

UNIVERSITÉ RENNES 2

UNIVERSITÉ DE COCODY-ABIDJAN

Humanité et sciences de l'Homme

UFR Biosciences

Centre de Recherche en Psychologie
Cognition et Communication (CRPCC)

Laboratoire de Zoologie
et de Biologie Animale

THÈSE EN COTUTELLE

présentée en vue de l'obtention des grades de

DOCTEUR EN PSYCHOLOGIE DE L'UNIVERSITÉ RENNES 2

et

**DOCTEUR EN BIOLOGIE OPTION ÉCOLOGIE - PSYCHOLOGIE ANIMALE
DE L'UNIVERSITÉ DE COCODY-ABIDJAN**

Présentée par **Karim OUATTARA**

**COMMUNICATION VOCALE CHEZ LA MONE DE CAMPBELL SAUVAGE
(*Cercopithecus campbelli campbelli*) AU PARC NATIONAL DE TAÏ- CÔTE D'IVOIRE :
flexibilité acoustique et proto-syntaxe**

Directeur de thèse : **Jean-Emile GOMBERT**

Directeur de thèse : **Kouakou Eliezer N'GORAN**

Soutenue le 07 Mars 2009

Jury :

Mme Martine HAUSBERGER (D.R. C.N.R.S) France (Rapporteur)

Mme Julia FISCHER (Pr. C. R. Primatologie de Göttingen) Allemagne (Rapporteur)

Mme Agnès LACROIX (M.C. Université de Rennes 2) France

M. Antoine Némé TAKO (Pr. Université de Cocody-Abidjan) Côte d'ivoire

M. Alban LEMASSON (M.C. Université de Rennes 1) France

M. Klaus ZUBERBUHLER (Pr. Université de St Andrews) Ecosse

M. Jean-Emile GOMBERT (Pr. Université de Rennes 2) France (Directeur de thèse)

M. Eliezer K. N'GORAN (Pr. Université de Cocody-Abidjan) Côte d'ivoire (Directeur de thèse)

REMERCIEMENTS

Ce travail de thèse est le fruit d'une collaboration entre le Laboratoire de Zoologie et Biologie Animale de l'université de Cocody (Abidjan, Côte d'Ivoire), le Centre de Recherche en Cognition et Communication de l'Université de Rennes 2, le laboratoire UMR 6552- Ethologie animal et humaine de l'Université de Rennes1, le laboratoire de psychologie de l'Université de Saint Andrews en Ecosse (Royaume uni) et le Centre Suisse de Recherches Scientifiques à travers le projet Singe de Taï (Taï Monkey Project – TMP).

Ainsi au terme de ce travail nos premiers remerciements vont à l'endroit des responsables de ces institutions qui ont accepté de collaborer afin de faire aboutir ce travail. Nous adressons notre gratitude particulièrement au Docteur Alban LEMASSON et au Professeur Klaus ZUBERBUHLER grâce à qui cette collaboration a été possible et surtout qui ont conçu et suivi ce travail avec rigueur. Je leur suis reconnaissant pour la confiance et le soutien financier et matériel.

Je tiens à remercier Les Professeurs Jean Emile GOMBERT et Eliezer Kouakou N'GORAN pour la direction de ma thèse, leur disponibilité et leur soutien sans faille dans la réalisation et l'aboutissement de ce travail.

J'exprime ma profonde gratitude à Docteur Martine HAUSBERGER pour m'avoir accueilli au sein de son unité UMR 6552 (Ethologie Animal et Humaine) pendant toute la rédaction et aussi d'avoir accepté d'être rapporteur de cette thèse.

Je suis fier que le Professeur Julia FISCHER ait accepté de façon prompte et agréable d'être rapporteur de cette thèse et de siéger dans mon jury. Merci pour cet honneur.

Je tiens à exprimer ma gratitude au Docteur Agnès LACROIX d'avoir accepté de siéger dans mon jury. Je la remercie également pour son appui lors de la rédaction.

Mes remerciements vont à l'endroit au Professeur Antoine Némé TAKO d'avoir accepté spontanément de siéger dans ce jury. Nous lui somme reconnaissant pour sa disponibilité.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance au Docteur Catherine BLOIS-HEULIN responsable de l'équipe primate (de l'UMR 6552) pour les conseils et son importante aide dans les traitements statistiques.

Je remercie sincèrement le directeur de Centre Suisse de Recherches Scientifiques en Côte d'Ivoire (CSRS), le Professeur Guéladio Cissé, et ses adjoints qui ont ménagé aucun effort tant financier, matériel qu'humain depuis le début de cette thèse. Je remercie les employés et l'ensemble des chercheurs de ce centre de recherche. Une pensée particulière est adressé à mes aînés de l'axe Milieu Naturel Biodiversité qui m'ont orienté et soutenu notamment Inza, Bertin, Adama, Anderson et Jean Claude.

Je remercie particulièrement Carol BETSCH pour son appui et son soutien au cours de la collecte de données.

Je suis reconnaissant envers mes responsables de l'UFR Biosciences, du laboratoire de Zoologie et Biologie Animale et mes aînés de l'URF Zoologie et gestion de la faune dirigé par Dr Ouattara Souleymane.

J'exprime ma gratitude au professeur tidiani KONE pour son soutien et son appui au cours de mes études de troisième cycle.

Ma profonde gratitude va à l'endroit du Service de Coopération et des Actions culturelles de l'ambassade de France en Côte d'Ivoire (notamment Mme N'TAKPE) en collaboration avec le service de Coopération de l'Université de Cocody-Abidjan (le vice président de l'Université le Professeur N'DOUBA valentin et le professeur AKA) pour l'octroi d'une bourse de mobilité EGIDE grâce à laquelle j'ai pu rédiger ma thèse en France.

J'adresse mes vifs remerciements et ma gratitude à la station Biologique de Paimpont et à son personnel (surtout les agréables cuisinières) à leur tête les directeurs Daniel CLUZEAU et Nelly MENARD d'avoir accepté de m'accueillir au sein cette station durant tous mes séjours en France.

Mes remerciements vont aussi à l'endroit de Véronique BIQUAND, Pascaline LEGOUAR et Muriel GUERNION pour le travail électronique, informatique et statistique.

Je remercie vivement Ronan JUBIN pour son aide sympathique pendant la rédaction du mémoire.

Je remercie Eric PETIT et Dominique VALLET pour les analyses génétiques et leur contribution dans la collecte de données

Je tiens à saluer les assistants du Taï Monkey Project en particulier DIERO Gnonsoa Bertin qui m'ont soutenu et aidé pendant les observations au parc national de Taï.

Je remercie du fond du cœur Muriel BASILE pour son aimable soutien et son aide tant au cours de mon travail de thèse que pendant mes séjours en France.

Mes remerciements vont à l'endroit de tous les chercheurs de la station biologique de Paimpont en particulier à P. DELEPORTE, M. LÉBOUVIER et Yannick DELETTRE.

A Haïfa, Jeff, Glenn, Léon, Hélène, Souazic, Arnaud, Xavier, Carols, Clémence, et à toutes les personnes en France, en Ecosse (Anne, karline) et en Côte d'Ivoire (Antoine Celestion, Mamadou, Siaka, Aboudlaye, Djakaridja, Yaya, Abbé Michel, ect. ...pour les moments agréables et/ ou qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

J'ai une tendre pensée pour Alphonsine Adja KOUAO, ma fiancée, pour tous ces efforts et son soutien permanent et réconfortant durant toutes les années de cette thèse et dans tous les moments d'incertitude.

Mes remerciements vont enfin à l'endroit de tous les membres de ma famille, mes frères et sœurs pour l'affection, le soutien moral, financier et matériel qu'ils m'ont toujours apporté. J'ai une pensée spéciale pour mon « père » Boko OUATTARA et mes précieux cousins et cousines grâce à qui mes études supérieures se sont déroulées dans de bonnes conditions.

Je dédie cette thèse, à mon père, paix et repos à son âme, et surtout à ma mère Fissatou OUATTARA, pour son amour, toutes les prières et conseils précieux. Que Dieu lui accorde sa grâce et une santé de fer.

Je ne peux m'empêcher, pour finir, de saluer tous ces mones de Campbell qui ont accepté de collaborer pendant la collecte des données et m'ont parfois donné la force de tenir dans les conditions difficiles de travail dans la Forêt du parc national de Taï.

SOMMAIRE

CHAPITRE 1 – INTRODUCTION GENERALE	9
1.1 Evolution de la communication vocale animale et origine du langage humain : positionnement du modèle « primate non-humain » dans les théories actuelles	11
1.2 Production des vocalisations chez les primates non-humains	13
1.2.1 Répertoire vocal	13
1.2.1.1 Répertoire vocal et phylogénie	13
1.2.1.2 Répertoire vocal et structure de l’habitat	14
1.2.2 Déterminismes génétique et social de la production vocale	15
1.2.2.1 Une structure acoustique en grande partie génétiquement déterminée	15
1.2.2.2 Plasticité vocale chez l’adulte et influences sociales	16
1.2.3 Proto-syntaxe chez l’animal ?	18
1.3. Utilisation et perception des vocalisations chez les primates non-humains	19
1.3.1 Reconnaissance de signatures acoustiques	19
1.3.2 Communication référentielle et/ou émotionnelle	19
1.3.3 Apprentissage du contexte d’émission approprié d’un cri et de la compréhension du message	21
1.3.4 Effet d’audience	22
1.3.5 Interactions vocales	23
1.4. Systèmes sociaux chez les primates non-humains	24
1.4.1 Diversité des systèmes sociaux	24
1.4.2. Système social des cercopithèques forestiers	25
1.4.2.1 Organisation sociale	25
1.4.2.2 Différences mâle-femelle	26
1.4.2.3 Associations polyspécifiques	27
1.4.2.4 Autres activités principales	28
1.5. Problématique	28
1.5.1 Choix du matériel d’étude et problématique générale	28
1.5.2 Objectifs	30

CHAPITRE 2 – METHODOLOGIE GENERALE	35
2.1 Le site d'étude : Parc National de Taï	37
2.1.1 Localisation géographique	37
2.1.2 Climat	37
2.1.3 Flore	38
2.1.4 Faune	39
2.1.4.1 Animaux non-primates	39
2.1.4.2 Primates	40
2.2 Matériel biologique	45
2.2.1 Espèce étudiée : la mone de Campbell	45
2.2.1.1 Description morphologique, données écologiques et répartition géographique	46
2.2.1.2 Système social	48
2.2.1.3 Système vocal	49
2.2.1.3.1 Mâle adulte	49
2.2.1.3.2 Femelle adulte	50
2.2.2 Sujets étudiés	52
2.3 Collecte des données	53
2.3.1 Données comportementales	53
2.3.1.1 Observations	53
2.3.1.2 Expériences	56
2.3.1.2.1 Simulation de présence de prédateur	56
2.3.1.2.2 Repasses de cris du mâle Campbell	60
2.3.2 Données génétiques	60
2.4 Analyses de données	61
2.4.1 Données comportementales	61
2.4.2 Données génétiques	62
CHAPITRE 3 – STRATEGIES DE DEFENSE CONTRE LES PREDATEURS : PROFILS COMPORTEMENTAUX DES MALES ET DES FEMELLES ADULTES	67
ARTICLE 1: Anti-predator strategies of free-ranging Campbell's monkeys	69

CHAPITRE 4 – CRIS D’ALARME DES FEMELLES ADULTES : UN SYSTEME PROPICE A UNE COMMUNICATION REFERENTIELLE	95
ARTICLE 2: The alarm call system of female Campbell's monkeys	97
CHAPITRE 5 – LES CRIS FORTS DES MALES ADULTES : FORME PRIMITIVE DE SYNTAXE	129
ARTICLE 3: Campbell’s monkeys use affixation to alter call meaning	131
ARTICLE 4: Contextually-determined call combinations in a forest guenon: a case of proto-syntax?	155
ARTICLE 5: Rhythm in the loud calling of Campbell’s monkeys	183
Quelques expériences préliminaires	205
CHAPITRE 6 – DISCUSSION ET CONCLUSION	209
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	227
ANNEXES	255

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GENERALE

Chapitre 1- Introduction générale

1.1. Evolution de la communication vocale animale et origine du langage humain : positionnement du modèle « primate non-humain » dans les théories actuelles

Il est désormais admis par une grande partie de la communauté scientifique qu'étudier la communication vocale animale est un moyen de mieux comprendre l'origine du langage humain (Hauser *et al.*, 2002 ; Hausberger *et al.*, 2008). Si, comme pour toute étude évolutionniste d'ordre comportemental, les apports d'une approche archéologique restent limités, de nombreux parallèles entre le langage humain et la communication vocale animale peuvent en effet être trouvés. Le primate non-humain apparaît alors comme le candidat logique pour une telle comparaison en raison de la forte similarité génétique et anatomique avec l'homme, tant sur le plan des organes vocaux (Fitch, 2000 ; Riede & Zuberbühler, 2003), que sur le plan des structures cérébrales impliquées dans la communication vocale (Wang, 2000). Pourtant, les études sur la flexibilité acoustique soulignent plus de similarités oiseaux - homme que singe-homme. Par exemple, l'imitation de la parole humaine semble impossible chez les singes (Hayes & Hayes, 1951), alors qu'elle est possible chez les oiseaux (Pepperberg, 1997) et les mammifères marins (Eaton, 1979). Même dans la communication naturelle des oiseaux et des cétacés, des parallèles avec le babillage, avec l'importance du partenaire social dans la structuration du répertoire vocal individuel et avec les dialectes chez l'homme ont été trouvés (Marler, 1990 ; Snowdon & Hausberger, 1997 ; Tyack, 2000 ; Deecke *et al.*, 2002 ; Yurk *et al.*, 2002). Par contre, chez les primates non-humains, les cris sont généralement considérés comme génétiquement déterminés avec une variabilité acoustique qui serait uniquement due à des changements maturationnels (Owren *et al.*, 1992 ; Seyfarth & Cheney, 1997).

Face à cette énigme évolutive, deux grands courants de pensée sur l'origine du langage ont émergé. Le premier, prônant une « discontinuité Homme-animal », avance que les capacités langagières de l'Homme d'aujourd'hui sont qualitativement différentes de celles des animaux quelle que soit l'espèce. Selon ces auteurs, la différence fondamentale résiderait dans l'absence chez l'animal de toute forme de syntaxe qui est l'essence même du langage (Chomsky, 1981 ; Pinker, 1994 ; Deacon 1997). Le deuxième, mettant en avant une « continuité Homme-animal », souligne que le langage est trop complexe pour avoir évolué sans précurseur (Christiansen & Kirby, 2003 ; Masataka, 2003). Etant donné le « fossé phylogénétique » créé par la capacité de flexibilité acoustique limitée des primates non-humains, deux écoles s'opposent. Certains prônent une « origine gestuelle » du langage soulignant les similarités importantes entre le langage humain et la communication gestuelle des singes et notamment des grands singes (p.ex. Corballis, 2002 ; Arbib, 2005 ; Vauclair & Meguerditchian, 2008). D'autres défendent néanmoins une « origine vocale » du langage humain en s'appuyant sur deux arguments principaux (p.ex. Snowdon & Hausberger, 1997 ; Masataka, 2003 ; Seyfarth *et al.*, 2005). D'une part, la communication vocale animale et le langage humain sont avant tout des actes sociaux (Smith, 1969 ; Locke & Snow, 1997) et il est donc logique de penser que des pressions sociales ont influencé leur évolution (Hausberger *et al.*, 2008). Ainsi, des parallèles entre le langage humain et la communication vocale animale apparaissent à différents niveaux phylogénétiques lorsque l'on étudie la façon dont la vie sociale influence la communication vocale. D'autre part, pour comprendre toutes les racines du langage, il est important d'en étudier les précurseurs chez l'animal non seulement au niveau de la production vocale (structure acoustique des signaux, plasticité) mais également au niveau de l'utilisation et de la perception (dont la compréhension) des vocalisations (Seyfarth & Cheney, 1997 ; Seyfarth *et al.*, 2005). C'est dans ce dernier objectif qu'a été réalisé ce travail de thèse.

1.2. Production des vocalisations chez les primates non-humains

1.2.1 Répertoire vocal

Le répertoire vocal correspond à un ensemble de structures acoustiques propres à une espèce donnée (Gautier, 1975). Ce répertoire vocal est composé de plusieurs types de cris qui sont différenciables par leurs structures acoustiques plus ou moins stéréotypées et leurs contextes d'émission. Un type de cri est produit par plusieurs individus d'une même ou de plusieurs classe(s) d'âge-sexe. Ainsi, on distingue classiquement entre autres les cris associés à des comportements sexuels (p.ex. cri de copulation - Pfefferke *et al.*, 2008), aux interactions pacifiques et agonistiques inter-individuelles (p.ex. cri de contact – Macedonia, 1986 ; cri de cohésion – Gautier, 1975 ; cri de menace – Gouzoules & Gouzoules, 1989 ; cri de détresse – Lemasson *et al.*, 2008) ou encore à des événements extérieurs vitaux (p.ex. cri d'alarme – Seyfarth & Cheney, 1980, cri de nourriture – Hauser *et al.*, 1993).

La structure acoustique des cris constituant le répertoire vocal d'une espèce est sous l'influence de différents facteurs génétiques et environnementaux.

1.2.1.1 Répertoire vocal et phylogénie

De nombreux travaux ont montré que les structures acoustiques d'une espèce dépendent en partie de sa place phylogénétique, avec plus de similarités entre espèces phylogénétiquement proches: colobes (Oates & Trocco, 1983) ; gibbons (Haimoff *et al.*, 1984 ; Geissmann, 2002), tamarins (Snowdon *et al.*, 1986). Gautier (1988) a montré, chez les cercopithèques, une possibilité d'établir un arbre phylogénétique précis à partir des caractéristiques acoustiques spécifiques qui soient en accord avec ceux mis en place à partir des données moléculaires.

1.2.1.2 Répertoire vocal et structure de l'habitat

L'influence de l'habitat peut être observée à deux niveaux. Tout d'abord, le degré de visibilité dans l'habitat va déterminer la prédominance de l'uni ou de la multimodalité de la communication d'une espèce. Pour les singes forestiers et notamment les arboricoles, la communication vocale est avantageuse car elle leur permet de communiquer sur une plus longue distance qu'avec des signaux visuels, rapidement limités par la densité du feuillage, mais également avec plusieurs membres du groupe simultanément et dans un périmètre de 360° (Marler, 1965). Par contre les singes vivant dans des milieux ouverts ont développé de nombreux signaux visuels (Hinde & Rowell, 1962).

D'autre part, la structure de l'habitat va avoir des conséquences sur la dégradation des sons lors de leur propagation dans l'habitat. La forêt est contraignante pour la propagation du son en raison de la déformation et de l'atténuation de certaines structures acoustiques par les obstacles végétaux mais également en raison du bruit de fond ambiant important qui cumulés augmentent les risques de confusion entre le signal envoyé par l'individu émetteur et le signal reçu par l'individu receveur (Brown & Waser, 1984). Ainsi, des adaptations aux conditions de l'habitat ont pu être constatées. Les singes forestiers ont développé un répertoire vocal discret, composé de types de cris très stéréotypés avec peu de risques de confusion possible, alors que les primates de savane ou vivant dans un milieu moins contraignant, posséderaient un répertoire gradué, avec de nombreuses structures transitoires entre les différents types de cris (Marler, 1965 ; Green, 1975 ; Gautier & Gautier-Hion, 1977 ; Fischer *et al.*, 2001 ; Fischer & Hammerschmidt, 2002). Néanmoins, certaines espèces forestières comme le colobe rouge (*Procolobus badius* : Marler, 1970) et le talapoin (*Miopithecus talapoin* : Gautier, 1974) présentent des gradations significatives. Ainsi, l'habitat n'est pas le seul facteur déterminant la composition du répertoire.

D'autres adaptations existent chez les singes forestiers. Les marmosets (*Callithrix jacchus*) modifient la structure de leur cri en fonction de l'intensité du bruit de fond ambiant (Brumm *et al.*, 2004). Chez certaines espèces forestières où le dimorphisme sexuel est marqué, comme chez les cercopithèques, on distingue les cris de faible intensité, destinés à se propager sur une courte distance pour une communication intra-groupe, et les cris forts, propres aux mâles adultes, destinés à se propager sur de plus grandes distances et généralement impliqués dans une communication inter-groupes notamment pour la protection du territoire (Gautier, 1975 ; Gautier & Gautier, 1977). Les mâles produisent alors des cris forts et graves qui sont moins atténués au cours de leur propagation (Brown & Waser, 1984). Pour cela, les mâles cercopithèques ont développé des sacs vocaux supra-laryngés (Gautier, 1971). Cette adaptation a été observée chez d'autres singes forestiers comme le hurleur (Kelemen, 1960).

1.2.2 Déterminismes génétique et social de la production vocale

1.2.2.1 Une structure acoustique en grande partie génétiquement déterminée

Les études expérimentales d'isolement social, d'assourdissement et d'hybridation vont dans le sens d'un déterminisme génétique important (Talmage-Riggs *et al.*, 1972 ; Winter *et al.*, 1973 ; Geismann, 1984 ; Hammerschmidt *et al.*, 2001). Ainsi, dès la naissance, un jeune singe possède tout le répertoire de sa propre espèce. Néanmoins, certains paramètres acoustiques peuvent varier avec l'âge et plus particulièrement avec la transformation morphologique du tractus vocal (p.ex. augmentation de la gravité de la voix – Gautier & Gautier, 1988 ; Inoue, 1988 ; Hauser, 1989). Cette évolution peut être continue ou discontinue et selon les espèces, elle affecte différemment les mâles et les femelles. Chez les

cercopithèques, on assiste à une véritable mue vocale des mâles à la maturité sexuelle qui deviennent alors incapables de produire des sons dans le registre aigu et qui commencent à émettre les cris forts propres à leur classe d'âge-sexe (Gautier & Gautier-Hion, 1977).

Quelques études témoignent néanmoins de l'existence de structures non-adultes à la naissance soulignant la nécessité de pratiquer pour acquérir le répertoire adulte. C'est le cas du marmoset où un système comparable au babillage humain a été décrit (Elowson *et al.*, 1998). Au cours de cette phase d'acquisition, le modèle social prime sur le modèle génétique chez le macaque japonais. En effet, des expériences d'adoption croisée effectuées entre macaques japonais et macaques rhésus ont montré que, malgré une forte similarité des répertoires entre les deux espèces (Owren *et al.*, 1992), le jeune développe des cris avec une structure plus proche de l'espèce adoptive que celle de l'espèce biologique (Masataka & Fujita, 1989).

1.2.2.2 Plasticité vocale chez l'adulte et influences sociales

Chez quelques espèces, une certaine plasticité acoustique a été observée chez l'adulte avec une modification de la structure fine du cri. Par exemple, le macaque japonais (Sugiura, 2001) et le chimpanzé (Mitani & Gros-Louis, 1998) modifient au cours d'une interaction vocale certains paramètres acoustiques pour produire un cri ressemblant au cri produit par leur interlocuteur. Lorsqu'un macaque japonais a émis un cri sans recevoir de réponse vocale, il produit alors un deuxième cri en modifiant la structure acoustique ; en effet, produire un cri plus long et plus modulé augmente les chances de recevoir une réponse (Koda, 2004). Il existe également un exemple de plasticité contrôlée socialement chez les cercopithèques. Une femelle adulte mone de Campbell possède dans son répertoire à un même moment plusieurs variantes du cri de contact de l'espèce (Lemasson *et al.*, 2003). Ces variantes diffèrent dans le contour de leur modulation de fréquence. De plus, les mêmes variantes ont été trouvées dans

le répertoire des femelles entretenant des relations sociales privilégiées, on parle alors de partage vocal. Les structures des variantes ainsi que le réseau de partage vocal varient d'une année sur l'autre en fonction des changements d'affinités au sein du groupe (Lemasson & Hausberger, 2004). Enfin, chez le babouin (*Papio cynocephalus ursinus*), c'est le rang hiérarchique du mâle qui influence la structure acoustique de son cri et une chute dans la hiérarchie de dominance est alors suivie d'une transformation du cri (Fischer *et al.*, 2004).

Une modification inhabituelle de la composition du groupe semble être un contexte propice à l'observation de ce genre de plasticité vocale chez l'adulte. Des changements significatifs de signatures vocales associés à des phénomènes d'apprentissage ont été observés suite à l'arrivée ou au départ d'un nouvel individu dans le groupe social (Snowdon & Elowson, 1994 ; Elowson & Snowdon, 1999 ; Marshall *et al.*, 1999 ; Rukstalis *et al.*, 2003 ; Lemasson & Hausberger, 2004). A notre connaissance, seulement un cas d'innovation vocale a été observé chez une espèce de primate non-humain. Des chimpanzés captifs se sont mis à produire des signaux vocaux nouveaux pour l'espèce (« extended grunt ») pour attirer l'attention d'humains (Hopkins *et al.*, 2007).

Enfin, deux études ont décrit l'existence de « dialectes » transmis socialement. Cela a été démontré chez le macaque japonais par une comparaison des cris de deux populations en montrant que la signature populationnelle n'apparaît qu'au bout de plusieurs mois au cours du développement vocal (Tanaka *et al.*, 2006). Chez le chimpanzé, deux communautés divergent vocalement d'autant plus qu'elles sont proches géographiquement avec donc un risque de compétition important (Crockford *et al.*, 2004).

Toutes ces études montrent que même si la structure de base de l'espèce semble fortement génétiquement déterminée chez le singe, un « affinage » acoustique sous influences sociales reste possible.

1.2.3 – Proto-syntaxe chez l’animal ?

Certaines espèces ne produisent pas leur cri isolément mais émettent plutôt une succession de cris ou de notes formant ainsi un chant complexe (oiseau chanteur - Snowdon & Hausberger, 1997 ; gibbon – Geissmann, 2002 ; baleine - Suzuki *et al.*, 2006). L’analyse de la variabilité de ce genre de production vocale a conduit certains auteurs à décrire chez l’animal l’existence d’une forme primitive de syntaxe même si cela reste très débattu en raison de la simplicité de cette proto-syntaxe par rapport à celle décrite chez l’homme (Hauser *et al.*, 2002 ; Yip, 2006).

On trouve pourtant dans ces chants des règles d’organisation temporelle qui permettent de créer différentes signatures individuelles, populationnelles ou spécifiques (Podos, 1996 ; gibbon – Geissmann, 2002 et Oyakawa *et al.*, 2007). Les différents cris ou notes ne se suivent pas aléatoirement. Lorsque l’on perturbe artificiellement cette organisation, le chant de l’oiseau perd sa fonction originelle (Valet & Kreutzer, 1995 ; Holland *et al.*, 2000 ; Clucas *et al.*, 2004).

Il existe également chez quelques rares espèces des preuves de combinaisons sémantiques de différents cris ou notes. Les mésanges produisent un chant composé de deux notes C et D en nombre variable. Selon le nombre respectif de C ou de D, le chant sera alors perçu comme un signal pacifique ou agonistique (Freeberg & Lucas, 2002). Concernant le singe, une étude a montré cela chez le cercopithèque hocheur (Arnold & Zuberbühler, 2006b). Le cercopithèque hocheur produit indifféremment des « Pyows » ou des « Hacks » en réponse à la présence d’un prédateur, mais lorsque le mâle combine ces cris en séquences « Pyow(s)-Hack(s) », il transmet alors un message supplémentaire déclenchant l’éloignement du groupe de la zone de danger (Arnold & Zuberbühler, 2008).

1.3. Utilisation et perception des vocalisations chez les primates non-humains

1.3.1 Reconnaissance de signatures acoustiques

Une des fonctions supposées des cris est de transmettre diverses informations sur l'émetteur : son espèce, son sexe, son appartenance à une lignée ou à un réseau social particulier ou encore son identité. Des expériences de repasse de cris ont montré que les singes étaient capables de décoder ce genre d'informations dans le cri entendu sans autre source d'information visuelle ou contextuelle. Par exemple, la reconnaissance auditive de l'identité de l'émetteur a été montrée chez de nombreuses espèces de singes du nouveau ou de l'ancien monde (Cercocèbe - Waser, 1977 ; Marmoset - Snowdon & Cleveland, 1980 ; Vervet - Cheney & Seyfarth, 1980 ; singe écureuil - Symmes & Biben, 1985 ; babouin - Lemasson *et al.*, 2008). Chez le macaque et le babouin, il existe une reconnaissance du lien de parenté entre deux individus (Rendall *et al.*, 1996 ; Wittig *et al.*, 2007). Lorsque l'on repasse le cri de menace d'une femelle A à une femelle B, après que B ait été réellement menacé par un proche parent de A ou par un individu non-apparenté à A, le receveur B réagit différemment évaluant l'intention de l'émetteur (s'éloignant dans le cas d'une « entraide familiale » - Wittig *et al.*, 2007).

1.3.2 Communication référentielle et/ou émotionnelle

Selon Smith (1965), la communication vocale correspond à un échange entre un émetteur qui délivre un message encodé dans la structure acoustique d'un signal et dépendant du contexte (abiotique, biotique, social) et un receveur qui en perçoit une signification et produit en conséquence une réponse comportementale.

De nombreuses études soulignent l'existence d'un codage structural utilisé par les membres d'un groupe social afin de transmettre des informations référentielles sur : une

source de nourriture (*Macaca sinica* – Dittus, 1984), le succès d'un acte de copulation (*Macaca sylvanus* - Pfefferle *et al.*, 2008), ou le type de prédateur, p.ex. aérien vs terrestre, ou aigle vs léopard vs serpent (*Chlorocebus aethiops* – Struhsaker, 1967 ; Cheney & Seyfarth, 1982 ; *Lemur catta* — Macedonia, 1990 ; *Cercopithecus diana* - Zuberbühler *et al.*, 1997). Pour parler de communication référentielle, trois critères doivent être validés : (1) à chaque catégorie contextuelle est associée une structure acoustique stéréotypée et aucun autre contexte ne doit déclencher l'émission de cette structure, (2) l'individu receveur adapte sa réponse au contexte (p.ex. monter sur un arbre lors d'une attaque de léopard et se cacher dans un buisson lors d'une attaque d'aigle - Cheney & Seyfarth, 1990), (3) le message délivré uniquement vocalement (p.ex. lorsque l'on repasse le cri via un haut-parleur) même hors contexte (sans présence de prédateur réel) suffit à déclencher cette réponse. Chez le cercopithèque Diane, les mâles et les femelles produisent des cris différents pour l'aigle et le léopard (Zuberbühler *et al.*, 1997). Les femelles réagissent de façon similaire lorsqu'elles entendent le cri du léopard (ou de l'aigle), donc du vrai prédateur, ou le cri d'alarme du mâle réservé au léopard (ou à l'aigle). En soumettant ces Diane à deux signaux consécutifs, Zuberbühler *et al.* (1999) ont confirmé que les femelles ne réagissaient pas à la structure acoustique mais bien à la valeur référentielle du signal. Bien que ces messages soient destinés généralement aux membres du groupe, donc à des individus conspécifiques, il existe des preuves de décodage du message référentiel émis par une autre espèce sympatrique que ce soit un autre primate (p.ex. *C. pogonias* - *C. cephus* : Gautier & Gautier-Hion, 1983, *C. diana diana* – *C. campbelli campbelli* : Zuberbühler, 2002) ou un oiseau (*C. diana diana* – *Guttera pucherani* : Zuberbühler, 2000a).

Certains auteurs ne croient pas en l'émission d'un message référentiel volontaire. Ils parlent alors de communication émotionnelle, la structure acoustique du signal reflèterait plutôt un changement de l'état affectif de l'émetteur (« Motivation structural rules » : Morton,

1977 ; Sherer & kappas, 1988 ; Jürgens, 1995). Chez l'homme également, l'état émotionnel a des répercussions sur la voix (Breitenstein *et al.*, 2001). Du fait de leur implication dans les interactions pacifiques au sein du groupe, les cris de contact ou de cohésion seraient plus particulièrement susceptibles de refléter une telle émotivité (Owing & Morton, 1998). Il est probable que les communications émotionnelle et référentielle soient indissociables. En 1992, Marler propose alors un modèle dual distribuant les types de cris le long d'un gradient émotionnel - référentiel.

Ces études montrent un parallèle évident entre la communication référentielle des singes et la sémantique chez l'homme. Pourtant, une différence importante persiste. La communication vocale animale n'est pas symbolique, contrairement au langage (Deacon, 1997). En effet, les signaux référentiels des singes sont toujours émis en même temps que se produit le contexte auquel ils font référence, alors que l'homme peut communiquer sur un événement éloigné géographiquement ou temporairement (Gärdenfors, 2003).

1.3.3 Apprentissage du contexte d'émission approprié d'un cri et de la compréhension du message

Si la plupart des cris des singes sont innés, comme le cri d'alarme pour l'aigle du vervet, le contexte d'émission approprié est acquis par expérience sociale. Seyfarth & Cheney (1997) ont montré qu'avec l'âge, on observe une augmentation de la sélectivité de l'utilisation des cris dans des contextes de plus en plus restreints (d'abord tout animal volant, puis uniquement les gros oiseaux, puis uniquement les rapaces dangereux). L'apprentissage passerait par un renforcement par l'adulte qui émet un cri en réponse à celui du jeune mais uniquement lorsque le contexte est approprié (Seyfarth & Cheney, 1980). De plus, le message véhiculé par le cri est également appris. Ce n'est qu'avec l'expérience que le jeune adoptera la

bonne réponse (courir dans un buisson) en entendant un cri d'alarme pour l'aigle (Seyfarth & Cheney, 1997).

Le cercopithèque Diane a un cri d'alarme « léopard » et un cri d'alarme « aigle » mais face à son troisième prédateur naturel, le chimpanzé, ce cercopithèque ne vocalise pas. En effet, il est plus prudent de se taire face au chimpanzé qui contrairement au léopard et à l'aigle, ne chasse pas en bondissant ou en plongeant sur sa proie par surprise, mais en la poursuivant longuement dans les arbres (Boesch & Boesch, 1989). Ainsi, vocaliser revient à augmenter les risques de se faire repérer par les chimpanzés qui en plus chassent en groupes organisés (Boesch, 1994). Zuberbühler (2000b) a de plus constaté que l'expérience jouerait un rôle essentiel dans l'acquisition de cette stratégie anti-prédatrice. En effet, seuls les cercopithèques Diane vivant avec des chimpanzés dans leur domaine vital se taisent lorsque l'on repasse un cri de chimpanzé par haut-parleur, alors que celles vivant loin du territoire des chimpanzés vocalisent.

1.3.4 Effet d'audience

La flexibilité dans l'utilisation des cris est bien connue chez le singe et a notamment été décrite dans les travaux traitant de l'effet d'audience sur l'émission vocale. La composition de l'audience influe directement sur le nombre de cris émis. Par exemple, une mère aura plus tendance à émettre un cri d'alarme si son petit est autour alors qu'un mâle criera plus s'il est accompagné de femelles (vervet - Cheney & Seyfarth, 1985 et 1990 ; marmoset - Blumstein *et al.*, 1997). Cet effet d'audience a également été démontré dans d'autres contextes tels que le recrutement alimentaire (Clark, 1993 ; Caine *et al.*, 1995). Chez les macaques rhésus par exemple, il a été montré qu'un individu découvreur de nourriture crie ou non en fonction du risque d'être repéré par un congénère et donc du risque de représailles (Hauser, 1992) alors que chez les chimpanzés, l'individu découvreur criera plus ou moins en

fonction de la quantité de nourriture découverte et de la possibilité de la partager avec d'autres, c'est-à-dire si elle est en un ou plusieurs morceaux (Hauser, 1993). Le cri de copulation a longtemps été considéré comme entièrement déterminé par le cycle endocrinien. Pourtant, chez le chimpanzé, une femelle va d'autant plus crier qu'elle copule avec un mâle de rang élevé mais d'autant moins crier que d'autres femelles adultes sont dans le voisinage (Townsend *et al.*, 2008). Concernant les cris affiliatifs, le mâle chimpanzé criera d'autant plus que ses partenaires d'alliance sont autour (Mitani & Nishida, 1993).

1.3.5 Interactions vocales

La flexibilité dans l'utilisation des cris est également observée lorsque l'on s'intéresse aux interactions vocales. Chez de nombreuses espèces de primates, un individu synchronise ses émissions vocales à celles d'un congénère formant ainsi un échange vocal (de cris - Symmes & Biben, 1988 ; Sugiura & Masataka, 1995) ou un duo (de chants - Geissmann & Orgeldinger, 2000 ; Geissmann, 2002). Chez les cercopithèques, les échanges vocaux concernent uniquement les cris de contact et de cohésion (Gautier & Gautier, 1978). Ces échanges se font de plus majoritairement entre certains membres privilégiés du groupe (Lemasson *et al.*, 2006).

Ces interactions vocales ont été comparées à des formes primitives de conversation humaine (Snowdon & Cleveland, 1984 ; Sugiura & Masataka, 1995 ; Hausberger *et al.*, 2008). En effet, les animaux ne crient pas simultanément mais respectent un délai maximum de réponse, qui peut varier d'une espèce voire d'un groupe à l'autre (Sugiura & Masataka, 1995 ; Lemasson *et al.*, 2005a). Ce délai peut également être modulé par le degré d'affinité entre les deux interlocuteurs (Biben *et al.*, 1986). Enfin, les individus respectent des tours de parole (Snowdon, 1988 ; Symmes & Biben, 1988 ; Lemasson & Hausberger, en préparation).

1.4. Systèmes sociaux chez les primates non-humains

1.4.1 Diversité des systèmes sociaux

Altmann (1962) définit une société animale comme étant une agrégation d'individus d'une même espèce, inter-communicant socialement, vivant dans un espace déterminé. Les systèmes sociaux chez les primates peuvent se définir à partir des paramètres démographiques : structure sociale (taille et composition des groupes, répartition spatio-temporelle des individus) ou des paramètres sociaux : organisation sociale (nature des interactions sociales et distribution au sein du groupe) (Roeder & Anderson, 1990). Selon Rowe (1996), on distingue quatre grandes catégories de structures sociales chez les singes : solitaire (ex : orang-outan), couple (ex : gibbon, marmoset), uni-mâle multi-femelles (ex : la plupart des cercopithèques), multi-mâles multi-femelles (ex : la plupart des macaques et des babouins). Cependant, cette classification simpliste ne peut à elle seule définir véritablement la complexité des systèmes sociaux. Ainsi, le babouin gelada (*Theropithecus gelada*) forme des unités uni-mâles qui s'associent en bandes de 60 à 100 individus, alors que le babouin de Guinée (*Papio cynocephalus*) vit en groupes multimâles qui se divisent en petites unités pour la recherche de la nourriture (Dunbar, 1988). Par ailleurs, le groupe social est un système dynamique avec une structure démographique variant en fonction de divers événements : décès, naissance, fission, fusion, migrations de mâle (Robbins, 1995) ou de femelle (Hacourt, 1978).

Les différentes espèces de primates non-humains diffèrent également de part leur type d'organisation sociale. Selon Thierry (1990b), trois éléments essentiels permettent de distinguer les types d'organisation sociale : (1) le choix d'association, qui se réalise à travers les interactions sociales, (2) l'asymétrie du pouvoir, liée à la compétition et qui met en exergue les relations de « dominant-subordonné », et (3) la faculté de « négocier » qui vise à

influencer ses congénères ou préserver sa liberté d'action. Ainsi, au sein d'un groupe stable, les relations ne sont pas réparties de façon homogène. La préférence pour les membres de sa lignée est une règle très répandue chez les primates (Walters, 1987 ; Gouzoules *et al.*, 1984 ; Berstein, 1991). Elle s'exprime dans la tolérance pour le partage de nourriture, la formation de coalition (Chapais & Larose, 1988 ; Thierry, 1990a ; Silk, 2002) ainsi que dans la fréquence et la durée des interactions pacifiques (Janus, 1989).

1.4.2. Système social des cercopithèques forestiers

Les cercopithèques regroupent la famille des singes à queue (*Cercos* = queue, *pithecus*=singe) et pour la plupart, les espèces sont forestières, arboricoles ou semi-arboricoles (Gautier-Hion *et al.*, 1999). La majorité des espèces vivent en harem de taille variable selon les espèces avec un seul mâle et plusieurs femelles adultes. Seuls les mâles migreraient à la maturité sexuelle (Cords, 1987). Une espèce de cercopithèque, le singe de Brazza (*Cercopithecus neglectus*), vit pourtant en famille composée d'un couple et de leur progéniture.

1.4.2.1 Organisation sociale

En raison de la difficulté d'observer individuellement les animaux en milieu forestier, peu de descriptions de l'organisation sociale des cercopithèques sauvages ont été effectuées. Néanmoins, il ressort de quelques travaux qu'un certain nombre de règles permettent de distinguer les cercopithèques forestiers de ceux des milieux ouverts tels que les babouins et les macaques :

- La vigilance et l'ajustement de sa position spatiale en conséquence chez les cercopithèques prédomineraient sur la richesse des interactions physiques (système « monitor-adjust ») à l'inverse des papionidés (Rowell, 1988).

- La prédominance de la communication vocale chez les cercopithèques pallierait l'absence de signaux gestuels spécialisés (mimique, posture – Rowell, 1988) alors qu'une communication multimodale serait fréquente chez d'autres primates (Tomasello & Zuberbühler, 2002).
- Les cercopithèques sont très territoriaux et les différents groupes conspécifiques sont particulièrement intolérants les uns envers les autres (Cords, 1987 ; Buzzard, 2006a).
- Le niveau d'agression intra-groupe est particulièrement faible chez les cercopithèques (*C. mitis* - Rowell, 1988 ; *C. ascanius* - Treves & Baguma, 2002 ; *C. mitis* - Pazol & Cords, 2005 ; *C. campbelli* - Buzzard & Eckardt, 2007) excepté chez certaines espèces comme les cercopithèques Diane (Wolters & Zuberbühler, 2003) et la hiérarchie intra-lignée est quasi-absente (Cords, 1987 et 2000a) alors que les macaques respectent fidèlement le « Matrilineal Rank Inheritance » (les enfants héritent du rang de la lignée maternelle, la mère les domine toutes et la cadette domine les aînées - Kutsukake, 2000).

1.4.2.2 Différences mâle-femelle

Chez les cercopithèques d'une façon générale, il existe un dimorphisme sexuel important dans la taille et le poids du corps (Gautier-Hion, 1975 ; Glenn & Bensen, 1998). Les différences entre mâles et femelles sont également marquées au niveau comportemental. Le mâle du harem est peu intégré spatialement et socialement au groupe (Cords, 1987 et 2000a), contrairement aux babouins (Kummer & Basel, 1968 ; Lemasson *et al.*, 2008) et aux macaques (Nakamichi *et al.*, 1995) qui établissent des relations étroites avec les femelles non réceptives sexuellement. Les femelles forment le noyau social stable du groupe et gèrent l'ensemble des interactions affiliatives et agonistiques intra-groupe (Cords, 2000 et 2002 ; Lemasson *et al.*, 2005b ; 2006). Le mâle, amené à être remplacé souvent (Cords, 1987), passe une grande partie de son temps à la surveillance contre les prédateurs et à la gestion de l'espacement inter-groupes et du ralliement intra-groupe (Gautier, 1969 ; Gautier, 1983). De

plus, les mâles et femelles adultes diffèrent vocalement car seuls les mâles adultes produisent les cris forts de l'espèce (Gautier, 1971). Les femelles adultes et les jeunes des deux sexes produisent un répertoire plus varié de signaux vocaux, qui remplissent diverses fonctions au cours de leurs activités quotidiennes (Gautier & Gautier-Hion, 1977 ; Gautier, 1978 ; Gautier & Gautier, 1982 ; Zuberbühler *et al.*, 1997 ; Lemasson, 2003 ; Lemasson *et al.*, 2004 ; Lemasson & Hausberger, 2004). Les jeunes et les femelles participent à de nombreux échanges vocaux alors que les mâles adultes en sont généralement exclus (Gautier, 1974 et 1998 ; Gautier & Gautier, 1982 ; Lemasson *et al.*, 2005a, 2006).

1.4.2.3 Associations polyspécifiques

Les cercopithèques forment des associations polyspécifiques recréant ainsi une véritable organisation sociale supra-spécifique (Gautier, 1969 ; Gathua, 2000 ; Wolters & Zuberbühler, 2003 ; Buzzard, 2006a, b). Ces associations mélangent différentes espèces de cercopithèques mais également des colobes et des cercocèbes (Buzzard, 2004 ; Bshary & Noë, 1997a). Ces associations sont en général composées d'une espèce « meneuse » et d'une ou plusieurs espèces « suiveuses » dans la coordination des déplacements. Il existe pour certaines espèces un partage des tâches dans la signalisation des prédateurs (ex : association *C. pogonias* – alarme contre les prédateurs aériens, *C. cephus* – alarme contre les prédateurs terrestres ; Gautier & Gautier, 1983) ou encore une espèce qui joue le rôle de sentinelle au profit d'une autre (association *Procolobus badius* et *C. diana* - Bshary & Noë, 1997b). La nature des interactions vocales et non-vocales au sein de ces associations reste peu connue mais des échanges de toilettage et de jeu ont été observés (Gathua, 2000), tout comme des interactions agonistiques (Buzzard, 2004). Le degré d'association varie beaucoup selon les espèces allant de 50% à 85% de la journée passé à proximité (Wolter & Zuberbühler 2003; Buzzard, 2004).

1.4.2.4 Autres activités principales

Chaque espèce est caractérisée par l'utilisation d'une certaine strate forestière, ce qui permet notamment la formation des structures polyspécifiques avec une distribution verticale des espèces. Certaines espèces comme le cercopithèque Diane vivent plutôt en hauteur alors que d'autres comme la mone de Campbell occupent les strates inférieures (McGraw, 1996 et 2000 ; Buzzard, 2006a). Les déplacements d'un groupe de cercopithèques à des fins généralement de fourragement alimentaire occupent une grande partie du budget-temps quotidien des groupes contrairement aux interactions sociales (Bourlière *et al.*, 1970 ; Galat & Galat-Luong, 1985). Ces déplacements se font à l'intérieur d'un territoire dont les frontières sont des zones sujettes à des rencontres agonistiques (menaces pour la plupart) inter-groupes (Buzzard & Eckardt, 2007 ; Cords, 2002 ; Hill, 1994).

Les activités journalières des cercopithèques varient selon les périodes et sont identique pour tous les groupes de la même espèce (Buzzard, 2004). Pendant leurs repos et leurs déplacements, les cercopithèques font preuve d'une grande vigilance à l'égard des dangers qui peuvent surgir de tous les côtés en forêt, comme la chute d'un arbre (Zuberbühler, 2000a ; Uster & Zuberbühler, 2001) ou l'attaque d'un prédateur (léopard, aigle, chimpanzé, homme - Kummer & Noë, 1994 ; Höner *et al.*, 1997).

1.5. Problématique

1.5.1 Choix du matériel d'étude et problématique générale

Bien qu'étant proches génétiquement et anatomiquement de l'Homme et en raison de leur capacité de flexibilité vocale limitée, les singes sont souvent considérés comme de mauvais modèles pour une comparaison homme-animal lorsque l'on s'intéresse à l'évolution

de la communication vocale et à l'origine du langage humain (Janik & Slater, 1997). Pourtant, les travaux récents de ces dix dernières années sur les cercopithèques ont remis en lumière le modèle primate non-humain ouvrant de nouvelles voix de recherche prometteuses. Trois séries d'études majeures sur les cercopithèques ont souligné des parallèles évidents avec le langage humain en termes de production, d'utilisation et de perception des vocalisations :

- 1) Les travaux sur la mone de Campbell captive ont mis en évidence l'existence de partage vocal de cris de contact entre femelles adultes (Lemasson *et al.*, 2003 ; Lemasson & Hausberger, 2004 ; Lemasson *et al.*, 2005b). C'est, à notre connaissance, la seule preuve de partage vocal entre certains partenaires sociaux préférentiels chez une espèce de singe, alors que ce phénomène a été bien décrit chez les dauphins (Tyack, 2000 ; Janik, 2000) et les oiseaux par exemple (Hausberger *et al.*, 1995 ; Brown & Farabaugh, 1997) mais également chez l'homme (Milroy, 1987 ; Eckert, 2000 ; Barbu, 2003). En captivité, ces cris jouent un rôle essentiel dans l'organisation sociale du groupe, notamment dans la création et le maintien de liens privilégiés au sein du groupe (Lemasson *et al.*, 2005a et 2006). Pourtant à ce jour, on ne sait rien ni sur l'utilisation de ces cris de contact, ni sur l'existence ou non de partage vocal, ni même sur la nature de l'organisation sociale des populations sauvages.

- 2) Les travaux sur le cercopithèque Diane ont montré l'existence de signaux vocaux référentiels chez les mâles et les femelles adultes, témoignant de la présence d'un léopard ou d'un aigle (Zuberbühler *et al.*, 1997). De nombreuses expériences ont été réalisées pour tester la pertinence d'une réelle sémantique conceptuelle et la compréhension, même au niveau inter-espèces, des messages véhiculés (Zuberbühler, 2000a, 2000b et 2001). Il s'agit alors de la première description aussi détaillée de communication d'alarme référentielle depuis les anciens travaux de Cheney & Seyfarth (1990) sur le vervet, un « cousin » savanicole des cercopithèques forestiers. Une autre étude suggère que les mâles mone de Campbell sauvages produiraient également des cris d'alarme « léopard » et « aigle » (Zuberbühler, 2001). Mais à

ce jour, on ne sait absolument rien sur les autres contextes d'émission des cris forts de ces mâles, ni sur les cris d'alarme des femelles sauvages. En captivité, les femelles possèdent un cri d'alarme réservé aux humains (Lemasson *et al.*, 2004).

