commons et d'indiquer si des modifications ont été apportées. Les images ou autres éléments de tiers figurant dans cet article sont inclus dans la licence Creative Commons de l'article, sauf indication contraire dans la ligne de crédit de l'élément. Si le matériel n'est pas inclus dans la licence Creative Commons de l'article et que l'utilisation que vous souhaitez en faire n'est pas autorisée par la loi ou dépasse l'utilisation autorisée, vous devrez obtenir l'autorisation directement auprès du détenteur des droits d'auteur. Pour consulter une copie de cette licence, visitez le site <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© Le(s) auteur(s) 2024