- 3) Les travaux sur le cercopithèque hocheur consistent en la première démonstration de combinaisons sémantiques chez une espèce de singe. Cela s'apparente à une forme de proto-syntaxe lexicale car l'ajout d'un cri « Hack » à un cri « Pyow » en change la signification (Arnold & Zuberbühler, 2006b ; 2008). Toujours chez la mone de Campbell, des combinaisons de cris ont également été décrites laissant supposer une organisation proto-syntaxique du même ordre que celle du cercopithèque hocheur (Zuberbühler, 2002), mais aucune étude précise des structures acoustiques et des contextes d'émission n'a encore été réalisée.

Ces premiers travaux sur la capacité de plasticité, la communication référentielle et la proto-syntaxe chez le cercopithèque nous encouragent à poursuivre dans cette ligne de recherche et plus particulièrement sur la mone de Campbell sauvage. Nous pensons que l'habitat forestier et la vie sociale en harem ont été des pressions de sélection importantes dans l'émergence de certaines capacités communicatives via le mode vocal et dans la différenciation des répertoires vocaux et des rôles joués par les mâles et femelles, notamment dans la gestion du danger. Par ailleurs, nous ne savons que très peu de choses sur l'organisation sociale de cette espèce à l'état sauvage (Buzzard & Eckardt, 2007) et donc sur l'importance de la communication vocale dans la vie sociale des groupes.

1.5.2 Objectifs

Nous avons alors décidé de mettre en place une série d'observations permettant un suivi continu sur le long terme de plusieurs groupes de mone de Campbell sauvages afin

d'avoir une idée précise de la variabilité au sein du répertoire vocal des mâles et des femelles, de l'ensemble des contextes d'émission naturels des cris et des réseaux de relations sociales.

Les objectifs que nous nous étions fixés au départ, lorsque nous avons mis en place le protocole de collecte de données, s'inspiraient des questions issues des premiers travaux sur cette espèce de Lemasson et Zuberbühler :

- Réseaux sociaux :

Les travaux en captivité ont souligné (1) le rôle clé joué par les femelles adultes dans la structuration des réseaux sociaux, (2) l'importance de l'appartenance à une lignée dans la hiérarchie de dominance et dans la distribution des interactions pacifiques et des proximités spatiales (Lemasson *et al.*, 2006), (3) les conséquences drastiques d'une modification de la composition du groupe sur la nature des relations (Lemasson *et al.*, 2005a) et sur les répertoires vocaux individuels (Lemasson & Hausberger, 2004). Nous avons donc pour objectif d'étudier la nature des interactions sociales et des proximités spatiales dans des groupes sauvages en contexte stable et en contexte perturbé, par exemple lors d'une modification naturelle de la composition du groupe (naissance, décès, émigration d'un sub-adulte, remplacement du mâle adulte en place par un autre).

- Affinités sociales et plasticité des cris de contact :

Les travaux en captivité ont également montré l'existence d'un important degré de plasticité au sein des cris de contact chez les femelles adultes socialement déterminé (Lemasson *et al.*, 2003). L'hypothèse de l'utilisation du partage vocal comme « badge social » a été avancée (Lemasson & Hausberger, 2004), mais nécessitait de vérifier que ce niveau de variabilité existait également dans les populations sauvages et dans quel contexte naturel le partage était utilisé.

- Echanges vocaux, formes primitives de conversation :

Toujours en captivité, Lemasson *et al.* (2005a, 2005b et 2006) ont souligné le rôle primordial des échanges vocaux dans la vie sociale. La question se pose alors du rôle joué par ces interactions en milieu visuellement clos et notamment celui de l'utilisation des différentes variantes de cris de contact, partagées ou non, au sein de ces échanges vocaux. Nous nous posons également la question de l'existence ou non d'échanges vocaux au sein des organisations sociales supra-spécifiques, notamment entre mâles d'espèces différentes.

- Communication référentielle et proto-syntaxe :

Deux cris d'alarme potentiellement référentiels ont été décrits chez le mâle sauvage (Zuberbühler, 2001) ainsi que chez la femelle captive (Lemasson *et al.*, 2004). Etant donné la grande variété des dangers potentiels en forêt et des activités des mâles et des femelles, nous présagions une plus grande diversité de cris d'alarme et de cris forts associés à différents contextes. Gautier (1969) avait souligné l'importance des cris forts des cercopithèques dans l'espace inter-groupes et dans la gestion des déplacements mais aucune étude quantitative n'avait à ce jour été réalisée. De plus, les mâles produisent des séquences de plusieurs cris forts successifs. Une première étude a proposé qu'un troisième type de cri « Boom », placé en introduction de séquence, coderait pour la nature du danger, i.e. prédation ou non (Zuberbühler, 2002). Nous nous proposons alors d'étudier plus en détail la variabilité et les règles d'organisation de ces combinaisons de cris.

Les premières observations que nous avons réalisées ont révélé l'existence d'un répertoire vocal nettement plus complexe, aussi bien dans les cris d'alarme des femelles que dans les cris forts des mâles, que ce qui était connu à ce jour. De plus, la prédation est ressortie comme un facteur primordial pour révéler l'ampleur des capacités communicatives

des mones. Etant donné la difficulté d'observer les conséquences d'une réelle attaque de prédateur dans des conditions naturelles, en raison de sa rareté et de son imprévisibilité, nous avons mis en place en parallèle des observations, une série d'expériences ayant pour objet de simuler la présence de prédateurs.

Ainsi devant le caractère novateur de ces découvertes, nous avons décidé de concentrer l'essentiel de nos premières analyses sur les comportements vocaux et non-vocaux des mâles et des femelles face au danger, notamment de prédation. Ce sont donc uniquement ces premières analyses qui sont présentées dans ce manuscrit. Ce manuscrit s'articule alors autour de trois questions principales :

- Quelles sont les stratégies de défense contre les différents types de prédateur et existe-t-il un partage des rôles entre mâle et femelle ?

- Quels sont les différents cris d'alarme émis par les femelles et dans quels contextes, et quels sont donc les messages potentiellement référentiels qu'elles sont susceptibles de délivrer ?

- Quels sont les différents cris forts émis par les mâles et dans quels contextes, et quels sont donc les messages potentiellement référentiels qu'ils sont susceptibles de délivrer ? Peut-on trouver par ailleurs une forme primitive de syntaxe dans la combinaison des cris en séquences ?

CHAPITRE 2

METHODOLOGIE GENERALE

Chapitre 2- Méthodologie générale

Ce chapitre décrit les conditions d'observations et d'expérimentations ainsi que les méthodes générales d'investigation qui nous ont servi au cours de ce travail de thèse. Les plans méthodologiques propres à chaque étude seront détaillés dans chacun des articles correspondants.

2.1 Site d'étude : Parc National de Taï

2.1.1 Localisation géographique

Le Parc National de Taï (PNT) est situé au sud-ouest de la Côte d'Ivoire, en Afrique de l'Ouest. Il se situe entre la latitude 5°10' et 6°50' nord et la longitude 6°50' et 7°50' ouest (Figure 1). Ce parc de 457.000 ha est une formation fermée de forêt (Schweter, 1999). Il correspond au dernier grand vestige de forêt primaire de l'Afrique de l'Ouest. Dans le cadre du programme MAB (Man And Biosphère) de l'UNESCO, le PNT a été classé « Réserve de la Biosphère » en 1978 et depuis 1982 il est classé au patrimoine mondial de l'humanité (Casparry *et al.*, 2001).

2.1.2 Climat

Le PNT est soumis à un climat de type subéquatorial de transition. Le régime pluviométrique est de type bimodal, avec deux grandes saisons pluvieuses (septembre à novembre et avril à juin) séparées par une inflexion (juillet à août), et une saison sèche (décembre à mars). La moyenne des précipitations annuelles est de 1800 mm et la température moyenne mensuelle varie très faiblement entre 24°C et 26°C. L'hygrométrie de l'air reste élevée toute l'année entre 85 et 90 % (Hoppe-Dominik, 1995).

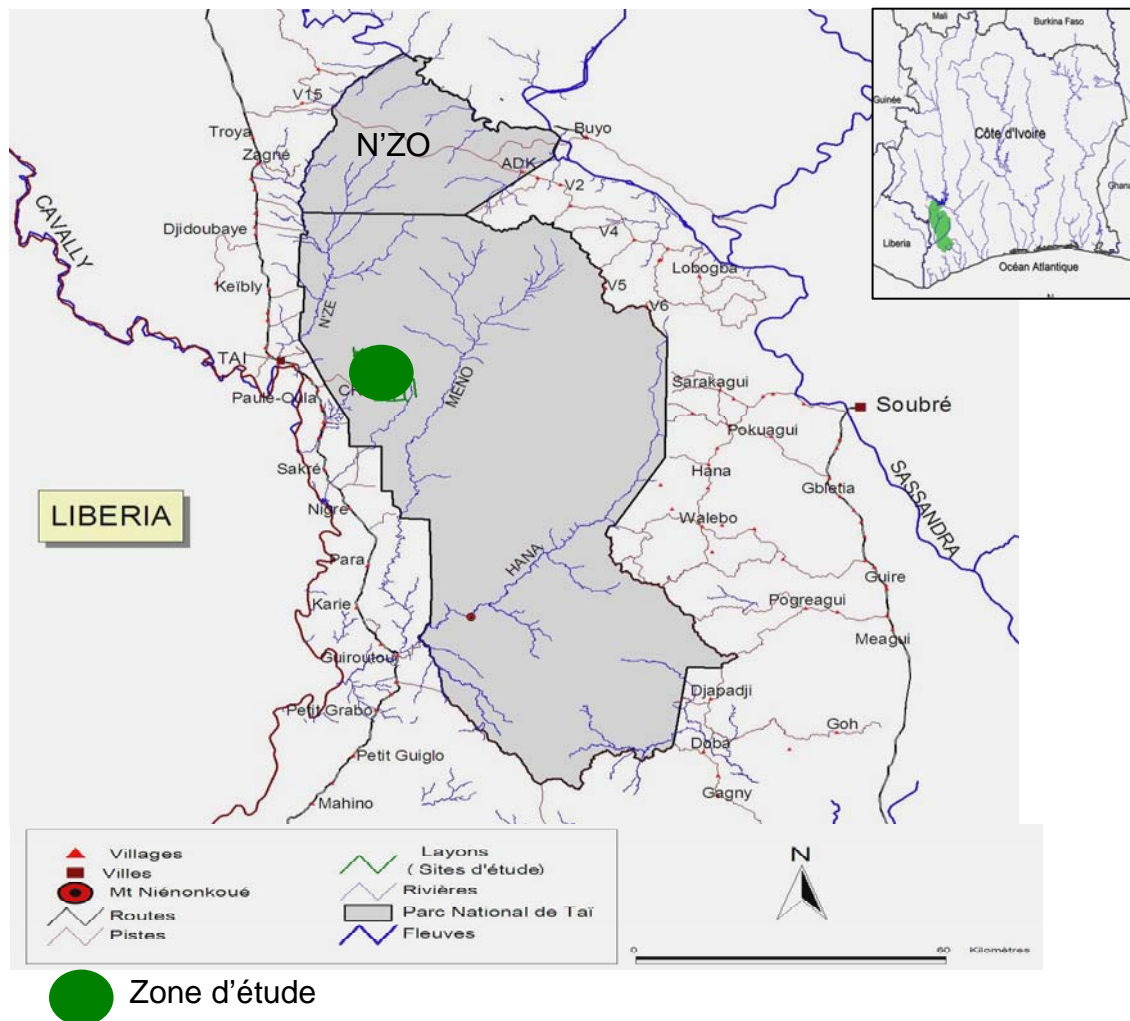


Figure 1. Localisation géographique de la zone d'étude au sein du Parc National de Taï en Côte d'Ivoire (Ban, 2008)

2.1.3 Flore

Selon Guillaumet (1967 et 1994), les conditions éco-climatiques placent l'ensemble du Parc National de Taï dans le secteur ombrophile du domaine guinéen, caractérisé par la forêt dense humide sempervirente ou forêt ombrophile. La plupart des formations végétales du parc et de l'ensemble du sud-ouest ivoirien sont caractérisées par l'existence d'espèces dites « sassandriennes », soit des grands arbres, des arbustes et des lianes ligneuses. L'originalité de la végétation de cette région est surtout marquée par une richesse d'espèces endémiques, p.ex.

Androsiphonia adenostegia ; *Araliopsis tabouensis* ; *Chrisophyllum taiensis* (Guillaumet, 1994). Cette richesse végétale a été étudiée (Ake-Assi & Pfeffer, 1975 ; Guillaumet, 1994 ; Adou *et al.*, 2005). Il semble que cette végétation soit néanmoins relativement élevée par rapport au reste de la flore forestière du massif guinéen grâce à la présence d'arbres géants de 40 à 60 m de hauteur avec chez certaines espèces, d'énormes contreforts aliformes ou de racines échasses à leur base : *Piptadeniastrum africanum* (*Mimosaceae*), *Klainedoxa gabonensis* (*Irvingiaceae*), *Uapaca spp* (*Euphorbiaceae*) (Guillaumet, 1994).

2.1.4 Faune

2.1.4.1 Animaux non-primates

Au niveau faunistique, le Parc National de Taï se caractérise par des peuplements d'animaux divers.

Les insectes sont plus ou moins connus selon les recherches d'identification développées à ce jour. Les groupes les mieux recensés seraient les termites (44 espèces), les odonates (51 espèces), les fourmis (95 espèces) et les coléoptères coprophages (78 espèces). Les nématodes phytopathogènes sont représentés par 24 espèces. Il serait illusoire de vouloir donner une idée précise de la richesse spécifique de la faune entomologique du PNT car des dizaines de milliers de petites espèces d'insectes restent non-identifiées, notamment chez les homoptères *Delphacidae* et *Derbidae* et chez les diptères *Keroplatidae* (Allport *et al.*, 1994).

Le PNT regroupe également 128 espèces de mammifères non-primates dont 15 espèces d'ongulés, 13 espèces de carnivores dont 2 espèces de félins (le léopard : *Panthera pardus* et le chat doré : *Felis aurata*), 3 espèces de pangolins, le daman des arbres (*Dendrohyrax dorsalis*) et l'éléphant de forêt (*Loxodonta africana cyclotis*) (Rieizebos *et al.*, 1994 ; Hoppe-Dominik, 1995).

L'avifaune comprend 207 à 234 espèces (Thiollay, 1985 ; Gartshore, 1989). Sur les 28 espèces d'oiseaux classées « endémiques » ou « presque endémiques » de la zone forestière guinéenne, 24 se rencontrent dans le PNT. La pintade à poitrine blanche (*Agelastes meleagridis*) est de loin l'espèce d'oiseau la plus abondante parmi celles étudiées du PNT avec une densité d'environ 16 individus/km². Seulement deux sites forestiers de cette espèce sont connus à ce jour. Il s'agit de Gola en Sierra Leone et de Taï (Allport, 1991).

Egalement, une vingtaine d'espèces de rongeurs a été inventoriées. Les plus représentées sont les *Muridae* avec plus de 80 % des espèces (Akpatou, en préparation).

De nombreuses espèces de reptiles sont présentes dans le PNT, dont 3 espèces de crocodiles (*Crocodylus niloticus*, *Crocodylus cataphractus*, *Osteolaemus tetraspis*), le varan du Nil (*Varanus niloticus*), la tortue d'eau douce (*Trionyx triangus*) et de nombreuses espèces de serpents dont des vipères telle que la vipère du Gabon (*Bitis gabonica*) et des pythons tels que le python de Séba (*Python sebae*) et le python royal (*Python regius*).

2.1.4.2 Primates

Des études menées depuis plus de vingt-sept ans par le « projet chimpanzé de Taï » (Taï Chimpanzee Project - TCP) et depuis plus de quinze ans par le « projet singe de Taï » (Taï Monkey Project - TMP) ont permis de dénombrier 12 espèces de primates dont 3 espèces de prosimiens (2 galagos et le potto de Bosman) et 9 simiens (Tableau 1).

Tableau 1. Liste des espèces de primates présentes au PNT et leur statut (d'après Chatelin *et al.*, 2001)

Noms communs	Noms latins	Statut
Chimpanzé	<i>Pan troglodytes verus</i>	Menacée
Cercopithèque Diane	<i>Cercopithecus diana diana</i>	Menacée
Cercopithèque pétauriste	<i>Cercopithecus petaurista</i>	A faible risque
Cercopithèque hocheur	<i>Cercopithecus nictitans</i>	A faible risque
Mone de Campbell	<i>Cercopithecus campbelli campbelli</i>	A faible risque
Cercocèbe enfumé	<i>Cercocebus atys atys</i>	Menacée
Colobe rouge	<i>Procolobus badius</i>	Rare
Colobe blanc et noir	<i>Colobus polykomos polykomos</i>	Peu menacée
Colobe de van Beneden	<i>Procolobus verus</i>	Menacée
Potto de Bosman	<i>Perodicticus potto</i>	A faible risque
Galago de Demidoff	<i>Galago demidovii</i>	A faible risque
Galago de Thomas	<i>Galago thomasi</i>	Rare

La colonne « statut » précise le niveau de vulnérabilité, en termes de conservation, estimé par l'UICN (Union International pour la Conservation de la Nature).

- Singe anthropoïde

Selon les études menées par le TCP sous la direction de Christophe Boesch (Institut Max Planck Leipzig – Allemagne), les chimpanzés de Taï vivent en communautés, à l'instar des autres chimpanzés décrits ailleurs (p.ex. Goodall, 1986) et présentent une organisation sociale de type fission-fusion, les sous-groupes formés étant variables en taille et en composition. Chaque communauté occupe un territoire de 15 à 37 km² dont elle défend les limites contre les intrusions des communautés voisines. Les chimpanzés se déplacent régulièrement à l'intérieur de ce territoire à la recherche de nourriture (fruits, graines, fleurs, feuilles et écorces). Ils se nourrissent également de champignons, de termites, de fourmis, de

larves mais également de singes (Boesch & Boesch, 1989). Des études récentes ont montré que ces chimpanzés sauvages se caractérisent par l'utilisation d'outils pour le cassage des noix et la pêche aux termites (Boesch & Boesch, 2000).

- Autres singes

Les huit autres espèces de simiens présentes au PNT correspondent à 3 espèces de colobes, 1 espèce de mangabé et 4 espèces de cercopithèques (Tableau 1). Ces espèces sont toutes diurnes avec un degré d'arboricolisme variable. Les plus arboricoles sont les colobes (près de 100%) ensuite les cercopithèques nictitans, pétauristes et Dianes, puis viennent les mones de Campbell (85%) et enfin les mangabés (15%) (Mc Graw, 1996 ; observations personnelles). Le régime alimentaire est majoritairement composé de fruits pour les cercopithèques et les mangabés et de feuilles pour les colobes (Galat & Galat-Luong, 1985 ; Buzzard, 2006a et 2006b). En 1989, Ronald Noé et Bettie Sluijter ont entamé une étude pilote sur le colobe rouge de Taï (*Procolobus badius*). Cela a abouti en 1991 à la création du Taï Monkey Project – TMP, dirigé par Ronald Noë (Université de Louis Pasteur de Strasbourg – France) ; de 1991 à 2001 et depuis dirigé par Klaus Zuberbühler. C'est au sein de ce programme de recherche international que s'est effectué mon travail de thèse sur le terrain. Les premières habituations à la présence d'observateurs humains, au sein de la zone d'étude du TMP, choisie pour sa forte densité de singes (Figure 1), ont été initiées notamment par Klaus Zuberbühler et Kathy Holenweg. Depuis, les différents groupes habitués (pour 7 espèces dont la mone de Campbell) sont quotidiennement suivis par plusieurs assistants de terrain recrutés dans les villages environnants. Afin de standardiser la collecte de données concernant les distributions géographiques des groupes étudiés, un quadrillage en layons a été tracé au sein de la zone d'étude correspondant à une surface totale de 3,5 km². Ainsi, la présence d'un groupe de singes au sein de ce quadrillage est notée sur une grille représentant

un ensemble de carrés de 100m de côté. Un campement équipé en ordinateurs et système d'alimentation en énergie (panneaux solaires) a été construit à proximité de cette zone d'étude. Il est situé à 20 km du plus proche village avoisinant.

Les études éco-éthologiques initiées à ce jour par le projet TMP ont porté sur : (1) les adaptations anti-prédation des singes (p.ex. Zuberbühler *et al.*, 1997, 1999, 2000 et 2001 ; Bene *et al.*, 2007) ainsi que sur la menace du braconnage (p.ex. Refisch et Koné, 2005) ; (2) sur les relations inter- et intra-spécifiques (p.ex. Bshary & Noé, 1997a ; Wolter & Zuberbühler, 2003 ; Buzzard, 2004 et 2006a) ; (3) sur le mode de locomotion et l'utilisation de l'habitat (p.ex. Mc Graw, 1998 ; Bitty & Mc Graw, 2007) ; (4) sur les répertoires vocaux (Zuberbühler *et al.*, 1997 ; Range & Fischer, 2004).

- Prédateurs des singes de la forêt de Taiï

Les singes du PNT sont chassés principalement par le léopard, le chimpanzé, l'aigle couronné et l'homme (Kummer & Noé, 1994 ; Höner *et al.*, 1997).

Le léopard chasse typiquement le jour et au sol (Jenny, 1995). Il lui arrive cependant de grimper aux arbres pour capturer sa proie (Einsenbergs & Lockhart, 1972). Sa technique de chasse est basée sur l'attaque par surprise. Il renonce généralement à attaquer s'il est repéré par le singe (Zuberbühler *et al.*, 1999). Les mammifères constituent 99 % du spectre des proies de ce grand félin, dont les céphalophes (33,3 %), les singes (29,9 %), les athérures (14,5 %) et les pangolins (10,3 %) (Dind, 1995 ; Jenny, 1995 et 1996 ; Zuberbühler & Jenny, 2002). Sa densité est estimée à 1 individu par 10 km² dans le PNT, soit une population de 400-500 animaux (Jenny & Zuberbühler, 2005).

L'aigle couronné est également diurne. Sa technique de chasse consiste en une frappe rapide venant d'en haut et donc, comme pour le léopard, en une attaque par surprise (Isbell, 1990 ; Boesch, 1994). La densité de l'aigle couronné dans le PNT est d'environ 0,05 à 0,5

individu/km² (Shultz, 2001).

Les chimpanzés sont également diurnes. Leur technique de chasse est très différente de celles du léopard et de l'aigle car (1) ils ne renoncent pas à leurs proies une fois repérées mais les poursuivent dans les arbres, (2) ceux de la forêt de Taï chassent en groupe. Ils ont un système de collaboration bien organisé, certains membres du groupe pourchassent les singes dans les arbres en essayant de les encercler tandis que d'autres évoluent au sol. Cette collaboration aboutit généralement à la capture d'un singe et il s'en suit un partage de la viande entre tous les membres du groupe (Boesch & Boesch, 1989 ; Boesch, 1994 ; Kummer & Noë, 1994). Le spectre des proies des chimpanzés est constitué d'environ 19 espèces de mammifères (Goodall, 1986). Parmi les *Cercopithecidae* du PNT, le colobe rouge est le plus chassé par les chimpanzés avec 81 % des chasses dirigées contre cette espèce (Boesch & Boesch, 1989). Selon le même auteur, le nombre de colobe rouge tué par attaque est de 0,57 en moyenne. Cette préférence serait due à la lenteur de déplacement de ce singe et à son abondance.

Par ailleurs, notons que la vipère du Gabon rencontrée dans le PNT constitue également un danger pour les singes. Même si elle n'a pas encore été identifiée dans ce parc en tant que prédateur, contrairement à d'autres forêts d'Afrique centrale (Foerster, 2008), elle suscite de nombreuses réactions notamment vocales chez les singes dont le mangabé (Range & Fischer, 2004 ; Penner *et al.*, 2008) et le chimpanzé (Boesch & Boesch, 2000).

L'homme constitue également une réelle menace pour le singe. Son action est marquée non seulement par un prélèvement intense et incontrôlé des animaux sauvages par les braconniers mais aussi par la destruction des habitats naturels. Notons que le gibier constitue un aliment essentiel pour les populations humaines de l'Afrique de l'Ouest en général et de la Côte d'Ivoire en particulier (Caspary *et al.*, 2001). En milieu rural, la chasse fait partie intégrante de la vie des jeunes hommes. Ils s'y adonnent plutôt la nuit. Ce braconnage

constitue actuellement le plus grand problème auquel les gestionnaires du PNT sont confrontés (Hoppe-Dominik, 1997). Ainsi, la Côte d'Ivoire, à l'instar de la plupart des pays tropicaux, est fortement concernée par les problèmes de conservation de la biodiversité. De nombreuses autres forêts de Côte d'Ivoire, occupées par des espèces très menacées ou en voie d'extinction, sont actuellement en déclin dans ce pays par l'action des populations riveraines mais surtout des « gros » acteurs économiques. C'est le cas de la forêt des marais Tanoé (FMT) qui, malgré la présence de sous-espèces quasiment disparues comme le cercopithèque Diane de Roloway (*Cercopithecus diana roloway*) et le colobe bai de miss Waldron (*Ptilocolobus badius waldroneae*), reste à ce jour sans statut de protection (**cf. article joint en annexe dont je suis co-auteur**).

2.2 Matériel biologique

2.2.1 Espèce étudiée : la mone de Campbell

La mone de Campbell (*Cercopithecus campbelli campbelli*) appartient aux singes de l'ancien monde et plus particulièrement à la famille des *Cercopithecidae* et au genre *Cercopithecus*. Ce genre comprend 4 sous-genres dont les cercopithèques à proprement parlé. Les cercopithèques sont divisés en 6 super-espèces dont le groupe *mona* (Lernould, 1988). Le groupe *mona* est composé de 4 espèces : *C. pogonias*, *C. mona*, *C. wolwi*, *C. campbelli*. Il existe par ailleurs deux sous-espèces de *C. campbelli* : la mone de Campbell (*C. campbelli campbelli* Watherhouse, 1838) et la mone de Lowe (*C. campbelli lowei*, Thomas *et al.*, 1923).

2.2.1.1 Description morphologique, données écologiques et répartition géographique

Les quatre espèces du groupe *mona* sont largement réparties en Afrique de l'Ouest. L'espèce *Cercopithecus campbelli* est distribuée de la frontière entre la Gambie et le Sénégal jusqu'à la rivière Volta au Ghana. Les deux sous-espèces de Campbell seraient géographiquement séparées par le fleuve Sassandra en Côte d'Ivoire avec à l'ouest la mone de Campbell et à l'est la mone de Lowe (Mc Graw, com. pers).

La mone de Campbell vit en forêts primaire et secondaire (Booth, 1956), ce qui fait d'elle une des espèces de singes les plus abondantes de l'Afrique de l'Ouest (Mc Graw, 1998 ; Oates *et al.*, 2000). On la trouve le plus souvent dans la strate inférieure (à moins de 10 mètres) des arbres et 15% du temps au sol (Mc Graw, 2002). Elle possède un mode de locomotion à 80% quadrupède et se nourrit de fruits à 78% et d'insectes à 15% (Galat & Galat-Luong, 1985 ; Buzzard, 2006a). Son territoire est estimé à trois hectares (Bourlière *et al.*, 1970).

Les Cercopithèques en général ont un pelage très coloré, la couleur du visage et du corps permet aisément d'identifier les différentes espèces et sous-espèces (Kingdom, 1988). Les deux sous-espèces de Campbell possèdent un masque sombre et un museau rose, ainsi qu'un ventre, un menton et l'intérieur des membres blancs (Harding, 1984 ; Figure 2). Néanmoins les deux sous-espèces se différencient par un dos et des membres gris chez *campbelli* et noirs chez *lowei* et des sourcils et oreilles blancs chez *campbelli* et jaunes chez *lowei*.



Figure 2. Photo d'une mone de Campbell (prise à la station biologique de Paimpont - Bouchet)

Il existe un dimorphisme sexuel de taille et de poids : mâle adulte 3,6 à 5,5 kg, femelles adultes 3,5 kg à 4,5 kg (Glenn & Bensen, 1998), mais également vocal par un développement important des annexes extra-laryngées chez le mâle (Gautier, 1971). La maturité sexuelle est atteinte à 3 ans pour les femelles et 4,5 ans pour le mâle (Hunkeler *et al.*, 1972 ; Galat & Galat-luong, 1979). La gestation est de 6 mois (Bourlière *et al.*, 1970).

A l'instar des autres singes de Taï, les mones sont confrontées à quatre principaux prédateurs : l'homme, l'aigle couronné, le léopard et le chimpanzé (Kummer & Noë, 1994 ; Höner *et al.*, 1997). Ce à quoi s'ajouterait la vipère du Gabon.

2.2.1.2 Système social

La mone de Campbell vit en harem avec un seul mâle adulte et plusieurs lignées composées de femelles adultes et de leurs descendants. Les mâles quittent le groupe à la maturité sexuelle (Cords, 1987). Le nombre moyen d'individus par groupe varie selon les auteurs, avec pour la plupart entre 7 et 13 membres (Bourlière *et al.* 1970 ; Harding, 1984 ; Galat & Galat-Luong, 1985 ; Buzzard, 2004 ; 2006 ; Wolter & Zuberbühler, 2003). Cette espèce est territoriale et défend les frontières de son territoire (Galat & Galat-Luong, 1979). Les individus sauvages passent 46% de leur temps à se déplacer, 23% à s'alimenter, 26% à se reposer et seulement 5% en interactions sociales (Galat & Galat-Luong, 1985).

Son organisation sociale a été étudiée en captivité (Lemasson *et al.*, 2005a et 2006). Elle a un système social de type « monitor-adjust » avec des interactions affiliatives fréquentes et une combinaison de surveillance du regard et d'ajustement spatial en conséquence limitant ainsi les rencontres agonistiques. Les femelles entretiennent des liens privilégiés stables au cours du temps et préférentiellement au sein d'une même lignée. Les interactions inter-lignées concernent plutôt les jeunes individus et consistent en des jeux et des échanges vocaux. Il existe une dominance inter-lignées marquée mais intra-lignée floue. Contrairement aux descriptions de populations sauvages (Bourlière *et al.*, 1970), le mâle adulte en captivité est socialement intégré au groupe (Lemasson, 2003). En forêt, les mâles mones sont plutôt à la périphérie du groupe et interagissent peu physiquement avec les autres individus (Buzzard & Eckardt, 2007). Cette dernière étude est la seule étude qui décrit brièvement le comportement social des mones de Campbell sauvages et elle s'est concentrée sur les associations polyspécifiques en se basant sur des observations instantanées (« scan sampling »).

Ainsi, les mones de Campbell du PNT forment des associations polyspécifiques privilégiées avec surtout le cercopithèque Diane et le cercopithèque pétauriste (entre 77 et

89% du temps passé à proximité ; Wolter & Zuberbühler, 2003 ; Buzzard, 2004 et 2006) mais aussi plus rarement avec des colobes (*Procolobus verus*, *Procolobus badius*, *Colobus polykomos* polykomos) et encore plus rarement avec le cercocèbe enfumé (Bourlière *et al.*, 1970 ; Wolters & Zuberbühler, 2003). La mone s'associe en fait avec un ou deux groupes particuliers (mais pas simultanément) de chaque espèce.

2.2.1.3 Système vocal

2.2.1.3.1 Mâle adulte

Les mâles des deux sous-espèces mone de Campbell (Zuberbühler, 2001 et 2002 ; Lemasson, 2003) et mone de Lowe (Struhsaker, 1970) émettent des séquences de « hacks » parfois précédées d'une introduction de « 2 booms ». Les mâles produisent leurs booms à l'aide de sacs vocaux associés à leur larynx (Gautier, 1971). Ces séquences généralement qualifiées de cris forts ou de cris longue-distance ne sont émises que par les mâles adultes (Gautier & Gautier-Hion, 1977). Cette particularité vocale de produire des séquences avec et sans boom existe dans l'ensemble du groupe *mona* ainsi que chez le singe de Brazza (Gautier, 1988). Chez des cercopithèques apparentés à la mone, les séquences « avec-boom » seraient destinées à la gestion de l'espace inter-groupes et du ralliement intra-groupe (Gautier, 1969 ; 1975), ainsi qu'à l'avertissement d'un danger de type non-prédation (Zuberbühler, 2002), mais aucune étude quantitative n'a été réalisée chez la mone de Campbell. Chez la mone de Campbell, les séquences « sans boom » correspondraient à des alarmes avertissant de la présence d'un prédateur (Zuberbühler, 2001). De plus, il existerait deux types de séquences d'alarme différentes, l'une témoignant de la présence d'un aigle et l'autre témoignant de la présence d'un léopard (Zuberbühler, 2001). L'existence de ces deux séquences a été validée en testant la réaction de cercopithèques Diane à l'écoute des alarmes

« aigle » et « léopard » du mâle mone. Ainsi, les cercopithèques Diane se comportent de la même manière en entendant le cri « aigle » ou « léopard » de la mone de Campbell que lorsqu'elle entend le cri du prédateur correspondant en répondant par leurs propres cris « aigle » ou « léopard ». Zuberbühler (2002) a de plus montré qu'en ajoutant artificiellement l'introduction de 2 booms avant ces séquences d'alarme, les cercopithèques Diane ne répondent plus. Cette introduction de booms annulerait donc le message d'alarme. La question reste cependant ouverte sur la structure précise des différents cris « hacks » composant les séquences avec et sans booms.

2.2.1.3.2 Femelle adulte

A ce jour, les seules descriptions des vocalisations des femelles mone de Campbell ont été réalisées en captivité (Lemasson, 2003 ; Lemasson *et al.* 2003 et 2004, Lemasson & Hauberger, 2004). Il a été montré, à l'aide d'enregistrements télémétriques des cris, qu'elles possèdent un répertoire vocal complexe, composé de 10 types de cris structurellement distincts. Parmi ces cris, on trouve le cri de cohésion, le cri de contact, le cri de cohésion-contact, le cri d'isolement, trois cris de détresse, le cri d'alarme et le cri de menace. Plusieurs types de cris peuvent de plus être divisés en sous-types.

Par exemple, le cri de cohésion-contact, appelé CH (Combined Harmonic) présente une première partie grave (qui ressemble au cri de cohésion SH) collée à une deuxième partie aiguë modulée en fréquence sous la forme d'une arche. Il existe 6 sous-types stéréotypés présentant une arche incomplète (CH1 à CH5) et 1 sous-type présentant une arche complète (CH6). Un niveau de variabilité intra- et inter-individuelle élevé a été trouvé au sein de ces cris CH et plus particulièrement dans le sous-type CH6. L'analyse précise de la forme des arches des cris CH6 au sein d'un groupe captif, à l'aide d'un logiciel de calcul d'indices de similarité par superposition de sonogrammes, a prouvé l'existence de partage vocal. Une

femelle possède dans son répertoire jusqu'à quatre variantes de formes de modulation de fréquence de son cri CH6. Ces variantes sont de plus partagées ou non avec d'autres femelles. Seules les femelles ayant des liens sociaux privilégiés partagent une même variante. De plus, le répertoire (nombre et forme des variantes) d'une femelle change au fur et à mesure de son intégration dans un nouveau réseau social. Des variantes apparaissent, disparaissent, se transforment ou restent inchangées d'une année sur l'autre. Le plus grand changement observé (transformation de toutes les variantes du groupe) a été observé consécutivement au remplacement du mâle adulte suggérant une fonction de « badge social » du partage vocal crucial en période de forte instabilité sociale. De plus, une expérience de repasse a permis de montrer que les femelles percevaient ce niveau de variabilité et avaient une mémoire à long terme des variantes disparues (Lemasson *et al.*, 2005b). Enfin, les cris CH sont rarement émis seuls mais plutôt au sein d'échanges vocaux. L'âge d'un émetteur influence la chance qu'il a de recevoir des réponses vocales, les femelles âgées étant des interlocutrices privilégiées.

Un autre exemple de sous-type concerne les cris d'alarmes des femelles captives. Deux sous-types de cris se distinguent par leur structure acoustique et leur contexte d'émission : le cri RRA1 est émis dans divers contextes (p.ex. bruit soudain, passage près de l'enclos d'un chien ou d'une pie), alors que le cri RRA2 est lié au passage d'un humain à proximité.

Aucune étude n'a été réalisée sur les cris des jeunes mais il ne semble pas y avoir de différence nette entre les cris des jeunes mâles ou femelles et ceux des femelles adultes. Par ailleurs, si aucune femelle adulte n'a été observée à ce jour émettant un cri similaire à celui des cris forts du mâle adulte, les mâles adultes émettent, bien que très rarement, leurs versions des cris RRA, CH et SH.

2.2.2 Sujets étudiés

Les groupes que nous avons étudiés vivent à l'ouest du Parc National de Taï et leurs domaines vitaux sont inscrits dans la zone d'étude du Taï Monkey Project. La collecte de données sur le terrain s'est étalée entre Janvier 2006 et Septembre 2007

L'ensemble des observations en continue a porté sur 2 groupes habitués à la présence humaine (Cam 1 et Cam 2). Ils étaient constitués d'un seul mâle adulte par groupe (DARIUS pour Cam1 et CARLOS pour Cam2) et respectivement de 7 femelles adultes (ABI, BASSA, FATOU, JULIA, KOBE, SARI, TRIA), 2 sub-adultes femelles (LISA et MUMU), 2 juvéniles et 2 enfants pour Cam 1, et de 3 femelles adultes (CELINE, MARIAM, ROSA), 2 sub-adultes femelle (BELLA, IBA) 1 sub-adulte mâle (BILI), 2 juvéniles et 1 enfant pour Cam2. La classification des individus dans ces classes d'âge s'est appuyée sur des données morphologiques décrites par divers auteurs (p.ex. Bourlière *et al.*, 1969). Le mâle adulte est nettement plus grand que l'ensemble des autres individus du groupe et il émet des cris forts (Gautier, 1988). Les femelles adultes sont donc plus petites et possèdent des caractères sexuels secondaires développés, elles doivent de plus avoir été vues en gestation ou allaitant un petit. Les sub-adultes ont une taille proche ou identique à celle des adultes, mais ne présentent pas de caractères sexuels secondaires développés. Les juvéniles sont nettement plus petits (Hsu & Lin, 2001) et enfin, les enfants sont fréquemment portés par les adultes ou les femelles sub-adultes (Bourlière *et al.*, 1970). Au cours de notre étude, nous avons observé le remplacement du mâle adulte par un mâle immigrant dans chacun des groupes Cam1 (Décembre 2006 : DARIUS remplacé par KILI) et Cam2 (Avril 2007 : CARLOS remplacé par BOB?). Cela nous a donc permis d'obtenir des données continues sur quatre mâles adultes au total. Nous avons aussi constaté la naissance de 3 enfants dans le groupe Cam1 et de 1 enfant dans le groupe Cam 2, mais aussi la disparition (probablement décès) de 3 enfants dans Cam1 et d'1 enfant dans Cam2.

Des expériences ont également été réalisées sur ces deux groupes habitués puis répliquées sur cinq autres groupes semi-habitués, également des harems, dont les territoires avoisinaient ceux de nos 2 groupes principaux.

2.3 Collecte des données

Avant le début de la collecte de données, j'ai passé 4 semaines avec les groupes Cam1 et Cam 2 afin qu'ils s'habituent à ma présence et que j'identifie les différents membres des groupes. L'identification des individus s'est faite grâce à une combinaison de paramètres physiques (p.ex. forme de la queue, corpulence, cicatrices, degré de coloration de certaines parties du corps...). L'ensemble de ce travail a été effectué avec l'assistance de Diero Gnonsoa Bertin, assistant de terrain qui avait déjà huit ans d'expérience au sein du TMP.

2.3.1 Données comportementales

2.3.1.1 Observations

Les observations ont été effectuées régulièrement sur une période globale de 21 mois, soit un total de 305 jours d'observation pour Cam1 et de 325 jours d'observations pour Cam2. Les deux groupes étaient alternés tous les trois jours. Une journée d'observation commençait par la recherche du groupe à étudier avec une prise de contact entre 7h et 8h et se terminait à 17h30, lorsque le groupe s'était installé pour la nuit. Cela nous permettait de retrouver le groupe plus facilement le lendemain sachant que les sites de sommeil varient. L'échantillonnage comportemental s'étalait donc entre 8h et 17h.

Trois méthodes d'échantillonnage, classiques en éthologie, ont été utilisées (Altmann, 1974) pour permettre l'analyse des réseaux sociaux et des répertoires vocaux (« focal animal

sampling », « ad libitum ») ainsi que l'analyse des distances interindividuelles et des budget-temps (« scan animal sampling ») :

- « Focal animal sampling » :

Tous les individus adultes du groupe étaient observés alternativement dans un ordre aléatoire. Lors d'un focus, durant 15 minutes, étaient notés tous les comportements individuels, toutes les interactions interindividuelles au sein du groupe (en précisant l'identité des individus cibles) et interspécifiques (en précisant le nom de l'espèce associée) [aussi bien les comportements émis que reçus par l'individu cible], ainsi que tous les événements extérieurs « inhabituels » susceptibles d'entraîner un changement notable dans le comportement de l'individu focus dont l'émission d'un cri. Tout cela était enregistré à l'aide d'un micro-cravate LAVALLIER connecté à un enregistreur numérique stéréo (DAT recorder - SONY TCD D100). La deuxième voix était connectée à un microphone unidirectionnel (SENNHEISER ME88) utilisé pour enregistrer l'ensemble des vocalisations émises (seules ou en échange). Au total nous avons effectué 230 heures de focus avec une moyenne de 16 heures +/- 0.58 par individu, et enregistré plus de 7000 vocalisations dont l'émetteur a pu être clairement identifié.

- « Scan animal sampling » :

Toutes les 30 minutes, nous notions l'identité (membre du groupe ou espèce associée) et la distance du plus proche voisin des individus les uns par rapports aux autres. Les distances étaient encodées en catégories (0 = moins d'un bras, 1 = moins d'un mètre, 2-3-4-5= moins de 2-3-4-5m, à partir de 5 m on a établi des tranches de 5 m de distances: 5 - 10m 10 -15m, 15 - 20m etc...). De plus, nous précisions pour chaque membre du groupe son activité (fourrage, repos, locomotion...) et la strate occupée (0 = au sol, 1= 0-1m du sol, 2 = 1-5m ...).

Nous avons également noté à chaque scan la présence ou l'absence de différentes espèces associées en précisant pour chacune le degré d'association selon les catégories suivantes : 0 = les 2 espèces sont mélangées, 1 = frontalière, 2 = situées à moins de 25 m l'une de l'autre, 3 = situées à moins de 50 m l'une de l'autre. Au total environ 4425 scans ont été réalisés.

- « *Ad libitum* » :

Lorsque nous n'étions pas en train d'effectuer un focus et qu'un évènement « inhabituel » se produisait, nous notions et enregistrions la réaction au sein du groupe. Par exemple, cela nous a permis d'observer la réaction vocale et non-vocale des membres du groupe lors du passage à proximité d'un léopard (N=3) et lors d'une attaque, soldée sans succès, d'un aigle couronné (N=11), mais également d'autres évènements comme une chute d'arbre ou de branche ou l'émission d'un cri fort par un mâle d'une espèce associée ou encore l'émission de cris par des membres d'un groupe conspécifique voisin.

En parallèle de ces observations, nous avons encadré le travail d'un étudiant ivoirien de DEA sur le thème de la communication vocale inter-mâle inter-spécifique. Ce sujet a été proposé suite à l'observation préliminaire de sortes de duos entre les mâles *C. campbelli* et *C. petaurista* qui n'existent pas avec le mâle *C. diana* pourtant également associé. La collecte de données sur le terrain a donc été effectuée par Kouassi Wa Roland d'Octobre 2007 à Avril 2008 et les données sont encore en cours d'analyse.

2.3.1.2 Expériences

2.3.1.2.1 Simulation de présence de prédateur

Etant donné l'effectif limité des rencontres avec un prédateur réel, nous avons mis en place deux types d'expériences simulant la présence de différents prédateurs (serpent, aigle et léopard) au moyen de deux modalités (acoustique et visuelle).

La simulation d'une présence physique de prédateur par un leurre visuel est classiquement utilisée sur les cercopithèques (p.ex. singe hocheur, Arnold *et al.*, 2008) ainsi que d'autres primates (p.ex. lémurien - Fichtel & van Schaik, 2006 ; gibbon - Clarke *et al.*, 2006 ; Coss *et al.*, 2007) et animaux non-primates (oiseau - Palleroni *et al.*, 2005 ; Templeton *et al.*, 2005). Nous avons utilisé des leurres de léopard, d'aigle couronné, de vipère du Gabon et de mamba noir (*Dendroaspis polylepis*). Tous les leurres respectent la taille réelle du prédateur. Le léopard et l'aigle étaient des modèles empaillés (Figure 3a et b). La vipère du Gabon a été confectionnée avec du papier-mâché peint et le mamba noir était une reproduction en plastique achetée dans le commerce (Figure 3c et d).

La simulation d'une présence auditive de prédateur par repasse de son propre cri est également classiquement utilisée chez les cercopithèques (Diane - p.ex. Zuberbühler, 1997 et 2002 ; Bshary, 2001 ; hocheur - Arnold & Zuberbühler, 2006a & b et 2008) ainsi que d'autres primates (Hauser & Wrangham, 1990 ; lémurien - Macedonia & Yount, 1991 ; Fichtel & Kappeler, 2002) et animaux non-primates (phoque - Deecke *et al.*, 2002). Nous avons alors utilisé un cri d'aigle (provenant de la forêt de Taï) et un cri de léopard du « National Sound Archive » de Londres (Figure 3e et f). Les repasses ont été réalisées à l'aide d'un lecteur CD portable (SONY WMD6C) connecté à un haut-parleur (NAGRA DSM).

Chacune de ces expériences a été réalisée, plusieurs fois, sur les deux groupes habitués et une seule fois sur les 4 groupes semi-habitués soit un total de 60 expériences (Tableau 2).

Tableau 2. Nombre et type d'expériences réalisées

Léopard		Aigle		Serpent (visuel)	
Visuel	Acoustique	Visuel	Acoustique	Vipère	Mamba
10 (6)	10 (6)	10 (6)	10 (6)	10 (6)	10 (6)

Le premier chiffre indique le nombre d'expériences réalisées au total et le deuxième chiffre entre parenthèse indique le nombre de groupes différents pour lequel chaque expérience a été réalisée.

Plusieurs conditions devaient être strictement respectées pour pouvoir réaliser une expérience:

- le groupe testé devait avoir détecté notre présence au moins 30 minutes avant le début de l'expérience ;
- aucun cri d'alarme ne devait être produit pendant les 30 minutes précédant l'expérience ;
- le leurre visuel ou le haut-parleur était positionné discrètement en avant du groupe, après avoir estimé leur direction de déplacement, en s'assurant que les espèces associées ne découvrirait pas en premier le leurre ;
- deux expérimentateurs étaient nécessaires pour réaliser ces expériences. Le premier (moi) suivait le groupe tout en décrivant le comportement des individus situés à proximité et tout en gardant un contact très rapproché (moins de 5 m) avec les individus susceptibles de voir le stimulus en premier. Ceci nous a permis non seulement de bien observer les réponses

comportementales mais aussi d'identifier clairement les individus émetteurs. Le second (Bertin) partait en avant du groupe avec le stimulus et l'installait ;

- on ne réalisait une expérience que lorsque l'ensemble des membres du groupe était à moins de 10m de hauteur par rapport au sol afin de mieux les observer ;

- pour les tests avec l'aigle, le leurre visuel était accroché à une branche d'arbre à environ 2m du sol de manière à pouvoir le manipuler à distance via un fil de pêche transparent. Le modèle ainsi perché était contrôlé par l'assistant qui se cachait (dans un contrefort) à au moins une vingtaine de mètres du lieu d'exposition. Une fois le groupe à proximité, l'assistant en tirant brusquement sur le fil faisait bouger l'aigle. Pour la repasse du cri de l'aigle, le haut-parleur était également placé en avant également et monté à une hauteur de 2 m environ et l'assistant caché actionnait le « walkman » qui déclenchait l'émission du son ;

- pour les tests avec le léopard, le leurre visuel était placé au sol alors que le haut-parleur était placé entre 0 et 1 m du sol ;

- pour les tests avec les serpents (vipère de Gabon et mamba noir), le leurre était placé au sol mais était également contrôlé à une vingtaine de mètres par l'assistant via un fil de pêche transparent. Le fil était tiré pour faire bouger le serpent à l'approche des singes ;

- par ailleurs, le volume du haut-parleur était ajusté pour rendre l'intensité du son diffusé la plus naturelle pour un receveur placé à 20 m.

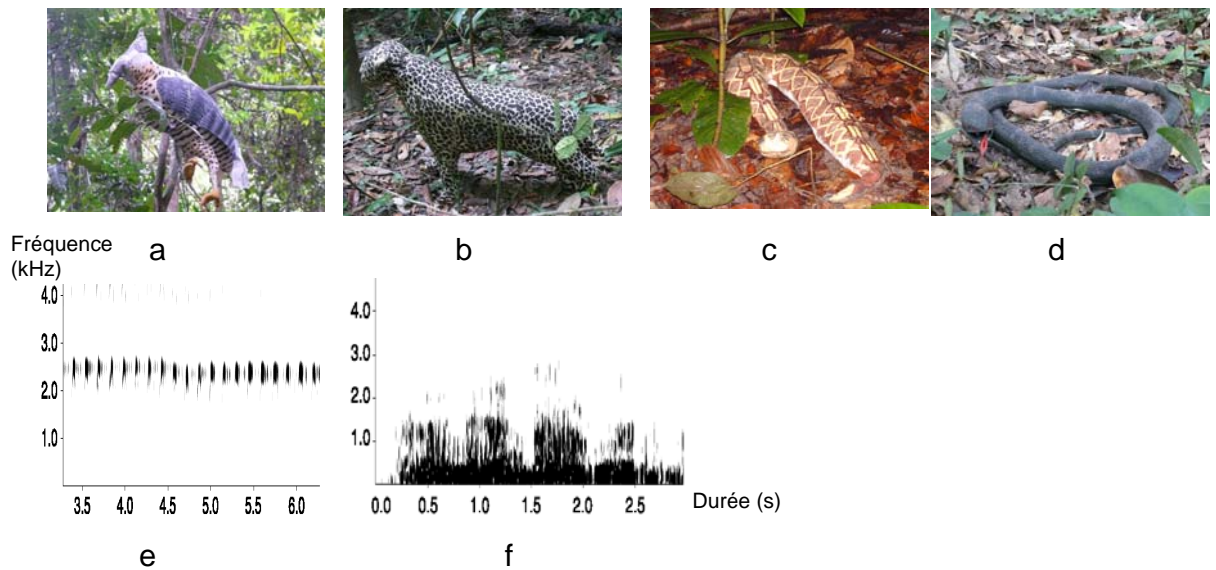


Figure 3. Leurres de prédateur utilisés pendant l'expérience

- Leurres visuels, photos de nos modèles : (a) aigle couronné, (b) léopard, (c) vipère du Gabon, (d) mamba noir
- Leurres acoustiques, sonogrammes du (e) « shriek » de l'aigle couronné et du (f) « growl » du léopard.

Une quatrième méthode d'échantillonnage a été utilisée pour quantifier les réponses comportementales du mâle et des femelles lors de chaque expérience : le « One-Zero sampling » (Altmann, 1974). Nous notions alors si, dans la première minute suivant la découverte du leurre ou la repasse du son, le mâle et/ou au moins une femelle adulte manifestait [1] ou non [0] l'un des comportements d'une liste préétablie sur la base des observations effectuées en contexte naturel (p.ex. adopte une posture de vigilance, fuit, se cache dans le feuillage, contre-attaque, grimpe, descend ...). Les réponses vocales et non-vocales des mones de Campbell lors de ces expériences étaient enregistrées avec le même matériel acoustique que celui utilisé pour les observations.

2.3.1.2.2 Repasses de cris du mâle Campbell

Des expériences pilotes ont été effectuées pendant trois semaines uniquement, faute de temps, afin de commencer à vérifier la bonne perception par les singes des différents types de cris émis par le mâle mone et d'en tester la valeur référentielle. Cela a consisté en des repasses de différentes séquences vocales du mâle mone selon un protocole établi par Zuberbühler (2002). L'objectif était de comparer les réactions des cercopithèques Diane aux séquences que Zuberbühler (2002) avait diffusé et à de nouvelles séquences que nous avons découverts. Trois nouvelles séquences ont donc été diffusées une fois chacune à 10 groupes différents de cercopithèques Diane (en ne sélectionnant que des groupes non associés avec le mâle mone dont les cris provenaient), distants au moins d'1 km les uns des autres. Les détails méthodologiques et les résultats de ces expériences préliminaires sont précisés page 203.

2.3.2 Données génétiques

Ne connaissant pas les liens de parenté entre les membres des groupes Cam1 et Cam2, nous avons collecté les fèces des différents individus (adultes, sub-adultes et juvéniles) en vue d'analyses génétiques ultérieures. Le moindre doute sur l'identité de l'individu ou la présence de deux fèces à moins d'un mètre annulaient immédiatement le prélèvement. Nous avons ainsi collecté un total 1, 2 ou 3 échantillons différents pour 18 individus. Les échantillons ont été conservés séchés dans du silicagel (Lathuilliere *et al.*, 2001) ou dans du liquide « RNA later ».

2.4 Analyses de données

2.4.1 Données comportementales

A ce jour, tous les focus ont été rentrés sur l'ordinateur et les séquences comportementales découpées en créneaux de 30 secondes. Des programmes informatiques de quantification comportementale ont été écrits. Pour autant, nous n'avons pas encore entamé la phase d'analyse détaillée des réseaux sociaux et des contextes d'émission des cris de contact. Les données des focus ainsi que celles récoltées par *ad libitum* nous ont néanmoins permis d'extraire différents contextes d'émission des cris d'alarme des femelles adultes et des cris forts de mâles adultes. A chaque cri d'alarme ou cri fort émis, nous avons associé, lorsque cela était possible, un évènement « inhabituel » précédant immédiatement ou le comportement accompagnant l'émission vocale (cf. détails dans chaque article).

Tous les cris enregistrés (en focus ou en *ad libitum*) ont été digitalisés avec les logiciels RAVEN 1.3 et ANA (Richard, 1991), avec une fréquence d'échantillonnage de 44,1 kHz et une précision de 16 bits. Les analyses spectrographiques ont été réalisées avec la transformée de Fourier (FFT) et une fenêtre glissante de 256 échantillons. Les mêmes logiciels RAVEN 1.3 et ANA ont été utilisés pour effectuer des mesures de paramètres acoustiques dans les domaines temporel et fréquentiel sur les sonagrammes (cf. détails dans chaque article).

En fonction de la normalité des données, des tests paramétriques ou non-paramétriques ont été réalisés (cf. détails dans chaque article). Nous avons pour cela utilisé les logiciels STATISTICA, XLSTAT, MINITAB et SPSS.

2.4.2 Données génétiques

L'objectif était d'établir les liens de parenté entre les membres des groupes Cam1 et Cam2. La connaissance de ces liens génétiques était indispensable pour la description future de l'organisation sociale des groupes de mone sauvages et pour l'analyse de la variabilité acoustique, pour laquelle nous souhaitons confronter les facteurs génétiques et sociaux.

La procédure a d'abord consisté à extraire l'ADN des fèces récoltés (travail effectué au laboratoire par Dominique Vallet). Puis, une amplification par PCR a été faite pour réaliser des profils génétiques à l'aide du Multiplex PCR Kit (Qiagen) et selon les instructions du fabricant. Ce travail a été réalisé par le laboratoire Genindexe de La Rochelle. La procédure d'amplification est résumée dans le tableau 3. Le multiplex utilisé comprend des microsatellites humains (Tableau 4) qui se sont avérés efficaces lors d'études précédentes chez diverses espèces de singes (Clisson *et al.*, 2000) dont les grands singes (Roeder *et al.*, 2006), les macaques (Ribeiro Andrade *et al.*, 2004), et les cercopithèques (Charpentier *et al.*, 2005 ; Hatcher, 2007).

Tableau 3. Programme PCR

Etape initiale d'activation	15 min	95°C
35 PCR cycles		
Dénaturation	30 sec	94°C
Hybridation	1 min 30	57°C
Elongation	1 min 30	72°C
Extension finale	30 min	60°C

Tableau 4. Caractéristiques de génotypes

Locus	Taille (pb)	Nb d'allèles
D5S1457	115-127	4
D5S117	133-149	6
D5S280	170-195	6
D14S306	157-205	9
D6S265	128-134	3
D6S311	186-232	9
D3S1768	187-219	7
D1S207	121-141	8
D21S1440	125-141	5
D7S503	125-131	4
D8S166	116-122	4
D3S1766	206-218	4

Une pré-analyse a été réalisée afin de valider la procédure expérimentale sur quatre mones de Campbell captives, hébergées à la station biologique de Paimpont, dont nous connaissons les liens de parenté (Figure 4).

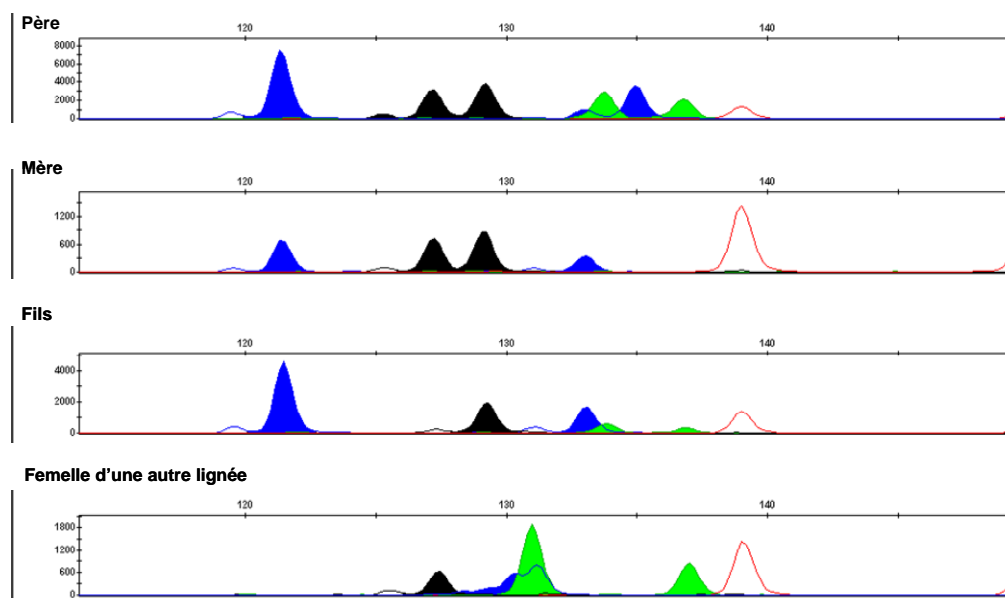


Figure 4. Profils génétiques des quatre mones de Campbell captives lors d'un test avec trois marqueurs **D7S203 (noir), D21S1440 (vert) et D1S207 (bleu)**

Les résultats des analyses sur les animaux sauvages soumis au logiciel GeneMapper v4.0 a permis d'établir les différents génotypes (Tableau 5). Les analyses préliminaires des proximités génétiques entre les individus (Figure 5) révèle l'existence potentielle de plusieurs lignées matrilineaires au sein du groupe Cam1 (1-Abi/Tria/Koba ; 2-Fatou/Mumu ; 3-Julia/Lisa ; Darius-Bassa/Sari) et d'une seule lignée au sein du groupe Cam2 (Céline/Mariam/Rosa). Carlos semble être le père de deux individus (Iba, Juvénile X). Il est par ailleurs probable que les deux nouveaux mâles des groupes Cam1 et Cam2, Kili et Bob, aient un lien de parenté.

Tableau 5. Génotypes des membres des groupes Cam1 et Cam2

Groupe	Sexe	Classe d'âge	Nom	Echantillon #	D5S1457		D5S117		D14S306		D1S207		D3S1768		D21S1440	
					Allele 1	Allele 2	Allele 1	Allele 2	Allele 1	Allele 2	Allele 1	Allele 2	Allele 1	Allele 2	Allele 1	Allele 2
Cam1	Femelle	Adulte	Abi	C01 et C02	123	127	143	145	157	181	129	141	199	215	131	133
Cam1	Femelle	Adulte	Bassa	C03 et 04											131	131
Cam1	Mâle	Adulte	Darius	C05 et 06	115	115	143	143	201	201					131	131
Cam1	Femelle	Adulte	Fatou	C07 et 08	123	127	143	145	181	189	129	129			131	133
Cam1	Femelle	Adulte	Julia	C09 et 10	123	123	145	145	165	185	133	135	191	211	131	133
Cam1	Femelle	Adulte	Kobe	C11 et 34	127	127	143	145	157	157	121	129	215	215	131	133
Cam1	Femelle	Adulte	Sari	C13 et 14	123	127	143	143	177	185	121	131	211	211	131	131
Cam1	Femelle	Adulte	Tria	C16 et 43	123	127	143	145	157	181	129	129	199	199	131	131
Cam2	Mâle	Adulte	Carlos	C17	115	115	143	143	181	185	133	139	199	215	131	131
Cam2	Femelle	Adulte	Celine	C18 et 19	119	123	141	145	185	205	121	131	199	199	133	133
Cam2	Femelle	Adulte	Mariam	C21 et 37	119	123	143	145	181	189	121	121	199	219	127	133
Cam2	Femelle	Adulte	Rosa	C23 et 35	115	123	141	145	177	189	121	129	199	215	131	133
Cam2	Mâle	Adulte	Bob	C33 et 47	119	119	147	149	177	189	131	133	211	219	131	131
Cam1	Femelle	Subadulte	Lisa	C38 et 53			145	145	185	189	129	135			125	127
Cam1	Mâle	Adulte	Kili	C39 et 45	119	127	139	147	173	173	131	137	199	199	127	131
Cam1	Femelle	Subadulte	Mumu	C40 et 42	119	123	133	145	177	189	133	135	201	215	133	141
Cam2	Femelle	Subadulte	Iba	C41 et 56	119	123	143	143	185	189	121	133	199	199	131	133
Cam2		Juvénile	X	C46	115	119	143	145	181	185	129	133	187	219	131	133

Groupe	Sexe	Classe d'âge	Nom	Echantillon #	D5S280		D7S503		D6S311		D8S166		D3S1766		D6S265	
					Allele 1	Allele 2	Allele 1	Allele 2	Allele 1	Allele 2	Allele 1	Allele 2	Allele 1	Allele 2	Allele 1	Allele 2
Cam1	Femelle	Adulte	Abi	C01 et CO2	187	187	127	127	220	220	118	118	210	218	130	134
Cam1	Femelle	Adulte	Bassa	C03 et 04			127	129	210	218						
Cam1	Mâle	Adulte	Darius	C05 et 06												
Cam1	Femelle	Adulte	Fatou	C07 et 08	179	190	129	131	210	210	118	118	206	214	130	134
Cam1	Femelle	Adulte	Julia	C09 et 10	170	190	129	131	222	232	120	122	206	210	128	134
Cam1	Femelle	Adulte	Kobe	C11 et 34	187	187	129	129	186	224	118	120	210	214	130	134
Cam1	Femelle	Adulte	Sari	C13 et 14	179	183	125	129	226	232	118	120	210	210	130	130
Cam1	Femelle	Adulte	Tria	C16 et 43	179	187	127	129	186	220	116	120	210	218	130	130
Cam2	Mâle	Adulte	Carlos	C17	179	183	127	127	210	218					130	130
Cam2	Femelle	Adulte	Celine	C18 et 19	195	195	127	127	224	232					134	134
Cam2	Femelle	Adulte	Mariam	C21 et 37			127	131	222	232	118	118	214	214	128	134
Cam2	Femelle	Adulte	Rosa	C23 et 35	170	190	127	129	232	236	116	118	210	210	130	134
Cam2	Mâle	Adulte	Bob	C33 et 47	187	187	127	131	186	224	116	116	214	214	130	130
Cam1	Femelle	Subadulte	Lisa	C38 et 53	187	190	127	129	222	224					128	128
Cam1	Mâle	Adulte	Kili	C39 et 45	175	187	127	129	186	224	116	116	206	206	128	130
Cam1	Femelle	Subadulte	Mumu	C40 et 42	179	187	127	129	220	230			206	218	130	130
Cam2	Femelle	Subadulte	Iba	C41 et 56	179	179	127	127	186	220	118	120	210	214	130	134
Cam2		Juvenile	X	C46	179	187	127	127	220	224			210	210	130	134

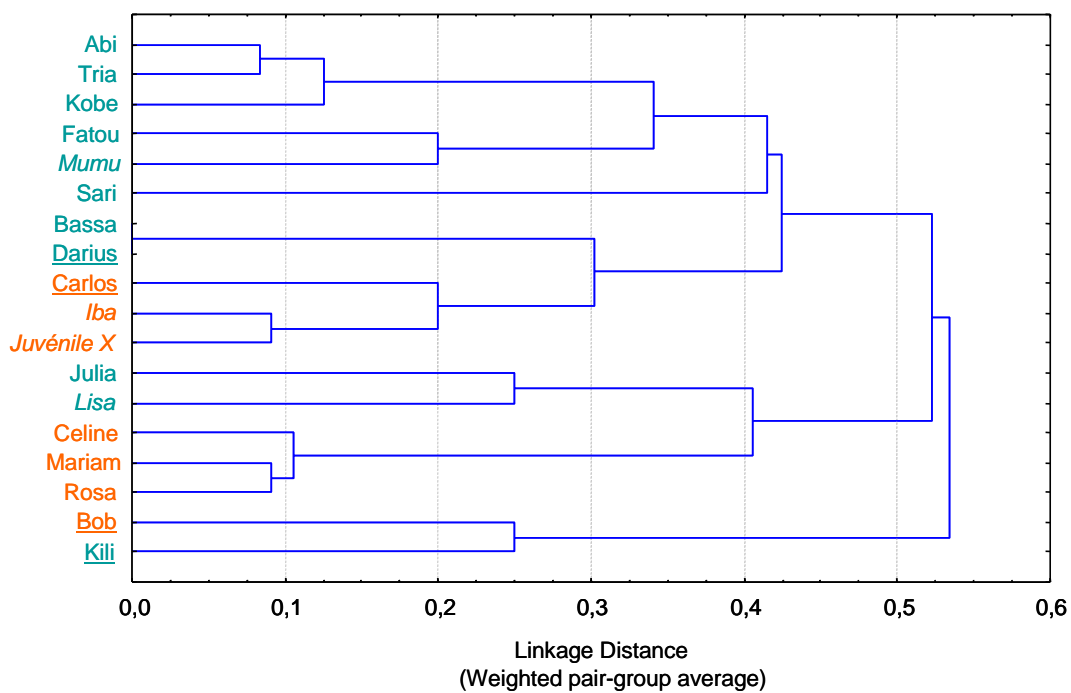


Figure 5. Dendrogramme représentant les proximités génétiques entre les individus.

L'analyse de cluster a été réalisée à partir des distances génétiques dyadiques, estimées par le pourcentage d'allèles communs à deux individus donnés. Sur cette figure, le groupe Cam1 est représenté en bleu et le groupe Cam2 en orange, les mâles adultes sont soulignés et les sub-adultes ou juvéniles sont indiqués en italique.

Un article témoignant de la pertinence de cette méthodologie chez la mone de Campbell est en cours de rédaction avec la collaboration du Dr Eric Petit (INRA Le Rheu - France).

CHAPITRE 3

STRATEGIES DE DEFENSE CONTRE LES

PREDATEURS :

PROFILS COMPORTEMENTAUX DES MALES

ET DES FEMELLES ADULTES

Questions : Quelles sont les stratégies de défense contre les différents types de prédateur et existe-t-il un partage des rôles entre mâle et femelle ?

Méthodes :

Nous avons réalisé plusieurs expériences simulant, visuellement et si possible acoustiquement, la présence de différents prédateurs (léopard, aigle, vipère, mamba). Ces différents stimuli ont été présentés une seule fois à six groupes de mones de Campbell différents. Les réponses comportementales non-vocales du mâle du harem et des femelles adultes ont été quantifiées par la méthode ONE-ZERO sampling (Altmann, 1974). Le nombre de cris émis en réponse a également été quantifié.

Résultats :

Nos résultats montrent que le type de prédateur influence différemment les profils comportementaux des mâles et des femelles. Le nombre de cris émis dépend de l'importance du danger. Le mâle prend en compte la taille du prédateur pour contre attaquer ou simplement menacer à distance. Les femelles s'adaptent à la technique de chasse du prédateur en changeant de strate vers le haut ou le bas selon la direction de l'attaque habituelle du prédateur. Le mâle n'est rejoint par les femelles dans sa tentative à repousser le prédateur que lorsque le danger est maximum.

Conclusion :

Ces expériences ont permis de montrer que face à leurs principaux prédateurs, les mones de Campbell développent des stratégies de réponse adaptées au type de prédateur avec un partage des rôles entre les sexes et une utilisation optimale de leur habitat.

Cet article a été resoumis le 04 Mars 2009 à Behaviour après révisions

ANTI-PREDATOR STRATEGIES OF FREE-RANGING CAMPBELL'S MONKEYS

Karim Ouattara^{1,2,3}, Alban Lemasson¹, Klaus Zuberbühler^{3,4}

¹Ethologie animale et humaine, U.M.R. 6552-C.N.R.S., Université de Rennes 1, France

²Laboratoire de zoologie et de biologie animale, Université de Cocody, Côte d'Ivoire

³Centre Suisse de Recherches Scientifiques, Taï Monkey Project, Côte d'Ivoire

⁴School of Psychology, University of St Andrews, United Kingdom

Abstract

Habitat type, predator class and reproductive stakes are all thought to determine the anti-predator behaviour of non-primates, but only few systematic studies exist. Here, we experimentally elicited anti-predator behaviour in six different groups of forest-living Campbell's monkeys, using visual and acoustic models of leopards, crowned eagles, and snakes. Individuals produced a variety of anti-predator behaviours, depending on the type of predator, and whether it was visible. Adult males generally behaved conspicuously, either by attacking (eagles) or producing threat behaviours at a distance (leopards). Adult females remained cryptic to eagles, but joined their male in approaching leopards. To snakes, both males and females only responded to familiar Gaboon vipers, but ignored unfamiliar black mambas. Finally, if a predator could only be heard, both males and females produced fewer alarm calls and often changed their vertical position in the canopy (upwards for leopards; downwards for eagles), despite all predator vocalisations being presented from the ground. We concluded that the forest habitat has selected for different types of sex-specific anti-predator behaviours, which are largely driven by predators' hunting techniques.

INTRODUCTION

Predation is a powerful evolutionary force, which has led to a large range of adaptations that help primates to protect and defend themselves (Struhsaker, 1967; Edmunds, 1974; Evans et al., 1993; Fichtel & Kappeler, 2002). At a basic level, predation was probably a primary cause for the evolution of sociality (Alexander, 1974; van Schaik, 1983), but it has also led to different behavioural strategies pursued by individuals. These strategies often depend on the type of predator and their respective hunting strategies (Palleroni et al., 2005; Evans et al., 1993; Macedonia & Evans, 1993). Fieldwork on savannah-living East African vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) has shown, for example, that monkeys employ predator-specific escape strategies, which is adaptive to the different predator types.

However, more recent studies on forest primates have suggested that escape behaviour may not be the only or most adaptive response. In forest habitats, primates obtain protection from predators due to limited visibility, polyspecific associations, and a generally accessible three-dimensional space, which affords a much more complex set of possible anti-predator responses than in a savannah-type habitat. For example, red colobus monkeys (*Procolobus badius*) seek the proximity of other group members and other monkey species in the presence of chimpanzees (*Pan troglodytes*), but not other predators (Stanford, 1995; Noë & Bshary, 1997). Similarly, Diana monkeys (*Cercopithecus diana diana*) fall silent and hide in the presence of chimpanzees, much in contrast to after spotting a leopard or eagle, which often triggers approach by some individuals (Zuberbühler et al., 1997). Chimpanzees hunt in groups and pursue monkeys in the trees for which they need to locate them accurately (Boesch, 1994). In contrast, leopards (*Panthera pardus*) and other predators rely on surprising their prey and some primates appear to communicate directly to the predator by signalling detection and futility of further hunting (Zuberbühler, 2003; Zuberbühler & Jenny, 2002).

Distinct reactions to aerial and terrestrial predators have also been reported in forest-living New World monkeys, such as white-faced capuchins (*Cebus capucinus* - Digweed et al., 2005), saddleback and moustached tamarins (*Saguinus fuscicollis* and *S. mystax* - Heymann, 1990, Peres, 1993), buffy-headed marmosets (*Callithrix flaviceps* - Ferrari & Ferrari, 1990), common marmosets (*Callithrix jacchus* - Koenig, 1998), howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans* - Miranda et al., 2006), and white-faced capuchins (Perry et al., 2003).

Another manifestation of predator-specific defence behaviour is the predator-specific alarm calling seen in many species, which usually triggers adaptive responses in recipients (e.g. vervet - Seyfarth et al., 1980; saddleback and moustached tamarins- Kirchoff & Hammerschmidt, 2006). Some primates engage in cooperative defence behaviours (Seyfarth & Cheney, 1980; Macedonia & Evans, 1993) or use sentinel systems, similar to the ones seen in birds and meerkats (e.g. Wright et al., 2001; Manser et al., 2002; Uster & Zuberbühler, 2001). Another interesting behaviour concerns the joint actions of different species living in the same habitat. Many forest guenons, such as *Cercopithecus pogonias* and *Cercopithecus cephus*, form polyspecific associations, a phenomenon also well documented in the Taï Forest (McGraw et al., 2007). Species, such as *C. pogonias*, occupy the higher tree strata and regularly produces alarm calls to aerial predators while other species, such as *C. cephus*, live lower, and are more likely to alarm call to terrestrial predators (Gautier et al., 1983).

Finally, in many species including primates, anti-predator behaviour is sex-specific and males typically engage in more vigilance or more risky behaviours than females, such as brown capuchin, (*Cebus apella*), or white-fronted capuchin, (*Cebus albifrons*, van Schaik & van Noordwijk, 1989), red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*, Yasukawa et al., 1992). Diana monkeys (Zuberbühler et al., 1997), or common marmosets (Koenig, 1998). Perhaps as a consequence, males are often better studied than females, although there are exceptions (Lemasson et al., 2004; Ouattara et al., in press).

Whatever the mechanisms are, the habitat appears to have had a major impact on the evolution of the different adaptations. For example, vocal signals are more useful for species living in visually dense forest habitats while posture and other types of visual signals may be more suitable in open habitats (Zuberbühler et al., 1997; Seyfarth et al., 1980).

Here, we report on the anti-predator behaviour of free-ranging Campbell's monkey (*Cercopithecus campbelli campbelli*). The species is interesting because many of the variables discussed before have relevance, such as sexual dimorphism (males: 5.5 kg; females: 3.5 kg, Glenn & Bensen, 1998), sex-specific vocal behaviour (Lemasson & Hausberger, 2004; Zuberbühler 2001; Ouattara et al., in preparation), social status (Lemasson et al., 2006), polyspecific associations (Wolters & Zuberbühler, 2003; Buzzard, 2004), and a complex predator spectrum. Campbell's monkeys are found in the Taï National Park of Ivory Coast, one of the last remaining blocks of the once vast Upper Guinea forest. The Taï forest has a

rich fauna and its primate inhabitants are confronted with all their natural predators, including crowned eagles (*Stephanoaetus coronatus*), leopards, chimpanzees and human poachers (*H. sapiens*). A variety of snakes are present, and one of them, the Gaboon viper (*Bitis gabonica*), is particularly dangerous due to its powerful venom, large body size and ultra-cryptic behaviour. We describe the Campbell's monkeys' anti-predator behaviour to these natural predators, using both observational and experimental techniques. We were particularly interested in the effects of predator type, modality of predator detection, habitat visibility, as well as the roles taken by each sex in dealing, vocally and non vocally, with the different predator contexts. Our general predictions were that the predator's size and hunting technique would elicit different anti-predator strategies, ranging from cryptic responses to approach and escape movements. Finally, we also predicted that the harem's male would play a more active role in the group defence.

METHODS

Study site and subjects

The study site consisted of a large grid area located in the Tai National Park (5°50'N, 7°21'W), Ivory Coast. The study area has been used extensively for a range of other behavioural studies of Tai Monkey Project (McGraw et al., 2007; McGraw & Zuberbühler, 2008). Data for this study were collected between March 2006 and September 2007 from two habituated and five semi-habituated groups of Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). All seven groups consisted of one adult male, 3 to 7 adult females, and 5 to 7 juveniles and infants. At the time of the study, human observers had visited the two habituated groups regularly for over eight years (e.g. Buzzard, 2004).

Field experiments

We tested the monkeys' responses to six predator models; four visual models (leopard – adult weight about 45 kg, crowned eagle – adult weight about 5 kg), Gaboon viper (weight 2 kg) and black mamba (*Dendroaspis polylepis*; 1.6 kg, Gray, 1842) and two acoustic models (playback of leopard growls and crowned eagle shrieks). Ideally, we would have also included chimpanzees since they are a significant monkey predator in Tai. However, due to their unique cooperative hunting behaviour (e.g. Boesch, 1994), this would have required staging an entire hunting party, something that was not practical. The responses of Campbell's

monkeys to acoustic models of chimpanzees have already been studied before, with results showing that the default response to this predator is prolonged cryptic behaviour in all monkey species (Zuberbühler et al., 1999). We thus focussed on the three predator types that usually hunt singly and by stealth.

To exclude habituation effects and to avoid pseudo-replication, only one trial was performed for each stimulus type per group. Six of the seven study groups received all conditions, including the two habituated groups. One habituated group experienced a male takeover during the second half of this study. We decided to test the new male as well, with the effect that the other members of this group experienced all predator stimuli twice. We only analysed the behaviour of the new male during these second exposures. Predator vocalisations and visual predator models have been successfully used to simulate the presence of predators in a number of previous studies (Hauser & Wrangham, 1990, Zuberbühler, 2000 and 2001; Coss et al., 2007; Arnold et al., 2008; Arnold & Zuberbühler, 2008).

The leopard, eagle, and Gaboon viper models were custom-made replicas of real animals (fig. 1). The black mamba model was a commercially available plastic model (fig. 1). All models corresponded roughly to the predators' natural adult size. Playback stimuli consisted of a 15s series eagle shrieks, recorded in the study area, and a 15s recording of leopard growls, purchased from the National Sound Archives, London. Playback stimuli were broadcast with a SONY WMD6C Professional Walkman connected to Nagra DSM speaker-amplifier. The stimulus amplitude was adjusted so that the calls sounded natural to a human observer at a distance of about 20 m from the speaker. Previous work has shown that stimulus amplitude had no relevant effects on how monkeys responded to their predators (Zuberbühler, 2000). The same leopard and eagle playback stimuli were used to test the six groups.

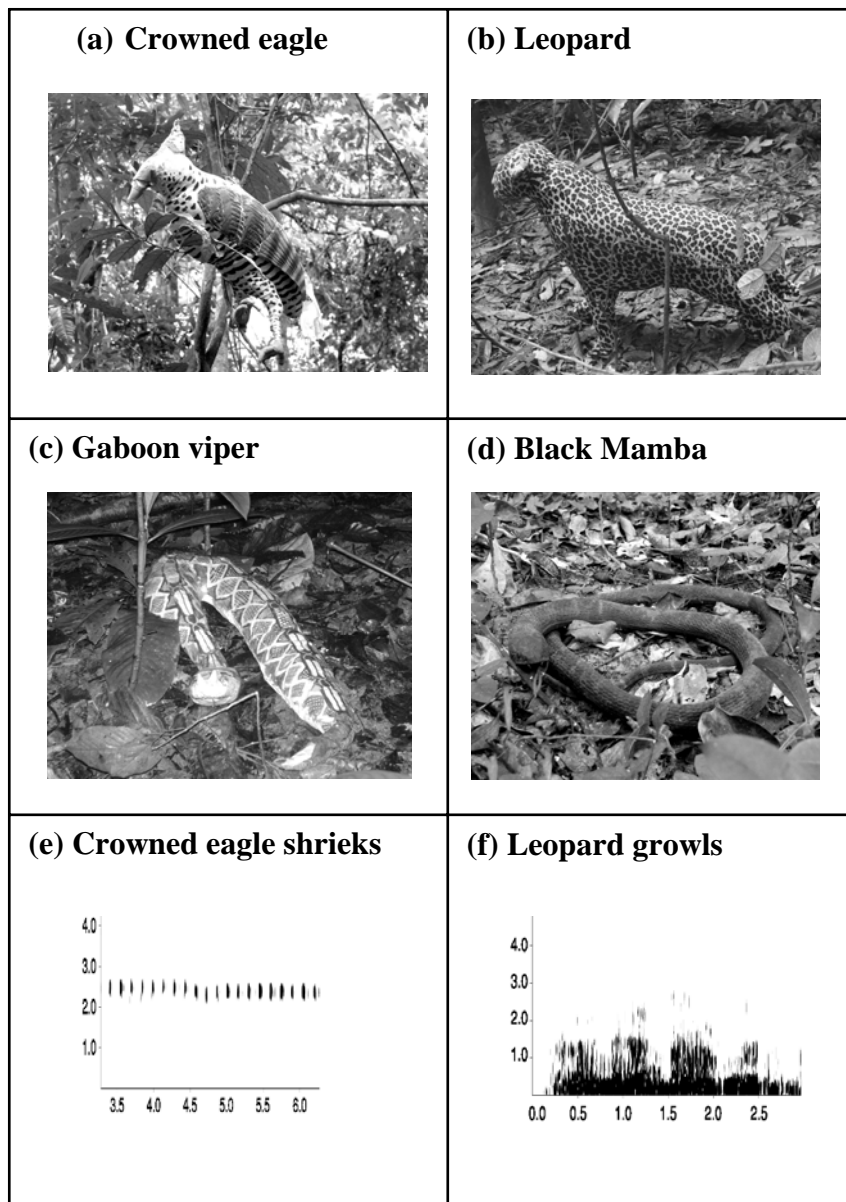


Figure 1: Visual and acoustic models used for field experiments: (a) crowned eagle, *Stephanoaetus coronatus*; (b) leopard, *Panthera pardus*; (c) Gaboon viper, *Bitis gabonica* (d) black mamba, *Dendroaspis polylepis* ; (e) crowned eagle shrieks; (f) leopard growls

Before each trial, the following conditions had to be in place to minimise intervening effects and to ensure that the monkeys perceived the models as real predators: (a) the study group had to be aware of the observer's presence for at least 30 min; (b) no alarm call could have been given in the previous 30 min; (c) the model had to be positioned in the direction of the group's projected travelling path, but away from other groups of monkeys. In most cases, we only conducted experiments if our focal group was not associated with another species. In some rare cases (10%), an associated species was in the vicinity, but then it was positioned in the opposite direction of the experimental area, so that in all trials the predator model was first

detected by the focal group. The observer (KO) always stayed with the group while a field assistant concealed the loudspeaker or visual model; (d) eagle models had to be positioned at 2-3 m of the ground; leopard and snake models were presented on the ground; (e) the majority of the group had to be travelling at less than 10m high from the ground. To facilitate detection, the eagle model was moved briefly (via a rope) once the group approached within visual distance. The snake models were moved on the ground (with a 20m fishing line). Of all Taï forest guenons, Campbell's monkeys spend the highest amount of time in the understory below 5m, with 15% of their daily activities on the ground (McGraw, 2000; Buzzard, 2006; 21 months of observation by KO).

Data collection

Chance observations during real predator attacks of real crowned eagles (N=11) and when real leopards were passing by (N=3) revealed the following seven different anti-predator behaviours (table 1): (1) ATTACK: run up to the predator and charge it out; (2) THREAT: threaten predator (threat facial gesture and posture towards the predator, combined with branch shaking) usually at a distance of more than 10m; (3) AGITATION: succession of several conspicuous fast movements including short-distance jumping and body rotation while changing places on the branch; (4) VIGILANT: remaining immobile and adopting vigilance posture; (5) ASCEND: suddenly rushing or pouncing upwards for at least 1-2m, and staying at this height for several minutes; (6) DESCEND: suddenly rushing or pouncing downwards for at least 1-2m, and staying at this height for several minutes; (7) HIDE: silently retreating to hide in foliage.

Table 1: Behavioural responses of Campbell’s monkeys to visual encounters with real predators within 2 groups.

Antipredator behaviour	Crowned eagles		Leopards	
	Male	Female	Male	Female
Attack	***	--	--	--
Threat	--	*	***	--
Agitation	***	--	***	**
Vigilant	*	***	***	***
Ascend	***	--	***	***
Descend	--	**	--	--
Hide	--	***	--	--

Eagles: (N=11 encounters): *** common (6-11 encounters); ** irregular (3-5 encounters); * rare (1-2 encounters); -- absent (0 encounters); Leopards (N=3 encounters): *** common (3 encounters); ** regular (2 encounters); * rare (1 encounter); -- absent (0 encounters); no natural encounters with Gaboon vipers were observed.

After a playback stimulus was broadcast or a visual model had been detected by a group member, we monitored focal animals with regards to the occurrence of these seven behaviours during the first three minutes, using a one – zero sampling method (Altmann, 1974). We simultaneously observed both the adult male and one randomly selected adult female provided we could ensure that she saw the predator model.

Observations during natural responses to predators indicated that the first 3 min interval after detection was sufficient to reveal the different anti-predator behaviours produced (see also Coss et al. 2007). We also recorded all vocalisations given by the adult male and all the adult females. Alarm calls (as defined by Lemasson et al. 2004) given in the first minute after detection were digitised and analysed separately to get additional measures of the monkeys’ reaction (see also Ouattara et al., in press). Audio recordings were made with a SONY TCD – D100 Walkman Digital Audio Tape-recorder and a SENNHEISER ME88 microphone and a Lavallier microphone for spoken comments.

Data analysis

For both the adult males (N=7) and adult females (N=6) of each group we scored, for each of the six trial types, whether or not the focal animal displayed one of the seven anti-predator behaviours.

Results were analysed using a Generalized Linear Model (GLM) (Venables & Ripley, 2002) using the R software package. We explored the statistical relationships between the following variables: anti-predator behaviours, predator types, modality of detection (auditory or visual model), and sex of the focal animal. In these cases, a Benjamini & Yekutieli's correction (2001) was applied resulting in $\alpha = 0.013$. Fisher's tests were used for dyadic comparisons. Wilcoxon tests were used to compare call rates in the different experimental contexts.

Results

Effects of predator type and detection modality

(a) Alarm call behaviour

The predator type influenced significantly the alarm call rates of males and females but in different ways (table 2). Males called significantly more when detecting a leopard or an eagle than a Gaboon viper, with no differences between the former two. Female called significantly more when detecting a leopard than a Gaboon viper or an eagle, with no differences between the latter two. The black mamba model did not elicit any calling in any of the groups. When comparing the monkeys' responses between visual and acoustic models, both males and females called significantly more when seeing than when hearing the predator (table 2).

Table2: Number of calls produced by male and female Campbell’s monkeys within the first minute following the detection of different predator models

Vocal response (N calls)					
		Males		Females	
Modality	Predator model	Range (m – M)	Median +/- se	Range (m – M)	Median+/- se
Visual	Eagle (E _V)	20 - 41	27.0+/-2.8	4 – 29	11.0+/-3.6
	Leopard (L _V)	11 - 69	14.0+/-9.1	7 – 50	34.0+/-6.2
	Gaboon viper (G _V)	0 – 19	2.0+/-3.10	4 - 19	7.0+/-2.2
	Black mamba	0	0	0	0
Acoustic	Eagle shrieks (E _A)	5 – 24	10.5+/-3.2	2 – 5	3.5 +/-0.5
	Leopard growls (L _A)	4 - 19	8.0+/-2.1	2 - 27	4.5+/-4.1

Statistical comparisons revealed the following patterns: males: E_V vs L_V: p>0.3; z=0.94; E_V vs G_V: p <0.025; z=2.20; L_V vs G_V: p<0.025; z=2.20; E_A vs L_A: p>0.2; z=1.15; E_A vs E_V: p<0.025; z=2.20; L_A vs L_V: p<0.025; z=2.20; females: E_V vs L_V: p<0.05; z=2.02; E_V vs G_V: p >0.8; z=0.20; L_V vs G_V: p<0.05; z=1.99; E_A vs L_A: p>0.6; z=0.41; E_A vs E_V: p<0.05; z=1.99; L_A vs L_V: p<0.05; z=1.99 (Wilcoxon tests, two-tailed).
m = minimum, M = maximum; se = standard error

(b) Non-vocal anti-predator behaviour

The different behavioural categories differed significantly across experimental conditions, with some significant sex differences, in the same way as each experiment differed significantly in the associated anti-predator responses. Males generally showed more agitation to both eagles and leopards, while females only did so for leopards. Compared to leopards, females instead remained immobile and adopted a vigilant posture to eagles (Fisher’s test, p<0.001; N=6 groups). Also, males regularly attacked the eagle model but only threatened the leopard model at a distance (Fisher’s test, p<0.001; N=7 males). When detecting a Gaboon viper, both males and females climbed up, showed more agitation, and threatened the

predator. After detecting a black mamba, however, the males did not show any noticeable reactions, while the females usually climbed up.

When detecting the predator in the acoustic mode, both males and females climbed up when hearing leopard growls and climbed down when hearing eagle shrieks (Fisher's tests, males: $p < 0.01$. $N=7$ males; females: $p < 0.002$. $N=6$ groups). Males regularly adopted vigilance postures in response to eagle shrieks and sometimes to leopard growls, but not to any of the visual models. Females regularly moved away to hide in foliage in response to leopard growls and to both acoustic and visual eagle models. The only exception was in response to visual leopard models to which they joined the adult males in threatening at a distance. Hence, sex differences were pronounced to eagles and the acoustic leopard model, but not to Gaboon vipers and the visual leopard model. Table 3 and 4 summarise the behavioural profiles of the adult males and females, respectively, in experimental conditions to the three predator types.

Table 3: Behavioural responses of adult male Campbell's monkeys to predator models ($N=7$ males)

Behaviour	Eagle visual	Eagle acoustic	Leopard visual	Leopard acoustic	Snake (Gaboon)	Snake (Mamba)
Attack	***	--	--	--	--	--
Threat	--	--	****	****	****	--
Agitation	****	*	****	***	****	--
Vigilant	--	***	--	*	--	--
Ascend	****	--	--	****	***	--
Descend	--	**	****	--	--	--
Hide	--	*	--	--	--	--

Data from 6 different groups, one group underwent a male takeover, hence $N=7$ males. **** obligatory (7 of 7 trials); *** common (5-6 of 7 trials); ** irregular (3-4 of 7 trials); * rare (2-1 of 7 trials); -- absent (0 of 7 trials)

Table 4: Behavioural responses of adult female Campbell’s monkeys to predator models
(N=6 groups)

Behaviour	Eagle visual	Eagle acoustic	Leopard visual	Leopard acoustic	Snake (Gaboon)	Snake (Mamba)
Attack	--	--	--	--	--	--
Threat	--	--	****	****	***	--
Agitation	--	--	****	***	***	--
Vigilant	****	***	--	*	--	--
Ascend	--	--	--	****	****	****
Descend	--	****	****	--	--	--
Hide	****	***	--	***	--	--

**** obligatory (6 of 6 trials); *** common (4-5 of 6 trials); ** irregular (2-3 of 6 trials); * rare (1 of 6 trials); -- absent (0 of 6 trials)

Tables 5 & 6 illustrate the result of GLM analyses testing for the effects of type of experiment and focal animal’s sex on the expression of the different anti-predator behaviours, and whether anti-predator behaviours were significantly associated with specific predators or the focal animal’s sex.

Table 5: Statistical relationship of anti-predator behaviour with sex and stimulus type

Behaviour	Comparison	LR Chi2	Df	p value
ATTACK	Exp	24.9	5	< 0.001
	Sex	11.2	1	< 0.001
	Exp*sex	0.0	5	1
AGITATION	Exp	73.5	5	< 0.001
	Sex	16.5	1	< 0.001
	Exp*sex	8	5	0.155
HIDE	Exp	43.6	5	< 0.001
	Sex	32.7	1	< 0.001
	Exp*sex	0.0	5	1
THREAT	Exp	106.8	5	< 0.001
	Sex	20.9	1	< 0.001
	Exp*sex	0.0	5	1
VIGILANT	Exp	43.7	5	< 0.001
	Sex	11.1	1	< 0.001
	Exp*sex	9.3	5	0.096
ASCEND	Exp	72.3	5	< 0.001
	Sex	0.1	1	0.756
	Exp*sex	39.3	5	< 0.001
DESCEND	Exp	88	5	< 0.001
	Sex	6.7	1	<0.01
	Exp*sex	0.00	5	1

Benjamini & Yekutieli (2001)'s correction for multiple comparisons implies a significant difference at $p < 0.013$

Table 6: Statistical relationship of stimulus type with sex and stimulus type.

Stimulus	Comparison	LR Chi2	Df	p value
Eagle model	Behaviour	45.2	6	< 0.001
	Sex	5.4	1	<0.05
	Behaviour*sex	15.8	6	<0.05
Eagle shrieks	Behaviour	45.2	6	< 0.001
	Sex	5.4	1	<0.05
	Behaviour*sex	15.8	6	<0.05
Leopard model	Behaviour	133.9	6	< 0.001
	Sex	0.0	1	1
	Behaviour*sex	0.0	6	1
Leopard growls	Behaviour	73	6	< 0.001
	Sex	0.1	1	0.716
	Behaviour*sex	31.9	6	< 0.001
Gaboon viper model	Behaviour	110.8	6	< 0.001
	Sex	0.7	1	0.389
	Behaviour*sex	4	6	0.673
Black mamba model	Behaviour	34.5	6	< 0.001
	Sex	19.1	1	< 0.001
	Behaviour*sex	0.0	6	1

Benjamini & Yekutieli (2001)'s correction for multiple comparisons implies a significant difference at $p < 0.014$

DISCUSSION

Our field experiments revealed that free-ranging Campbell's monkeys respond with predator-specific and highly adaptive behaviour to their natural predators. In some cases, the adult male and females engaged in joint defence, but more often the two sexes followed their own patterns, with the males generally taking the more active and riskier roles. The response to eagles and leopards generally triggered stronger reactions than snakes, notably in term of male alarm calling behaviour. In this dense forest habitat, monkeys rely heavily on vocal signals and male Campbell's monkeys, like Diana monkeys and some other primates, produce

conspicuous loud calls for various dangers, including predators (Zuberbühler et al., 1997, Arnold & Zuberbühler, 2006; Schel et al., 2009). Eagles and leopards, both highly dangerous, did not elicit the same anti-predator reactions in males. Only eagles were attacked, while leopards were usually threatened at a distance. Sometimes these attempts to repel the predator were done in conjunction with other arboreal primates, such as Diana monkey (Zuberbühler et al., 1997). Obviously, no monkey will risk a physical interaction with a leopard, but perception advertisement from within the tree canopy is a highly adaptive strategy and tends to drive leopards away (Zuberbühler et al., 1999). The same response (i.e. calling and threatening at a safe distance) has been observed in other monkeys when spotting a terrestrial predator (white-faced capuchins - Perry et al., 2003; Fichtel et al., 2005). Crowned eagles, in contrast, weight about the same as an adult monkey male and males of many monkey species, but not females, approach and attack this raptor (Zuberbühler et al., 1997; Gautier & Tutin, 1988). Although predators differ in several other characteristics, the predator's body size may be a key factor in determining the appropriate anti-predator response (Palleroni et al., 2005).

Females, much smaller in size than the adult male, usually behaved differently, preferring cryptic over conspicuous behaviours and often moving away to hide in foliage for both leopard and eagle trials. Such sex-specific anti-predator behaviours have also been reported in other studies (capuchins - van Schaik & van Noordwijk, 1989; marmosets – Koenig, 1998). Interestingly, such sex difference was reduced in brown capuchin monkeys living under low predation pressure (Hirsch, 2002). Sex differences were not observed in savannah-living vervet monkeys where both sexes appear to react in similar ways with predator-specific escape responses (Seyfarth et al., 1980). Forest monkeys may generally be more protected in the dense foliage of the forest canopy, especially from airborne attacks. The structure of the micro-habitat also determines the type of anti-predator responses displayed in vervet monkeys (Enstam & Isbell, 2002).

Another interesting finding was that the black mamba model failed to elicit noticeable anti-predator behaviour, much in contrast to the Gaboon viper that regularly elicited alarm calls, threats at a distance, and locomotor displays. Gaboon vipers also elicited strong responses in other forest primates, including sooty mangabeys (*Cercocebus atys*, Range & Fischer, 2004, Penner et al., 2008) and chimpanzees (Boesch & Boesch-Ackermann, 2000). Gaboon vipers are found on the ground, where they hide motionless and extraordinarily well camouflaged within the leaf litter (Range & Fischer, 2004; Penner et al., 2008; KO, personal observation

N=7). Although Gaboon vipers have been documented to prey on primates (Foerster, 2008), to our knowledge no such observations have been made in the Tai forest. Nevertheless, Campbell's monkeys appear to be aware of their dangerousness and respond with climbing up and threatening at a safe distance. In contrast, Campbell's monkeys simply ignored our mamba model, apart from some females that climbed up. The quality of the mamba model was very good (fig 1) and it is very unlikely that the monkeys did not recognise it as a snake, also because females responded with ascending. More likely, this behaviour might be a sign of the monkeys' ability to discriminate between different snakes. Tai forest contains more than 40 snake species (Cansdale, 1961; Penner et al., 2008; MO Roedel, personal communication), but a large majority is small and potentially not dangerous for primates. These distinct behaviours used according to the snake type was found in wild bonnet macaques (*Macaca radiata*) which displayed caution and maintenance of safe distance but produced alarm calling only against Indian python (*Python molurus*) that preys on monkeys (Ramakrishnan et al. 2005). During 21-months of field observations we never observed Campbell's monkeys showing anti-predator behaviour in response to snakes, including green mambas and other species like *Mehelya sp.*, *Oxybelis sp.*, other than Gaboon vipers. Although black mambas occur in the Ivory Coast, they exclusively live in dry habitats and do not enter forest habitats, suggesting that the monkeys' default response to unfamiliar snakes is to ignore them. Further tests are needed before definitive conclusions can be drawn.

Whether or not the monkeys detected the predators in the visual domain also influenced their behaviours, with higher alarm call rates after visual detection of eagles or leopards compared to auditory cues. When hearing a predator's calls from a hidden speaker, a caller is unable to locate a predator precisely. Whether or not this makes a predator more dangerous is difficult to decide. On the one hand, direct visual contact may indicate more imminent danger but it could also be argued that a hidden predator is inherently more dangerous because its behaviour cannot be monitored. It is possible that monkeys first want to establish visual contact before engaging in the various conspicuous anti-predator behaviours seen to visual models. In line with this argument, males often remain immobile and adopt a vigilant posture in response to acoustic predator models, presumably attending further cues of the predator's whereabouts.

Once the leopard was localised, we found similar response patterns from male and female Campbell's monkeys. Females typically abandoned their default cryptic behaviour to join

their male in threatening the leopard from a distance. The high rates of alarm calling observed by both sexes in this context was most likely the result of a general strategy to discourage the predator from further hunting attempts in the monkeys' home range, as also described in other forest monkeys (Black-and-white colobus (*Colobus guereza*), Schel et al., 2009; Diana monkeys, Zuberbühler et al., 1997; putty-nosed monkeys (*Cercopithecus nictitans martini*), Arnold et al., 2008).

Another effect of the detection modality concerned the vertical movements within the trees. When the predator could not be precisely localised, both males and females climbed higher for leopards and lower for eagles, probably a response to the different hunting strategies of the two predators. Leopards usually hide and attack from the ground, and climbing up will decrease their exposure to surprise attacks. Eagles, in contrast, hunt by sweeping through the canopy or by pouncing on monkeys passing underneath (Shultz & Thomsett, 2007). In either case, attacks mostly happen from above and monkeys respond by climbing lower, away from the likely direction of attack.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported with grants by the European Union (FP6 programme: “What it means to be human” and ESF-Eurocores: “The Origin of Man Language and Languages”), the French Ministry of Foreign Affairs (Egide) and the Centre Suisse de Recherches Scientifiques (CSRS). We are grateful to “Office Ivoirien des Parcs et Réserves” (OIPR) for permission to conduct research in the Taï National Park. We thank all the field assistants of Taï Monkey Project, as well as Dr Martine Hausberger, Jean Emile Gombert and N’goran K. Eliezer for support and discussions.

REFERENCES

- ALEXANDER, R. D. (1974). The evolution of social behaviour. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5, 325-383.
- ALTMANN, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. — *Behaviour* 49, 227-267.
- ARNOLD, K., POHLNER, Y. & ZUBERBÜHLER, K. (2008). A forest monkey's alarm call series to predator models. — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62, 549-559.
- ARNOLD, K. & ZUBERBÜHLER, K. (2006a). The alarm-calling system of adult male putty-nosed monkeys, *Cercopithecus nictitans martini*. — *Animal Behaviour* 72, 643-653.
- . (2006b). Semantic combinations in primate calls. — *Nature* 441, 303-303.
- ARNOLD, K. & ZUBERBÜHLER, K. (2008). Meaningful call combinations in a non-human primate. — *Current Biology* 18, R202-R203.
- BENJAMINI, Y. & YEKUTIELI D (2001). The control of false discovery rate under dependency. — *Ann. Stat.* 29, 1165-1188.
- BOESCH, C. (1994). Cooperative hunting in wild chimpanzees. — *Animal Behaviour* 48, 653-667.
- BOESCH, C. & BOESCH-ACHERMANN, H. (2000). The chimpanzees of the Taï forest. Behavioural ecology and evolution. — Oxford Univ. Press, Oxford.
- BUZZARD, P. (2004). Interspecific competition among *Cercopithecus campbelli*, *C. petaurista*, and *C. diana* at the Tai Forest, Cote d'Ivoire. — Ph.D., Columbia University and the New York Consortium in Evolutionary Primatology (NYCEP).
- BUZZARD, P. (2006) Ecological Partitioning of *Cercopithecus campbelli*, *C. petaurista*, and *C. Diana* in the Taï Forest — *International Journal of Primatology*, 27, 529- 558
- CANSDALE, G. (1961). West African snakes. — Longman.
- CHENEY, D.L. & SEYFARTH, R.M. (1980). Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys — *Animal Behaviour*, 28, 362-367.
- COSS, R. G., MCCOWAN, B. & RAMAKRISHNAN, U. (2007). Threat-related acoustical differences in alarm calls by wild Bonnet macaques (*Macaca radiata*) elicited by python and leopard models. — *Ethology* 113, 352-367.
- DIGWEED S. M., FEDIGAN L. M. & RENDALL D. (2005) Variable specificity in the anti-predator vocalizations and behaviour of the white-faced capuchin, *Cebus capucinus*. — *Behaviour* 142, 997-1021

- EDMUNDS, M. (1974). Defence in animals: A survey of anti-predator defences. — Longmans, London.
- EVANS, C. S., MACEDONIA, J. M. & MARLER, P. (1993). Effects of apparent size and speed on the response of chickens, *Gallus gallus*, to computer-generated simulations of aerial predators. — *Animal Behaviour* 46, 1-11.
- ENSTAM K. L. AND ISBELL L. A. (2002) (Comparison of Responses to Alarm Calls by Patas (*Erythrocebus patas*) and Vervet (*Cercopithecus aethiops*) Monkeys in Relation to Habitat Structure — *American Journal of physical anthropology* 119:3–14.
- FERRARI S. F. & FERRARI M. A. L. (1990) Predator avoidance behaviour in the buffy-headed marmoset, *Callithrix flaviceps* 32,323-338
- FICHTEL, C. & KAPPELER, P. M. (2002). Anti-predator behavior of group-living Malagasy primates: Mixed evidence for a referential alarm call system. — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51, 262-275.
- FICHTEL C., PERRY S. & GROS-LOUIS J. (2005) Alarm calls of white-faced capuchin monkeys: an acoustic analysis— *Animal Behaviour*, 70, 165–176.
- FOERSTER, S. (2008). Two incidents of venomous snakebite on juvenile blue and Sykes monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni* and *C. m. albogularis*). — *Primates* 49, 300-303.
- GAUTIER-HION, A., QUIRIS, R. & GAUTIER, J. P. (1983). Monospecific vs. polyspecific life: a comparative study of foraging and antipredatory tactics in a community of *Cercopithecus* monkeys. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12, 325-335.
- GAUTIER-HION, A. & TUTIN, C. E. G. (1988). Simultaneous attack by adult males of a polyspecific troop of monkeys against a crowned hawk eagle. — *Folia Primatol.* 51, 149-151.
- GLENN, M. E. & BENSON, K. J. (1998). Capture techniques and morphological measurements of the mona monkey (*Cercopithecus mona*) on the Island of Grenada, West Indies. — *Am. J. Phys. Anthr.* 105, 481-491.
- GRAY, J. E. (1842). Monographic synopsis of the vipers or the family Viperidae. — *Zool. Miscell.*, 68-71.
- HAUSER, M. D. & WRANGHAM, R. W. (1990). Recognition of predator and competitor calls in nonhuman primates and birds: a preliminary report. — *Ethology* 86, 116-130.

- HEYMANN, E. W. (1990). Reactions of wild Tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* to avian predators. — *Int. J. Primatol.* 11, 327–337.
- HIRSCH B. T. (2002) Social monitoring and vigilance behavior in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*) — *Behav Ecol Sociobiol* 52, 458–464
- KIRCHHOF, J. & HAMMERSCHMIDT, K. (2006). Functionally Referential Alarm Calls in Tamarins (*Saguinus fuscicollis* and *Saguinus mystax*) – Evidence from Playback Experiments — *Ethology* 112, 346–354
- KOENIG A. (1998) Visual Scanning by Common Marmosets (*Callithrix jacchus*): Functional Aspects and the Special Role of Adult Males. — *Primates*, 39, 85-90.
- LEMASSON, A., BLOIS-HEULIN, C., R., J. & HAUSBERGER, M. (2006). Female social relationships in a captive group of Campbell's monkeys. — *American Journal of Primatology* 68, 1161-1170.
- LEMASSON, A. & HAUSBERGER, M. (2004). Patterns of vocal sharing and social dynamics in a captive group of Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). — *Journal of Comparative Psychology* 118, 347-359.
- LEMASSON, A., RICHARD, J. P. & HAUSBERGER, M. (2004). A new methodological approach to context analysis of call production. — *Bioacoustics* 14, 111 – 125.
- MACEDONIA, J. M. & EVANS, C. S. (1993). Variation among mammalian alarm call systems and the problem of meaning in animal signals. — *Ethology* 93, 177-197.
- MANSER, M. B., SEYFARTH, R. M. & CHENEY, D. L. (2002). Suricate alarm calls signal predator class and urgency. — *Trends in Cognitive Sciences* 6, 55-57.
- MC GRAW, W.S. 2000, Positional Behavior of *Cercopithecus petaurista* — *International Journal of Primatology*, 21, 2000
- MCGRAW, S. W., ZUBERBÜHLER, K. & NOË, R., eds. (2007). *Monkeys of the Taï Forest: An African Monkey Community*. — Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- MCGRAW, W. S. & ZUBERBÜHLER, K. (2008). Socioecology, predation and cognition in a community of West African monkeys. — *Ev. Anthro.*
- MIRANDA, J. M. D., BERNARDI, I. P., MORO-RIOS, R. F. AND PASSOS F. C. (2006) Antipredator Behavior of Brown Howlers Attacked by Black Hawk-eagle in Southern Brazil— *International Journal of Primatology*, Vol. 27, No. 4,
- NOË, R. & BSHARY, R. (1997). The formation of red colobus diana monkey associations under predation pressure from chimpanzees. — *Proc. Roy. Soc. Lond., Series B* 264, 253-259.
- OUATTARA, K., LEMASSON, A. & ZUBERBÜHLER, K. (2009). The alarm call system of

- female Campbell's monkeys. — *Animal Behaviour* (in press).
- PALLERONI, A., HAUSER, M. & MARLER, P. (2005). Do responses of galliform birds vary adaptively with predator size? — *Animal Cognition* 8, 200-210.
- PERES, C.A. (1993). Anti-predation benefits in a mixed-species group of Amazonian tamarins. — *Folia Primatologica* 61,61–76.
- PERRY, S., PANGER, M., ROSE, L., BAKER, M., GROS LOUIS, J., JACK, K., MACKINON, K.C., MANSON, J., FEDIGAN, L., PYLE, K. (2003). Tradition in wild white-faced capuchin monkeys (2003) — In *The biology of traditions: Models and evidence*, (eds Fragaszy, D. M. & Perry, S.) 391– 425 (Cambridge Univ. Press, Cambridge).
- RAMAKRISHNAN, U., COSS, R. G., SCHANK, J., DHARAWAT, A. and KIM, S. (2005) Snake species discrimination by wild bonnet macaques (*Macaca radiata*). — *Ethology* 111, 337-356.
- RANGE, F. & FISCHER, J. (2004). Vocal repertoire of sooty mangabeys (*Cercocebus torquatus atys*) in the Tai National Park. — *Ethology* 110, 301-321.
- SCHEL, A. M., TRANQUILLI, S. & ZUBERBÜHLER, K. (2009). The alarm call system of black-and-white colobus monkeys. — *J Comp Psychol*.
- SEYFARTH, R. M., CHENEY, D. L. & MARLER, P. (1980). Vervet monkey alarm calls: Semantic communication in a free-ranging primate. — *Animal Behaviour* 28, 1070-1094.
- SHULTZ, S. & THOMSETT, S. (2007). Interactions between African crowned eagles and their primate prey community. — In: *Monkeys of the Taï forest: An African monkey community* (W. S. McGraw, K. Zuberbühler & R. Noë, eds). Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- STANFORD, C. B. (1995). The influence of chimpanzee predation on group size and antipredator behaviour in red colobus monkeys. — *Animal Behaviour* 49, 577-567.
- STRUHSAKER, T. T. (1967). Auditory communication among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). — In: *Social communication among primates* (S. A. Altmann, ed). University of Chicago Press, Chicago, p. 281-324.
- USTER, D. & ZUBERBÜHLER, K. (2001). The functional significance of Diana monkey 'clear' calls. — *Behaviour* 138, 741-756.
- VAN SCHAIK, C. P. and VAN NOORDWIJK, M. A. (1989)The special role of male Cebus monkeys in predation avoidance and its effect on

- group composition — Behavioral Ecology and Sociobiology 24, 265-276.
- VAN SCHAIK, C. P. (1983). Why are diurnal primates living in groups? — Behaviour 87, 120-144.
- VENABLES, W. N. & RIPLEY, B. D. (2002). Modern applied statistics with S. — Springer.
- WOLTERS, S. & ZUBERBÜHLER, K. (2003). Mixed-species associations of Diana and Campbell's monkeys: The costs and benefits of a forest phenomenon. — Behaviour 140, 371-385.
- WRIGHT, J., BERG, E., DE KORT, S. R., KHAZIN, V. & MAKLAKOV, A. A. (2001). Cooperative sentinel behaviour in the Arabian babbler. — Animal Behaviour 62, 973-979.
- YASUKAWA, K., WHITTENBERGER, L. K. & NIELSEN, T. A. (1992). Anti-predator vigilance in the red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*: do males act as sentinels? — Animal Behaviour 43, 961-969.
- ZUBERBÜHLER, K. (2000). Referential labelling in Diana monkeys. — Animal Behaviour 59, 917-927.
- . (2001). Predator-specific alarm calls in Campbell's guenons. — Behavioral Ecology and Sociobiology 50, 414-422.
- . (2003). Referential signalling in non-human primates: Cognitive precursors and limitations for the evolution of language. — Advances in the Study of Behavior 33, 265-307.
- ZUBERBÜHLER, K., CHENEY, D. L. & SEYFARTH, R. M. (1999). Conceptual semantics in a nonhuman primate. — Journal of Comparative Psychology 113, 33-42.
- ZUBERBÜHLER, K. & JENNY, D. (2002). Leopard predation and primate evolution. — Journal of Human Evolution 43, 873-886.
- ZUBERBÜHLER, K., JENNY, D. & BSHARY, R. (1999). The predator deterrence function of primate alarm calls. — Ethology 105, 477-490.
- ZUBERBÜHLER, K., NOË, R. & SEYFARTH, R. M. (1997). Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators. — Animal Behaviour 53, 589-604.

CHAPITRE 4

LES CRIS D'ALARME DES FEMELLES

ADULTES :

UN SYSTEME PROPICE A UNE

COMMUNICATION REFERENTIELLE

Questions : Quels sont les différents cris d'alarme émis par les femelles et dans quels contextes, et quels sont donc les messages potentiellement référentiels qu'elles sont susceptibles de délivrer ?

Méthodes :

Observations

Nous avons enregistré les cris émis en situation naturelle par les femelles adultes de deux groupes de mones de Campbell habitués à la présence d'un observateur humain. A chaque cri a été associé un contexte d'émission qui pouvait être un comportement exprimé par la femelle au moment de la production du cri ou un événement inhabituel précédant immédiatement l'émission.

Expériences

Nous avons simulé la présence de trois prédateurs (léopard, aigle, serpent) par le biais de stimuli visuels et si possible acoustiques. Six groupes de mones ont été ainsi testés en leur présentant une seule fois chaque catégorie de stimulus.

Analyses

Nous avons effectué des analyses acoustiques afin de discriminer les différents sous-types de cris d'alarme. Le répertoire des populations sauvages a été comparé à celui d'une population captive. Nous avons ensuite quantifié les taux d'émission de ces différents sous-types de cris pour chaque catégorie de stimulus en distinguant le premier cri émis, les cris émis lors de la première puis des trois premières minutes.

Résultats :

Le répertoire vocal des femelles adultes mone de Campbell comprend 3 types de cris d'alarmes fréquents et 2 types rares. Deux types de cris fréquents (RRA3, RRA4), jamais enregistrés en captivité, étaient utilisés dans un contexte de prédation, respectivement en réponse à la présence de danger aérien (aigles) et terrestre (léopards, viper de Gabon). RRA1 était utilisé, comme en captivité, pour des dangers non liés à la prédation (par ex. en descendant à une strate inférieure ou effrayée par un mouvement brusque d'oiseau), tandis qu'aucun RRA2, utilisé en captivité pour avertir de la présence d'un humain, n'a été enregistré sur le terrain. Nous avons également enregistré des cris d'alarmes rares qui ressemblent fortement à ceux produits ordinairement par le mâle et qui sont principalement émis dans des contextes de menace d'aigle imminente.

Conclusion :

Ces résultats nous permettent de suggérer que les femelles, au-delà de la simple référence au type de prédateur (aérien, terrestre), pourraient transmettre des informations supplémentaires sur l'imminence du danger. Cette étude confirme le niveau élevé de variabilité acoustique décrit en captivité chez cette espèce mais met également en lumière quelques différences importantes entre animaux sauvages et captifs suggérant un possible phénomène d'innovation vocale lié à la présence répétée d'humains.

Cet article a été accepté officiellement le 05 Mars 2009 pour publication à

Animal Behaviour sous le Numéro ANBEH-D-08-00712 R2

THE ALARM CALL SYSTEM OF FEMALE CAMPBELL'S MONKEYS

Karim Ouattara^{1,2,4,5}, Klaus Zuberbühler^{2,3}, N'goran K. Eliezer⁴, Jean-Emile Gombert⁵,
Alban Lemasson¹

¹Ethologie animale et humaine, U.M.R. 6552-C.N.R.S., Université de Rennes 1, France

²Centre Suisse de Recherches Scientifiques, Tai Monkey Project, Côte d'ivoire

³School of Psychology, University of St Andrews, United Kingdom

⁴Laboratoire de zoologie et de biologie animale, Université de Cocody-Abidjan, Côte d'ivoire

⁵Centre de Recherche en Psychology, Cognition et Communication, Université de Rennes 2,
France

ABSTRACT

Field studies on male forest guenon alarm calling behaviour have revealed a number of intricacies about how these primates use vocalisations to protect themselves from predation. In these species, the vocal behaviour of adult females is often different from the males, but little systematic work has been done. Here, we describe the alarm call system of female Campbell's monkeys, *Cercopithecus campbelli*, in their natural forest habitat in Western Ivory Coast. We found that in response to disturbing events, females produced three basic alarm call types, 'wak-oos', 'hoks', and acoustically variable 'trill' calls, consisting of repeated and rapidly ascending (RRA) pulses, which varied systematically in the temporal and frequency domain. Using observational and experimental data we were able to demonstrate that the RRA calls consisted of four acoustic variants, which could be associated with specific contexts, allowing listeners to draw inferences about type of disturbance experienced by the caller. We also compared the alarm call behaviour of free-ranging individuals with published results from captivity. As predicted, captive individuals failed to produce predator-specific alarm calls, but they also produced an RRA variant in response to humans that was absent in the wild. We discuss the relevance of these findings in terms of their broader potential impact on evolutionary theories of primate communication.

Word count 5,661 (incl. references)

Keywords: alarm calls, *Cercopithecus*, predation, referential, semantic, evolution of language

INTRODUCTION

Most forest guenons show a marked age-sex difference in their vocal behaviour (Gautier & Gautier 1977). Adult females and their subadult offspring typically produce a diverse repertoire of close range vocal signals, which serve various functions during their daily activities (see Gautier 1975, 1978 for examples in the wild and Lemasson et al. 2004, Lemasson & Hausberger 2004 for captive Campbell's monkeys, *Cercopithecus campbelli campbelli*). The single adult males of forest guenon groups, in contrast, behave in markedly different ways. They rarely participate in any of these vocal interactions, but instead produce a small range of low-pitched and high-amplitude calls that carry over considerable distances through the dense forest vegetation. These male loud calls are typically given in response to disturbances, but sometimes also without any apparent reason. The calls tend to affect the locomotor behaviour of conspecifics, and a range of studies has shown that they can convey something about the call-eliciting external referent, usually some sort of a disturbance such as the presence of a predator (Zuberbuhler 2000a, 2001; Arnold et al. 2008; Arnold & Zuberbuhler 2006b, 2008).

While the vocal behaviour of guenon males is relatively well studied for a number of species, comparably little progress has been made with the females and subadults. In most species, female calls are soft low-amplitude signals, audible only over relatively short distances. This makes systematic recording difficult, unless the animals are well habituated to the presence of human observers and regularly forage in the lower forest canopy. A series of studies on captive Campbell's monkeys has reported considerable acoustic diversity in the vocal behaviour of adult females, with much of the observed variation caused by changes in the social and ecological environment (Lemasson et al. 2003, 2004, 2005; Lemasson & Hausberger 2004). Similarly, studies on Diana monkeys (*C. diana diana*) in the Tai Forest of

Ivory Coast demonstrated that adult females produced acoustically distinct alarm calls to different predators (Zuberbühler et al. 1997), while their contact calls varied acoustically depending on context (Uster & Zuberbühler 2001).

In this study, we investigated the alarm calling behaviour of free-ranging Campbell's monkey females of Tai Forest, Ivory Coast. The species has already been investigated before, although the attention has been on the adult males (Zuberbühler et al. 1999; Zuberbühler 2000b, 2001, 2002; Wolters & Zuberbühler 2003). Adult males produce a range of basic call types in response to external events, such as falling trees, leopards and crowned eagles (Zuberbühler 2003). These calls are meaningful in the sense that nearby listeners respond to them as if they had witnessed the call-eliciting event themselves, a phenomenon that also crosses species barriers (Rainey et al. 2004a&b; Zuberbühler 2000c). Another relevant finding was that Campbell's monkey males combine different call types into structured sequences that can function as carriers of meaning (Zuberbühler 2002; Ouattara et al. in prep.), a behaviour also seen in wild putty-nosed monkeys, *C. nictitans* (Arnold & Zuberbühler 2006a&b, 2008; Arnold et al. 2008).

Given the general significance that vocal signals have for primates when interacting with their predators (e.g. Seyfarth et al. 1980) and in light of previous results from captivity and the wild, we predicted that female Campbell's monkeys produced predator-specific alarm calls, despite the fact that previous research efforts have not revealed any interesting patterns (Zuberbühler 2001). We were also interested in how the vocal behaviour of free-ranging monkeys compared to what has already been described in captivity (Lemasson 2003; Lemasson et al. 2004).

To address these points, we monitored the adult females of six Campbell's monkey groups in the Tai Forest, two of which were fully habituated to human observers. Data were collected both during the females' responses to naturally occurring disturbances and by simulating the presence of natural predators with customised visual and acoustic predator models.

METHODS

Study groups

Data were collected in the Tai National Park of Western Ivory Coast in a study area adjacent to the Tai Monkey Project Research Station (5° 50'N, 7° 21'W) between January 2006 and September 2007. Two Campbell's monkey groups had been followed by researchers and field assistants for more than 10 years. Group members were fully habituated to the presence of observers and individually known. The responses of some females of four additional semi-habituated groups to predator models were added to the database. Study groups consisted of one adult male and 3-7 adult females with their offspring.

Natural calling behaviour

Natural calling events were recorded from the two habituated groups. For this purpose, a focal animal was selected by the observer (KO) and subsequently monitored for a 15 min period between 08:00 and 17:00 GMT. During each period, all her vocalisations, as well as her general behaviour (travel, forage, rest, groom, aggression), and any unusual event immediately preceding a vocalisation were recorded. If an unusual and relevant event occurred at other times, such as detection of a predator, calls from all group members were collected using *ad libitum* sampling (Altmann 1974). The total observation time was about

2,000 hours. Focal animal samples amounted to a total of N=193 hours, during which we also recorded N=3 leopard (*Panthera pardus*) encounters (0.016 per hour) and N=11 crowned eagle (*Stephanoaetus coronatus*) encounters (0.057 per hour). In addition, a field assistant also observed the monkeys independently for an additional 800 hours during which he recorded N=6 eagle and N=2 leopard encounters.

Recordings were made with a SONY TCD D100 stereo cassette recorder and a SENNHEISER ME88 microphone. If necessary, spoken comments were made simultaneously, using a LAVALLIER microphone, and later transcribed. Following this protocol, about 2,000 alarm calls were recorded from the different females of all groups. A large majority of alarm calls was given in response to one of the following events: (1) presence of a predator (leopard, crowned eagle), (2) male Diana monkey alarm call to a predator, (3) sudden appearance of a flying animal (e.g. bird, flying squirrel), (4) sudden movements by the observer, (5) risky locomotion by the caller within the canopy (descending from tree; jumping to another branch).

Predator experiments

We studied the females' alarm call behaviour more systematically by presenting visual predator models (leopard, crowned eagle and Gaboon viper) and acoustic predator models (leopard and crowned eagle), five types of stimuli in total, which allowed us to investigate the monkeys' natural response to these predators more systematically. Each stimulus type was presented once to six of seven different groups. From the moment of detection, we determined the first call uttered by an adult female and we monitored the vocal response of all adult females for the first three minutes. Both acoustic and visual predator models have been used successfully before in primate alarm call studies, and these studies have shown that both

modalities work equally well to simulate predator presence (Cheney & Seyfarth 1985; Hauser & Wrangham 1990; Zuberbühler 2003; Coss et al 2007; Arnold et al. 2008).

The following conditions had to be met before an experiment could be conducted. First, the observer had to establish contact with the group for at least 30 minutes during which no alarm calls were produced by any group members. Second, focal animals had to be less than 10 metres off the ground to ensure sufficient recording quality, although the usual recording distance from the habituated individuals was typically 5m or less. Third, in visual trials, the predator model had to be positioned by a field assistant on the projected travelling route so that no one but a member of the study group detected the model first. Campbell's monkeys often associate with other monkey species, and if a member of another primate species detected the model first, the trial was discounted.

For eagle trials, the model was positioned in the canopy at an elevation of 2-3 metres; for leopard and snake trials, the model was presented on the ground. Eagle shrieks were recorded in the study area by KZ; leopard growls were purchased from the National Sound Archive, London (see Zuberbühler et al. 1997 for spectrographic representations of the playback stimuli). All acoustic stimuli were broadcast with a SONY WMD6C professional Walkman connected to a NAGRA DSM speaker-amplifier. Stimulus amplitude was adjusted so that the calls sounded natural to a human observer at a distance of about 20m. Previous research has shown that the amplitude of predator vocalisations had no effect on the monkeys' alarm call responses, provided they were presented within a natural range (Zuberbühler 2000).

Acoustic analyses

Pilot observations indicated that adult female Campbell's monkeys produced at least three basic and acoustically distinct alarm calls to external disturbances, and these calls could be easily distinguished by ear. The first two were given to aerial dangers and resembled some of

the male loud calls in their basic acoustic features (Ouattara et al in prep; Zuberbühler 2001). One of them, the “wak-oo”, consisted of two components, “wak” and “oo”, which were separated from each other by about 0.06s. A second one, the “hok” only consisted of a single utterance with little frequency modulation (fig. 1a).

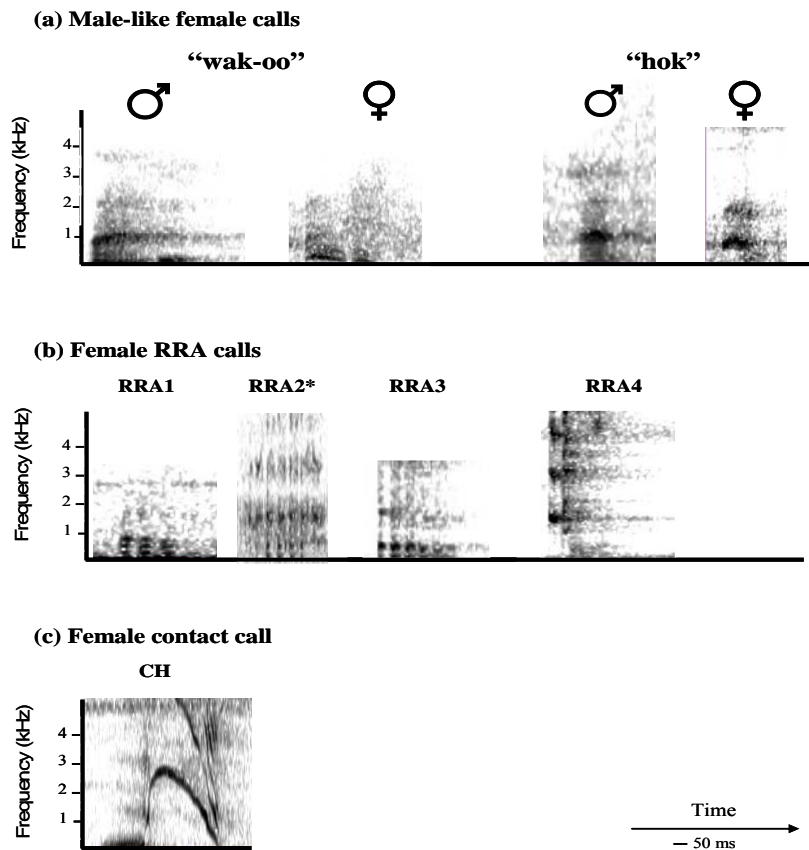


Figure 1: Spectrographic representations of call types. (a) “wak-oo” and “hok” alarm calls by adult male and females, (b) acoustic variants of female RRA alarm calls; (c) female contact calls (CH). RRA2 was never heard in the wild population, the call depicted has been recorded in captivity. RRA 3 & 4 calls have never been recorded in captivity. CH and RRA1 calls were recorded both in captive and wild populations.

All spectrographic displays and basic acoustic analyses were conducted using RAVEN (Cornell University) and ANA to extract a number of basic acoustic parameters (Richard *et al.* 1991). Statistical analyses were conducted with Minitab 15 and Statistica 7. Figure 2

illustrates the main parameters extracted from the third basic alarm call type given by the females, a repetitive rapidly ascending call, or “RRA” call (fig. 2).

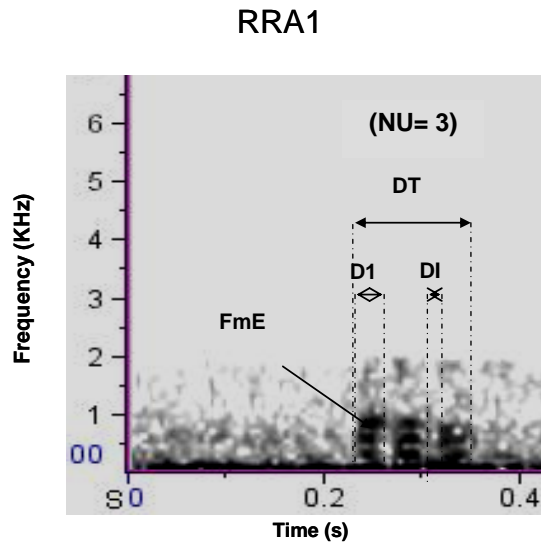


Figure 2: Spectrographic representation of a RRA1 call and illustration of the basic acoustic parameters extracted: NU = number of units, DT= total call duration; D1= first unit duration, DI= inter-unit duration, FmE= peak frequency.

The RRA calls have been described extensively in previous captive work (Lemasson 2003; Lemasson et al. 2004). This call is commonly produced in response to disturbances and exhibits considerable acoustic variation, which can be discriminated by ear (Lemasson et al. 2004) and described in terms of a number of basic acoustic measures (Fig. 1b). The females also produced a large range of contact calls (CH: “combined harmonic calls”), whose acoustic structure is characterised by an arched frequency modulation. These calls are typically produced during peaceful affiliative interactions or while approaching another group member, usually as part of a vocal exchange (see Struhsaker 1970 for a field study and Lemasson et al. 2003, 2004, 2005; Lemasson & Hausberger, 2004 for captive studies; Fig. 1c).

Context specific use of alarm calls

To determine the communicative function of the different female alarm calls, we focused on the very first call given by a female in response to a disturbance. However, females often responded with series of alarm calls that consisted of different call types. Thus, we also determined the number of different calls (contact and alarm calls) produced in the first minute and during the first three minutes.

RESULTS

The alarm call repertoire: observational data

We were able to record a total of N= 795 alarm calls from six females of the two habituated groups (group 1: N=464; group 2: N=331). The vast majority of recordings were “RRA” alarm calls (group 1: 98.3%; group 2: 98.2%), while “wak-oo” and “hok” alarm calls were recorded only rarely (N=8; N=6, respectively). The RRA calls were acoustically variable and could be discriminated into four different call variants (RRA1-4) based on their basic acoustic features. We measured the acoustic features of a total of 180 calls (RRA1, RRA3 and RRA4) from three habituated females using spectrograms of maximum quality, i.e. 20 calls per female and per call type. All RRA calls consisted of repeated short utterances, separated by about 0.15s, but they differed significantly in the number of repetitions and in their peak frequency measures (table 1). RRA1 and RRA3 consisted of lower-pitched units compared to RRA2 and RRA4, while RRA1 had fewer units than RRA3. Remarkably, we failed to record any RRA2 calls in the wild, a call well described in captivity which is relatively soft and audible up to about 5 metres (Lemasson 2003; Lemasson et al. 2004).

Table 1. Acoustic measurements taken from the four basic RRA call variants. Numbers represent averages calculated from three different females, each contributing equally to each call type.

Calls	Individual	N units	FmE (Hz)
RRA 1	Female 1 (N= 20)	3 ± 0.10	710 ± 16
	Female 2 (N= 20)	3.35 ± 0.15	687 ± 31
	Female 3 (N= 20)	3.05 ± 0.17	689 ± 29
	Overall mean	3.13 ± 0.08	693 ± 15
RRA 2*	Overall mean (N= 25)	5.8 ± 0.28	1917 ± 267
RRA 3	Female 1 (N= 20)	5.2 ± 0.24	748 ± 22
	Female 2 (N= 20)	4.65 ± 0.16	701 ± 15
	Female 3 (N= 20)	5.15 ± 0.15	748 ± 8
	Overall mean	5 ± 0.11	732 ± 9
RRA 4	Female 1 (N= 20)	2.45 ± 0.15	5328 ± 85
	Female 2 (N= 20)	2.8 ± 0.11	3420 ± 305
	Female 3 (N= 20)	2.65 ± 0.13	2508.5 ± 113
	Overall mean	2.63 ± 0.08	3752 ± 188

* Not recorded in Tai, results from 5 captive females (Lemasson et al 2004)

As we failed to detect a normal distribution, we proceeded with non-parametric Kruskal-Wallis tests and Mann-Whitney post-hoc tests with Bonferroni corrections. The observed acoustic differences between RRA types were very similar across the three females analysed (fig. 3). Significant differences were found regardless of female identity in (a) the number of units (Kruskal-Wallis tests; female 1: $H(2, N=60) = 43.02, p < 0.0001$; female 2: $H(2, N=60) = 37.60, p < 0.0001$; female 3 $H(2, N=60) = 40.86, p < 0.0001$, see Table 2 for dyadic comparisons), (b) peak frequency (Kruskal-Wallis tests: female 1: $H(2, N=60) = 42.01, p < 0.0001$; female 2: $H(2, N=60) = 39.59, p < 0.0001$; female 3: $H(2, N=60) = 40.33, p < 0.0001$, see Table 2 for dyadic comparisons). When comparing females, we found no differences in any of the RRA types regarding the number of units (Kruskal-Wallis tests in RRA1: $H(2, N=60) = 4.31, p = 0.11$; RRA3: $H(2, N=60) = 4.95, p = 0.08$; RRA4: $H(2, N=60) = 4.47,$

p=0.10). No individual differences were also found in the peak frequencies of RRA1 calls ($H(2, N=60) = 0.41, p=0.80$), but females differed significantly in the pitch of their RRA3 and RRA4 calls (RRA3: $H(2, N=60) = 8.83, p = 0.012$; RRA4: $H(2, N=60) = 35.24, p < 0.0001$). For RRA3, the effect was caused by female 1, which differed significantly from 2 & 3 ($p=0.010$; $Z=2.56$ and $p=0.013$; $Z = -2.46$, Mann Whitney U tests) while females 2 & 3 did not differ from each other ($p=0.46$; $Z=0.73$; Mann Whitney U test). For RRA 4, the effect was also caused by one female who differed from the others ($p < 0.0001$; $Z = 4.49$ and $p < 0.0001$; $Z=5.43$; Mann Whitney U tests) who did not differ from one another ($p=0.11$; $Z = 1.58$; Mann Whitney U test).

Table 2: Results of Mann-Whitney test pair comparisons of RRA calls for each female

Individual	Variable	RRA1 vs RRA3	RRA1 vs RRA4	RRA3 vs RRA4
Female 1	Number of units	$Z = -5.46$ $p < 0.0001$	$Z = 2.99$ $p = 0.002$	$Z = 5.38$ $p < 0.0001$
	Peak frequency	$Z = -2.06$ $p < 0.04$	$Z = -5.43$ $p < 0.0001$	$Z = -5.46$ $p < 0.0001$
Female 2	Number of units	$Z = -4.47$ $p < 0.0001$	$Z = 2.69$ $p = 0.007$	$Z = 5.47$ $p < 0.0001$
	Peak frequency	$Z = -0.09$ $p = 0.92$	$Z = -5.43$ $p < 0.0001$	$Z = -5.43$ $p < 0.0001$
Female 3	Number of units	$Z = -5.22$ $p < 0.0001$	$Z = 1.72$ $p = 0.08$	$Z = 3.51$ $p < 0.0001$
	Peak frequency	$Z = -0.77$ $p = 0.43$	$Z = -5.46$ $p < 0.0001$	$Z = -5.47$ $p < 0.0001$

Bonferroni correction implies a significant difference at $p < 0.017$

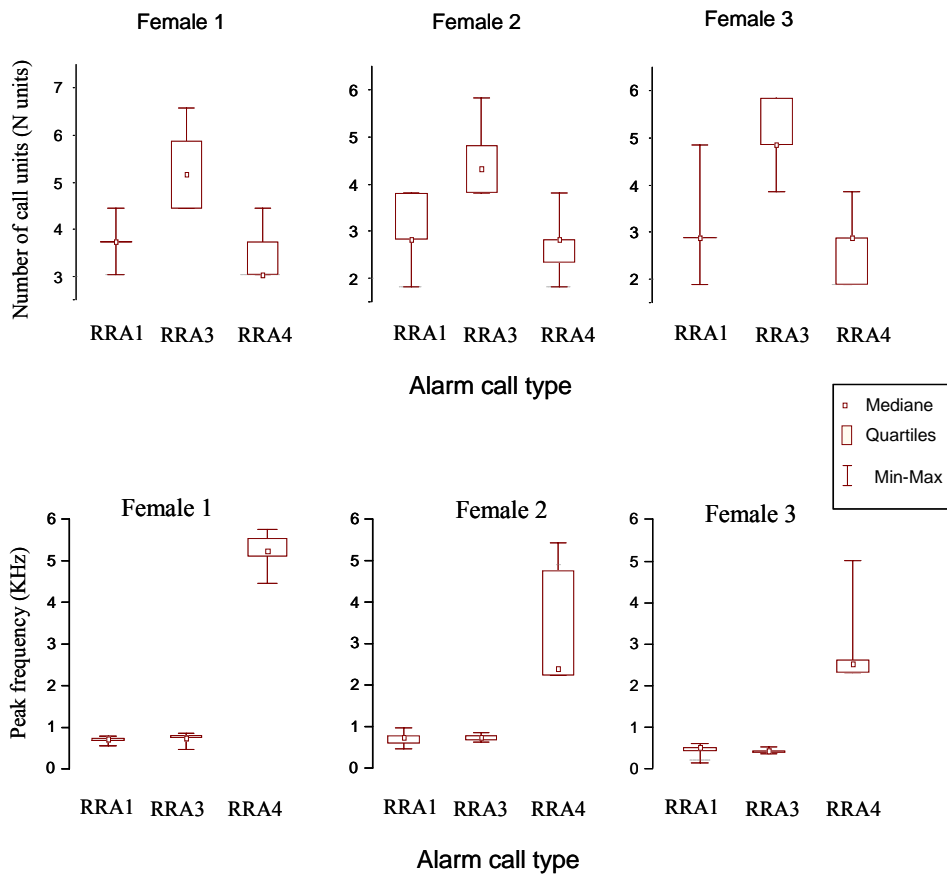


Figure 3: Differences in the acoustic structure of RRA call types. Box plots illustrate the number of sub-units and peak frequency of different RRA calls from three different females (N= 20/female/call type).

To estimate the accuracy of the call classifications, KO categorised by ear a subset of N=795 recordings of female alarm calls from six habituated females, three times each. The intra-observer reliability between the three trials was very high, between 92-96%, confirming that the acoustic differences between the different call types are salient to humans and classification therefore very reliable.

Context-specificity of alarm calling behaviour

(a) *First calls.* When considering the first calls only, we were able to record four different call types (wak-oo, RRA1, RRA3 and RRA4) in context-specific ways (Chi square test: $\chi^2 = 58.685$; DL = 6; $p < 0.0001$, fig. 4). Real leopard encounters were excluded, due to small

sample size (N=3). Chi square contributions revealed that the RRA1 variant was produced in non-predatory disturbances, such as after detection of a flying animal (except crowned eagles), while climbing down a tree, while jumping to another branch, or in response to a sudden movement by the observer. Interestingly, we never heard any of the free-ranging females giving a RRA2 variant. The RRA3 and RRA4 calls were typically given in predatory situation and these calls were produced in predator-specific ways (Fisher's exact test $p < 0.0001$). RRA3 was regularly given in response to crowned eagles and Diana monkey eagle alarm calls, but never in response to leopards and only very rarely to Diana monkey leopard alarm calls. RRA4, however, was never given to crowned eagles (or other flying animals), but it always the first call to leopards, very often the first call to Diana leopard alarm calls, and sometimes the first call to non-predatory events. The "wak-oo" alarm call, finally, could be given to any flying animal, including eagles and non-predatory animals (fig. 4), particularly if the male had not called yet.

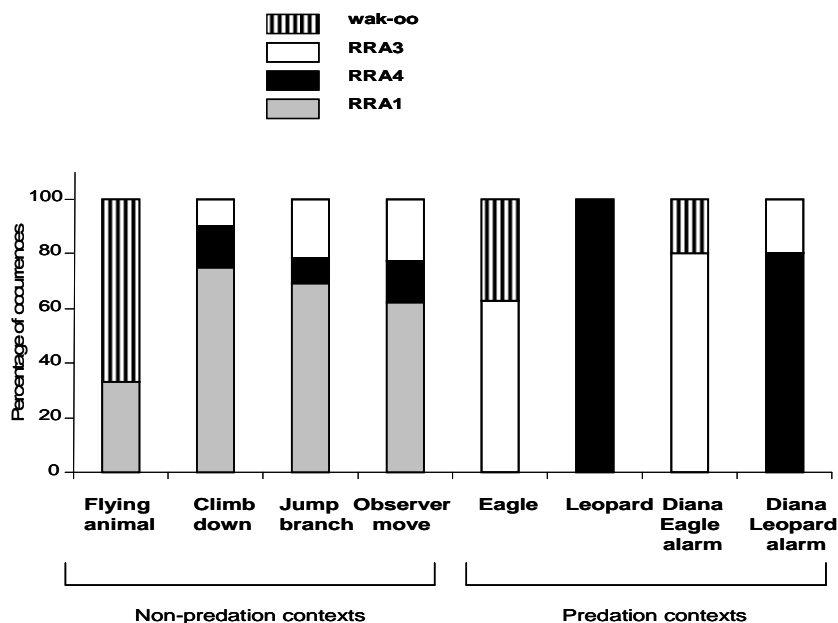


Figure 4: First call types emitted immediately after different predatory and non-predatory disturbances.

(b) *Calls during the first minute after detection.* When analysing the entire first minute after detecting a predator, females never produced any RRA1 or RRA2 alarm calls. However, RRA3 and RRA4 alarm calls continued to be strongly associated with detecting a crowned eagle or a leopard, respectively (Fisher’s exact test $p < 0.001$) (fig. 5). “Wak-oo” and “hok” calls were only produced in response to direct encounters with crowned eagles, rarely after hearing a nearby Diana monkeys given eagle alarm calls (Chi square test, $\chi^2 = 57.83$, $df = 1$, $p < 0.0001$) (fig. 5). Females often increased their contact call rates after hearing a Diana monkey giving eagle alarm calls, a behaviour that was not normally observed in other contexts not linked to danger.

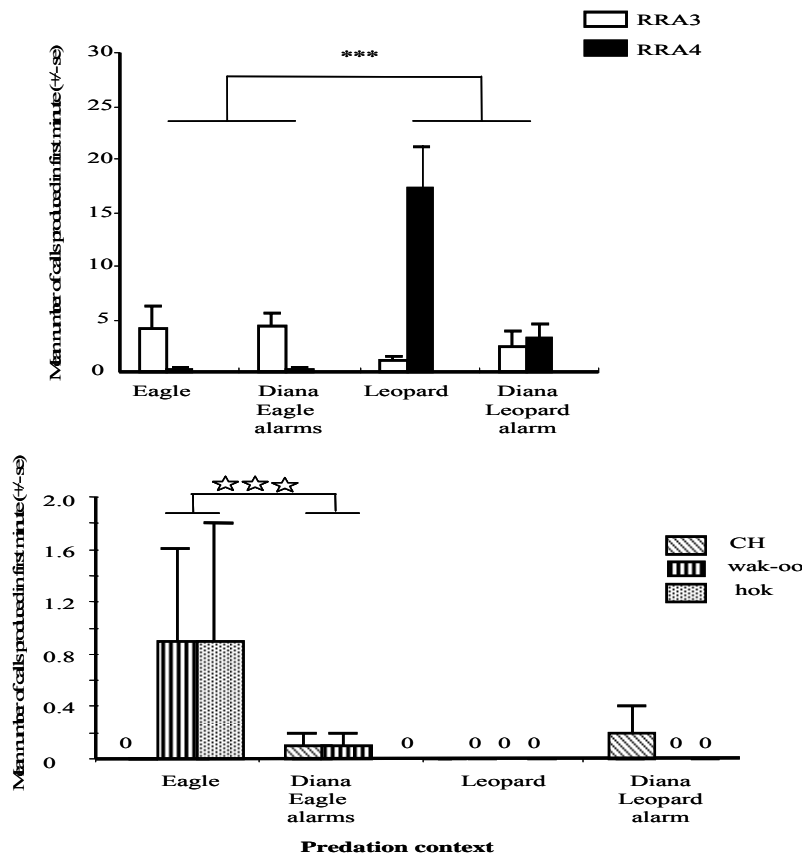


Figure 5: Number of calls emitted within the first minute after detecting a predator. Top panel: frequent call types (RRA3, RRA4). A Fisher’s exact test was performed to compare the call rates of RRA3 and RRA4 in “eagle” vs “leopard” contexts (either real predator or corresponding Diana monkey’s alarm call): *** = $p < 0.001$. Bottom panel: rare call types

(“wak-oo”, “hok” alarm and contact calls). Chi square test (hok and wak-oo combined): *** = $p < 0.001$. Charts represent means and standard errors.

(c) *Calls during the first three minutes after detection.* When analysing the three first minutes after detecting a predator, RRA1 and RRA2 continued to remain absent from the females’ vocal responses, while RRA3 and RRA4 call rates decreased over time (fig. 6). In some cases, RRA3 calls were produced in response to a Diana leopard alarm call, but rarely in response to a real leopard. KO observed sub-adults giving RRA3 calls to a leopard in both habituated groups, so it is possible that these calls were given by inexperienced individuals. “Wak-oo” and “hok” calls were no longer produced during the second and third minutes after eagle encounters, suggesting that these calls are related to urgency. In contrast, contact calls became steadily more common, but only in response to Diana monkey alarm calls. Contact calls were not produced after detecting a real predator.

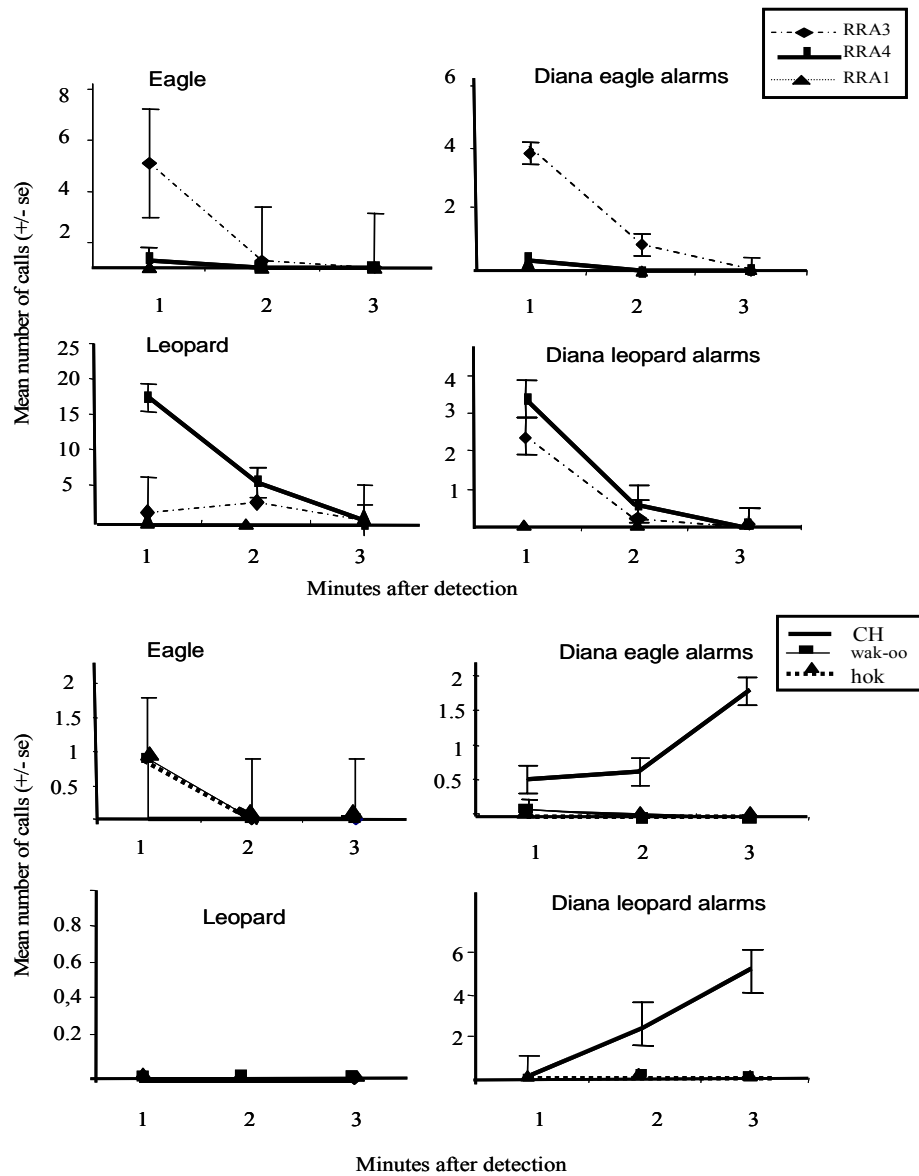


Figure 6: Number of calls emitted within the three first minutes detection of a predator Top panel: frequent call types RRA1, RRA3, RRA4; bottom panel: rare call types “wak-oo”, “hok”, and contact calls. Means and standard errors are given for the first, second and third minute after detection.

Predator experiments

(a) *First calls* When analysing the first calls after detecting one of the different predator types, “hok”, RRA3, RRA4 calls differed significantly in their emission context (Chi square test: $\chi^2 = 200.682$; $DL = 4$; $p < 0.0001$, fig. 7). As with natural encounters, the models did not trigger any RRA1 or RRA2 calls, but RRA3 and RRA4 calls were given in predator-specific

ways (Fisher's exact tests: eagle vs. leopard: $p < 0.0001$; eagle vs. snake: $p < 0.0001$; leopard vs. snake: $p = 0.5$). Some "hok" alarm calls were given to the eagle model (fig. 8), but only if the male had not produced his own calls yet, replicating the pattern of "wak-oo" alarm calls described for natural encounters.

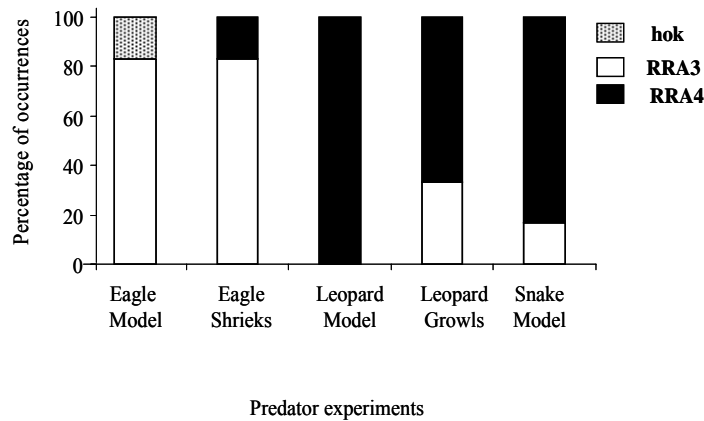


Figure 7: First call type emitted immediately after acoustic and visual detection of a predator.

(b) *Calls during the first minute after detection* When analysing all calls given during the first minute the basic pattern remained. RRA3 calls were given to eagle models, while terrestrial predators triggered RRA4 calls (Fisher exact tests: eagle vs. leopard: $p < 0.001$, eagle vs. snake: $p < 0.001$, leopard vs. snake: $p = 0.21$). In addition, "hok" and "wak-oo" were only produced for eagles (fig. 8).

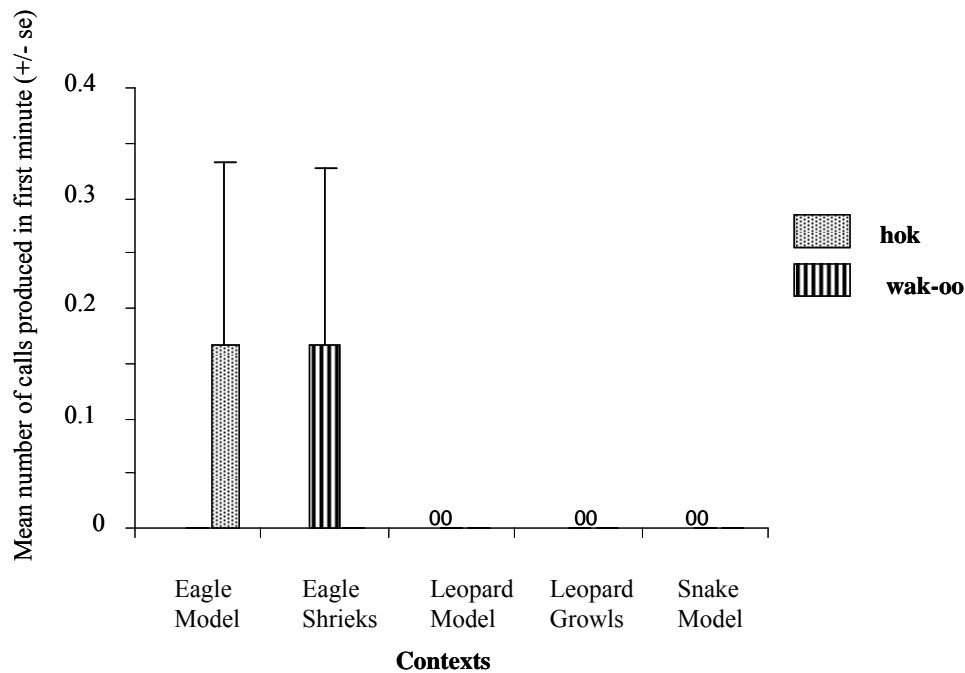
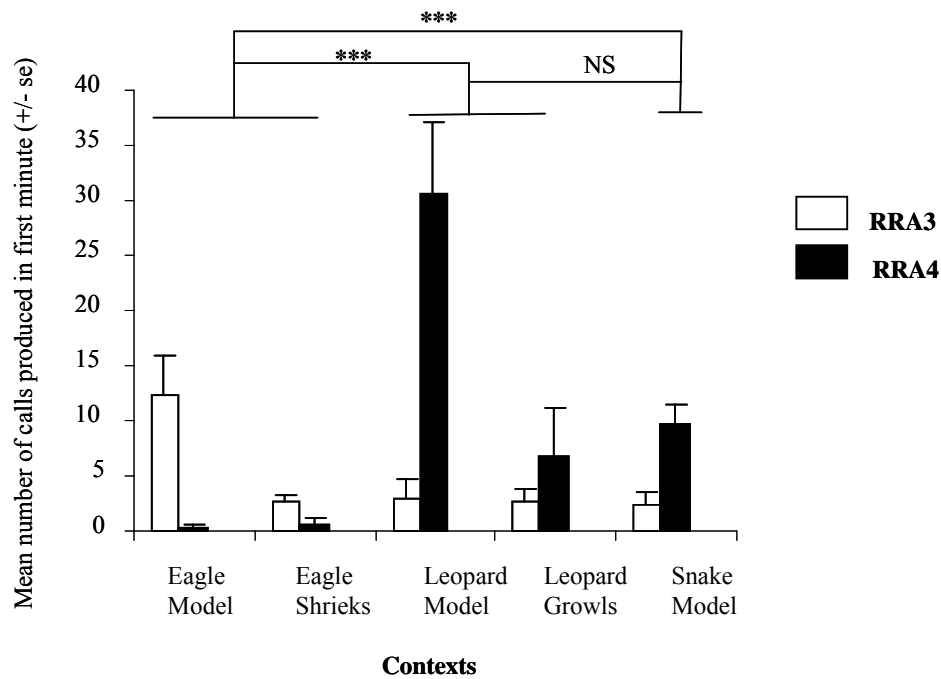


Figure 8: Number of calls emitted within the first minute after detection of a predator. Top panel: frequent call types (RRA3, RRA4). Fisher’s exact tests were performed to compare the call rates of RRA3 and RRA4 produced in “eagle” vs “leopard” contexts (acoustic and visual models combined) in “eagle” vs “snake” and ‘leopard’ vs “snake” contexts: *** = $p < 0.0001$. NS = not significant; bottom panel: rare call types “wak-oo, “hok” and contact calls.

(c) *Calls during the first three minutes after detection* RRA3 and RRA4 call rates decreased over time to both eagle and leopard models, in both modalities. “hok” or “wak-oo” alarm calls were absent in the second and third minutes after detection (fig. 9). Contact calls (CH) became increasingly more common although this was true only for acoustic predator models. Visual predator models, for some reason, failed to elicit any contact calls at all.

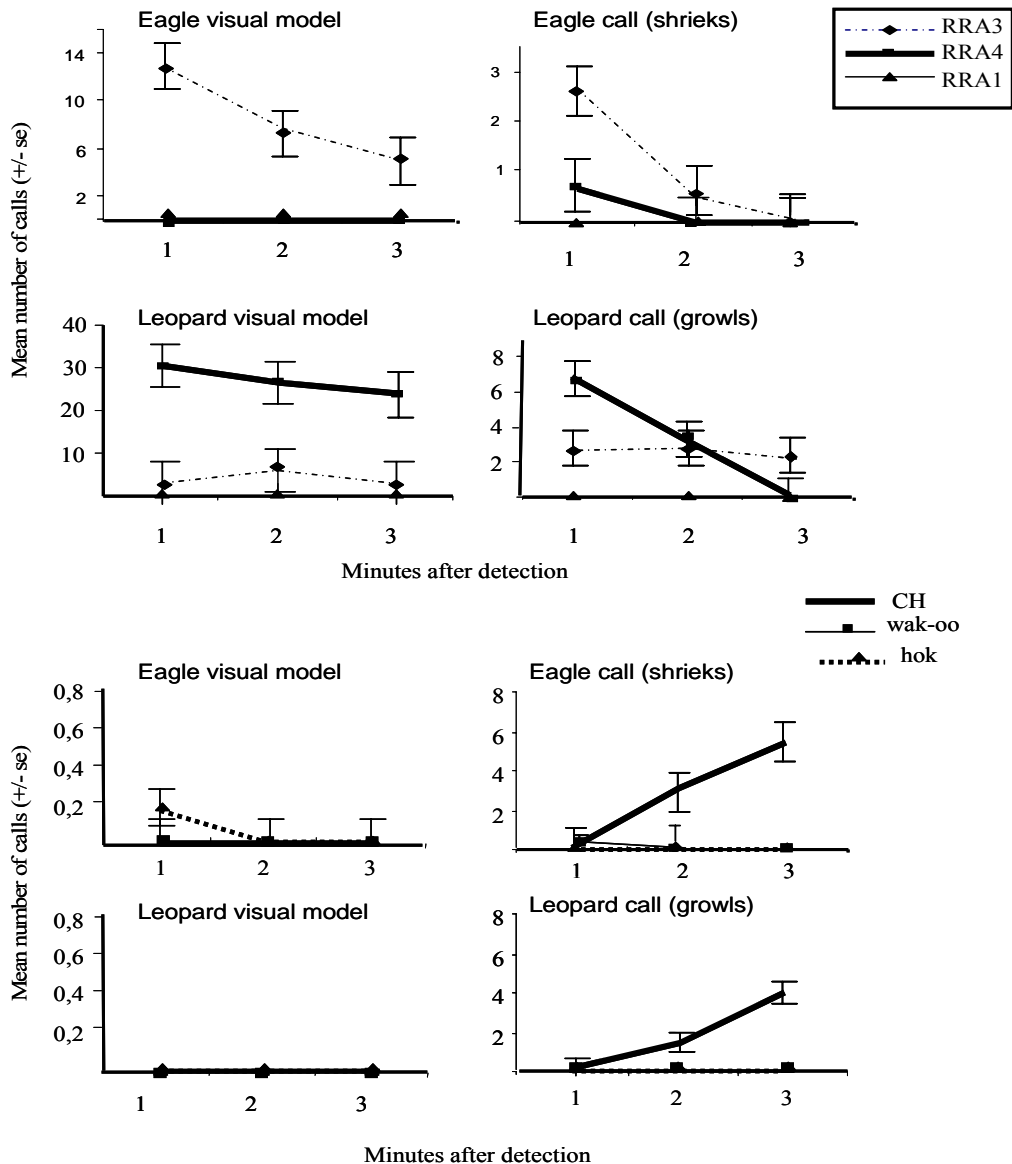


Figure 9: Number of calls emitted within the three first minutes after detection of a predator. Top panel: frequent call types RRA1, RRA3, RRA4. Bottom panel: rare call types wak-oo, hok and contact calls. Means and standard error of number of calls are given for the first, second and third minute after detection.

DISCUSSION

Female Campbell's monkeys produce three main types of calls to potentially dangerous events, "hoks", "wak-oos" and "RRA" calls. RRA calls are acoustically variable, and an observer can reliably distinguish four different variants. RRA calls were given to a range of predatory and non-predatory disturbances, albeit in highly context-specific ways. Two variants, RRA1 and RRA2, had been described for captive individuals in previous research, but only one of them, the RRA1 call, was also given by free-ranging individuals. In this study, RRA1 was given when engaging in dangerous activities or after being startled by sudden movement. RRA2 was never noted in the wild; in captivity it was given to a familiar caretaker or any other human passing by (Lemasson et al. 2004). RRA3 and RRA4 functioned as predator-specific alarm calls, and these calls had not been described in captivity. RRA3 reliably indicated the presence of a crowned eagle, while RRA4 was given to leopards and snakes. The other main alarm call types, the "hoks" and "wak-oos" were given to crowned eagles, usually during the early stages of a direct visual encounter and only in cases where the male had not yet given his own alarm calls, similar to what has been found in blue monkeys in a previous study (Papworth et al. 2008).

Both wild and captive females produced RRA1 calls in response to similar non-predatory disturbances. One unusual finding was the striking absence of RRA2 calls in the wild. Of course, it is possible that wild females sometimes produce this call but that they were just not picked up during our recordings. However, individuals of both study groups were very well habituated to human observers and recording distances were regularly less than 5 metres (see methods), suggesting the absence of this call type in the females' repertoire may have been real. Another although controversial idea is that the RRA2 call produced by captive

individuals is a rare example of a socially transmitted vocal innovation, similar to the pant hoot variants observed in different chimpanzees (Marshall et al. 1999). Research on other captive populations would have to be conducted to test this idea. A further possibility is that the call-eliciting context (i.e. a human who sometimes brings food but can also be mildly dangerous) is absent in the wild, although this hypothesis poses problems for explaining the evolution of this call variant. On the other hand, the hypothesis can explain why RRA 3 & 4 calls to predators were never recorded in captivity. Finally, it is possible that captive adult females simply failed to develop completely and retained parts of their infant vocal repertoire into adulthood (T Fitch, personal communication). Examining the vocal repertoire of subadult and infant Campbell's monkeys in the wild could test this hypothesis.

In contrast to RRA3 and RRA4, "wak-oo" calls had been recorded in captivity, but only very rarely. The fact that captive individuals possess a less diverse alarm call repertoire than their wild conspecifics is consistent with the hypothesis that predation is essential for developing or expressing the full vocal capacity that can be achieved by a species (Stephan & Zuberbühler 2008). Work with captive Campbell's monkeys has revealed significant context-specific and socially dependent acoustic variation in their contact calls (e.g. Lemasson et al. 2004, 2005; Lemasson & Hausberger 2004), suggesting that an individual's realised acoustic flexibility is a direct reflection of its communicative needs. As captive animals never interact with predators and probably do not experience situations that require a particular urgent protective response, their alarm call behaviour will also be affected.

Meaning and function of Campbell's alarm calls

As mentioned earlier, practised observers can easily discriminate these calls with little difficulty by their auditory features, suggesting that monkeys are likely to be able to do the

same, but playback experiments will ultimately have to be conducted to provide conclusive evidence. In particular, it will have to be demonstrated that receivers respond adaptively to the different alarm call types, similar to what has been shown in vervet monkeys and other primates (Seyfarth et al. 1980). RRA3 and RRA4, but not RRA1, reliably triggered vocal responses in listeners, suggesting that monkeys were able to discriminate these calls based on their acoustic properties. For now, the conclusion can only be that female Campbell's monkeys are able to produce vocalizations that can convey a range of information about external disturbances that are relevant to other group members, such as whether a predator is present (non-predatory: RRA1&2; predatory: RRA3&4) the predator type (crowned eagle: RRA3, wak-oo, hok; leopard or snake: RRA4), and possibly the degree of threat (see below). Finally, it is also relevant that in a number of instances RRA3 calls were also given to a leopard, although these were typically young individuals, suggesting that some learning is involved in the acquisition of alarm call behaviour (see also Seyfarth & Cheney 1980).

Predator class was not the only variable that determined the calling behaviour of female Campbell's monkeys. Our results also showed that calling patterns differed as a function of how the callers learned about the presence of a predator, particularly whether or not they could see the predator, and how much time had elapsed since detection. Contact calls generally became more frequent as time went by, presumably because individuals were trying to re-establish proximity with other group members or because they wished to travel elsewhere. Contact calls were particularly common after hearing the alarm calls of a neighbouring Diana monkey group or after hearing an eagle call, but they were exceedingly rare after a visual encounter with a predator.

“Wak-oo” and “hok” calls are interesting because they appear to be given specifically as an immediate response to airborne dangers, often as the very first call in a series. They were

more frequent when the eagle could be seen rather than just heard, and typically when the calling females saw the eagle before the adult male or a Diana monkey. One psychologically interesting interpretation is that individuals' only produce these predator-specific warning calls if they are the first to spot the danger, not if others have done so already. Again, playback experiments will be needed to address this hypothesis and its alternatives thoroughly.

Referential or urgency-related?

In the animal communication literature, referential signals are usually defined as 'encoding information about environmental events', which is different from encoding individual attributes, such as species, size, or motivational state (Evans 1997). According to Macedonia & Evans (1993), a signal qualifies as 'referential' if all eliciting stimuli belong to a common category (e.g. "LEOPARD" or "GROUND PREDATOR") and if the signal alone is sufficient to trigger appropriate responses. This view differs from how the term is used elsewhere, particularly in human psychology. Although referentiality is based on comparison to labelling in human language, we should also consider how gestures and vocal utterances direct the attention of listeners. Pointing, for instance, is considered referential, despite the fact that the only common feature of the things pointed to (the referents) is that the signaller finds them interesting. Primate alarm calls function in the same way, by referring the attention of the audience to the event the caller finds relevant. Typically such events are urgent in terms of the behavioural reactions they require. Urgency and reference, in other words, are not true alternatives. Our data are consistent with the idea that the alarm call system of female Campbell's monkeys has the capacity to incorporate information about both predator type and the urgency of the situation.

Gender differences in vocal behaviour

Our study is in line with earlier work that has highlighted the remarkable acoustic differences between the calls of adult male and female guenons. However, we also noted that some of the female alarm calls (“hok” and “wak-oo”) appear to be acoustically related to the loud calls given to the male in the same context. We have never recorded these calls in subadult Campbell’s monkeys, suggesting that they are part of the adult repertoire. It is possible therefore that both males and females developed the ability to produce these calls after puberty. Unfortunately, however, the patterns of vocal development of male and female repertoires are not really understood in most primate species, and forest guenons in particular (Gautier & Gautier-Hion, 1977), a difficult but potentially fruitful area of further research.

ACKNOWLEDGEMENTS

Research was funded by the European Commission (FP6” “What it means to be human”), by Eurocore (“the Origin of Man Language and Languages”), the French ministry of foreign affairs (“Egide”) and the Centre Suisse de Recherches Scientifiques in Abidjan. We are grateful to “Office Ivoirien des Parcs et Réserves” (OIPR) for permission to conduct research in the Taï National Park. Our special gratitude goes to the field assistants of the Taï Monkey Project for all their invaluable help during data collection and their fortitude during years of political unrest in the country.

REFERENCES

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, **49**, 227-267.
- Arnold, K., Pohlner, Y. & Zuberbühler, K. 2008. A forest monkey's alarm call series to predator models. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 549-559.
- Arnold, K. & Zuberbühler, K. 2006a. The alarm-calling system of adult male putty-nosed monkeys, *Cercopithecus nictitans martini*. *Animal Behaviour*, **72**, 643-653.
- Arnold, K. & Zuberbühler, K. 2006b. Language evolution: semantic combinations in primate calls. *Nature*, **441**, 303.
- Arnold, K. & Zuberbühler, K. 2008. Meaningful call combinations in a non-human primate. *Current Biology*, **18**, R202-R203.
- Coss, R. G., McCowan, B. & Ramakrishnan, U. 2007. Threat-Related Acoustical Differences in Alarm Calls by Wild Bonnet Macaques (*Macaca radiata*) Elicited by Python and Leopard Models. *Ethology*, **113**, 352-367.
- Gautier, J.P. 1975. Etude comparée des systèmes d'intercommunication sonore chez quelques cercopithecines forestiers africains. Thèse d'état, Université de Rennes 1.
- Gautier, J.-P. & Gautier, A. 1977. Communication in old world monkeys. In: *How animals communicate* (Ed. by Sebeok, T. A.), pp. 890-964. Bloomington, Indiana: Indiana University Press.
- Gautier, J.P. 1978. Répertoire sonore de *Cercopithecus cephus*. *Z. Tierpsychol.* **46**, 113-169
- Hauser, M. D. & Wrangham, R. W. 1990. Recognition of predator and competitor calls in nonhuman primates and birds: a preliminary report. *Ethology*, **86**, 116-130.
- Lemasson, A. 2003. Communication vocale et organisation sociale chez la mone de Campbell (*Cercopithecus campbelli*): Partage vocal et relations sociales. PhD thesis. In:

UMR CNRS 6552. Rennes: Université de Rennes 1.

Lemasson, A., Gautier, J. P. & Hausberger, M. 2003. Vocal similarities and social bonds in Campbell's monkey (*Cercopithecus campbelli*). *Comptes Rendus Biologies*, **326**, 1185-1193.

Lemasson, A. & Hausberger, M. 2004. Patterns of vocal sharing and social dynamics in a captive group of Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *Journal of Comparative Psychology*, **118**, 347-359.

Lemasson, A., Richard, J. P. & Hausberger, M. 2004. A new methodological approach to context analysis of call production. *Bioacoustics* **14**, 111-125.

Lemasson, A., Hausberger, M. & Zuberbühler, K. 2005. Socially meaningful vocal plasticity in adult Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli*). *Journal of Comparative Psychology*, **119**, 220-229.

Marshall, A., Wrangham, R. & Clark Arcadi, A. 1999. Does learning affect the structure of vocalizations in chimpanzees? *Animal Behaviour*, **58**, 825-830.

Papworth, S., Böse, A.-S., Barker, J. & Zuberbühler, K. 2008. Male blue monkeys alarm call in response to danger experienced by others. *Biology Letters*, **4**, 472-475.

Rainey, H. J., Zuberbuhler, K. & Slater, P. J. B. 2004. Hornbills can distinguish between primate alarm calls. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **271**, 755-759.

Rainey, H. J., Zuberbuhler, K. & Slater, P. J. B. 2004. The responses of black-casqued hornbills to predator vocalisations and primate alarm calls. *Behaviour*, **141**, 1263-1277.

Richard, J. P. 1991. Sound analysis and synthesis using an amiga micro-computer. *Bioacoustics*, **3**, 45-60.

Seyfarth, R. M. & Cheney, D. L. 1980. The ontogeny of vervet monkey alarm calling behavior: A preliminary report. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **54**, 37-56.

Seyfarth, R. M., Cheney, D. L. & Marler, P. 1980. Monkey responses to three different alarm calls: Evidence of predator classification and semantic communication. *Science*, **210**, 801-803.

Stephan, C. & Zuberbühler, K. 2008. Predation increases acoustic complexity in primate alarm calls. *Biology Letters*.

Struhsaker, T.T.1970. Phylogenetic implications of some vocalization of Cercopithecus monkeys. In: *Old world monkeys: evolution, systematics and behaviour* (Ed. by Napier JR, Napier PH), pp. 365-444. Nex York, Academic Press.

Uster, D. & Zuberbuhler, K. 2001. The functional significance of Diana monkey 'clear' calls. *Behaviour*, **138**, 741-756.

Wolters, S. & Zuberbuhler, K. 2003. Mixed-species associations of Diana and Campbell's monkeys: The costs and benefits of a forest phenomenon. *Behaviour*, **140**, 371-385.

Zuberbühler, K. 2000a. Causal cognition in a non-human primate: field playback experiments with Diana monkeys. *Cognition*, **76**, 195-207.

Zuberbühler, K. 2000b. Interspecific semantic communication in two forest monkeys. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **267**, 713-718.

Zuberbühler, K. 2000c. Referential labelling in Diana monkeys. *Animal Behaviour*, **59**, 917-927.

Zuberbühler, K. 2001. Predator-specific alarm calls in Campbell's guenons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **50**, 414-422.

Zuberbühler, K. 2002. A syntactic rule in forest monkey communication. *Animal Behaviour*, **63**, 293-299.

Zuberbühler, K. 2003. Referential signalling in non-human primates: cognitive precursors and limitations for the evolution of language. *Advances in the study of behavior*,

33, 265-307.

Zuberbühler, K., Cheney, D. L. & Seyfarth, R. M. 1999. Conceptual semantics in a nonhuman primate. *Journal of Comparative Psychology*, **113**, 33-42.

Zuberbühler, K., Noë, R. & Seyfarth, R. M. 1997. Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators. *Animal Behaviour*, **53**, 589-604.

CHAPITRE 5
LES CRIS FORTS DES MALES ADULTES :
FORME PRIMITIVE DE SYNTAXE

Questions : Quels sont les différents cris forts émis par les mâles et leur contexte de production ? Comment ces cris sont-ils structurés acoustiquement ? Quelles sont donc les messages potentiellement référentiels que les mâles sont susceptibles de délivrer ?

Méthodes :

Observations

Nous avons enregistré tous les cris émis en situation naturelle par les mâles adultes mone de Campbell de différents harems habitués à la présence d'un observateur humain. A chaque cri a été associé un contexte d'émission qui pouvait être un comportement exprimé par le mâle au moment de la production du cri ou un événement inhabituel précédant immédiatement l'émission.

Expériences

Nous avons simulé la présence de deux prédateurs (léopard, aigle) par le biais de stimuli visuels et acoustiques. Six groupes de mones ont été ainsi testés en leur présentant une seule fois chaque catégorie de stimulus.

Résultats :

Nos résultats montrent que le mâle mone de Campbell possède 6 cris forts structurellement et contextuellement distincts. A ces cris forts, s'ajoutent 2 autres cris, rarement utilisés et de faible intensité également trouvés dans le répertoire des jeunes et des femelles. L'originalité de la structuration acoustique des cris forts provient de l'ajout optionnel d'un suffixe « oo » à certains cris permettant ainsi au mâle de doubler la taille de son répertoire.

Conclusion :

Il ressort que les mâles mone de Campbell présentent un répertoire plus large que ceux décrits jusqu'à présent chez les cercopithèques, notamment grâce à une aptitude à l'affixation, phénomène encore jamais décrit à notre connaissance chez l'animal. Les contextes d'émission suggèrent des fonctions référentielles permettant d'indiquer le type de prédateur ou l'imminence du danger mais également un rôle social plus général joué par le mâle dans la gestion de la cohésion spatiale intra- et inter-groupe.

Questions : Quels sont les différents cris forts émis par les mâles et leur contexte de production ? Comment ces cris sont-ils structurés acoustiquement ? Quelles sont donc les messages potentiellement référentiels que les mâles sont susceptibles de délivrer ?

Méthodes :

Observations : Nous avons enregistré tous les cris émis en situation naturelle par les mâles adultes mone de Campbell de différents harems habitués à la présence d'un observateur humain. A chaque cri a été associé un contexte d'émission qui pouvait être un comportement exprimé par le mâle au moment de la production du cri ou un évènement inhabituel précédant immédiatement l'émission.

Expériences : Nous avons simulé la présence de deux prédateurs (léopard, aigle) par le biais de stimuli visuels et acoustiques. Six groupes de mones ont été ainsi testés en leur présentant une seule fois chaque catégorie de stimulus.

Résultats :

Nos résultats montrent que le mâle mone de Campbell possède 6 cris forts structurellement et contextuellement distincts. A ces cris forts, s'ajoutent 2 autres cris, rarement utilisés et de faible intensité également trouvés dans le répertoire des jeunes et des femelles. L'originalité de la structuration acoustique des cris forts provient de l'ajout optionnel d'un suffixe « oo » à certains cris permettant ainsi au mâle de doubler la taille de son répertoire.

Conclusion :

Il ressort que les mâles mone de Campbell présentent un répertoire plus large que ceux décrits jusqu'à présent chez les cercopithèques, notamment grâce à une aptitude à l'affixation, phénomène encore jamais décrit à notre connaissance chez l'animal. Les contextes d'émission suggèrent des fonctions référentielles permettant d'indiquer le type de prédateur ou l'imminence du danger mais également un rôle social plus général joué par le mâle dans la gestion de la cohésion spatiale intra- et inter-groupe.

Un résumé de cet article a été pré-soumis le 08 Décembre 2008 à Current Biology et nous avons obtenu l'accord pour soumettre une version complète de l'article que nous sommes en train de mettre en forme pour ce journal.

Campbell's monkeys use affixation to alter call meaning

Karim Ouattara^{1,2,3}, Alban Lemasson¹, Klaus Zuberbühler^{2,4}

¹Laboratoire EthoS “Ethologie animale et humaine”, U.M.R. 6552-C.N.R.S., Université de Rennes 1, France; ²Centre Suisse de Recherches Scientifiques, Taï Monkey Project, Côte d’Ivoire; ³Laboratoire de zoologie et de biologie animale, Université de Cocody, Côte d’Ivoire⁴; School of Psychology, University of St Andrews, Scotland (UK)

ABSTRACT

Vervet monkeys possess a small repertoire of predator-specific alarm calls to eagles, leopards, and pythons. Recent work has confirmed this basic finding in other primates, but also revealed further complexities relating to call order. Here, we examined the alarm call behaviour of free-ranging Campbell's monkeys, a forest-living relative of the vervet monkeys. Using long-term naturalistic observations and predator experiments, we were able to distinguish seven distinct alarm call types, which were given by male callers in context-specific ways. Acoustically, call diversity was achieved by various frequency transitions, but we also found that callers sometimes added a unique brief vocal unit to the stem call, which broadened its referential space in predictable ways. In one case, this vocal suffix altered call meaning from a highly specific eagle alarm to a more general warning of an arboreal disturbance, including the presence of neighbouring group. In another case, the suffix changed a highly specific leopard alarm to a universal alert call. Non-human primates are constrained by poor articulatory control, which severely restricts their expressive power in the vocal domain. Campbell's monkeys have partially escaped this limitation by the optional production of a vocal suffix, which increases the number of discrete acoustic labels available as referential signals.

Keywords: Referential communication, loud calls, alarm calls, predator experiments, nonhuman primates, language evolution

INTRODUCTION

Most forest guenons are sexually dimorphic in terms of their general social behaviour (Rowell 1988). Females form the core of a group with a range of affiliative and agonistic networks (Cords, 2002; Lemasson et al., 2006). The single adult male remains peripheral and is active in terms of the group protection and coordination of travel (Bourlière et al., 1970; Arnold & Zuberbühler, 2006).

These sex differences are also mirrored in the vocal behaviour (Gautier & Gautier-Hion 1977). Females produce a large range of calls with a social function, including distress, threat, contact, and warning calls (Lemasson et al., 2003 and 2004; Wolters & Zuberbühler, 2003). Some of these call types are highly plastic and produced context-specific ways. For instance, females Campbell's monkeys produce at least six different structurally and contextually distinguishable alarm calls (Lemasson et al., 2004; Ouattara et al., submitted). Also, the overall shape of contact calls can vary among and between individuals with various degree of vocal sharing, which tends to mirror measures of social affiliation between individuals (Lemasson & Hausberger, 2004; Lemasson et al., 2005).

In contrast, males would only produce a few loud call types given at comparably low rates, which function in spacing and predator defence (Gautier & Gautier-Hion, 1977). Although some authors have noticed subtle acoustic variation among calls (Gautier & Gautier-Hion, 1977), systematic studies have rarely been conducted. Three exceptions are studies on Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli*), putty-nosed monkeys (*C. nictitans*) and Diana monkeys (*C. diana*), which identified two distinct call types, which could be associated with the presence of crowned eagles and leopards (Zuberbühler et al., 1997; Zuberbühler, 2002; Arnold et al., 2008). Some forest guenons also produce acoustically

distinct “boom” calls (Gautier, 1988), a peculiar very low-pitched long-distance call generated by the supra-laryngeal air sacs (Gautier, 1971). In Campbell’s monkeys, boom calls are a reliable indicator of a non-predatory disturbance, a fact known to other monkey species (Zuberbühler, 2002).

Given the complexity seen in the females’ vocal behaviour, the largely limited male vocal behaviour is surprising, also because males reliably call to a diverse range of events with considerable adaptive relevance for recipients. Visual contact in forests is limited to individuals in close proximity. Guenon males often spend time away from the rest of the group, suggesting that their communicative power would be very limited with a repertoire of just three calls. In some cases, recipients may be able to take the general context into account when responding to unspecific or ambiguous calls (Zuberbuhler, 2000; Arnold & Zuberbuhler, submitted).

One way to increase communicative power is to combine calls in specific ways, a behaviour found in putty-nosed monkeys (Arnold & Zuberbuhler, 2006a, b; 2008), but also black-and-white colobus monkeys (Schel et al., 2009). Some birds, gibbons and whales combine finite sound elements recursively (separated by variable gaps of silence) into complex songs (Aitchison, 2000; Geissmann, 2002; Suzuki et al., 2006; Clarke et al., 2007). Moreover, songs display a hierarchical non-random transitional structure. Changing artificially the composition, the rhythm or the order of elements in birdsongs cancels the original territorial or mate-attraction message (Valet & Kreutzer, 1995; Holland, 2000; Clucas et al., 2004) or switch an attractive interpretation to an aggressive one (Freeberg & Lucas, 2002).

Another way of increasing acoustic complexity could be to hang acoustic units to the main call types. But, to our knowledge, no study in any non-human species has demonstrated any usage of meaningful phonological affixation (see for a review Yip, 2006). Chickadee

birds do add a variable number of D notes at the end of their song to inform about the size of the predator (Templeton et al., 2005) but they always leave a gap of silence between notes. Hauser et al., (2001) have shown that tamarins were able to discriminate between different speech streams, which illustrates that nonhuman primates have the capacity to decode such fine acoustic transitions.

To address these points, we monitored the adult males of six Campbell's monkey groups in the Tai Forest, two of which were fully habituated to human observers. Data were collected both during the males' responses to naturally occurring disturbances and by simulating the presence of natural predators with customised visual and acoustic predator models.

METHODS

Study site and subjects

The study was conducted in the Taï National Park (5°50'N, 7°21'W), Ivory Coast, the largest remaining block of intact rainforest in West Africa. Data were collected between January 2006 to September 2007 on two habituated and four semi-habituated groups of Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). The species forms small one-male groups with 3-7 adult females with their offspring, usually between 5-7 juveniles and infants. The two study groups have been followed on a regular basis since the early 1990s and all individuals can be recognised individually (McGraw et al., 2007). During the study period, we observed two replacements of the single adult male in both groups (Group 1: Darius [DA] replaced by Killi [KI], December 2006; Group 2: Carlos [CA] replaced by Bob [BO], April 2007). Campbell's monkeys routinely form polyspecific groups with other primates, especially spot-nosed guenons (*C. petaurista*) and Diana monkeys (*C. diana*), which whom

they spend 77–89% of their time in association (Wolters & Zuberbühler, 2003; Buzzard, 2004).

Naturalistic observations

Observations consisted of 15min focal animal sampling and all-occurrence sampling (Altmann, 1974) between 08:00 and 17:00 GMT. The four habituated males were served as focal animal samples for a total of 43 hours, but observation efforts were unequal (DA: 14 hours over 11 months, KI: 6 hours over 7 months; CA: 20 hours over 16 months; BO: 3 hours over 3 months). All-occurrence sampling generated a total of about 2,000 observation hours, yielding a total of 2,765 male calls. Under both data collection regimes, the observer (KO) recorded all vocalisations, the associated behaviour (travel, forage, rest, groom, aggression), and any unusual event immediately preceding a vocalisation from the following: (1) presence of a leopard, (2) presence of a crowned eagle, (3) calls of a nearby neighbouring male, (4) falling tree or branch, (5) Diana monkey predator alarm calls, (6) sudden movements by the observer, (7) sudden appearance of aerial non-predatory animal, (8) sudden appearance of terrestrial non-predatory animal, (9) unusual intense production of contact calls by group members, probably due to the presence of neighbouring male, (10) stop or start of group travel.

Predator experiments

Encounters with real predators were very rare (N=3 for leopards, *Panthera pardus*; and N=11 for crowned eagle, *Stephanoaetus coronatus*, for the entire study period). We therefore conducted a series of field experiments during which we presented predator models to the different males, either by positioning a visual replica of the real predator or by broadcasting a playback of typical predator vocalisations (leopard growls, eagle shrieks). Both manipulations have been used successfully before to simulate predator presence (e.g.,

Hauser & Wrangham, 1990, Zuberbühler et al., 1997; Coss et al., 2007; Arnold et al., 2008). We tested six different males in each condition (two habituated and four semi-habituated males). Before an experiment could be conducted the following conditions had to be met (a) the study group had to be aware of the presence of human observers for at least 30 minutes; (b) no alarm calls was produced for at least 30 minutes; (c) the predator model (or playback speaker) could be positioned ahead of the group's estimated travel direction so that no associated species would detect it first. Two observers were necessary. A first one walked with the group and recorded the male's behaviour, while a second one operated the predator model. For eagle trials, the model or the loudspeaker was positioned at an elevation of 2-3m off the ground. For leopard trials, the model or loudspeaker was positioned on the ground. Eagle shrieks were recorded in the study area, leopard growls were purchased from the National Sound Archives, London. All acoustic stimuli were broadcast with a SONY WMD6C professional Walkman connected to NAGRA DSM speaker-amplifier with an amplitude level so that the calls sounded natural and could be clearly heard at a distance of about 20m and beyond. All vocal responses were recorded using a SONY TCD-D100 DAT Walkman, a SENNHEISER ME88 microphone, and a LAVALIER microphone for observer comments.

Acoustic analysis

Adult males mainly produced loud calls that varied in terms of their overall structure and the frequency transition of the stem call. We could discriminate six different call types, "boom", "hok", "hok-oo", "krak", "krak-oo", and "wak-oo". To ensure that these perceptual distinctions were based on acoustic differences we collected 30 examples for each call type from three of the habituated males, N=540 total. The males also produced two soft call types, a repetitive rapidly ascending trilled call (RRA; N=10) and a call with a single harmonic (SH;

N=7). Both calls were extremely rare (N=17 observations for the entire study period) but the calls have also been identified in captive Campbell's monkeys, both in males and females of any age (Lemasson, 2003, Lemasson et al., 2004).

All calls were digitised at a sampling rate of 44.1 kHz with 16 bits accuracy, using Raven 1.3 software, to extract the measures of duration and the overall modulation of the dominant frequency band. To this end we determined the frequency at which the highest spectral amplitude occurred in a small range at the beginning (FB), middle (FM) and end (FE) of the call. If a call showed no relevant modulation, only one frequency measure was taken (FX). Figure 1 illustrates how the basic acoustic parameters were extracted.

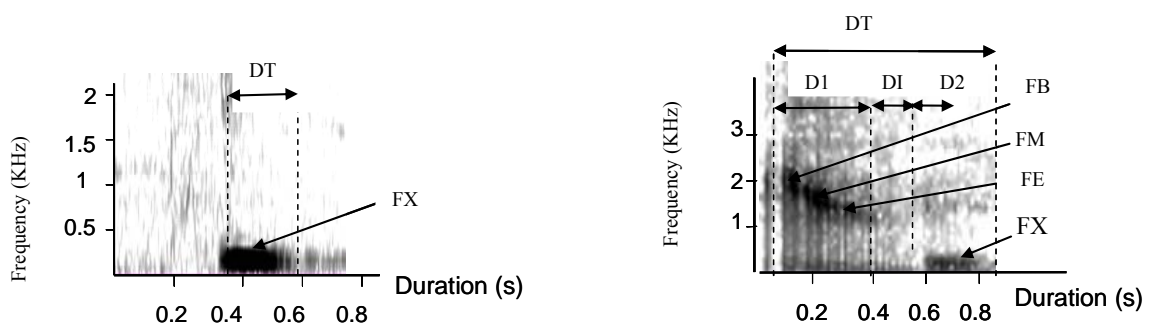


Figure 1 Parameters measured on non-modulated calls (left: e.g. Boom) and modulated calls (right: e.g. Krakoo).

D1, D2, DT = duration of respectively the first unit, the second unit and the entire call; DI= the inter-unit duration; FB= dominant frequency at the beginning, FM= dominant frequency at the middle and FE= dominant frequency at the end of the first modulated unit; FX=dominant frequency of the non-modulated unit.

Observer reliability

The six loud call types produced by male Campbell's monkeys are perceptually distinct to an experienced observer. To assess the reliability of our classification one of us (KO) randomly selected 877 loud calls produced by the four habituated males from the total database and assigned each to one of the six call types. This procedure was then repeated

twice, separated by one-day breaks. All sound files were anonymised using the “Renamer” software for each of the three runs. Classification of the six loud call types was highly accurate (agreements between trials 1 and 2 = 96%, 1 and 3 = 96%, 2 and 3 = 98%). No such tests were done for the two soft calls since they were so obviously different from each other and the loud calls.

Statistical analyses

We performed analysis of variance tests to identify differences between the six calls types based on five uncorrelated acoustic parameters. Tukey pair comparisons post hoc tests were used to identify differences between samples (we treat male identity as a random factor). The same serial test were used to compare, on one hand, the acoustic structure of “krak” with the first unit of “krak-oo” and, in the other hand, the acoustic structure of “hok” with the first unit of “hok-oo”.

In addition, generalized linear model were performed to assess the context of production of each call type. We tested the influence of the predator type and the influence of the modality of predator detection (visual *vs* acoustic).

Statistical analysis were conducted with the statistical package MINITAB 15 and R.2.4

RESULTS

The vocal repertoire of male Campbell’s monkeys

Adult male Campbell’s monkeys produced six different loud calls in response to different types of external events that carried over considerable distances (Table1). In addition, males produced two acoustically distinct low-amplitude close range calls, which

were also given by other group members. Figure 2 depicts representative spectrographic illustrations of the different call types.

Table 1. Number of call type recorded for each male N=2,000 observation hours)

Male	Call type							
	Boom	Krak-oo	Wak-oo	Hok-oo	Krak	Hok	RRA	SH
1 (Group 1)	94	466	112	73	248	112	5	4
2 (Group 2)	70	531	103	83	114	116	4	3
3 (Group 1)	74	462	89	124	201	92	1	
4 (Group 2)	22	88	yes**	13	yes**	yes**		
5*	yes**	36	6	3	167	35		

*male of a semi-habituated group: **call identified, but no recordings made

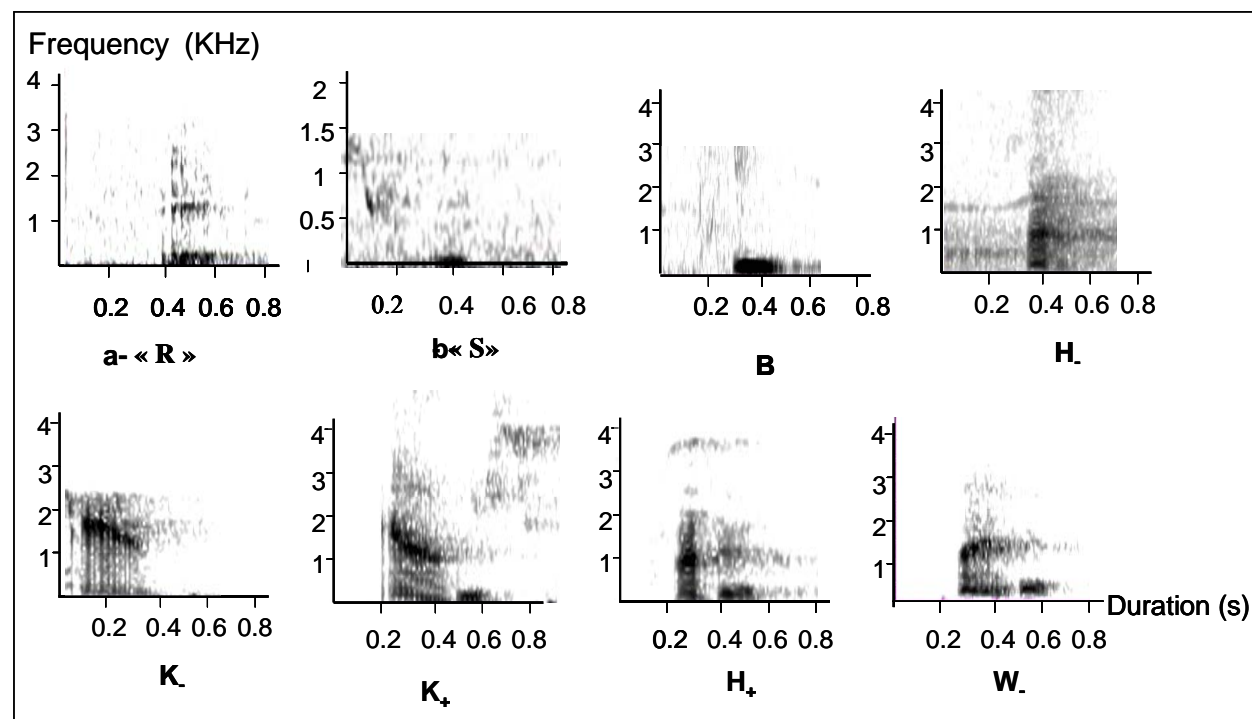


Figure 2: Spectrographic illustrations of the eight call types produced by male Campbell's monkeys in alarm contexts. Low-amplitude soft calls: (a) repetitive rapidly ascending trill [R], consisting of several trilled units with increasing main frequency bands; (b) single

harmonic call [S], a low-pitched and quavered tonal call, with a main frequency at about 330 Hz (table 3). High-amplitude loud calls: (c) boom call [B], a low-pitched loud tonal call with no frequency modulation. Boom calls are almost always produced in pairs, separated by about 7s, but differ in duration ($B_1=0.100s$; $B_2=0.240s$); (d) krak call [K_], a single utterance of $\varnothing=0.176s$ duration, with a decreasing main frequency band starting at about 2.2kHz; (e) hok [H_], a hok unit is composed of a single unit of 0.07 sec on average and presenting no frequency modulation (about 1 KHz) (f) wak-oo [W_+], (g) krak-oo call [K_+]; (h) hok-oo [H_+]

The six loud calls could be discriminated based on their main acoustic quality, the frequency contour (increasing, decreasing, flat), and whether the main call was trailed by a brief suffixed utterance. “Boom” calls were very different from the other five loud calls in that they were significantly lower-pitched, produced by inflating the air-sacs, and that they never had a suffix. This call type was always given in pairs, either alone or more often preceding a series of other loud calls. The remaining five loud calls were similar in their main acoustic quality, and different mainly in the overall frequency contour. “wak-oo” calls were characterised by an increasing frequency contour, “krak” and “krak-oo” calls were largely decreasing, while “hok” and “hok-oo” calls were mainly flat (table 2).

Table 2: Basic acoustic measurements of the six different loud calls produced by adult male Campbell’s monkeys

Loud call	Call duration (s)	Mean main frequency \pm SE (Hz)			Transition (∂ Hz) [‡]
		Beginning	Middle	End	
Boom (N=40)	0.243 \pm 0.005	159 \pm 0.76	159 \pm 0.76	159 \pm 0.76	1 \pm 0.00
Wak-oo (N=90)	0.033 \pm 0.003	1061 \pm 9.77	1374 \pm 13.40	1349 \pm 13.48	0.78 \pm 0.01
Krak (N=90)	0.170 \pm 0.002	2219 \pm 19.16	1919 \pm 19.89	1685 \pm 18.54	1.35 \pm 0.02
Krak-oo (N=90)	0.380 \pm 0.01	1860 \pm 11.81	1565 \pm 12.69	1365 \pm 11.85	1.32 \pm 0.01
Hok (N=90)	0.078 \pm 0.001	988 \pm 10.75	1023 \pm 11.06	986 \pm 10.66	1 \pm 0.00
Hok-oo (N=90)	0.243 \pm 0.004	1020 \pm 10.83	1088 \pm 13.64	1025 \pm 11.09	1 \pm 0.00

Three habituated males contributed equally to each call type (N=30 each). *Frequency transitions were calculated by subtracting the frequency at the beginning from the frequency at the end of the call stem.

Much of the observed acoustic diversity was achieved by callers adding an acoustically distinct suffix (“oo”) on average 0.06s following the stem call. “wak” was obligatorily followed by “oo” to form “wak-oo”, while for “krak” and “hok” the suffix was optional, which was also reflected in the differences of call duration (table 2).

Analyses of variance revealed that duration differed significantly across the six loud call types ($F(5; 539) = 641.17; p < 0.0001$); although Tukey post-hoc comparisons did not reveal significant differences between “Boom” and “hok” calls ($p = 0.127$) all other comparisons showed significant differences.

When comparing the frequency parameters, calls differed overall in terms of the main frequency at the beginning [$F(5; 539) = 4232.8; p < 0.0001$; Tukey post hoc showed significant differences between all call types excepted between “hok-oo” and “hok” ($p = 0.3$) and “hok-oo” and “wak-oo” ($p = 0.103$)] and middle [$F(5; 539) = 2281.68; p < 0.0001$; Tukey post hoc tests showed significant differences between all call types excepted between “hok-oo” and “hok” ($p = 0.3$)], end [$F(5; 539) = 2124; p < 0.0001$; Tukey post hoc tests showed no significant difference between “hok-oo” and “hok” ($p = 0.15$) and “krakoo” and “wakoo” ($p = 0.91$)], and in the overall transition [$F(5; 539) = 1019; p < 0.0001$; Tukey post hoc tests showed no significant difference between on one hand “hok-oo”, “boom” and “hok” with $p = 1$ and on the other hand between “krak” and “krak-oo” with $p = 0.99$].

A relevant finding was also that comparisons revealed no significant differences between “hok” and the stem of “hok-oo” (duration $p = 0.53$, and overall transition $p = 1$) and between “krak” and the stem of “krak-oo” calls (duration $p = 0.613$ and overall transition and

p= 0.99). To further investigate the possibility that “hok-oo” and “krak-oo” are in fact assembled by a common stem (“hok” or “krak”) followed by a general affix (“oo”) we also compared the acoustic structure of the “oo” affixes given in conjunction with the different stem calls (table 3).

Table 3. Basic acoustic parameters of affixes in male loud calls

Stem call	Mean duration of affix ± SE (s)	Mean inter-unit interval ± SE (s)	Mean main frequency of affix ± SE (Hz)
Wak-oo (N=90)	0.09 ± 0.02	0.058 ± 0.01	320 ± 1.62
Krak-oo (N= 90)	0.10± 0.02	0.059 ±0.01	321 ± 1.32
Hok-oo (N= 90)	0.09 ±0.02	0.06±0.02	318 ± 1.61

Statistical analyses revealed that suffixes attached to the three main stem calls did not differ in terms of duration, main frequency and inter-unit interval (respectively: $F(2;269)=0.258$, $p=0.754$; $F(2;269)=2.02$, $p=0.135$; $F(2;269)=0.72$, $p=0.486$). Tukey pairwise post-hoc comparisons also showed no significant difference between suffixes ($p>0.1$).

Call use

The three habituated males produced calls to a variety of disturbances, including both predatory and non-predatory contexts. However, call production was not random, but followed distinct patterns (table 4).

Table 4. Natural production context of loud and soft calls in three habituated males (B=boom, K₊=krak-oo; K₋=krak, H₊=hok-oo, H₋=hok, W₊=wakoo, R=replicative rapidly ascending trill RRA)

Event	Male	B	K ₊	K ₋	H ₊	H ₋	W ₊	R
Eagle attack	1 (N=3)		27		7	83	22	
	2 (N=2)		12		4	81	5	
	3 (N=5)		62		13	146	59	
Sudden flying animal ¹	1 (N=2)							2
	2 (N=2)		26		2	2	3	
	3 (N=2)		31				2	
Monkey alarm calls ²	1 (N=3)		38		18	5	10	
	2 (N=5)		29		5	13	20	
	3 (N=6)		64		9	8	27	
Leopard encounter	1 (N=1)		8	13				
	2 (N=0)							
	3 (N=2)			47				
Terrestrial animal ³	1 (N=4)		29					2
	2 (N=4)		11					2
	3 (N=1)		7					
Sudden movement of observer	1 (N=1)							1
	2 (N=2)							2
	3 (N=1)							1
Fall of tree or branch	1 (N=29)	58	142					
	2 (N=5)	10	38					
	3 (N=13)	26	48					
Neighbouring male ⁴	1 (N=13)	26	75		35			
	2 (N=26)	52	188		70			
	3 (N=15)	30	145		79			
Intense contact calling ⁵	1 (N=2)	4	14		3			
	2 (N=3)	6	19		7			
	3 (N=7)	14	56		19			
Male stops, starts travelling ⁶	1 (N=4)	8						
	2 (N=1)	2						
	3 (N=5)	10						

N=number of events; ¹mostly flying squirrels (*Glaucomys sabrinus*); ²mostly Diana monkeys, *C. diana*; ³mostly fleeing duikers (*Cephalophus* spp.); ⁴mostly male loud calls; ⁵Call exchanges by females and juveniles, sometimes in response to neighbouring male; ⁶Male usually out of visual contact with group

Two of the three males were also observed to give another very rare soft call, the “SH”, but never to any of the external disturbances listed in table 2, and only in response to female contact calls (male 1: N=1 event, N=4 calls; male 2: N=2 events, 3 calls). Table 4 revealed the

following patterns. First, calls differed in the range of events that they could be given to. A second soft call type were produced (“RRA”) mostly when surprise by a sudden movement of other flying or terrestrial animal and sometime of observer (Table 4). Some calls were relatively broad in the types of events they were given to, others only referred to a very narrow range of events. In particular, “krak” calls were exclusively given after detecting a lurking leopard, whereas the suffixed version, the “krak-oo”, was given to almost any sort of disturbance, suggesting it functioned as a very general alert call. Similarly, and “hok” calls were almost exclusively given to attacks by crowned eagles, while the suffixed version, the “hok-oo” and “wak-oo” was given to eagles, flying squirrels. The “hok-oo” were produced too at the presence of a neighbouring group, suggesting it function to indicate any disturbance that took place within the canopy. The fact that the call was also given after unusual vocal excitations within the group suggests that this was because females were responding to another male (Zuberbuhler unpublished data). While producing “hok-oo” calls, the males sometimes produced an intimidation display (a threat posture combined with flashing his eyelids, with or without a short run towards the target). These displays were observed in at least 33.7% of calling events (N=3 males; N=83 events), although the true rate could be substantially higher. Male could rarely be monitored over sufficiently long periods to get continuous observations. None of the other calls was associated to a distinct posture, apart from boom calls that involved inflating the vocal sacs (Gautier, 1971). Boom calls, finally, were only given to non-predatory contexts, such as a falling branch or tree, to initiate or halt group travel, during disputes with neighbours, and any unusual vocal excitation with the group.

Predator experiments

Interestingly, the two call types with the narrowest reference were given to the monkeys' main predators, the crowned eagle and leopard. Unfortunately, natural predator encounters are exceedingly difficult to observe in dense rainforest habitat. We therefore performed a series of field experiments to simulate the presence of these predators, using both visual and acoustic models (table 5).

Table 5. Experimentally induced production of loud and soft calls in 3 habituated and 4 semi-habituated males (B=boom, K₊=krak-oo; K.=krak, H₊=hok-oo, H.=hok, W₊=wakoo, R=replicative rapidly ascending trill)

Predator	Male	B	K ₊	K.	H ₊	H.	W ₊	R
Eagle visual	1		10		5	11	13	
	2		16		5	30	30	
	3		25		4	26	22	
	4		12		2	31	8	
	5				6	15	6	
Eagle acoustic	1		4				1	
	2		1		1	4	4	
	3		15				12	
	4		12				4	
	5		17		3		5	
Leopard visual	1			48				
	2		4	38				
	3			29				
	4			123				
	5			15				
Leopard acoustic	1		21	1				
	2		6	8				
	3		20	20				
	4		5					
	5		10					

Each male was only exposed once to each model type

Results of the field experiments largely confirmed the findings of the natural observations. Detecting a predator never triggered any boom calls, but krak-oo calls were given in all four conditions, whereas krak calls were only produced in the presence of

leopards. Wak-oo, hok-oo and hok calls were given to eagles, regardless of the modality of detection, but hok calls were primarily linked to detection of the eagle in the visual domain. No modality-dependent patterns were found for the other two call types (table 6).

Table 6. Statistical analyses of response patterns in the five males

Model	Dependent variable				
	K+	K.	H ₊	H.	W ₊
Predator	LR chisq= 12.024 p=0.00005	LR chisq=390.94 p<0.0001	LR chisq=36.044 p<0.0001	LR chisq=162.20 p<0.0001	LR chisq=145.56 p<0.0001
Modality	LR chisq=10.990 p<0.0001	LR chisq=204.10 p=0.0001	LR chisq=13.719 p=0.0002	LR chisq=127.33 p<0.0001	LR chisq=28.023 p<0.0001
Predator * modality	LR chisq=52.081 p<0.00001	LR chisq=2.04 ^e -07 p=0.99	LR chisq=4.34 ^e -09 p=0.99	LR chisq=5.59e-8 p=0.99	LR chisq=1.1e-8 p=1
Residual	92.763	174.06	10.739	28.614	37.640

DISCUSSION

Results of our long-term study showed that the vocal repertoire of male forest guenons may have been underestimated by previous studies. For example, Struhsaker (1970) discriminated between boom and hack loud calls in Lowe's guenons (*C. campbelli lowei*). Similarly, in putty-nosed monkeys three basic call types have been discriminated (boom, hack and pyow), although males increased their communicative power by combining the calls in meaningful ways (Arnold & Zuberbühler, 2006a, b). Previous studies with Campbell's monkeys also reported analyses of three main loud call types (Zuberbühler, 2001), a considerable contrast to the eight call types discriminated by this study, used in both predation and non-predation contexts. Male calling behaviour, in other words, may be rivalling those of females as already described for captive and free-ranging individuals (Lemasson, 2003; Lemasson et al., 2004; Lemasson & Hausberger, 2004; Ouattara et al., submitted). These studies revealed that females possess a repertoire of at least ten call types, some of which can

be further discriminated into subtypes and variants. Another relevant finding was that adult males produced some of the same calls that are routinely given by females, in contrast to the notion that male guenons lose their entire vocal behaviour during sexual maturity (Gautier, 1977; 1974). In addition, two of the male loud calls: H. and W₊ (2 strictly eagle calls) are also found in females (Ouattara et al., submitted) showing that the border between adult male and female is of course strong but maybe not as strong as it is often claimed. Although males do not normally participate in the everyday social life, in some rare cases they do interact and this can be accompanied by the appropriate close range soft calls.

Another relevant finding of this study was that some of the calls produced by male Campbell's monkeys serve a social role, particularly with regards to affecting the spacing of other group members (Struhsaker, 1970; Gautier, 1969; Arnold & Zuberbuhler, 2008). Yet, a major reason for producing vocalisations in males was the occurrence of events that were directly dangerous to the caller or to some of his group members (e.g. direct or indirect evidence of predator presence, falling wood) or disruptive (e.g. direct or indirect evidence of neighbour presence, sudden startling events on the ground or in the main canopy).

Our data show that the vocal behaviour of Campbell's males exceeds the one-call one-predator alarm system described for vervet monkeys (Seyfarth et al., 1980). Although most of the calls produced by male Campbell's monkeys refer to relatively specific set of events, they vary hugely in terms of their "semantic space". Another hitherto under-described effect related to the modality by which callers encountered a predator. Predator detection in the visual domain tended to elicit calls that were contextually narrower than predator detection in the acoustic domain (e.g. hearing typical predator vocalisations, or the alarm calls of other monkey species). These differences in the calls' acoustic structure were accompanied by

differences in call rates, with visual models triggering higher call rates. Interestingly, males also produced a soft call type, also recorded from females, a repetitive rapidly ascending trilled call [RRA], which is produced when the male is surprised by a moving object, either the observer, a terrestrial or arboreal animal (table 2).

The key finding of this study concerned the fact that males observed a simple affixation rule with increased their small basic vocal repertoire substantially. Krak and Krak-oo as well as Hok and Hok-oo calls were composed of the same elements, and their rapid addition to the “oo” affix could be linked to considerable changes in the semantic content, i.e. the types of events the calls referred to. Clearly, the Campbell’s monkey loud call system goes significantly beyond what has been described so far in primate communication. In the typical case, individuals produce acoustic diversity by simple modifications of frequency, call rates, and intensity differences. This ability to optionally add a suffix to existing elements of the call repertoire is clearly an unprecedented finding in the current primate communication literature.

Campbell’s monkeys rarely produce single calls but usually assemble several loud calls into more complex call sequences, which often consist of different call types (Zuberbühler, 2002). Further research will have to address what types of patterns are present in these sequences, whether they are given in context-specific ways that potentially could inform listeners about the type of event witnessed by the caller, and whether listeners are able to comprehend any such relationship between call eliciting event and call sequence.

ACKNOWLEDGEMENTS

Research was funded by the European Commission (FP6” “What it means to be human”), by Eurocore (“the Origin of Man Language and Languages”), the French ministry

of foreign affairs (“Egide”) and the Centre Suisse de Recherches Scientifiques in Abidjan. We are grateful to “Office Ivoirien des Parcs et Réserves” (OIPR) for permission to conduct research in the Taï National Park. Our special gratitude goes to the field assistants of the Taï Monkey Project for all their invaluable help during data collection. We are equally grateful to Professor N’Goran Kouakou Elizer, Professor Gombert Jean Emile and Dr Martine Hausberger for their support and valuable discussions. We are thankful to Dr Pascaline Legouar and Muriel Guernion for their help with the statistics, Tecumseh Fitch, Catherine Blois-Heulin, Laurence Henry, and Isabelle Charrier with everyone else who gave substantial input.

REFERENCES

- Aitchison J.** (2000). *The Seeds of Speech: Language Origin and Evolution* - Cambridge University Press
- Altmann J.** (1974). Observational study of behaviour: sampling methods - *Behaviour* 49:227–265.
- Arnold K., Zuberbühler K.** (2008). Meaningful call combinations in a non-human primate - *Current Biology*, 18(5): 202 -203.
- Arnold K., Pohlner Y., Zuberbühler K.** (2008). A forest monkey’s alarm call series to predator models - *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62 (4): 549-559.
- Arnold K., Zuberbühler K.** (2006a). The alarm calling system of adult male putty nosed monkeys. *Cercopithecus nictitans martini* - *Animal behaviour* 72: 643-653.
- Arnold K., Zuberbühler K.** (2006b). Semantic combinations in primates call - *Nature* 441: 303

- Coss R.G., McCowan B., Ramakrishnan U.** (2007). Threat-Related Acoustical Differences in Alarm Calls by Wild Bonnet Macaques (*Macaca radiata*) Elicited by Python and Leopard Models - *Ethology*. 113: 352–367.
- Freeberg T.M., Lucas J.R.** (2002). Receivers respond differently to chick-a-dee calls varying in note composition in Carolina chickadees (*Poecile carolinensis*) - *Animal Behaviour* 63:837–845
- Gautier J.P., Gautier A.** (1977). Communication in Old World monkeys. How animals Communicate - I.A. Sebeok, Bloomington, Indiana. Univ. press. 35: 890-963.
- Gautier J.P.** (1988) Interspecific affinities among guenon as deduced from vocalizations. In *A primate radiation evolutionary biology of the African guenons*. (Gautier-Hion A. Bourlière F, Gautier JP, Kingdom J eds.): 194-226 - Cambridge University press, Cambridge.
- Gautier J.P.** (1971). Etude morphologique et fonctionnelle des annexes extra-laryngées des cercopithecinae; Liaison avec les cris d'espacement - *Biologia Gabonica* tome VII Fasc.2
- Geissmann T.** (2002). Duet-splitting and the evolution of gibbon songs - *Biological Reviews* 77: 57-76
- Hauser M.D., Newport E.L., Aslin R.N.** (2001). Segmenting a continuous acoustic speech stream: Serial learning in cotton-top tamarin monkeys - *Cognition*, 78, B53-B64.
- Hauser M.D., Wrangham R.W.** (1990). Recognition of predator and competitor calls in nonhuman primates and birds: A preliminary report - *Ethology*. Berlin, Hamburg. 86 (2): 116-130.
- Lemasson A., Blois-Heulin C., Jubin R., Hausberger M.** (2006). Female social relationships in a captive group of Campbell's monkeys - *American Journal of Primatology* 68, 1161-1170.
- Lemasson A., Hausberger M., Zuberbühler K.** (2005). Socially meaningful vocal plasticity in adult Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli*) - *Journal of Comparative Psychology*. 119(2):220-9.
- Lemasson A., Hausberger M.**, (2004). Patterns of vocal sharing and social dynamics in a captive group of Campbell's monkeys - *Journal of Comparative Psychology*, 118 (3): 347-359.

- Lemasson A., Richard J.P., Hausberger M.,** (2004). A new methodological approach to context analysis of call production. *Bioacoustics*, The international journal of animal sound and its recording. 14 :111-125
- Lemasson A.** (2003). Communication vocale et organisation sociale chez la mone de Campbell (*Cercopithecus campbelli*) : Partage vocale et relations. - PhD Thesis University of Rennes 1 – France. p238.
- Lemasson A., Gautier J.P., Hausberger M.** (2003). Vocal similarities and social bonds in Campbell's monkey (*Cercopithecus campbelli*) - C R Biologie 326 (12):1185-93.
- Richard J.P.** (1991). Sound analysis and synthesis using an amiga micro-computer - *Bioacoustics* 3(1): 45-60.
- Seyfarth R.M., Cheney D.L., Marler P.** (1980). Monkey response to three different alarm calls: Evidence of predator classification and semantic communication - *Science* 210: 801-803
- Suzuki R., Buck J.R., Tyack P.L.** (2006), Information entropy of humpback whale songs,. *J. Acous. Soc. Am.* 119, (3):1849–1866.
- Wolters S., Zuberbühler K.** (2003). Mixed-species associations of Diana and Campbell's monkeys: The cost and benefits of a forest phenomenon - *Behaviour* 140, 371-385
- Zuberbühler K.** (2002). A syntactic rule in forest monkey communication - *Animal Behaviour* 63: 293-299
- Zuberbühler K.** (2001). Predator-specific alarm calls in Campbell's guenons - *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50, 414-422.
- Zuberbühler K.** (2000). Interspecific semantic communication in two forest monkeys - *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 267, 713-718.
- Zuberbühler K., Noë R., Seyfarth R.** (1997). M. Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators - *Animal Behaviour.*, 53: 589–604

Questions : Comment les différents cris du mâle, décrits précédemment, sont-ils combinés pour former de longues séquences vocales ? Existe-t-il des règles d'organisation de ces séquences en termes de composition et d'ordre de succession des différents types de cris ? Quels en sont les contextes d'émission ?

Méthodes :

Observations : Nous avons enregistré toutes les séquences de cris émises en situation naturelle par les mâles adultes mâle de Campbell de différents harems habitués à la présence d'un observateur humain. A chaque séquence a été associé un contexte d'émission qui correspondait à un événement inhabituel précédant immédiatement l'émission, ainsi qu'à la localisation géographique du mâle au moment de l'émission et l'heure de l'émission.

Expériences : Nous avons simulé la présence de deux prédateurs (léopard, aigle) par le biais de stimuli visuels et acoustiques. Un total de 40 expériences a été réalisé sur sept mâles de 6 groupes de mâles différents.

Résultats :

Nos résultats montrent que le mâle mâle de Campbell possède 6 séquences différentes caractérisées par leur contexte d'émission et leur composition en types de cris. L'analyse de la structure de ces séquences met en exergue un système de combinaisons complexe reposant sur des transitions non-aléatoires entre les différents cris voire même entre séquences. Ainsi, la composition en cris tout comme l'ordre de succession des cris sont des moyens potentiels d'encoder divers messages sur la nature et l'imminence du danger, le type de prédateur et l'activité du mâle.

Conclusion :

Nos résultats soutiennent l'existence d'une forme primitive de syntaxe (lexicale et phonologique) chez l'animal. Ce système de combinaisons de cris pourrait avoir été un moyen développé par les singes afin d'augmenter leurs capacités communicatives et de compenser ainsi leur aptitude limitée pour toute forme de plasticité acoustique.

Ce manuscrit est encore en cours de préparation et sera soumis prochainement pour publication

**Contextually-determined call combinations in a forest guenon: a case
of proto-syntax?**

Karim Ouattara^{1,2,3}, Alban Lemasson¹, Klaus Zuberbühler⁴

¹Laboratoire EthoS « Ethologie animale et humaine », U.M.R. 6552-C.N.R.S., Université de Rennes 1, France;

²Centre Suisse de Recherches Scientifiques, Tai Monkey Project, Côte d'ivoire; ³ Laboratoire de zoologie et de biologie animale, Université de Cocody, Côte d'ivoire ; ⁴ School of Psychology, University of St Andrews,

United Kingdom

ABSTRACT

For theorists dealing with the origin of language, nonhuman primates are often considered as non-appropriate models for human-animal comparisons given their limited abilities in acoustic flexibility. But recent studies on forest guenons have moved back nonhuman primates into the spotlight showing that some precursors of language can be found in their natural vocal communication systems. Among them, syntax is probably the most debated since limited evidences are found showing semantic combinations in animals. Campbell's monkey males are interesting in this perspective because they produce a large range of call types that they combine into long vocal sequences. Here we conducted the first contextual study of these sequences using long-term observations of the natural usage of calls from wild habituated males but also using predator-simulation experiments presenting visual and acoustic models of leopard and eagle. Six stereotyped sequences were found differing in their call types' composition and in their context of production (nature of the eliciting event, time of the day, geographic distribution of the emission sites). We evidenced non-random transitional probabilities of different call types but also of different sequences. Thus, Campbell monkey males use a form of proto-syntax to potentially encode various messages about the type and the eminency of the danger, the type of predator and the male activity. Some nonhuman primates might have developed such abilities in call combination to compensate for their limited articulatory capacity.

Key words: Syntax - Call combination - Loud calls – Alarm calls - Nonhuman primates

INTRODUCTION

Human language is a highly elaborated system of communication but, like any behaviour, has not left physical traces of its evolutionary history. One way of studying language evolution is to compare the communicative abilities of humans and animals. Parallels with human language can be found in some aspects of the vocal production of songbirds, cetaceans and nonhuman primates. For instance, social learning can guide the development of vocal signatures and can include a stage of babbling in some birds, cetaceans (Snowdon & Hausberger, 1997), and marmosets (Elowson et al., 1998). Other parallels between human speech and animal communications have been found in acoustic structure convergence effects in adult starlings (Hausberger et al., 1995), dolphins (Tyack, 2000), Campbell's monkeys (Lemasson & Hausberger, 2004). In some species, this can result in culturally transmitted dialects, as documented for example in starlings (Hausberger, 1997), whales (Yurk et al., 2002), or Japanese macaques (Tanaka et al., 2006). Other cases of homologies concern vocal usage, as evidenced by audience effect in food calling in chickens (Hauser et al., 1993) or copulation calls in chimpanzees (Townsend et al., 2008). At the perceptual end, hemispheric specialisation in the processing of conspecific calls have been observed in horses (Basile et al., in press), rhesus macaques (Hauser & Anderson, 1994), starlings (George et al., 2008), and sea lions (Böye et al., 2005).

Nevertheless, there is still one key property of language, syntax, for which it is unclear to which extent it can be found in animals (Yip, 2006). According to Chomsky (1981) and Pinker (1994), language qualitatively differs from animal communication because the essence of language is a complex grammatically organised system. Hauser et al., (2002) proposed a distinction between the faculty of language in a broad sense, including a sensory-motor

system, a conceptual-intentional system and the computational mechanisms for recursion, and the faculty of language in a narrow sense, including only recursion. a uniquely human faculty.

However, many authors have found it unconvincing to grant recursion special status and focused on other features of syntax. Gibbons, whales and songbirds, for example, combine finite and stereotyped sound elements to form songs (Snowdon & Hausberger, 1997; Aitchison, 2000; Geissmann, 2002, Suzuki et al., 2006, Clarke et al., 2006). In some cases, these sequences display a hierarchical structure based on non-random transitional and rhythmical probabilities. By artificially modifying the structure of the sequence (change of rhythm, composition and order of sound elements), these animal signals can loose or reduce their communicative functions (Valet et al., 1998; Holland, 2000, Clucas et al., 2004). It is possible that, similar to human language, the rules that govern call combinations are socially learned (Snowdon & Hausberger, 1997, Plamondon & Rose, 2008) and perceptively discriminable (Gentner et al., 2006).

Perceptual experiments have revealed that nonhuman primates can discriminate speech streams composed in different ways (tamarins – Hauser et al., 2001) and comprehend, after intense training, simplified non-verbal forms of human syntax (apes-Gardner & Gardner, 1969, Premack, 1971; Patterson, 1981; Savage-Rumbaugh & Lewin, 1996). Spontaneous call combinations in natural contexts have been also observed in nonhuman primates, although there are not many convincing examples. Chimpanzees combined some of their calls in non-random ways that are context-specific although the communicative function of these call combinations remains unknown (Crockford & Boesch, 2005). A recent study of putty-nosed guenon has provided an example of call combinations that possess semantic content. Adult males produce two loud calls, ‘Pyows’ and ‘Hacks’, in a range of different contexts, including

predation. However, when combining the two calls in a specific way, i.e. a few 'Pyows' followed by a few 'Hacks', males can give a supplementary message to his group members to move away from the current location (Arnold & Zuberbühler, 2006; 2008). This example appears to qualify as a true example of lexical syntax sensu Marler (1977), i.e. one call acting as a contextual modifier for another. Similarly, chickadees produce songs that contain C and D notes (Freeberg and Lucas, 2002). While the two notes encode different information, the number and acoustics variation of D notes provides supplementary information about the size and dangerousness of a predator (Templeton et al., 2005). To our knowledge, the case for phonological syntax, i.e. two elements possessing distinct meanings, which is different from their combination, has not been made for animal communication.

Previous work on Campbell's monkeys suggested complex communicative, notably syntactic, abilities in a nonhuman primate species (Zuberbühler, 2002; Ouattara et al., submitted). Females produce high-pitched whistle-like contact calls and are able to modify their acoustic structure, throughout their adult life, according to changes in their social networks. One interesting finding was that the shape of a female's contact calls, as measured in terms of frequency modulation, tended to be similar to the calls of her preferred partners, a phenomenon named vocal sharing (Lemasson et al., 2003, Lemasson & Hausberger, 2004; Lemasson et al., 2005).

Another instance of complexity was documented in these monkeys' alarm calling behaviour. Both males and females produce several alarm call types in response to different types of danger, predator types, and modality of predator detection (Ouattara et al., submitted, Zuberbühler, 2001). While some call types are found both in captivity and in the wild, only free-ranging individuals have been observed to produce leopard and eagle alarm calls, while

captive individuals produced an alarm call, not recorded in the wild, in response to human presence (Ouattara et al., submitted; Lemasson et al., 2004).

Like putty-nosed monkeys, male Campbell's monkeys rarely produce single calls but usually utter long call sequences (Ouattara et al., submitted). Two sequence categories have been described so far: 'boom-hack' sequence, consisting of two 'booms' followed by several 'hacks', and pure 'hack' sequences (Struhsaker, 1970, Zuberbühler, 2001, Lemasson, 2003). Gautier & Gautier-Hion (1977) proposed that pure 'hacks' sequences were predator alarm signals while 'boom-hack' sequences functioned to regulate spatial coordination. Zuberbühler (2002) confirmed experimentally that artificially adding 'booms' before a pure 'hack' sequence cancelled the predator message. However, somewhat surprisingly, removing the 'booms' from a natural 'boom-hack' sequence failed to evoke a predator response in focal individuals (Ouattara, unpublished data), suggesting that other variables were important in encoding information. In fact, we found that 'hacks' were an acoustically heterogeneous call class, which could be categorised into five structurally and contextually different call types (Krak, Hok, Krak-oo, Hok-oo, Wak-oo; Ouattara et al., submitted). This system appeared to be based on an optional affixation rule, which considerably increased the call type repertoire (Ouattara et al., submitted).

Here, we studied the alarm calling behaviour of free-ranging Campbell's monkey males in natural and experimental predator situations. We conducted contextual and structural analyses to describe the rules governing the organisation of sequences in terms of call type composition, and call order.

METHODS

Study site and subjects

The study site, a system of trails covering an area of about 25km², was located in the Taï National Park (5°50'N, 7°21'W), Ivory Coast, the largest protected block of rain forest in West Africa. The study lasted from January 2006 to September 2007. All data were collected from two habituated and four semi-habituated groups of Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). These forest guenons form one-male groups with 3-7 adult females and 5-7 juveniles and infants. We observed two male take-overs in both habituated groups during the study, which increased the number of focal animals to four habituated males (Group 1: Male 1 [DA] was replaced by Male 2 [KI] in December 2006, Group 2: Male 3 [CA] was replaced by Male 4 [BO] in April 2007).

Data collection

Observations were conducted in 15-minute blocks under a focal animal sampling regime (Altmann, 1974) between 08:00 and 17:00 GMT. During each observation period, the observer (KO) recorded all vocalisations produced by focal male. If the male produced a loud call, he also determined its likely cause, amongst the following: (1) Predator: presence of a leopard (*Panthera pardus*) or crowned eagle (*Stephanoaetus coronatus*); (2) Inter-group: presence of neighbouring group, inferred by loud calls of their adult male, (3) TREE/BRANCH: crashing sound of tree or branch falling down, (4) MONKEY EAGLE – LEOPARD ALARM: Alarm calls produced by a nearby Diana monkey group in response to a crowned eagle or a leopard, (5) VOCAL EXCHANGE: intense exchange of contact calls between the adult females of the focal group at much higher rates than during regular

affiliative within-group interactions (Lemasson et al., 2005), (6) TRAVEL: initiate/stop travelling.

The four habituated males were observed for a total focal duration of 40 hours (male 1: 11 months, male 2: 6 months, male 3: 15 months: male 4: 2 months). Scan animal samples were also collected (N = 4425), every 30 min, during which we recorded (a) the presence of other monkey species and (b) the location within the group's home range, using the trail markings

Finally, we also conducted *Ad libitum* samples, during the entire 2,000 hours contact time with the different groups. This enabled us to observe the response of males to their main predators, the leopard (*Panthera pardus*) (N=3) and the crowned eagle (*Stephanoaetus coronatus*) (N= 11).

Predator experiments

Encounters with real predators were rare (N=3 for leopards; N=11 for crowned eagles). We therefore conducted a series of field experiments during which we presented predator models to the different males, either by positioning a visual replica of the real predator or by broadcasting a playback of typical predator vocalisations (leopard growls, eagle shrieks). Both manipulations have been used successfully before to simulate predator presence (e.g., Hauser & Wrangham, 1990; Zuberbühler et al., 1997; Coss et al., 2007; Arnold et al., 2008). We tested each stimulus 10 times, i.e. a total of 40 trials. We tested all seven males at least once (three habituated and four semi-habituated males), but some of the habituated males were tested more than once, with trials spaced by at least two months to avoid habituation to stimuli. Before an experiment could be conducted the following conditions had to be met: (a) the study group had to be aware of the presence of human observers for at least 30 minutes; (b) no alarm calls were produced for at least 30 minutes; (c)

the predator model (or playback speaker) could be positioned ahead of the group's estimated travel direction so that no associated species would detect it first. Two observers were necessary for these experiments. A first one walked with the group and recorded the male's behaviour, while a second one operated the predator model. For eagle trials, the model or the loudspeaker was positioned at an elevation of 2-3m off the ground. For leopard trials, the model or loudspeaker was positioned on the ground. Eagle shrieks were recorded in the study area, leopard growls were purchased from the National Sound Archives, London. All acoustic stimuli were broadcast with a SONY WMD6C Professional Walkman connected to NAGRA DSM speaker-amplifier with the amplitude level adjusted so that the calls sounded natural and could be clearly heard at a distance of about 20m and beyond.

Within the predator context, we discriminated between high- and low-threat situations and compared the composition of sequences. Low-threat situations were when the presence of a predator was revealed by acoustic cues (playback of predator calls, alarm calls by Diana monkeys); high-threat situations were when the predator was visible (predator models; real predator encounters). This distinction was based on the results of another experimental study with forest African primates, which showed that call intensity was higher when a predator was detected in the visual than the acoustic domain (Schel et al., 2009).

Call recordings and analyses

All vocal responses were recorded using a SONY TCD-D100 DAT Walkman, a SENNHEISER ME88 microphone, and a LAVALIER microphone for additional observer comments. All calls were digitised at a sampling rate of 44.1 kHz with 16 bits accuracy. A total of 222 loud call events could be collected.

In a previous study, we were able to distinguish six different loud call types according to their acoustic structure: Boom (B), Hok (H₋), Krak (K₋), Krak-oo (K₊), Hok-oo (H₊), and Wak-oo (W₊) (Ouattara et al., submitted; fig. 1). Krak-oo and Krak and Hok-oo and Hok calls were identical apart from the optional –oo suffix. Krak-oo calls could be emitted singly; all other calls were given as part sequences of two or more calls.

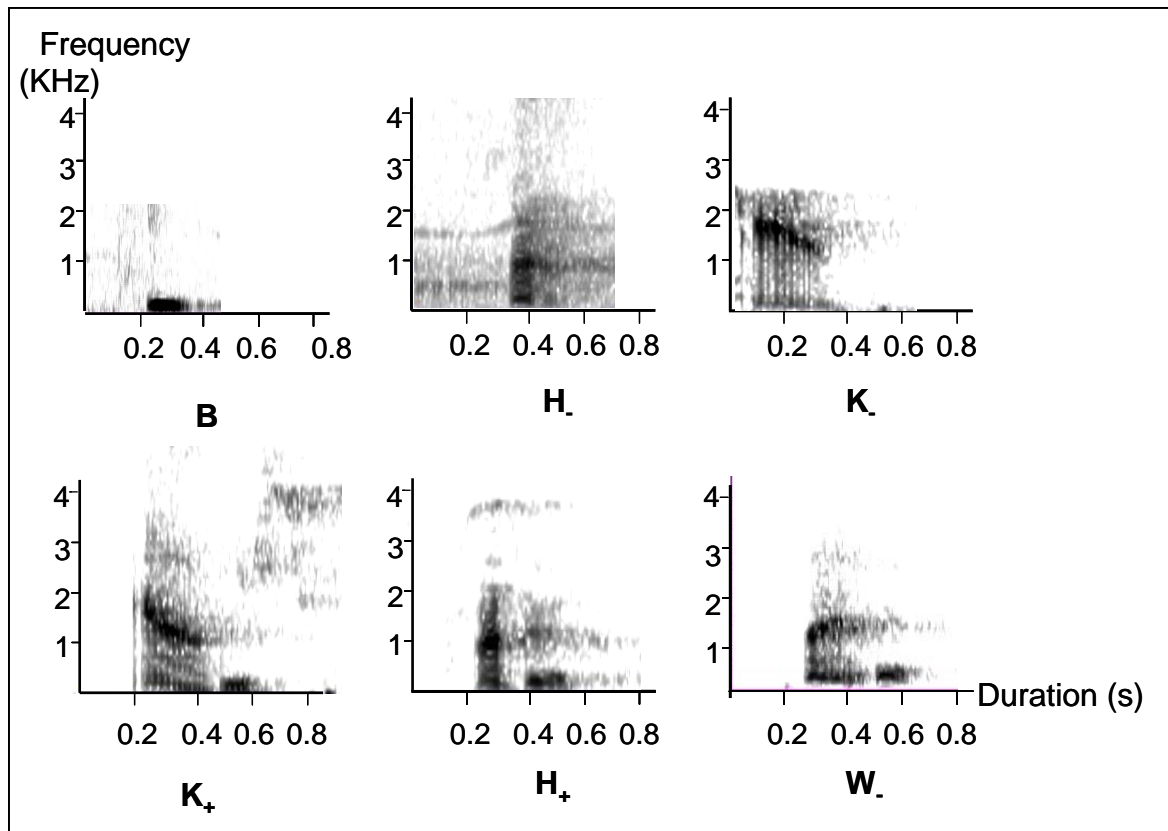


Figure 1: Spectrographic illustrations of the six loud call types produced by male Campbell’s monkeys.

We determined the composition of each call sequence and related them to the eliciting context. To this end, we (1) identified all call types in the sequence (2) calculated the total number of each type produced, and (3) determined the positioning of each call type in the sequence.

Statistical analyses were conducted using STATISTICA software, using mainly non-parametric procedures (Mann-Witney U-tests, Fisher's exact tests, and Kendall coefficient of concordance with Bonferroni correction).

RESULTS

Loud call sequences

Male callers concatenated the six loud calls into six distinct sequences (S1 to S6), which were produced in context-specific ways (table 1).

Table 1: Loud call sequences composition and contexts of emission

Sequence name	Context of production		Call type composition	N	Sequence size (number of calls) Median
S1	EAGLE (real, acoustic and visual model)		W ₊ / K ₊	3	25
			W ₊ / K ₊ / H ₋	1	
			W ₊ / K ₊ / H ₋ / H ₊	23	
	MONKEY EAGLE ALARM		W ₊ / K ₊	2	
			W ₊ / K ₊ / H ₋	3	
			W ₊ / K ₊ / H ₋ / H ₊	7	
S2	LEOPARD (real, acoustic and visual model)		K ₋	11	21
			K ₋ / K ₊	11	
	MONKEY LEOPARD ALARM		K ₋ / K ₊	5	
S3	PREDATOR PRESENCE HEARD	EAGLE (acoustic model)	K ₊	1	15
		LEOPARD (acoustic model)		1	
		MONKEY EAGLE - LEOPARD ALARM		15	
S4	TERRITORIAL		B / H ₊ / K ₊	76	12
S5	TREE-BRANCH FALL		B / K ₊	53	10
S6	TRAVEL		B	10	2

N = number of events; the context in capital are defined in the method

S1 was composed of mainly W₊ and K₊ calls, sometimes combined with additional H and H₊ calls. This sequence was always produced in response to eagles (either spotted directly or indirectly eavesdropping the “eagle” alarm sent by another species). S2 was composed of K. calls, sometimes combined with K₊ calls and always produced in response to a leopard. S3 was composed of a succession of K₊ calls, produced in response to auditory signs of any predator, mostly by hearing Diana monkeys’ alarm call and rarely (N=2) when hearing playbacks of eagle and leopard calls. S4 was always composed of B, H₊ and K₊ and was produced when a neighbouring group was nearby. S5 was composed of B and K₊ calls and was produced in response to falling trees or branches. In some cases (15%), this sequence was also given in response to fights between other guenon or *colobus* species which generally lead to branch falls. S6 was composed of only two consecutive B calls and was produced when the male was in a peripheral position, just before or after group travelling. A number of additional rules could be extracted from the relationship between call sequences and context. First, in most cases the production of a given call type was insufficient to make predictions about the eliciting context since several call types were found in different contexts. Second, adding some calls to a sequence could change the meaning (e.g. adding H₊ calls turned S4 to S5, while adding W₊ or K. turned S3 to S1 and S2).

Krak-oo was a common call type, present in 4 of the 6 sequence types, but it was also produced in isolation (N = 9), particularly when the male was surprised by a sudden movement from a non-predator animal (e.g. a duiker, flying squirrel, or a large bird).

All three of the four males were observed to produce all six loud call sequences; Male 4 only produced S3-S6, possibly due to the reduced observation time (table 2).

Table 2: Number of loud call sequences recorded in the fourth habituated males

Male	Sequence name						OBS time (hours)
	S1	S2	S3	S4	S5	S6	
Male 1	11	11	1	18	29	4	686
Male 2	13	7	5	29	5	1	998
Male 3	13	6	5	22	13	2	670
Male 4	0	0	1	2	6	3	150

OBS time = observation time (focus and *Ad libitum*). Male 4 was unhabituated male when he joins the group, Also he spent more time far from observers).

Circadian rhythms in call production

S1, S2 and S3 calls were elicited by sudden predator presence, regardless of daytime, but some sequences were more common at certain times of the day. To detect patterns, we divided the observation periods into three blocks (morning 8-11am, midday 11am-2pm, afternoon 2-5pm). S4 and S5 did not show any significant circadian effects (Chisquare test $p=0.12$), although S4 (territorial) was mostly produced in the morning while S5 (tree falls) and S6 (travel) were more frequent at midday (fig. 2).

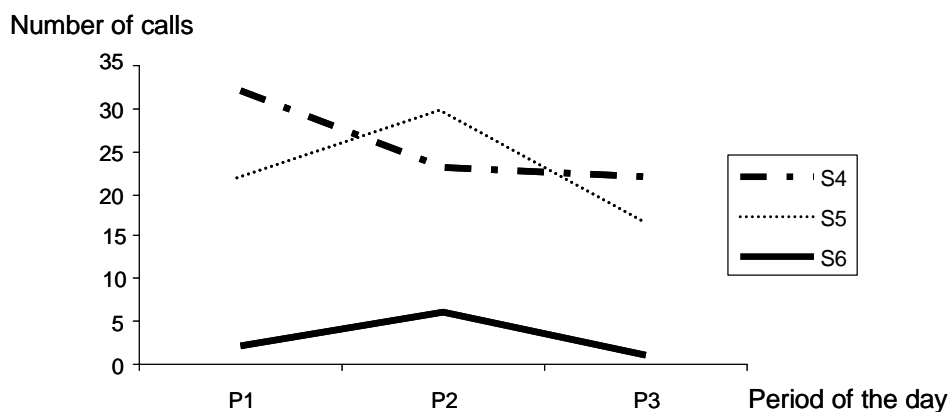


Figure 2: Temporal distribution of “Boom” loud call production over the day (S4 N=77; S5 N=69; S6 N=10). P1= Morning: 8 -11am; P2= Afternoon: 11am- 2 pm; P3= evening: 2 pm – 5pm).

The impact of threat on sequence composition

Within the predator-elicited call sequences, threat determined the proportion of H₋ and W₊ as well as K₋ and K₊ amongst S1 (eagle) and S2 (leopard) sequences (fig. 3, Fisher's tests: (N [Eagle] = 40, N [Leopard] =26, p<0.001).

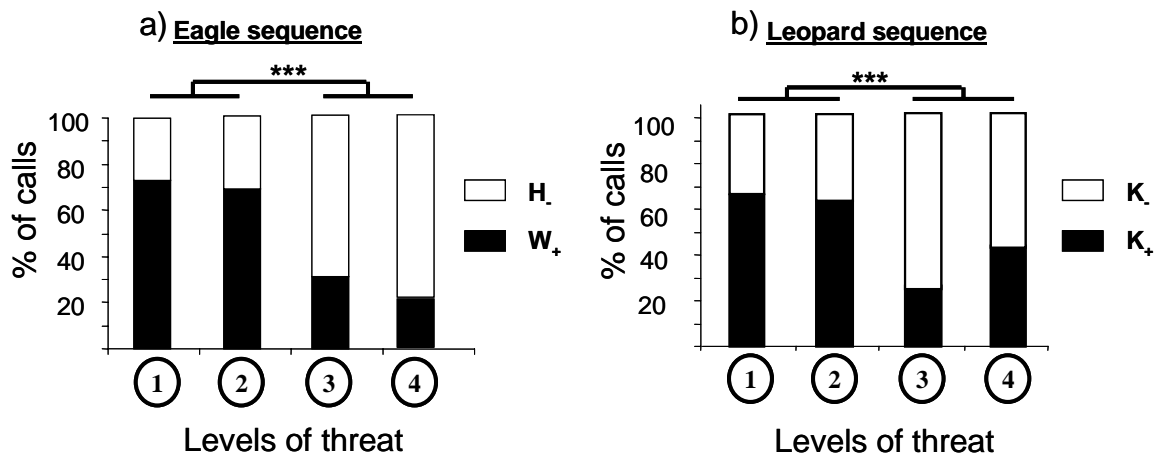


Figure 3: Relative contribution of call types within predator (a-eagle S1, b-leopard S2) sequences according to the level of attack threat.

We compared using Fisher's exact tests (***) $p < 0.001$) the relative contribution of two call types in low-threat circumstances (1 – heterospecific, mainly Diana monkeys, alarm, 2 – playback of predator call) and high threat circumstances (3 – visual model of predator, 4 – real predator)

The impact of location on sequence composition

S4 and S5 sequences produced to a neighbouring group or falling wood, respectively, only differed in the presence/absence of H₊ calls. As we were unable to determine the call eliciting context for some sequences, we investigated the impact of calling location on the composition of sequences. The prediction was that calls given in the periphery of a group's home range should be part of S4 sequences, whereas S5 sequences should not show any spatial distribution biases. A centre area of a group's home range was defined as the area circumscribed by a circle with half radius of the entire home range. Figure 4 reveals that S4,

but not S5, sequences are produced in spatially biased circumstances (periphery vs centre: Fisher's exact tests: S4 [N=71] / S5 [N=69]; $p < 0.001$).

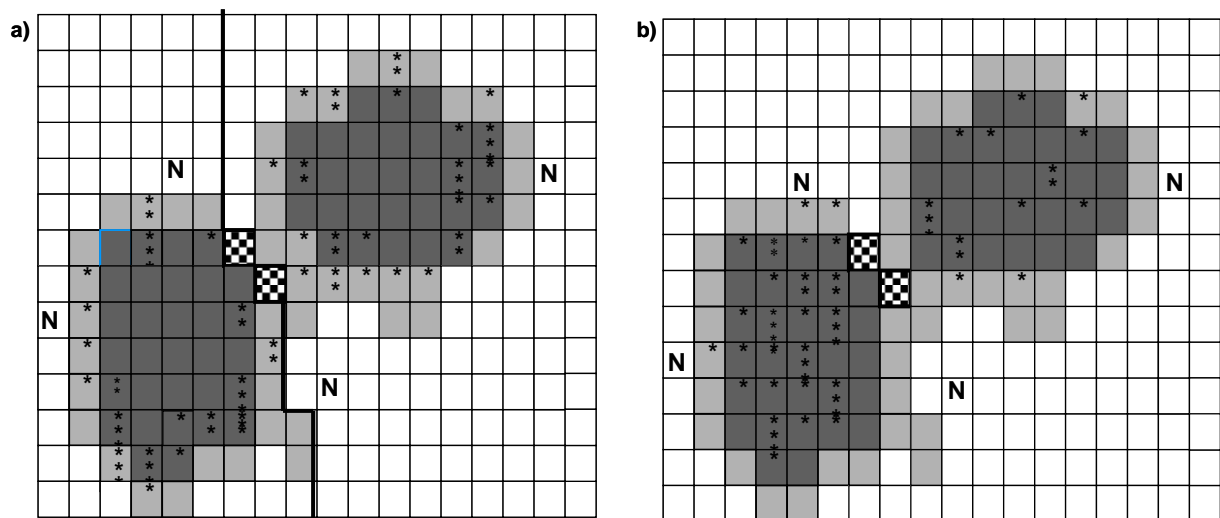


Figure 4: Geographical distribution of S4 (a) and S5 (b) production sites within the territories of the two habituated groups.

The two habituated groups had adjacent territories (one is represented at the bottom left and the other one is represented at the top right). Each square represents a 100mx100m area. These territories have been drawn using the rate of group frequentation throughout the all study duration (Dark squares/Light squares = respectively over and less than 20 visits, based on scan sampling, chequered square = visited by both groups). N indicates the approximate position of known semi-habituated neighbouring groups. We marked with starts the S4 (a) and S5 (b)'s production sites.

The role of call order with sequences

Call sequences were not random collection of calls but composite calls were ordered in specific ways. S1 sequences consisted of four different call types. W_+ and H_+ were reliably produced in response a crowned eagle. H_+ was a general predator call, while K_+ was a general alert call. The different call types did not have the same pattern of distribution along the sequence (Kendall Coefficient of concordance with Bonferroni correction: $W > 0.05$, $p = 0.066$). W_+ and H_+ were distributed all along the sequence, while H_+ and K_+ typically

appeared respectively at the beginning and at the end of the sequence (Fisher's exact test $p < 0.001$) (Figure 5).

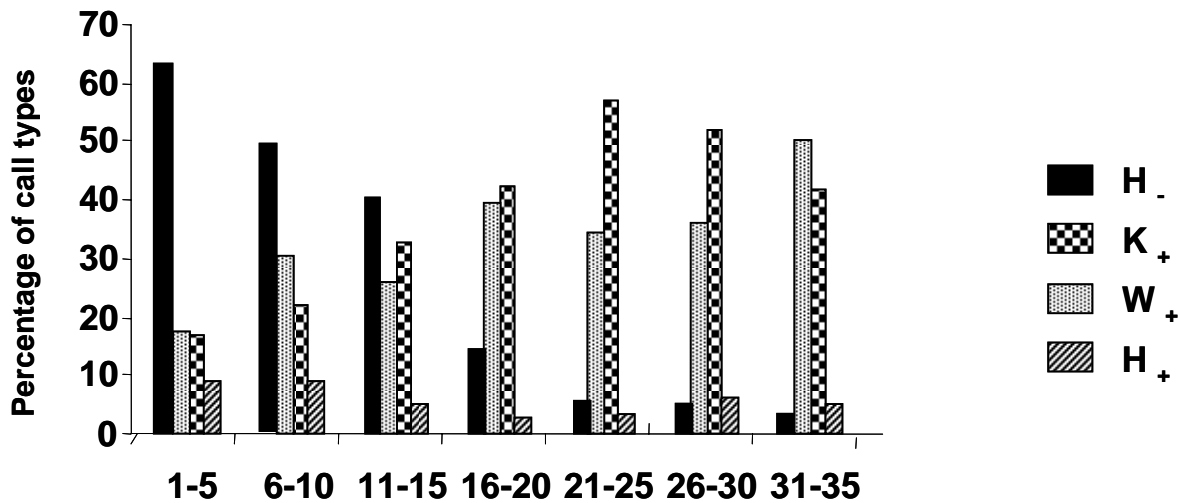


Figure 5: Call type transition probabilities within S1 – Eagle sequence (N=40)

S2 sequences often consisted of K₊ (general alert) and K₋ (leopard call) calls. K₋ calls were more common in the first than in the second half of the sequences, but not statistically significantly so (N=26). S4 sequences (B / H₊ / K₊) and S5 sequences (B / K₊) were very stereotyped in their structural organisation. Both started with two consecutive B calls followed by either a series of only-K₊ (S5) or a mix of H₊ and K₊ (S4). The average inter-B duration was 7.00s ± 0.10s (N=68), the average duration between the second B and the next call was 25.00s ± 0.71s (N=80), while the inter-call duration between the remaining calls of the sequence (composed of H₊ and/or K₊) was 5.00s ± 0.18s (N=180). Two types of S4 sequences were found. S4_a sequences consisted of 2 B calls, followed by a series of H₊ calls, followed by a series of K₊ calls. S4_b sequences consisted of 2 B calls, followed by one single K₊ call, followed by a series of H₊ calls, followed by a series of K₊ calls. Both males of group 1 (CA, BO) produced only S4_a sequences, while the two males of the second group (DA and KI) produced both categories (S4_b:

DA 15%; KI: 33%). Moreover, the two males that eventually were replaced by another male (DA and CA) produced fewer H₊ calls (1 to 5) than the two immigrant males (1 to 7).

Finally, S5 sequences (tree falls), consisted of the juxtaposition of a S6 sequence (travel), followed by a S3 sequence, (predator alarm).

Discussion

We have described the calling system of non-human primates that shows features of both phonological and lexical syntax, following Marler's (1977) distinction. Male Campbell's monkeys combined six different call types in context-specific ways to form six contextually and structurally unique call sequences. Call combinations were not random but we were able to describe a number of hierarchical structural rules and non-random transition probabilities.

Some of the six call types could be associated with a narrow range of circumstances (e.g. Hok and Wak-oo: crowned eagle; Krak: leopard; Hok-oo: predator or conspecific threat) while others were given to a broader range of circumstances (e.g. Boom: non predation; Krak-oo: general alert). In earlier playback experiments, Hok and Krak calls were meaningful to Diana monkeys insofar as they elicited corresponding eagle or leopard alarm calls (Zuberbühler, 2001) and these calls also carry semantic content for the Campbell's monkeys themselves (Ouattara et al., submitted). Moreover, Krak-oo calls were produced isolated when the male was surprised by an animal or a human suddenly passing by (Ouattara et al., submitted).

The core finding of this study was that the different calls produced by the males were usually given as part of sequences, and that calls were combined in rule-governed ways, which significantly increased the range of events that could be encoded vocally. The six sequences we were able to describe were produced in context-specific ways, suggesting specific communicative functions such as advertising a visually spotted predator, labeling

predators, such as leopards or crowned eagles, or other types of danger (falling wood), managing spatial relations with neighbours and group members, and coordinating group movements. Some of these functions have already been shown in other guenons, particularly Diana monkeys (Zuberbühler et al., 1997) or putty-nosed monkeys (Arnold & Zuberbühler, 2006; 2008), but no previous study has been able to reveal such a rich portfolio of communicative power, using both phonological and syntactic cues to encode semantic content.

In forest guenons, the single adult male of the group typically deals with circumstances requiring long-distance communication while females are more active in terms of intra-group close range communication in agonistic and affiliative situations (Lemasson & Hausberger, 2004; Lemasson et al., 2006). This study provided further evidence for this divide in communicative roles between the two sexes (Gautier & Gautier-Hion, 1977), although in another study we have been able to show that female Campbell's monkeys also communicate about predation events with a diverse call repertoire powerful enough to encode information about predator type and level of threat (Ouattara et al., submitted).

Proto-syntactic rules

We have already shown earlier that Campbell's monkey males use an affixation rule to increase the size of their call repertoires (Ouattara et al., submitted). Adding a suffix "oo" to Krak and Hok calls altered call meaning in predictable ways. Here, we described flexibility at another level, i.e. in how the different calls were combined into distinct sequences, according to a number of variables. First, adding a particular call type to an existing sequence could alter the meaning. For example, adding Hok-oo calls to a sequence given to falling wood (composed of Booms and Krak-oo's) was used to signal the presence of a neighboring group. Second, adding Krak and Wak-oo to a sequence consisting of Krak-oo (general alert)

provided more precise information about the type of predator present, leopard or eagle. Following Marler's terminology, this would provide evidence for lexical syntax. Third, males re-combined two existing sequences (with distinct meanings) into a third one that possessed its own meaning: the sequence produced to falling wood was formed by combining the sequence given in the travel context with the Predator alert sequence. Following Marler (1977) this would provide evidence for phonological syntax.

We also found some basic rules concerning the organization of calls within sequences. Definitions of syntax in the linguistic literature usually invoke some aspect of hierarchical organisation, usually of elements necessary to build a sentence. We observed some hierarchical structure within the Campbell's monkey call sequences as follows. Booms calls, informing about a non-predation context, always preceded any other call types. Hoks and Kraks, informing about the type of predator (eagle or leopard) were always placed early in the sequence if the level of threat was high, i.e. if the caller spotted the predator directly. We also observed some individual differences in call production. While all observed males produced all types of sequences, we also found some subtle individual differences in sequence organization.

When comparing human language to primate communication systems, such the one by the Campbell's monkey, we observed some interesting similarities but also a number of fundamental differences. First, Campbell's monkeys appear to be limited to a small range of messages that they convey to their audience. Second, callers do not make infinite use of their finite means. For example, they do not inverse the order of calls (e.g. AB to BA) to generate differences in meaning. Instead, call sequences were limited to six different types, although males could produce many more different sequences with the call repertoire. Third, human language is symbolic in a sense that a signaler can inform a hearer about a referent that is not

physically present. In Campbell's monkeys, we only observed calling in response to real life experiences, although it is difficult to investigate this topic systematically in the wild.

Despite these differences it is remarkable that Campbell's monkeys, and perhaps other primates, have developed a form of vocal communication that obtains its power from combining elements in rule-governed ways which increases the range of events callers can communicate about vocally despite largely limited articulatory skills. These findings bear some relevance for theories concerning the origins of semantic and syntactic skills in human communication. Future investigations will have to focus on other primate species to determine whether the Campbell's monkey communication system is unique or a more general feature of primate communication. We suspect that forest primates may have been especially favored by natural selection in terms of their acoustic skills, mainly because they are so limited in terms of visual signaling and thus rely mostly on acoustic signals to communicate.

ACKNOWLEDGEMENTS

Research was funded by the European Commission (FP6" "What it means to be human"), by Eurocore ("the Origin of Man Language and Languages"), the French ministry of foreign affairs ("Egide") and the Centre Suisse de Recherches Scientifiques in Abidjan. We are grateful to "Office Ivoirien des Parcs et Réserves" (OIPR) for permission to conduct research in the Taï National Park. Our special gratitude goes to the field assistants of the Taï Monkey Project for all their invaluable help during data collection. We are equally grateful to Professor N'Goran Kouakou Elizer, Professor Gombert Jean Emile, Catherine Blois-heulin Veronique Biquand and Dr Martine Hausberger for their support and valuable discussions.

REFERENCE

- Aitchison J.** 2000. *The Seeds of Speech: Language Origin and Evolution*, Cambridge University Press.
- Altmann J.** 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227–265.
- Arnold K., Zuberbühler K.** 2008: Meaningful call combinations in a non-human primate. *Current Biology*. 18(5): 202 -203.
- Arnold K., Zuberbühler K.** 2006a: Semantic combinations in primate calls. *Nature*. 441:18.
- Arnold K., Zuberbühler K.** 2006b. Alarm-calling system of adult male putty nosed monkeys, *Cercopithecus nictitans martini*. *Animal Behaviour*. 72: 643- 653.
- Böye M, Güntürkün O., Vauclair J.** 2005. Right ear advantage for conspecific calls in adults and subadults, but not infants, California sea lions (*Zalophus californianus*): hemispheric specialization for communication? *Journal of Neuroscience*. 21: 1727–1732.
- Chomsky N.** 1981. Knowledge of language: its elements and origins. *Print. Trans. R. Soc. London, B* 295: 223-234.
- Clarke E., Reichard U. H., Zuberbühler K.** 2006. The syntax and meaning of wild Gibbon song. *PLoS ONE* 1 (1):e73.
- Clucas B., A., Freeberg T. M., Lucas J. R.** 2004: Chick-a-dee call syntax, social context, and season affect vocal responses of Carolina chickadees (*Poecile carolinensis*) *Behav. Ecol. Sociobiol.* 57: 187–196.
- Coss R.G., McCowan B., Ramakrishnan U.** 2007. Threat-Related Acoustical Differences in Alarm Calls by Wild Bonnet Macaques (*Macaca radiata*) Elicited by Python and Leopard Models. *Ethology*. 113: 352–367.
- Crockford C., Boesch C.** 2005. Call combinations in wild chimpanzees *Behaviour*. 142: 397-421
- Elowson A.M., Snowdon C.T., Lazaro-Perea C.** 1998. “Babbling” and social context in infant monkeys: parallels to human infants. *Trends in Cognitive Sciences*. 2(1): 31-37.

- Freeberg T. M., Lucas J. R.** 2002. Receivers respond differently to chick-a-dee calls varying in note composition in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis*. *Animal Behaviour*. 63: 837–845.
- Gardner R. A., Gardner B.** 1969. Teaching sign language to a chimpanzee. *Science* 165: 664-672.
- Gautier J.P., Gautier-hion A.** 1977. Communication in Old world monkey. In: *How animal communicate*. (Ed. by T. Sebeok), pp 890-964. Bloomington, Indiana University Press.
- George I., Cousillas, H., Richard, J.-P., Hausberger, M.** 2008. A potential neural substrate for processing functional classes of complex acoustic signals. *PLoS ONE*, 3 (5), e2203.
- Geissmann T.** 2002. Duet-splitting and the evolution of gibbon songs. *Biological Reviews*. 77: 57-76
- Gentner T.Q., Fenn K.M., Margoliash D., Nubaum H.C.** 2006. Recursive syntactic pattern learning by songbirds. *Nature*. 440: 1204-1207.
- Hausberger M. Richard-yiris M-A, Henry L., Lepage L., Schmidt I.** 1995. Song sharing reflects the social organization in captive group of European straling (*Sturnus vulgaris*). *J. Comp. Psychol.* 109 (3): 222-241.
- Hausberger M.** 1997 Social influences on song acquisition and sharing in the European starling (*Sturnus vulgaris*). In: *Social influences on vocal development* (Snowdon CT, Hausberger M, eds), pp 128-156. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hauser M. D., Chomsky N., Fitch W. T.** 2002. The Faculty of Language: What Is It, Who Has It, and How Did It Evolve? *Science*, 298: 1569-1579.
- Hauser M.D., Newport E.L., Aslin R.N.** 2001. Segmentation of the speech stream in a nonhuman primate: statistical learning in cotton-top tamarins. *Cognition*. 78: 53-64.
- Hauser M.D., Anderson K.** 1994. Left hemisphere dominance for processing vocalizations in adult, but not infant, rhesus monkeys: field experiments. *Proc. Natl Acad Sci USA* 91: 3946-3948.
- Hauser M.D., Teixidor P., Field L., Flaherty R.** 1993. Food-elicited calls in chimpanzees: Effects of food quantity and divisibility. *Animal Behaviour*. 45: 817-819.

- Hauser M.D., Wrangham R.W.** 1990. Recognition of predator and competitor calls in nonhuman primates and birds: A preliminary report. *Ethology*. Berlin, Hamburg. 86 (2): 116-130.
- Holland J., Dabelsteen T., Paris A. L.** 2000. Coding in the song of the wren: importance of rhythmicity, syntax and element structure *Animal behaviour*. 60: 463–470.
- Lemasson A., Hausberger M.** 2004. Patterns of vocal sharing social dynamics in captive group of Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *Journal of comparative psychology*. 118(3): 347-359.
- Lemasson A., Gautier JP., Hausberger M.** 2003 “Vocal similarities and social bonds in Campbell's monkey.” *C.R. Biologies*. 326: 1185-1193.
- Lemasson A., Zuberbühler K., Hausberger M.** 2005 “Socially meaningful vocal plasticity in Campbell's monkeys. *J. Comp. Psychol.* 119: 220-229.
- Lemasson A.** 2003. Communication vocale et organisation sociale chez la mone de Campbell (*Cercopithecus campbelli*): Partage vocal et relation sociales. Phd Université de Rennes1 – France.
- Lemasson A., Blois-heulin C., Jubin R. and Hausberger M.** 2006. Female Social Relationships in a Captive Group of Campbell's Monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *American Journal of Primatology*. 68: 1161–1170.
- Patterson F.** 1981. Can an ape create a sentence? Some affirmative evidence. *Science*. 211: 86-87.
- Pinker S.** 1994. *The language instinct: How the mind creates language*. New York: William Morrow.
- Plamondon S. L., Goller F., Rose G. J.** 2008. Tutor model syntax influences the syntactical and phonological structure of crystallized songs of white-crowned sparrows. *Animal Behaviour*. 76: 1815-1827
- Premack D.** 1971. Language in a chimpanzee? *Science*. 172: 808-822.
- Savage-Rumbaugh, E.S., Roger L.** 1996. *Kanzi: The Ape at the Brink of the Human Mind*. Wiley.

- Snowdon C.T., Hausberger M.** 1997 (Eds). Social influences on vocal development. Cambridge: Cambridge University Press.
- Struhsaker T.T.** 1970. Phylogenetic implications of some vocalizations of Cercopithecus monkeys. In Old world monkeys: evolution, systematics and behaviour (Napier JR, Napier PH), pp 365-444. New York, Academic Press.
- Suzuki R., Buck J. R., Tyack P. L.,** 2006, "Information entropy of humpback whale songs," J. Acous. Soc. Am., Vol. 119, (3): 1849–1866.
- Tanaka T., Sugiura H., Masataka N.** 2006. Cross-Sectional and Longitudinal Studies of the Development of Group Differences in Acoustic Features of Coo Calls in Two Groups of Japanese Macaques. *Ethology*. 112: 7–21.
- Townsend S.W., Deschner T., Zuberbühler K.** 2008. Female Chimpanzees use copulation calls flexibly to prevent social competition. *PLoS ONE*. 3(6): e2431.
- Templeton C.N., Greene E., Davis K.** 2005. Allometry of alarm calls: Black-capped Chickadees Encode information about predator size. *Science*. 308: 1934-1937.
- Tyack P.L.** 2000. Dolphins whistle: a signature tune. *Science*. 289.
- Vallet E., Beme I., Kreeutzer M.** 1998 Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Anim. Behav.* 55: 291–297.
- Yip M.,** 2006. The search for phonology in other species. *Trends in Cognitive sciences*. 10 (10): 442-446.
- Yurk H., Barrett-Lennard L., Ford J.K.B., Matkin C.O.** 2002. Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in southern Alaska. *Anim. Behav.* 63 (6): 1103-19.
- Zuberbühler K.** 2003. Referential signalling in non-human primates: cognitive precursors and limitations for the evolution of language. *Adv Study Behav* 33: 265-307.

Zuberbühler K. 2002. A syntactic rule in forest monkey communication. *Animal behaviour* 63: 293-299.

Zuberbühler K. 2001. Predator-specific alarm calls in Campbell's guenons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50: 414-422.

Zuberbühler K., Noë R., Seyfarth R. 1997. M. Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators *Anim. Behav.* 53: 589-60.

Questions : Existe t-il dans les séquences vocales produites par le mâle mone de Campbell des règles d'organisation temporelle ? Le rythme de succession des cris est-il susceptible d'encoder certains messages supplémentaires ?

Méthodes :

Les séquences vocales émises par trois mâles adultes vivant dans des harems habitués à la présence humaine ont été enregistrées lors d'observations en condition naturelle et d'expériences simulant la présence d'un prédateur aigle ou léopard par le biais de modèles visuel et acoustique. Nous avons analysé la relation entre le contexte d'émission de ces séquences et la rythmicité des cris les composant.

Résultats :

Si le rythme stéréotypé de succession des cris composant une séquence non liée à un contexte de prédation reflète des signatures individuelles, les séquences liées à la présence d'un prédateur ont des durées inter-cris variables. Ainsi, le rythme au sein d'une série de cris d'alarme s'accélère nettement lorsque l'imminence du danger augmente ou lorsque le mâle change d'activité pour contre attaquer le prédateur.

Conclusion :

Il ressort de nos résultats que les mâles mone de Campbell pourraient avoir un contrôle de la rythmicité de leur production vocale et que les femelles pourraient se servir de cette information pour évaluer l'urgence et le type de réponse à adopter. Nous ne pouvons pas exclure l'hypothèse que cela reflète des changements de l'état émotionnel même si on s'attendrait alors à plus de gradation dans les durées observées.

Ce manuscrit est encore en cours de préparation et sera soumis prochainement pour publication.

The communicative function of rhythm in Campbell's monkey calls

Karim Ouattara^{1,2,3}, Alban Lemasson¹, Klaus Zuberbühler⁴

¹Laboratoire EthoS « Ethologie animale et humaine », U.M.R. 6552-C.N.R.S., Université de Rennes 1, France;

²Centre Suisse de Recherches Scientifiques, Tai Monkey Project, Côte d'ivoire; ³ Laboratoire de zoologie et de biologie animale, Université de Cocody, Côte d'ivoire ; ⁴ School of Psychology, University of St Andrews,

United Kingdom

Abstract

Male Campbell's monkeys produce six acoustically distinct loud calls in response to a number of external events. Individual calls do not refer to anything specific but are assembled in sequences of 25 calls on average produced in context-specific ways, for example in response to neighbours, predators, falling trees, or before/after travelling. Sequences contain up to four different call types concatenated in rule-governed ways. Here, we investigate the communicative function of another acoustic property of Campbell's monkey loud calling, the rhythmic features by which sequences are produced. We compared the calling responses of three habituated males to falling trees, leopards, and crowned eagles. Within both predator responses, rhythm predicted whether or not the male saw the predator; within eagle-specific call series, rhythm discriminated between whether or not males attacked the predator. Finally, we found individual differences in the temporal features of general alert call sequences, suggesting that variations in rhythm allowed males to mark their calling individually in a visually and acoustically difficult habitat.

Key words: Call rhythm – Syntax - Loud calls – Alarm call – Predation - Nonhuman primates

Introduction

Serial vocal production is observed widely in animal communication, the songs of gibbons, birds, and whales being well-known examples (Snowdon & Hausberger, 1997; Geissmann, 2002; Suzuki et al., 2006). These signals can be described not only by their composite elements and order of succession, but also by the rhythm by which they are emitted (Leroy, 1979; Payne & McVay, 1971). Rhythm, defined here as the temporal pattern by which vocalisations are emitted, varies in species- and population-specific ways (frogs: Smith & Hunter 2005, gibbons: Geissmann, 2002; white-crowned sparrows: Nelson, 2000) and between individuals, as observed in penguins (Jouventin et al., 1979), quails (Guyomarc'h et al., 1998) or gibbons (Oyakawa et al., 2007). Artificially altering an individual's rhythm of call emission can remove identify cues, as demonstrated in, *Eudypetes chrysolophus* (Searby et al., 2004). Signallers typically appear to have no control over the rhythmic features of call sequences, although variability in rhythm production has been observed in birdsong in the context of home range defence, sexual competition, or mate attraction (Holland, 2000; Nelson, 2000; Nagle et al., 2002).

Rhythm is also a relevant feature in human languages (Ramus et al., 1999). During speech production, Features in rhythm of vocal signal can inform about the emitter's identity (Scherer, 2000; Zellner, 1998; Eriksson, 1991) or affective state (Sherer, 2002), degree of urgency, or the social relation between signaller and receiver (Kehoe et al., 1995). Changes in rhythm can also be used as a communicative tool to affect the audience's attention. The degree to which alterations in rhythm is used by animals is not well explored. Auditory perceptive experiments revealed that cotton-top tamarins are sensitive to rhythmic differences in human languages (Tincoff et al., 2005). In baboons, the rhythm of grunt sequences shows some parallels with human speech in terms of rhythm and melody of their vocal exchange (Richmann, 1987).

In this study, we were interested in whether non-human primates are able to convey information about the external world by varying sound rhythm, that is, by altering the temporal patterns of call emission. In earlier studies, we have shown that Campbell's monkeys produce six distinct call sequences. These sequences are composed of six different call types that are combined in non-random ways, which inform listeners about various external events, such as the presence of a neighbouring group, a falling tree, a crowned eagle or a leopard (Zuberbühler, 2001; 2002; Ouattara et al., submitted). Some of the observed sequences can vary in their rhythmic features, but nothing is known about the context-specificity of temporal patterns. We focussed on three call sequences with high context-specificity, to investigate the influence of other variables on call.

Methods

Study site and subjects

We conducted observations and predator-simulation experiments in Taï National Park (Ivory Coast) to record call sequences from three habituated Campbell's monkey males in non-predation and predation contexts. Data were collected between January 2006 and September 2007 from two habituated groups. The species forms small one-male groups with 3-7 adult females and their offspring, usually about 5-7 juveniles and infants. The two study groups have been followed on a regular basis since the early 1990s and all individuals can be recognised individually (McGraw et al., 2007). During the study period, we observed two replacements of the single adult male in both groups (Group 1: Darius [M1] replaced by Killi [M2], December 2006; Group 2: Carlos [M3]). Campbell's monkeys routinely form polyspecific groups with other primates, especially spot-nosed guenons (*C. petaurista*) and Diana monkeys (*C. diana*), which whom they spend 77–89 % of their time in association (Wolters & Zuberbühler, 2003; Buzzard, 2004). The study site was a system of trails in the

Western side of Taï National Park (5°50'N, 7°21'W), the largest remaining block of the Upper Guinea forest that once covered much of the coastal areas of West Africa.

Naturalistic observations

Observations consisted of 15-min focal animal samples as well as all-occurrence samples (Altmann, 1974) collected between 08:00 and 17:00 GMT. The three males served as focal animal samples for a total of 40 hours (DA: 14 hours over 11 months, KI: 6 hours over 7 months; CA: 20 hours over 16 months). All-occurrence sampling generated an additional dataset of about 2,000 observation hours with a total of N=2,765 male calls. Under both data collection regimes, the observer (KO) recorded all vocalisations, the associated behaviour (travel, forage, rest, social, anti-predator) and any unusual event immediately preceding a calling event, typically a falling of tree or large branch, the appearance of a leopard (*Panthera pardus*) or crowned eagle (*Stephanoaetus coronatus*), or the alarm calls of a nearby Diana monkey.

Predator experiments

Encounters with real predators were rare (N=3 for leopards; N=11 for crowned eagles for the entire study period). We therefore conducted a series of field experiments during which we presented predator models to the three males, either by positioning a visual replica of the real predator or by broadcasting playbacks of typical predator vocalisations (leopard growls, eagle shrieks). Both manipulations have been used successfully before to simulate predator presence (e.g., Hauser & Wrangham, 1990; Zuberbühler et al., 1997; Coss et al., 2007; Arnold et al., 2008). Before each trial, we ensured that the following conditions were met: (a) the study group had to be aware of the presence of human observers for at least 30 minutes; (b) no alarm calls was produced for at least 30 minutes; (c) the predator model (or

playback speaker) could be positioned ahead of the group's estimated travel direction so that no associated monkey species would detect it first. Two observers were necessary to conduct an experiment. A first one walked with the group and recorded the male's behaviour, while a second one operated the predator model or playback speaker. For eagle trials, the model or speaker was positioned at an elevation of 2-3m off the ground. For leopard trials, the model or speaker was positioned on the ground. Eagle shrieks were recorded in the study area, leopard growls purchased from the National Sound Archives, London. All acoustic stimuli were broadcast with a SONY WMD6C professional Walkman connected to NAGRA DSM speaker-amplifier with the amplitude level set so that the recordings sounded natural and could be clearly heard at a distance of at least 20m. All vocal responses were recorded using a SONY TCD-D100 DAT Walkman, a SENNHEISER ME88 microphone, and a LAVALIER microphone for observer comments.

Data analysis

Male Campbell's monkeys possess a repertoire of six acoustically distinct loud calls, the "krak-oo" [K₊], "krak" [K₋], "hok-oo" [H₊], "hok"[H₋], "wak-oo"[W₊], and "boom"[B] calls. These different calls are almost never produced singly, but are given as part of long sequences composed of different call types. So far, we have been able to distinguish six different sequences, given in context-specific ways (Zuberbühler, 2001; 2002; Ouattara et al., submitted). Some of these sequences varied in the temporal patterns by which the different call types were emitted, which generated subjectively different rhythms. Our pilot observations suggested that these variations in rhythm were linked to the relative dangerousness, as perceived by the caller, measured in terms of distance or visibility of the disturbance. To investigate these relations, we selected three call sequences for further rhythm analysis: (a) the [S1] sequence, composed of K₊ and W₊ calls sometimes mixed with H₊ and

H. calls, is typically produced to in the presence of a crowned eagle; (b) the [S2] sequence, composed of K₊ and/or K. calls, is typically produced in the presence of a leopard; (c) the [S5] sequence, composed of 2 B calls followed by K₊ calls, is usually given after the fall of tree or large branch. We managed to record a total of N=108 call sequences from the three males (table 1).

We conducted measurements of inter-call durations, using RAVEN 1.3 software at a sampling rate of 44,100 Hz, 16-bit accuracy. To standardise comparisons, we only considered inter-call durations between the same call types, with at least two in succession. From the entire dataset, we randomly selected 30 samples (or less if not available) per call type per male and context. As context, we distinguished (a) visual predator encounters (real predators; predator models), (b) acoustic predator encounters (playbacks of predator vocalisations; Diana monkey predator alarm calls), (c) attacking or staying put in the presence of a crowned eagle, (d) falling trees or large branches.

Table 1. Sample sizes for the different call sequences recorded.

Male	S1 (eagle)	S2 (leopard)	S5 (tree)
Male 1 (group 1)	11	11	29
Male 2 (group 1)	13	6	13
Male 3 (group 2)	13	7	5
Total	37	24	47

Results

Hok calls

When interacting with crowned eagles, males usually produced ‘hok’ calls, and sometimes the males even attacked the predator while producing the calls. We compared the intervals between ‘hok’ calls given by males attacking and not attacking an eagle, and found a fourfold faster rhythm in the former case (fig. 1).

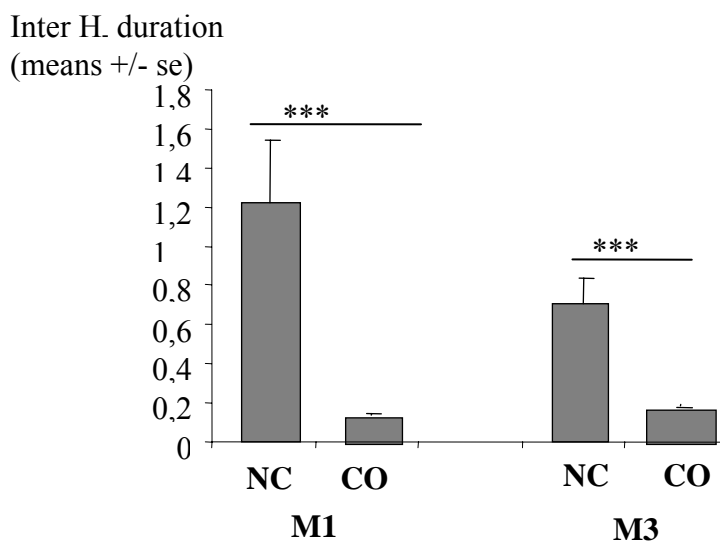


Fig.1: Dynamic of Inter-H- durations according to the male activity

X-axis legend: M1/2= two different males, CO = counter-attack eagle and NC = no counter-attack at the time of a visual eagle detection (model or real). Results of Mann-Whitney tests (N[CO]= 15 and N[NC]= 15/male/sequence):for both male we have respectively $p= 0.00005$ and 0.000075 also <0.0001 , with respectively $U = 15$ and 17 ; $Z = 4.044$ and 3.96 . *** $p < 0.001$.

We could not compare the two modality of eagle predation (heard vs saw) because during eagle acoustic experiment (playback), males did not produced two successive “hok” calls.

Krak calls

‘Krak’ (K₋) are predator-specific calls, given either when seeing a leopard (real or model) or hearing its vocalisations (playback). We found that ‘krak’ calls were given twice as fast when a caller detected the leopard in the visual compared to acoustic domain (fig. 2), although we were only able to confirm this for one male. The other two frequently alternated between ‘krak’ (K₋) and ‘krak-oo’ (K₊) calls in response to leopards, which prevented analyses of inter-call intervals.

Contrarily to eagle, males of Campbell not display two typical behaviour such attack or not in leopard context. They avoid contact and remain at a “safe distance”. Then we could not compare the situation like in eagle context.

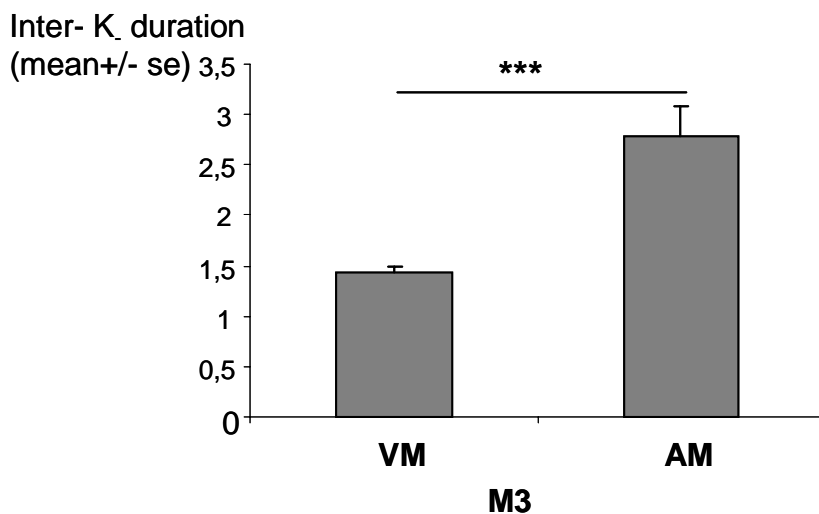


Fig. 2: Dynamic of Inter-K. durations according to the modality of leopard detection

X-axis legend: VM = Visual model (stuffed leopard replica), AM = acoustic model (leopard growl playback). Result of Mann-Whitney tests (N=24/sequence type): *** $p = 0.00002 < 0.001$, $Z = -4.22$

'Krak-oo' calls

Despite the non-specific nature of 'krak-oo' calls, which can appear in sequences to eagles, leopards, or falling trees, their rhythm of delivery was contextually determined. Calls were delivered more rapidly in predation compared to non-predation events (fig. 3). Although males produced 'krak-oo' calls to both predators, we found no predator-specific differences in call rates (leopard vs. eagle; visual: $p > 0.19$, $z = 1.28$, $N_{[S1a]} = N_{[S2a]} = 30$ per male; acoustic: $p > 0.65$, $z = -0.44$; $N_{[S1b]} = N_{[S2b]} = 30$ per male; Mann-Whitney U-tests, two-tailed). However, the modality of detection had a significant effect with more rapid rhythms for visually compared to acoustically detected predators (fig. 3). This was confirmed for three males in the eagle context, and for one male in the leopard context (the two other males alternated call types between K_+ and K_- in acoustic context).

Inter- K_+ duration
(mean \pm se

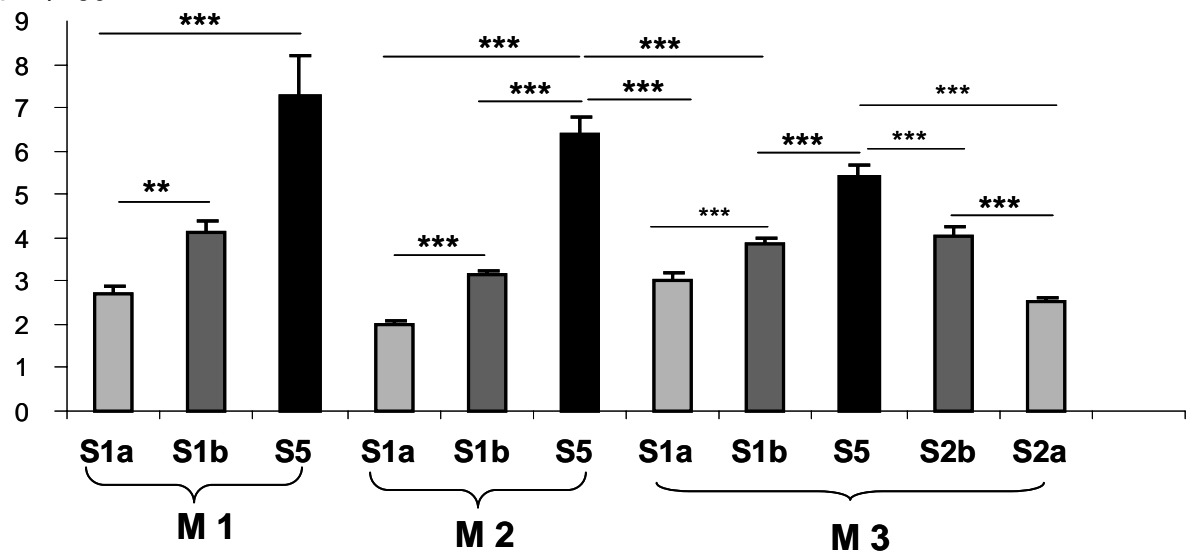


Fig.3: Dynamic of Inter- K_+ durations according to the level of threat

X-axis legend: M1/2/3= three different males, S1 = Eagle context, S2 = Leopard context, S1/2a = visual detection, S1/2b = acoustic detection, S5 = Tree fall context. Results of Mann-Whitney tests ($N = 30$ /male/sequence type): *** = $p < 0.001$; ** = $p < 0.01$. For three males S1a-S1b: $-4.77 < Z > -2.82$. S1a-S5: $-5.75 < Z > -4.79$. S1b-S5: $-7.74 < Z > -3.48$; For M3 S2a-S2b $Z = -4.96$; S2a-S5 $Z = -6.63$; S2b-S5 $Z = -3.77$

Individual differences

Krak-oo calls are the main call type given by males to a range of predation and non-predation events. The S5 sequence invariably consisted of two ‘boom’ calls (B1; B2), followed by a series of ‘krak-oo’ calls (K₊). The three males differed significantly in the inter-call intervals between their two booms (range: 6.93-8.28s) and the inter-call intervals between the second boom and the first ‘krak-oo’ call (range: 22.07-29.83s), but subsequent inter-‘krak-oo’ intervals were less variable (range: 4.89-6.42s; table 2).

Table 2. Rhythmic features of ‘S5’ loud call sequences

Male	B1 ↔ B2	B2 ↔ K ₊	K ₊ ↔ K ₊
M1	8.28 ±0.09 (N=14)	29.83 ±2.10 (N=18)	6.20 ±0.89 (N=30)
M2	7.51 ±0.21 (N=10)	22.07 ±0.57 (N=13)	6.42 ±0.41 (N=30)
M3	6.93 ±0.57 (N=4)	25.02 ±2.10 (N=5)	4.89 ±0.14 (N=30)
KW-test	H=11.89, p<0.003	H=14.85, p<0.001	H=1.87, p>0.39

N= number of inter-call duration used for means calculation. These inter calls duration were selected from 14 sequences for M1, 13 sequences for M2 and 5sequences for M3.

Kruskall wallis test show no significant difference about individual rhythmic differences for the S1 (p= 0.23; X²=0.60) and S2 (p= 0.67; X²=0.80) sequences (N= 30/males).

Discussion

Studies of Campbell's monkey vocal behaviour have revealed an unexpected degree of complexity. In females, for example, vocal sharing has been observed in the contact calls depending on the social relations (Lemasson et al., 2003; Lemasson & Hausberger, 2004). Both males and females produce different calls for various types of disturbances, including the major predators, crowned eagles and leopards (Zuberbühler, 2001; Lemasson et al., 2004, Ouattara et al., submitted). Males produce a range of six different loud calls, which are combined into sequences in rule-governed ways (Ouattara et al., submitted). For instance, males produce a stereotyped sequence in response to the fall of a tree or large branch, which invariably consists of two boom calls followed by a series of krak-oo calls. However, the same krak-oo calls can also be produced as part of call sequences to both eagles and leopards, in which case they are mixed with krak or hok calls, respectively (Zuberbühler, 2002; Ouattara et al., submitted) although these sequences are never introduced by boom calls. Recent studies with putty-nosed monkeys have provided another example of primates combining calls into sequences that carry different meanings (Arnold & Zuberbühler, 2006; 2008).

We were able to demonstrate systematic differences in the rhythmic features of male Campbell's monkeys depending on individual identity, anti-predator behaviour and predator detection. Despite their unspecific alert function, the production of krak-oo calls differed in the rhythm of call emission depending on context and regardless of individual identity. Although temporal pattern did not differ between eagle and leopard encounters, we found faster rates to visual predator encounters. The same acceleration for visible leopards was found in inter-Krak durations. Rhythm differences were also seen in the production of the eagle-specific 'hok' calls depending on whether the male decided to approach the predator. Faster rates were found while the male was attacking a perched eagle compared to when he

remained immobile at a safe distance. In these cases, females and their offspring usually remained cryptic and hid in dense foliage (Ouattara et al., submitted). Males never attacked leopards, most likely due to the relative size difference, but they sometimes approached this predator up to a certain distance from within the canopy (Zuberbuhler, unpublished data; Ouattara et al., submitted).

One interpretation of these results is that call rate is related to some psychological state experienced by the caller, determined by the perceived predation threat. Spotting a predator may be perceived as more threatening than acoustic perception (Blumstein et al., 2000). Visual detection is perceived as more threatening compared to when the caller learns about a predator by its calls or through the alarm calls of other monkeys because this is usually related to the final stages of a predation event. The proposal that emotional state and acoustic features are related has been made in other cases (e.g. Scherer & Kappas, 1988; Banse & Scherer, 1996) despite the fact that independent measures of emotion rarely exist. Also, we would have expected more graded durations if this acoustic parameter was entirely emotionally controlled.

In our study, changes in call rhythm were related to the distance between the caller and the location of the danger. With any predator encounters, visual detection caused higher call rates than acoustic detection, and with eagle encounters counter-attacks by the male caused higher call rates than staying put. A further test of this hypothesis would be to investigate whether changes in the distance of acoustic predator models affect the rhythmic features of male calling responses in a systematic way.

Whatever the underlying psychological processes that drive these differences in call production, callers automatically provide reliable information about crucial features of external events, which allow listeners to draw inferences and make adaptive behavioural responses. For example, listeners can make inferences about how close the predator is to the

caller or whether he has decided to approach the predator. Similar arguments have been made in other examples of animal communication, notably alarm calling in marmots (*Marmota caudata aurea* - Blumstein, 1995) or suricates (*Suricata suricata* - Manser, 2001).

In response to non-predatory events, Campbell's monkeys produce a particular call sequence, introduced by booms, a peculiar very low-pitched long-distance call generated by air sacs (Gautier, 1971). Boom-introduced sequences are characteristic for a number of guenon species, such as the Brazza monkeys or the crowned guenons, but the number of booms and the rhythmic patterns of call emission are species-specific (Gautier, 1988). In Campbell's monkeys, booms are always given in pairs, but our results suggest that the inter-call intervals differ between individuals. Playback experiments will be required to confirm whether others perceive these individual differences. However, we consider this a likely hypothesis since we have already shown that Campbell's monkey females are able to discriminate between subtle acoustic features of some of their calls. In one study, females behaved differently when hearing the contact calls of strangers compared to those of their own group members, recorded either a few days ago or several years earlier (Lemasson et al., 2005). Providing acoustic cues of identity is likely to be of considerable biological relevance for male callers, especially because they are often out of visual contact with the rest of their group. In putty-nosed monkeys, males produce call sequences that indicate the beginning of a group progression, and field experiments have shown that females only respond to the call sequences produced by their own male, not those of unfamiliar males (Arnold & Zuberbuhler, 2008). In Campbell's monkeys, males sometimes climb several meters up within the canopy before or during the production of boom calls, a behaviour that is likely to increase the transmission properties of these acoustic signals (Gautier, 1969). One prediction is that males should be more likely to do so when they are spatially separated from their group. However

we can not exclude the hypothesis that this reflects changes in emotional state even if we expect to more than graduation in the duration observed.

Darwin (1871) suggested that music and language shared a number of features and proposed that both systems of communication have been exposed to similar evolutionary processes. More recently, this line of argument has been extended to animal vocal communication and some features of music (Dermott & Hauser, 2005; Fitch, 2006; Masataka, 2008), and several studies highlighted a sensibility to music in animals (McDermott & Hauser, 2004; Wright, 2000). Rhythm is a particularly important feature of music and its prevalence in animal vocal signals makes it an interesting candidate for any reasoning about precursors of human music and language (Pinker, 1997; Hauser & McDermott, 2003; Cross, 2006).

Acknowledgements

This research was funded by the European Commission (FP6” “What it means to be human”), by Eurocore (“the Origin of Man Language and Languages”), the French ministry of foreign affairs (“Egide”) and the Centre Suisse de Recherches Scientifiques in Abidjan. We are grateful to “Office Ivoirien des Parcs et Réserves” (OIPR) for permission to conduct research in the Taï National Park. Our special gratitude goes to the field assistants of the Taï Monkey Project for all their invaluable help during data collection. We are equally grateful to N’Goran Kouakou Elizer, Gombert Jean Emile, Martine Hausberger, Catherine Blois-Heulin and Laurence Henry for their support and valuable discussions.

References

- Altmann J.** 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49:227–265.
- Arnold K., Zuberbuhler K.** 2008. Meaningful call combinations in a non-human primate. *Current Biology*. 18:202-203.
- Arnold K. & Zuberbuhler K.** 2006. The alarm-calling system of adult male putty-nosed monkeys (*Cercopithecus nictitans martini*). *Animal Behaviour*. 72:643-653.
- Banse R., Scherer K.R.** 1996 “Acoustic profiles in vocal emotion expression,” *Journal of Personality and Social Psychology*. 70:614-636.
- Blumstein D.T.,** 1995. Golden marmot alarm calls.I. The production of situationally specific vocalizations. *Ethology*. 100:113-125.
- Blumstein D.T., Daniel J.C., Griffin A.S. & Evans C.** 2000. Insular tammar wallabies (*Macropus eugenii*) response to visual but not acoustic cues from predators. *Behavioural Ecology*. 11:528-535.
- Buzzard P.J.** 2004. Interspecific competition among *Cercopithecus campbelli*, *C. petaurista*, and *C. diana* at Tai Forest, Côte d’Ivoire. PhD Thesis Columbia University, New York.
- Coss R.G., McCowan B., Ramakrishnan U.** 2007. Threat-Related Acoustical Differences in Alarm Calls by Wild Bonnet Macaques (*Macaca radiata*) Elicited by Python and Leopard Models. *Ethology*. 113:352–367.
- Cross I.** 2006. The origins of music: Some stipulations on theory. *Music Perception*, 24:79–82.
- Darwin C.** 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. London: John Murray.
- Eriksson A.** 1991. Aspects of Swedish Speech Rhythm. In: *Gothenburg Monograph in Linguistics*, Vol. 9. University of Gothenburg. Fraise, p 1963. *The Psychology of Time*. New Harper and Row, New York.

- Fitch W.T.** 2006. The biology and evolution of music: A comparative perspective. *The Nature of Music. Cognition.* 100:173-215.
- Gautier J.P.** 1988. "Interspecific affinities among guenons as deduced from vocalizations," in *A primate radiation: evolutionary biology of the African guenons* edited by A. Gautier-Hion, F. Bourlière, JP. Gautier, J. Kingdon (University Press, Cambridge). pp 194-226.
- Gautier J.P.** 1971. Etude morphologique et fonctionnelle des annexes extra-laryngées des Cercopithecinae: Liaison avec les cris d'espacement *Biol. Gabonica.* 7:229-67.
- Gautier J.P.** 1969, Emissions sonores d'espacement et de ralliement par deux Cercopithèques arboricoles. *Biologia Gabonica.* 5:117-145.
- Gautier-Hion A., Colyn M., Gautier J.-P.** 1999. Histoire naturelle des primates d'Afrique centrale. ECOFAC, Gabon. p162.
- Geissmann T.** 2002. Duet-splitting and the evolution of gibbon songs. *Biology Revue.* 77:57-76.
- Ghiglione R.** 1986. *L'homme communiquant.* Paris: Colin.
- Gueissman T.** 2000. Gibbon song and human music from an evolutionary perspective. In the origins of music. (Wallin, N.et al.,eds) pp 103-123 MIT press.
- Guyomarc'h J.C., Aupiais A., Guyomarc'h C.** 1998. Individual differences in the long-distance vocalizations used during pair bonding in European quail (*Coturnix coturnix*). *Ethology Ecology & Evolution.* 10:333-346
- Hauser M.D., & MC-Dermott J.** 2003. The evolution of the music faculty: A comparative perspective. *Nature Neuroscience,* 6:663-668.
- Hauser M.D., Wrangham R.W.** 1990. Recognition of predator and competitor calls in nonhuman primates and birds: A preliminary report. *Ethology.* Berlin, Hamburg. 86: 116-130.

- Holland J., Dabelsteen T., Paris A. L.** 2000. Coding in the song of the wren: importance of rhythmicity, syntax and element structure. *Animal behaviour*. 60:463–470.
- Jouventin P., Guillotin M., Cornet A.** 1979. Le chant du Manchot empereur et sa signification adaptative. *Behaviour*. 70:231-250.
- Kehoe M. Stoel-Gammon C. & Buder E. H.** 1995. Acoustic Correlates of Stress in Young Children's Speech *Journal of Speech and Hearing Research*. 38:338-350.
- Lemasson A., Gautier J.P. & Hausberger M.** 2005. “A brief note on the effects of the removal of individuals on social behaviour in a captive group of campbell’s monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*): a case study”. *App. Anim. Behav. Sc.* 91: 289-296.
- Lemasson A. & Hausberger M.,** 2004. Patterns of vocal sharing and social dynamics in a captive group of Campbell’s monkeys. *J. Comp. Psychol.* 118:347-359.
- Lemasson A., Richard JP. & Hausberger M.,** 2004. A new methodological approach to context analysis of call production. *Bioacoustics*. 14: 111-125.
- Lemasson A., Gautier J.P. & Hausberger M.** 2003. Vocal similarities and social bonds in Campbell’s monkey. *C.R. Biologies*. 326: 1185-1193.
- Leroy Y.** 1979. L’univers sonore animal. Gauthier-Villars.
- Manser M.B.** 2001. The acoustic structure of suricate’s alarm calls varies with predator type and the level of response urgency. *Proc R Soc London B*. 268: 2315-24.
- Masataka N.** 2008. The origins of language and the evolution of music: A comparative perspective, *Physics of Life*. In press.
- McDermott J. & Hauser M.** 2005. The origins of music: Innateness, uniqueness, and evolution. *The Origins of Music: Innateness, Uniqueness, and Evolution* 29:29-60.
- McDermott J. & Hauser M.** 2004. Are consonant intervals music to their ears? Spontaneous acoustic preferences in a nonhuman primate. *Cognition*. 94:11-21.

- McGraw W. S., Zuberbühler K., Noë R.** 2007. Monkey's of Tai Forest: An African primates community/edit by W.S. McGraw, K Zuberbühler, R, Noé. *Cambridge University Press*.
- Nagle L., Kreutzer M. & Vallet E.** 2002. Adult Female Canaries Respond to Male Song by Calling. *Ethology*. 108: 463-472.
- Naguib M., Todt D.** 1997. Effects of dyadic vocal interactions on other conspecific receivers in Nightingales *Animal Behaviour*. 54:1535–1543
- Nelson D. A.** 2000. Song overproduction, selective attrition and song dialects in the white-crowned sparrow. *Animal behaviour*, 60:887-898.
- Oyakawa C., Koda H., Suguira H.** 2007. Acoustic Features Contributing to the Individuality of Wild Agile Gibbon (*Hylobates agilis agilis*) Songs. *American Journal of Primatology*. 69:1–14.
- Payne R. S., McVay S.** 1971. Songs of Humpback Whales. *Science* 173:585 – 597.
- Pinker S.** 1997. Words and rules in the human brain. *Nature*. 387:547-548.
- Rasmus F., Nespor M. & Mehler J.** (1999). Correlates of linguistic rhythm in the speech signal. *Cognition*.73: 265-292.
- Richmann B.** 1987. Rhythm and melody in gelada vocal exchanges. *Primates*. 28:199-223.
- Scherer K.R.** 2000. "A cross-cultural investigation of emotion inferences from voice and speech: implications for speech technology", In *ICSLP-2000*. 2: 379-382.
- Scherer K.R., Kappas A.** 1988. Primate vocal expression of affective state. Pp171-194. In: *Primate Vocal Communication*, Todt,D., Goedeeking P.& Symmes D. Eds. Springer-verlag, Berlin.
- Searby A., Jouventin P., Aubin T.** 2004. Acoustic recognition in macaroni penguins: an original signature system. *Animal Behaviour*. 67:615-625.

- Smith M.J., Hunter D.** 2005. Temporal and Geographic Variation in the Advertisement Call of the Booroolong Frog (*Litoria booroolongensis*: Anura: Hylidae). *Ethology*. 111: 1103-1115.
- Snowdon C.T., Hausberger M.** 1997. (Eds). *Social influences on vocal development*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Suzuki R., Buck J. R., Tyack P. L.,** 2006, "Information entropy of humpback whale songs," *J. Acous. Soc. Am.* 119:1849–1866.
- Tincoff R., Hauser M., Tsao F., Spaepen G., Ramus F., Mehler J.** 2005. The role of speech rhythm in language discrimination: further tests with a non-human primate *Developmental Science* 8:26–35.
- Wright A. A., Rivera, J. J., Hulse, S. H., Shyan, M., & Neiworth, J. J.** 2000. Music perception and octave generalization in rhesus monkeys. *Journal of Experimental Psychology*. 129: 291–307.
- Wolters S. & Zuberbühler K.** 2003. Mixed-species associations of Diana and Campbell's monkeys: the costs and benefits of a forest phenomenon. *Behaviour* 140:371–385.
- Zellner B.** (1998). Caractérisation du débit de parole en français. Acte des XXIIèmes Journées d'Etude sur la Parole (JEP 98) Martigny, Suisse.
- Zuberbühler K.** 2002. A syntactic rule in forest monkey communication. *Animal behaviour* 63:293-299
- Zuberbühler K.** 2001. Predator-specific alarm calls in Campbell's guenons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 50:414-422.
- Zuberbühler K., Noë R., Seyfarth R.** 1997. M. Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators *Animal Behaviour*. 53:589–604.

QUELQUES EXPERIENCES PRELIMINAIRES

Des expériences préliminaires de repasse de cris ont été réalisées en vue : (1) de tester la capacité des animaux à discriminer certaines structures acoustiques que nous avons catégorisées en différents types de cris et (2) d'en évaluer leur valeur référentielle. L'analyse de ce niveau perceptuel est indispensable pour pouvoir parler de réelle fonction des séquences vocales. L'objectif était d'étendre l'analyse entamée par Klaus Zuberbühler (2002) avec trois types de cris aux autres cris du répertoire. Ces résultats bien qu'encore très préliminaires apportent néanmoins des informations importantes qui vont dans le sens des fonctions que nous supposions.

Pilot playback experiments of different male Campbell's monkeys' loud call sequences

- Aim and methods

Based on a previous study of Zuberbühler (2002) in the same field site, we settled a comparative series of experiments using the exact same protocol but playing back different loud call sequences. We wanted to assess whether or not monkeys will react differently according to the signal perceived. Zuberbühler (2002) played back to Diana monkey groups, living in the Taï national park and frequently associating with Campbell's monkeys, several vocal sequences of male Campbell's monkeys differing in their call type composition (Table1). He previously recorded in natural conditions two sequences of three consecutive calls (i.e. '3 Krak' and '3 Hok' series respectively emitted by male Campbell's monkey against leopard and eagle) and one sequence of the speci-specific 2 boom calls' introduction. Zuberbühler (2002) then played back the '3 Krak' and the '3 Hok' series artificially preceded by either the '2 boom' series or by a silence of equivalent duration, respecting the stereotypic inter-call durations. Here, we similarly recorded two natural sequences composed of the '2 boom' series naturally followed by a '3 Krakoo' series or a '1 Hokoo + 2 Krakoo' series. We then played back to Diana monkey groups of the same field site either the natural sequence or the same sequence where the '2 boom' introduction has been replaced by a gap of silence (Table 1).

Each stimulus category has been played back once to ten different Diana monkey’s groups. Playbacks were performed using the same equipment and the same conditions in both studies. The variable measured in all cases was the number of speci-specific “eagle” and “leopard” calls produced in response by the tested male Diana monkey.

As a control, Zuberbühler (2002) played back Diana monkey alarm call sequences preceded (artificially) or not by a 2 Booms heterospecific introduction.

As a control, here, we recorded in natural conditions the response of Diana monkeys to natural Campbell’s monkeys F-like sequences (N = 40).

Table 1: Different sequences used in play back experiments

	Stimulus	Call type composition				
	Sequence A	Boom	Boom	Hok	Hok	Hok
	Sequence B	Boom	Boom	Krak	Krak	Krak
	Sequence C			Hok	Hok	Hok
	Sequence D			Krak	Krak	Krak
	Sequence E	Boom	Boom	Diana eagle alarm call		
	Sequence F	Boom	Boom	Diane leopard alarm call		
	Sequence G			Diana eagle alarm call		
	Sequence H			Diane leopard alarm call		
This study	Sequence I	Boom	Boom	Krakoo	Krakoo	Krakoo
	Sequence J	Boom	Boom	Hokoo	Krakoo	Krakoo
	Sequence K			Krakoo	Krakoo	Krakoo
	Sequence L			Hokoo	Krakoo	Krakoo

- Results and discussion

Zuberbühler (2002) showed that only non-boom Campbell’s monkey alarm sequences elicited responses from Diana monkeys. Moreover they responded by the matching predator-type alarm call, producing an eagle alarm when hearing a series of Hok and a leopard alarm when hearing a series of Krak. This confirmed the referential value of Krak and Hok but also showed that booms cancelled the predator message. Conversely, adding booms to Diana monkey alarm calls had no such cancelling effect, so Diana monkeys make clearly the difference between conspecific and heterospecific signals. In our pilot experiment, none of the played back sequences triggered any “eagle” or “leopard” responses from Diana monkeys.

This confirmed that (1) monkeys perceived the difference between Krak and Krak-oo or Hok and Hok-oo (only differing by the affixation of a “oo” sound) and (2) that Krak-oo and Hok-oo alone do not carry a predator message.

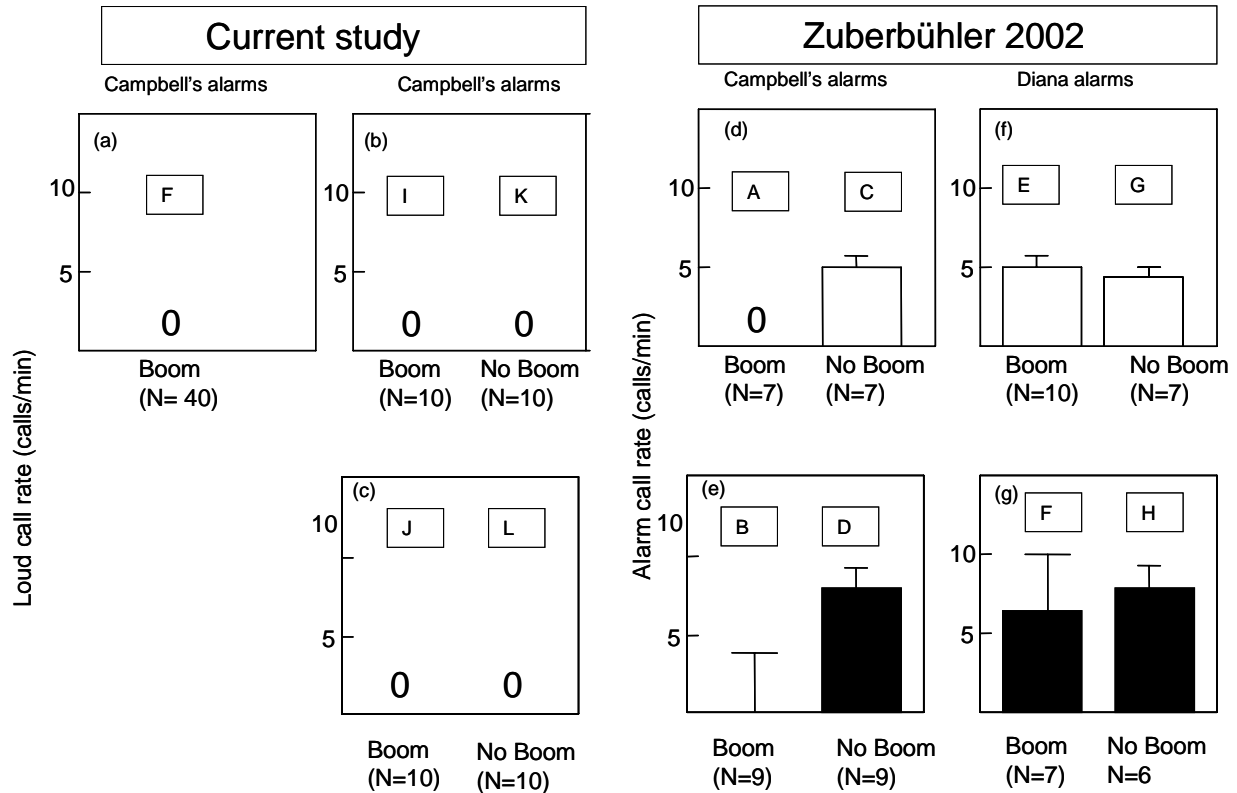


Figure 5: Alarm call responses of male Diana monkeys from different groups to different playback conditions: As control: (a) natural condition boom serie of Campbell's loud call against neighbour. As tests: Campbell's (b,c,d, e) boom serie of loud call with or without boom, or Diana monkey (f, g) alarm calls with or without preceding booms. (d,f) Eagle alarm calls; (e,g) leopard alarm calls. Bars indicate the median call rates and the third quartile during the first minute after the beginning playback. □ Eagle alarm call given in response; ■ leopard alarm call given in response.

CHAPITRE 6

DISCUSSION ET CONCLUSION

DISCUSSION ET CONCLUSION

Depuis une dizaine d'années, les travaux sur la communication vocale des cercopithèques forestiers ont renforcé l'intérêt d'une approche comparative primates humain / non-humain pour élucider l'une des énigmes majeures concernant l'évolution de l'Homme, l'origine de son langage. Des avancées importantes ont été réalisées sur le plan de l'articulation (Riede & Zuberbühler, 2003a, b), de la plasticité vocale (Lemasson *et al.*, 2003, 2005b), des capacités de communication référentielle (p.ex. Lemasson *et al.*, 2004 ; Zuberbühler *et al.*, 1997, 2000a, 2000b, 2002; Arnold & Zuberbühler, 2006) et de combinaison sémantique de cris (p.ex. Arnold & Zuberbühler 2006, 2008 ; Arnold *et al.*, 2008 ; Shell *et al.*, 2009) ainsi que sur l'interaction entre vie sociale et communication en général (Lemasson & Hausberger, 2004). Pour de telles espèces où l'habitat contraint toute forme de communication visuelle et où la vie sociale présente différents degrés de complexité (groupe social, association multispécifique), le mode vocal est le mode de communication privilégié pour échanger diverses informations sur l'environnement social et non social. Ces travaux de thèse s'inscrivent dans cette ligne de recherches en proposant la première étude de terrain basée sur un suivi continu à long terme des réseaux sociaux mais également de l'utilisation, de la production et de la perception de l'ensemble des vocalisations des répertoires individuels de plusieurs mâles et femelles adultes sauvages. Ainsi, nos résultats ont montré que face à un danger comme la prédation, qui est le danger le plus menaçant en termes de survie, différentes stratégies ont été développées par la mone de Campbell. Ces stratégies anti-prédatrices, aussi bien vocales que non vocales, adaptées au type d'habitat forestier, reposent sur un partage des rôles entre les sexes. A l'instar du cercopithèque Diane (Zuberbühler *et al.*, 1997, 2000a), les femelles mone de Campbell produisent des cris susceptibles d'identifier le type de prédateur. Mais les femelles mone vont même au-delà

apportant potentiellement des informations sur l'imminence du danger par exemple. Quand aux mâles, nos résultats ont confirmé l'existence de types de cris référentiels variant selon le type de prédateur (Zuberbühler, 2001), mais ils montrent également une complexité insoupçonnée sur l'ampleur de leurs capacités communicatives (combinaison d'unités sonores en cris et combinaison de cris en séquences) et de la gamme de messages potentiellement encodés vocalement (nature et imminence du danger, type de prédateur, activité de l'émetteur). Il s'agit ici, à notre connaissance, de la première mise en évidence d'un tel niveau d'organisation vocale suggérant l'existence chez l'animal d'une forme primitive de syntaxe.

Stratégies anti-prédatrices et partage des rôles entre les sexes

Les cercopithécidés forestiers sont confrontés à divers prédateurs. Dans le Parc National de Taï, les singes sont des proies de prédilection pour les chimpanzés (le colobe rouge constitue par exemple 81% de leurs proies - Boesch & Boesch, 1989). Les singes constituent également 29% des proies du léopard (Dind, 1995 ; Jenny & Zuberbühler, 2002) et près de 60% de proies de l'aigle (Shultz & Noë, 2002). Nos propres observations permettent d'estimer la fréquence des rencontres avec un léopard et un aigle à respectivement 0.25 et 0.5 rencontre par mois. Malgré la rareté relative de ce genre d'événement, par rapport à d'autres dangers comme la chute d'un arbre ou d'une branche, la gravité des conséquences, c'est-à-dire la mort, a probablement fait en sorte que la prédation a servi de pression de sélection importante pour conduire à l'émergence de toute une série d'adaptations vocales et non-vocales (Macedonia & Yount, 1991 ; Zuberbühler *et al.*, 1997, 2001 ; Eckhardt & Zuberbühler 2004 ; Rainey *et al.*, 2004; Fichtel & van Schaik, 2006).

* Importance du type de prédateur

Les stratégies développées par les singes dépendent du type du prédateur. En effet, selon le mode de chasse du prédateur, le danger varie pour la proie et donc la réponse à adopter pour être en sécurité varie également. Les chimpanzés chassent en groupe (Boesch, 1994). Après avoir localisé un groupe de singes notamment via les vocalisations que ces derniers émettent, certains chimpanzés poursuivent et encerclent un individu dans la canopée alors que d'autres surveillent au sol (Boesch & Boesch, 2000). Face à cela, la présence des chimpanzés entraîne en général un comportement cryptique des singes (Zuberbühler, 2000b). Nos observations nous ont permis de confirmer l'utilisation de cette stratégie chez les mones de Campbell. Sur 18 rencontres directes ou indirectes (lorsque ces derniers signalaient leur présence vocalement) avec des chimpanzés, nos mones de Campbell sont restées silencieusement cachées dans le feuillage. Contrairement aux chimpanzés, le léopard et l'aigle chassent par effet de surprise. Ainsi, tandis que l'aigle effectue des plonges à travers la canopée pour surprendre la proie (Shultz, 2001), le léopard chasse à l'affût au sol (Jenny & Zuberbühler, 2005). Nous avons observé une réponse des mones adaptée à cette technique de chasse. D'une part, les mones alertent vocalement de la présence de ces prédateurs par un cri particulier. Le fait de vocaliser ne les met cette fois pas plus en danger car lorsque le léopard ou l'aigle a été repéré, il ne poursuit pas son attaque et s'éloigne (Zuberbühler *et al.*, 1997 ; Dind, 1995). D'autre part, lorsqu'un cri de prédateur est entendu par les mones mais que ce prédateur n'est pas précisément localisé, les mones adaptent leur mouvement de fuite de manière à minimiser le risque d'être attrapé. Ils semblent prédire d'où peut arriver le prédateur et montent à une strate supérieure pour le léopard alors qu'ils descendent à une strate inférieure pour l'aigle.

La taille du prédateur joue probablement aussi un rôle sur le type de réponse adoptée (Evans *et al.*, 1993 ; Palleroni *et al.*, 2005). Seul l'aigle, de poids équivalent au mâle

cercopithèque, est systématiquement contre-attaqué alors que le léopard, neuf fois plus lourd, est menacé à distance. Ces observations chez les mones supportent d'autres constats effectués sur les cercopithèques Diane et pogonias (Gautier-Hion & Tutin, 1988 ; Zuberbühler *et al.*, 1997). Ainsi le singe ne contre-attaque que lorsque les risques sont limités.

Les mones semblent connaître les habitudes de leurs prédateurs et sont capables de différencier le degré de menace associé à des espèces d'aspect similaire. Par exemple, des céphalophes de la taille du léopard adoptant des postures de camouflage dans la végétation similaires n'entraînent pas de réponse particulière. De plus, la vipère du Gabon, qui est un prédateur des cercopithèques (Forester, 2008) même si la capture de singe par ce serpent n'a pas été observée à Taï, entraîne des réactions de vigilance et l'émission de cris d'alarme des mones, contrairement à d'autres serpents comme les mambas (testé expérimentalement ici) ou les pythons (observations personnelles) de taille équivalente. Les animaux semblent avoir la mesure du risque encouru. Ainsi, si le nombre d'alertes vocales données en présence d'une vipère est nettement moindre que celui des alertes données en présence d'un aigle ou d'un léopard, potentiellement plus dangereux, le mamba est quasiment ignoré. De plus, si les singes se rapprochent du serpent, ils ont un profil de réponse plus cryptique pour les autres prédateurs comme l'aigle. Il est intéressant de remarquer que, parmi les espèces évoluant à Taï, le mangabé enfumé est l'espèce de singe qui émet le plus de cris contre les vipères, probablement du fait qu'ils soient plus terrestres que tous les autres singes non-anthropoïdes (Range & Fischer, 2004). L'expérience doit donc jouer un rôle dans l'acquisition des réponses anti-prédatrices comme cela a été montré chez le vervet où le jeune doit apprendre la bonne réponse à adopter face à un prédateur donné (Seyfarth & Cheney, 1997). Cela a été aussi montré chez le cercopithèque Diane car seules les populations rencontrant régulièrement des chimpanzés adoptent le profil de réponse adapté lorsque l'on repasse un cri de chimpanzé (Zuberbühler, 2000b).

Ainsi, le type de prédateur est un facteur crucial dans le choix de la réponse à adopter. Il n'est donc pas surprenant de constater que les mones de Campbell, comme les cercopithèques Diane sympatriques (Uster & Zuberbühler, 2001 ; Buzzard, 2004), ont développé un système de communication d'alarme potentiellement référentiel. C'est un moyen de prévention permettant aux membres du groupe d'adopter la bonne réponse, de fuite ou de protection, même s'ils n'ont pas repéré le danger. Aussi bien les mâles que les femelles ont dans leur répertoire des cris qui diffèrent selon le type de prédateur. Le mâle émet des cris « Hok » et « Wakoo » pour l'aigle et « Krak » pour le léopard mais ne crie pas pour le serpent. Les femelles émettent respectivement des cris RRA3 pour l'aigle et RRA4 pour un prédateur terrestre. En entendant un cri indiquant la présence d'un léopard ou d'un aigle, les mones peuvent alors changer de strates, ce qui peut suffire à les mettre hors d'atteinte et à les protéger. Cette propriété n'est pas le propre des cercopithèques mais elle a aussi été observée chez d'autres singes forestiers comme les colobes (*Colobus polykomos* - Shel *et al.*, 2009). D'autres singes (p.ex. *Cercopithecus nictitans* - Arnold & Zuberbühler, 2008 ; *Eulemur fulvus rufus* / *Propithecus vereauxi vereauxi* - Fichtel & Kappeler, 2002) et animaux non-primates (*Gallus domesticus* - Gyger *et al.*, 1987; *Poecile atricapilla* - Templeton *et al.*, 2005) peuvent également véhiculer dans la structure acoustique de leurs cris des informations sur le type de prédateur.

* Stratégie socialement coordonnée

La stratégie de défense semble coordonnée socialement. Le mâle est l'acteur principal dans le sens où c'est lui qui prend le plus de risques ne se cachant jamais lorsqu'un aigle ou un léopard est repéré. Il contre-attaque seul l'aigle et accompagne sa contre-attaque d'une série de « Hok » émis avec un rythme très serré qui pourrait avoir deux fonctions : d'une part, intimider l'aigle et le repousser (hypothèse émise par Zuberbühler *et al.*, 1997) et d'autre part,

indiquer aux femelles son activité et leur permettre de localiser précisément le danger. Le mâle est quasiment deux fois plus gros que la femelle chez les mones adultes et les risques physiques encourus sont donc moindres, ce qui peut expliquer ce partage des rôles au sein du groupe. Mais lorsque le danger est plus grand, par exemple lorsqu'un léopard est repéré visuellement, les femelles se joignent au mâle pour menacer le prédateur. Ensemble, ils sont probablement plus intimidants, ce qui pourrait être une stratégie développée pour dissuader et repousser le prédateur en créant chez le prédateur un effet de confusion (Edmunds, 1974).

L'altruisme social est aussi observé dans l'utilisation des cris d'alarme qui ne peuvent avoir d'autre fonction que de protéger les autres membres du groupe. Mais un tel partage des rôles entre sexes n'a pas été observé chez le vervet qui possède aussi des cris liés à l'aigle, au léopard et au serpent (Strühsaker, 1969 ; Seyfarth *et al.*, 1980). La structure sociale multi-mâles multi-femelles du vervet et la structure du harem de la mone sont peut-être une des causes de ces différences.

* Importance de l'habitat et de l'imminence du danger

Étant donné la composition de l'habitat, la forêt avec son feuillage dense est à la fois source de protection mais risque supplémentaire de danger. Cet habitat représente certes une source de protection car les singes peuvent s'y cacher mais aussi augmente les risques de ne pas voir arriver le prédateur. Le prédateur et la proie peuvent être proches sans s'être repérés mutuellement. Cette vulnérabilité est d'autant plus importante que le prédateur chasse par surprise comme l'aigle ou le léopard. Ainsi, contrairement à des milieux ouverts, on distingue en forêt différents degrés d'imminence de danger.

Le degré d'imminence du danger semble important dans le comportement vocal et non vocal de nos mones. D'une part, ils ne se comportent pas de la même manière lorsqu'ils repèrent acoustiquement ou visuellement un prédateur. Une hypothèse possible est qu'un

prédateur repéré visuellement signale un danger imminent, car cela n'arrive généralement qu'au moment final de l'attaque, alors qu'un prédateur repéré par son cri indique un danger non-imminent. D'autres études ont confirmé ce degré différentiel de menace associé à la modalité de détection du prédateur (Schel *et al.*, 2009). De plus, les cris de léopard et d'aigle que nous avons diffusés par haut-parleur ne sont généralement pas émis au moment d'une attaque. Ainsi, les singes sont nettement plus agités lorsqu'ils voient le prédateur et ne cherchent plus à se protéger mais plutôt à le repousser. D'autre part, les mones ont des manifestations vocales spécifiquement réservées à ces dangers imminents et qui pourraient également servir de base à un message référentiel permettant aux congénères de percevoir l'imminence de la réponse à adopter. Etant donné la densité du feuillage, il est tout à fait probable qu'un membre du groupe ne perçoive rien de la nature ni de l'imminence du danger en cours ce qui rend ce type de message adaptatif en forêt. Les femelles produisent alors leurs versions des cris Hok et Wakoo lorsqu'un aigle est repéré visuellement et surtout en tout début de rencontre. Le mâle, qui produit des séries de cris forts, augmente le pourcentage de cris Hok ou Krak lorsqu'il repère l'aigle ou le léopard visuellement mais il modifie également le rythme de son émission en produisant des cris plus rapprochés en cas de danger imminent.

Autres dangers et statut social du mâle

Les cercopithèques forestiers arboricoles n'ont pas comme unique danger les prédateurs, ils sont aussi exposés à d'autres types de menace qui peuvent être d'origine abiotique (p.ex. chute de branche ou d'arbre) ou biotique (p.ex. conflits avec une espèce associée ou avec un groupe conspécifique d'un territoire voisin).

Les femelles émettent des cris RRA1 et les mâles des cris Krakoo dans des contextes très divers (lorsque la femelle descend au sol ou lorsqu'ils sont surpris par un bruit ou un

mouvement soudain) nous laissant penser que ces cris fonctionnent comme des alertes générales. Il est possible que ces cris soient une simple manifestation émotionnelle témoignant du stress ou de la surprise manifestée soudainement par l'émetteur. Ces cris émis seuls, même chez le mâle, n'entraînent jamais de phono-réponse de la part du reste du groupe, contrairement aux cris liés aux prédateurs. Ceci nous indique que les animaux perçoivent ce niveau de variabilité et le danger auquel il fait référence.

Par ailleurs, le rôle des mâles dans la gestion de ces dangers hors-prédation semble crucial. Ainsi, le mâle mone a développé plusieurs séquences stéréotypées de cris forts qu'il émet dans différents contextes bien distincts. Outre trois séquences liées à un contexte de prédation, le mâle émet une séquence impliquée dans la gestion des déplacements du groupe (séquence S6 émise avant ou après un déplacement), une séquence lors d'une chute d'arbre ou de branche (séquence S5) et une séquence lors d'une rencontre avec un groupe conspécifique à la frontière de son territoire (séquence S4). Le rôle du mâle dans la prise de décision des déplacements a été récemment montré chez le singe hocheur (Arnold & Zuberbühler, 2006). Les femelles s'éloignent de leur zone de repos lorsque leur mâle et uniquement leur mâle produit un signal particulier (Arnold & Zuberbühler, 2008). Ces rôles sociaux du mâle avaient été supposés par d'autres auteurs tels que Gautier (1975) mais c'est la première fois que nous mettons en évidence une structure acoustique bien spécifique associée à chacun de ces contextes.

Déterminisme génétique du répertoire vocal à nuancer

Lorsque l'on compare le répertoire vocal de la mone de Campbell sauvage et captive (Lemasson, 2003; Lemasson *et al.*, 2004 ; Lemasson & Hausberger, en préparation), on trouve de surprenantes différences. Chez les femelles, si la taille du répertoire des cris de

contact semble identique dans les deux conditions de vie (une analyse en cours devrait révéler l'existence des mêmes sous-types de cris de contact dans les deux populations), il n'en n'est pas de même pour les cris d'alarme qui sont trois fois plus nombreux dans les populations sauvages. Si les femelles captives ne produisent pas les cris spécifiques aux prédateurs, elles produisent un cri RRA2 lié à la présence de l'homme dans le voisinage que nous n'avons pas enregistré dans les populations sauvages. Chez les mâles également, le répertoire des cris forts d'un mâle étudié en captivité apparaît deux fois plus petit que celui des mâles sauvages (Lemasson, 2003). Cela démontre l'influence du contexte dans lequel se développe l'animal sur la variabilité des cris qu'il va produire. Ainsi, il est clair que ces singes ne sont pas programmés génétiquement pour produire l'ensemble des cris de l'espèce. Deux hypothèses sont possibles pour expliquer l'absence de cris liés aux prédateurs en captivité. Soit tous ces cris existent dans les deux populations mais les contextes déclenchant leur émission n'étant pas recréés en captivité, ces cris ne sont jamais émis. Soit, ces cris sont appris socialement et l'absence d'émission en captivité a fait disparaître ces cris au fil des générations dans les populations captives. Une seule expérience pilote non publiée a été réalisée sur la population de mone captive simulant une attaque de rapace mais le mâle du groupe n'a pas vocalisé ce qui soutiendrait la deuxième hypothèse. Un autre argument en faveur de la deuxième hypothèse est la présence en captivité du cri RRA2 associé à un contexte humain. Cela nous fait penser à un phénomène d'innovation vocale transmis par apprentissage social, même s'il est nécessaire de répliquer nos observations sur plus de groupes sauvages et captifs pour pouvoir conclure. A ce jour, il n'existe que très peu de démonstrations de telles innovations vocales chez le singe. Par exemple, des chimpanzés ont développé en captivité un nouveau cri jamais enregistré auparavant dans le répertoire de l'espèce, l'« extended grunt », qu'ils utilisent pour attirer l'attention d'humains (Hopkins *et al.*, 2007). Plus récemment, une étude a montré qu'un orang-outan avait appris à imiter le sifflement d'un humain, son inexistant dans

le répertoire de l'espèce (Wich, en préparation). Ce phénomène d'innovation de structures acoustiques est courant chez les oiseaux (Hausberger, 1997 ; Podos, 1997) et les baleines (Payne *et al.*, 1983; Wursig & Clark, 1993; Cerchio *et al.*, 2001) qui développent de nouveaux signaux à chaque saison de reproduction par exemple.

Par ailleurs, nos résultats posent aussi une nouvelle question concernant le schéma développemental classiquement décrit chez les cercopithèques. Gautier & Gautier-Hion (1977) décrivent les cris forts comme propres aux mâles et émergeant à la maturité sexuelle. Le développement de certaines structures (annexes extra-laryngées) de l'organe vocal des mâles au cours de leur croissance serait indispensable à cette production (Gautier, 1971). Pourtant plusieurs femelles sauvages ont été ici enregistrées produisant des cris Hok et Wakoo dans un contexte de danger de prédation imminent. Cela remet donc en question l'approche développementale. Ainsi soit ces cris sont présents chez les mâles et les femelles mais sont beaucoup plus fréquemment produits par les mâles, soit ces cris sont génétiquement déterminés chez les mâles et les femelles sont capables d'imiter ces cris en cas d'extrême urgence. Seule une étude ontogénétique des populations sauvages nous permettra de répondre à cette question.

Formes primitives de certaines caractéristiques du langage

Nos résultats contribuent au débat actuel sur l'origine du langage et plus particulièrement sur la possibilité de trouver des précurseurs de certaines caractéristiques du langage chez l'animal. Nos résultats soulignent l'intérêt des études sur le comportement vocal des primates non-humains et plus particulièrement ceux des forêts car ils sont très vocaux. Nous soulignons ici l'intérêt d'axer le débat sur d'autres propriétés que la simple flexibilité vocale et les capacités articulatoires des singes.

Une des caractéristiques majeures du langage est la possibilité de transmettre des messages sur des événements extérieurs. Le langage est par essence sémantique. Nous savions déjà que cette faculté n'était pas le propre de l'homme. Des preuves de communication référentielle ont été apportées dans le système d'alarme d'autres cercopithécidés (p.ex. *Chlorocebus aethiops* - Seyfarth *et al.*, 1980, *Cercopithecus diana diana* – Zuberbühler *et al.*, 1997 et Zuberbühler, 2000a, b) mais également d'autres singes (*Lemur catta* - Pereira & Macedonia, 1991 ; *Macaca radiata* - Coss *et al.*, 2007; *Saimiri sciureus* - McCowan *et al.*, 2001) ou d'autres animaux tels les marmottes (Blumstein & Armitage, 1997 ; Shriner, 1998), les suricates (Manser, 2001 ; Manser *et al.*, 2002), et les oiseaux (p.ex. *Poecile carolinensis* - Freeberg & Lucas, 2002 ; *Gallus gallus* - Evans *et al.*, 1993). Mais nos résultats montrent ici une gamme de messages potentiellement véhiculés par les cris de la mone de Campbell particulièrement importante (p.ex. nature du danger : prédation ou non - chute de branche - type de prédateur : léopard / aigle - imminence ou non du danger - activité de l'émetteur : contre-attaque / déplacement). Afin de pouvoir parler de communication référentielle, nous devons valider trois critères. Le premier critère a été validé par ces travaux de thèse. Il consiste à prouver l'association d'une structure acoustique stéréotypée à un contexte d'émission bien précis. Le deuxième critère requiert l'existence chez l'animal d'une réponse comportementale adaptée au contexte précis concerné. Cette réponse prouve alors l'intérêt de véhiculer ce message particulier. Nous avons par exemple montré qu'en cas d'attaque de léopard et d'aigle les animaux se comportent différemment afin de diminuer leur vulnérabilité. Informer de l'intention du mâle à contre-attaquer le prédateur peut également entraîner, en cas de danger important, un mouvement de coalition des femelles. Le troisième critère consiste à prouver que l'information encodée vocalement est bien comprise par les congénères et qu'elle déclenche la même réponse adaptative que celle engendrée par le

contexte réel. Concernant les cris d'alarme du mâle mone de Campbell Hok et Krak, Zuberbühler (2001) a montré par une expérience de repasse que le cercopithèque Diane (espèce associée à la mone) percevait ce niveau d'information et répondait à ces deux cris par leurs propres cris « léopard » et « aigle ». Concernant les autres messages que nous supposons pouvoir être encodés vocalement, des expériences sont désormais nécessaires même si nos expériences préliminaires ont déjà montré que les cris Krakoo et Hokoo n'étaient effectivement pas considérés comme des alertes de prédateurs.

En ce qui concerne le traditionnel débat sur l'opposition communication émotionnelle et référentielle (Morton, 1977 ; Scherer & Kappas, 1988 ; Jürgens, 1995 vs Struhsaker, 1967 ; Seyfarth *et al.*, 1980 ; Zuberbühler *et al.*, 1997), nous pensons que nos résultats soutiennent le modèle dual développé par Marler *et al.* (1992). Il est possible que la charge émotionnelle joue sur certains des paramètres que nous avons analysés comme la durée inter-cris dans les séquences de mâle associées à l'urgence du danger. Pour autant nous avons également des cris très distincts sur le plan structural qui nécessitent une articulation bien précise et qui est produite de manière stéréotypée pendant plusieurs minutes dans un contexte donné. Ainsi il est très peu probable que les cris Hok et Krak ou RRA3 et 4 ou encore RRA1 et 2 par exemple soient des variantes émotionnelles. Un système strictement émotionnel aurait de plus entraîné une distribution des durées inter-cris plus graduée que ce que nous avons observé.

Une autre caractéristique du langage est la possibilité de combiner de manière sémantique des mots selon une syntaxe particulière. C'est probablement la caractéristique du langage qui divise le plus les chercheurs sur l'existence d'une continuité Homme-animal des capacités communicatives (King, 1996 ; Hauser *et al.*, 2002 ; Yip, 2006). Contrairement à Chomski (1981), Nowak (2000), Pinker & Jackendoff (2005) et Bickerton (2007), nous pensons, comme d'autres l'ont montré (singe hocheur - Arnold & Zuberbühler, 2006 ; gibbon - Clarke *et al.*, 2006), qu'il existe des capacités à une forme primitive de syntaxe chez les

cercopithèques. Nous l'avons observé à deux niveaux, au niveau du cri et au niveau de la séquence de cris.

Nous avons par exemple montré que les mâles utilisaient l'affixation d'un suffixe « oo » pour augmenter la taille de son répertoire. Ainsi les cris Hok ou Krak et les cris Hok-oo et Krak-oo ne sont pas émis dans les mêmes contextes et sont bien discriminés par les singes. L'ajout de ce suffixe pourrait doubler le nombre de messages encodés vocalement. Nous avons ensuite montré que les différents cris du mâle sont combinés en séquences et que ces séquences varient dans leur contexte d'émission et leur organisation temporelle (composition en cris unitaire, ordre et rythme de succession de ces entités vocales). Par exemple, une série de Krak-oo indiquerait la présence d'un prédateur et l'ajout de Wak-oo, Hok ou Krak ainsi que la durée inter-Krak-oo préciseraient le type de prédateur et l'imminence du danger. Une série de booms serait un signal fonctionnant pour déclencher ou mettre fin à un déplacement. La combinaison de ces deux séries, booms suivi de Krak-oo, indiquerait alors la chute d'une branche. Enfin, l'ajout de Hok-oo dans cette dernière séquence témoignerait d'une fonction territoriale. Nous apportons alors la démonstration qu'il existe (1) des règles strictes de combinaisons, cela ne se fait pas dans n'importe quel ordre ; (2) une prédisposition à une syntaxe lexicale (l'ajout d'un cri B à un cri A en change le sens - Arnold & Zuberbühler, 2006) ; (3) une prédisposition à une syntaxe phonologique (un cri A a un sens, un cri B en a un autre et la combinaison des deux crée un troisième sens). Un tel niveau de complexité syntaxique n'a, à notre connaissance, jamais été démontré chez l'animal.

Il est désormais important de tester plus avant via l'expérimentation la perception de ce niveau de variabilité par les congénères et la réelle compréhension des différents messages. A ce stade, seule une étude pilote réalisée dans le cadre de cette thèse a montré que les Krak-oo et les Hok-oo ne déclenchaient pas de réponse de type anti-prédation contrairement aux

cris Krak et Hok. Zuberbühler (2002) a aussi montré que l'ajout de booms aux cris Hok et Krak annulait le message d'annonce de la présence d'un prédateur.

Contrairement aux cris de contact des femelles très variables et plastiques (Lemasson *et al.* 2003 ; Lemasson & Hausberger, 2004), les cris d'alarme, aussi bien chez les mâles que chez les femelles, sont apparus comme très stéréotypés. Snowdon *et al.* (1997) indiquent que plus le cri a une valeur sociale affiliative importante, plus il a de chance d'être variable. De plus ici, le risque de confusion liée à la déformation du signal pendant sa propagation dans l'habitat pourrait avoir des conséquences plus graves pour les cris d'alarme que pour les cris de contact. En effet, confondre un message indiquant la présence d'un aigle ou d'un léopard peut pousser l'individu à adopter une réponse le rendant encore plus vulnérable. Devant les capacités articulatoires limitées des singes et devant les risques de confusion liée à la propagation, il est peut-être apparu plus bénéfique de développer un système proto-syntaxique (affixation et combinaison) pour augmenter la taille de son répertoire. Par contre, ce système nécessite un niveau cognitif important que l'on trouve dans le monde animal chez les primates.

Au vu de nos résultats, nous sommes amenés à nous interroger sur pourquoi la mone de Campbell aurait une gamme de messages plus importante que les autres espèces ? Il n'y a aucune raison pour cela bien entendu. Nous pensons que le choix de l'espèce et les méthodes utilisées ont beaucoup contribué dans les résultats obtenus. En effet, les singes forestiers sont plus vocaux que les singes des milieux ouverts et ont donc une communication essentiellement vocale (Marler, 1965). Ils n'ont donc pas d'autres moyens pour communiquer sur leur environnement ou leurs activités. De plus, ces animaux forestiers sont rarement étudiés au niveau individuel en raison de la difficulté de les observer dans leur habitat naturel. Pourtant certains contextes d'émissions vocales sont rares et seules des observations à long terme peuvent permettre de les déceler. Nos observations ont été coûteuses en temps et en

analyses mais elles étaient une première étape indispensable pour pouvoir cibler les expériences appropriées à réaliser dans un deuxième temps.

Perspectives à court et moyen termes

Parmi les données récoltées, certaines n'ont pas encore été analysées (autres cris du répertoire, observations des interactions sociales et des proximités spatiales etc..). Dans les prochains mois, ces manques seront comblés et nous aurons les moyens de répondre aux questions suivantes :

- * Quelle est l'organisation sociale des populations sauvages ?
- * Quelle est la différence entre le répertoire vocal considéré dans sa totalité des populations sauvage et captive ?
- * Quelles sont les règles d'échange vocal entre femelles ou entre espèces, peut-on trouver des preuves d'une forme primitive de conversation humaine ?
- * Existe-t-il du partage vocal de cris de contact, des signatures individuelles ou des signatures de groupe dans les populations sauvages ?
- * Quelles conséquences ont un remplacement du mâle adulte sur les relations sociales et sur les répertoires vocaux ?

A moyen terme, il conviendra de réaliser plusieurs expériences sur le terrain afin de valider la compréhension par les animaux des différents messages supposés et la perception des différents niveaux de variabilités que nous avons décrits ici. Ces expériences pourront consister à observer les réponses vocales et non vocales des congénères suite à :

* des repasses via un haut-parleur :

- cris d'alarme de femelles

- cris forts de mâles en retirant artificiellement le suffixe « oo » d'un cri Hok-oo et Krak-oo ou en ajoutant artificiellement un suffixe « oo » à un cri Hok et Krak

- séquences de mâle avec une syntaxe naturelle ou artificiellement modifiée (ordre ou rythme de succession des entités vocales)

* des simulations de dangers présentant des degrés d'imminences variables, afin de tester si c'est bien l'urgence de la réponse attendue ou la modalité de détection qui prime. On pourra par exemple placer le haut-parleur ou le modèle empaillé à des distances variables du groupe.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adou Y. C. Y., Blonn E. C., Dengueadhé K. T. S., van Rompaey R. S. A. R., N'guessan E. K., Wittebolle G. & Bongers F.** (2005). Diversité Floristique et Végétation dans le Parc National de Taï. Tropenbos International et Ecosyn, Tropenbos Côte d'Ivoire Série 5, Abidjan. 92 p.
- Aké-Assi L. & Pfeffer P.** (1975). Etude d'aménagement touristique du Parc National de Taï, tome 2 : Inventaire de la faune et de la flore. *BDPA*, - France, Paris, 58p.
- Allport G., Boesch C., Couturier G., Esser J., Merz G. & Piart J.** (1994). La faune du Parc national de Taï, Côte d'Ivoire. In : *Reizebos E. P. & Guillaumet J. L.* (éd) : Le Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire. I) Synthèse des connaissances. pp 72-93.
- Allport G. A.** (1991). The status and conservation of threatened birds in the Upper Guinea forest. *Bird Conserv. Int.* 1: 53-74.
- Altmann J.** (1974). Observational study of behaviour : sampling methods. *Behaviour.* 49: 227-67.
- Altmann J.** (1962). Social behaviour of anthropoid primates: analysis of recent concepts. In *Roots of behaviour: genetics, instinct and socialization* (Bliss EL ed), pp.277-85. New York, Harper.
- Arbib M.A.** (2005). From monkey-like action recognition to human language: An evolutionary framework for neurolinguistics. *Behavioral and Brain Sciences*, 28: 105–167.
- Arnold K., Pohlner Y. & Zuberbühler K.** (2008). A forest monkey's alarm calls series to predator models. *Behavioral Ecology and Sociobiology.* 62: 549-559.
- Arnold K. & Zuberbühler K.** (2008). Meaningful call combinations in a non-human primate. *Current Biology.* 18: 202-203.

- Arnold K. & Zuberbühler K.** (2006a). The alarm-calling system of adult male putty-nosed monkeys (*Cercopithecus nictitans martini*). *Animal Behaviour*. 72: 643-653.
- Arnold K. & Zuberbühler K.** (2006b). Language evolution: semantic combinations in primate calls. *Nature*, 441-303.
- Ban D. S.** (2008). Mise en évidence de la mémoire spatiale chez des femelles chimpanzés en milieu Naturel, Parc National de Taï, Côte d'Ivoire, DEA Ecologie Tropicale, Université Cocody Abidjan, 47p.
- Barbu S.** (2003). Stability and flexibility in preschoolers' social networks: A dynamic analysis of socially directed behavior allocation. *Journal of Comparative Psychology*, 117: 429-439.
- Bene K. J-C., Kone I. & Zuberbühler K.** (2007). Répertoire et contextes sociaux des cris unitaires du colobe vert (*procolobus verus*) dans le Parc National de Taï (PNT), Côte d'Ivoire. *Sciences & Nature*. 4: 137–147.
- Biben M., Symmes D. & Masataka N.** (1986). Temporal and structural analysis of affiliative vocal exchange in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Behaviour*. 29: 259-273.
- Bitty E. A. & McGraw.W. S.** (2007). Locomotion and habitat use of Stampfli's putty-nosed monkey (*Cercopithecus nictitans stampflii*) in the Taï National Park, Ivory Coast. *American Journal of Physical and Anthropology*. 134: 383-391.
- Bickerton D.** (2007). Language evolution: A brief guide for linguists. *Lingua*. 117: 510-526.
- Blumstein D.T.** (1995). Golden-marmot alarm call II. Asymmetrical production and perception of situationally specific vocalization. *Ethology*. 101: 25-32.
- Blumstein D. T.** (1994). Predation hazard assessment and management in golden marmots (*Marmota caudate aurea*). *Ph.D. thesis*, University of California, Davis.
- Blumstein D. T. & Armittage K. B.** (1997). Alarm calling in yellow-bellied marmots: I. The meaning of situationally variable alarm calls *Animal Behaviour*. 53: 143–171.

- Breitenstein C., van Lnaker D. & Daum I.** (2001). The contribution of speech rate and pitch variation to the perception of vocal emotion in a german and an American sample. *Cognition and emotion*. 15: 57-59.
- Bernstein I.S.** (1991). The correlation between kinship and behaviour in non-human primates. In: *Hepper PG*, editor. *Kin recognition*. Cambridge: Cambridge University Press. pp 6–29.
- Boesch C. & Boesch H.** (2000). The Chimpanzees of the Tai Forest- Behavioural Ecology and Evolution, *Oxford University Press*, New york.
- Boesch C.** (1994). Chimpanzees-Red colobus: A predator-prey system. *Anim. Behav.* 47: 1135-1148.
- Boesch C. & Boesch H.** (1989). Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park. *Am. J. Phys. Anthr.* 78: 547-573.
- Booth A.H.** (1956). The distribution of primates in the Gold cost. *J. of the West African sce Ass* 2: 122-123.
- Bourlière F. Hunkeler C. & Bertran M.** (1970). Ecology and behaviour of Lowe’s guenon (*Cercopithecus campbelli lowei*) in the Ivory cost. In *Old world monkeys: Evolution systematics and behaviour*. (Napier J. Napier P., eds) pp 297-350.
- Bourlière F., Bertrand M. & Hunkeler C.** (1969). L’écologie de la Mone de Lowe (*Cercopithecus campbelli lowei*) en côte d’Ivoire. *Terre et vie* 23: 135-163.
- Brown C.H. & Waser P.M.** (1984). Hearing and communication in blue monkeys (*Cercopithecus mitis*). *Anim. Behav.* 32:66-75.
- Brown E.D. & Farabaugh S.M.** (1997). What birds with complex social relationships can tell us about vocal learning: Vocal sharing in avian group. Pp 98-127. In: *Social influences on vocal development*, Snowdon, C.T & Hausberger, M.. Eds *Cambridge University Press*, Cambridge.

- Brumm H., Voss K., Köllmer I. & Todt D.** (2004). Acoustic communication in noise: regulation of call characteristics in a New World monkey. *The Journal of Experimental Biology*. 207: 443-448.
- Bshary R.** (2001). Diana monkeys, *Cercopithecus Diana*, adjusting their anti-predator response behaviour to human hunting strategies. *Behv. Ecol. Sociobiol.* 50: 251-256
- Bshary R. & Noë R.** (1997a). Red colobus and Diana monkeys provide mutual protection against predators. *Anim. Behav.* 54: 1461-1474.
- Bshary R. & Noë R.** (1997b). Anti-predation behaviour of red colobus monkeys in the presence of chimpanzees. . *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 321-333.
- Buzzard P. J. & Eckardt W.** (2007).The social system of the guenons. In. Monkey's of Tai Forest: An African primates community/edit by W.S. McGraw, K Zuberbühler, R, Noé. *Cambridge University Press.*
- Buzzard P. J.** (2006a). Ecological Partitioning of *Cercopithecus campbelli*, *C. petaurista*, and *C. diana* in the Tai Forest. *International Journal of Primatology.* 27: 529- 558.
- Buzzard J.P.** (2006b) Paul J. Buzzard Cheek pouch use in relation to interspecific competition and predator risk for three guenon monkeys (*Cercopithecus spp.*) *Primates.* 47: 336–341.
- Buzzard P.J.** (2004) Interspecific competition among *Cercopithecus campbelli*, *C. petaurista*, and *C. diana* at Tai Forest, Côte d'Ivoire. PhD Thesis Columbia University, New York.
- Caine N.G. Addigton R.L. & Windfelder T.L.** (1995). Factors affecting the rate of food calls given by red-bellied tamarins. *Anim. Behav.* 50: 53-60.
- Cerchio S., Jacobsen J. K. & Norris T. F.** (2001). Temporal and geographical variation in songs of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*: Synchronous change in Hawaiian and Mexican breeding assemblages. *Animal Behaviour.* 62: 313–329.

- Chapais B. & Larose F.** (1988). Experimental rank reversals among peers in *Macaca fuscata* : rank in maintained after the removal of kin support. *Am. J. Primatol.* 16: 31-42
- Caspary H.-H., Koné I., Prouot C., & De Paw M.** (2001). La chasse et la filière viande de brousse dans l'espace Taï, Côte d'Ivoire. *Tropenbos -Côte d'Ivoire, série 2*: 188p.
- Charpentier M, Hossaert-McKey M, Wickings EJ. & Peignot P.** (2005). Consequences of a One-male Harem Reproductive System and Inbreeding in a Captive Group of *Cercopithecus solatus*. *International Journal of Primatology.* 26: 697-710.
- Chatelain C. V., Kadjo B., Inza K. & Refisch J.** (2001). Relation faune-flore dans le Parc National de Taï : une étude bibliographique Tropenbos – Côte d’Ivoire Séries 3. 166p.
- Cheney D.L. & Seyfarth R.M.** (1990). How monkeys see the world. *University of Chicago Press*, Chicago & London.
- Cheney D.L. & Seyfarth R.M.,** (1985). Social and non social knowledge in vervet monkeys. *Phil Tran of RSSB.* 308: 187-201
- Cheney D.L. & Seyfarth, R.M.** (1982). Recognition of individuals within and between groups of free-ranging vervet monkeys. *Am. Zool.* 22: 519-529.
- Cheney D.L. & Seyfarth R.M.** (1980) Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate. *Animal behavior.* 28: 362-367.
- Chomsky N.** (1981). Knowledge of language: its elements and origins. *Print. Trans. R. Soc. London, B.* 295: 223-234.
- Christiansen M.H & Kirby S.** (2003). Language Evolution. *Oxford University Press.* pp : 204- 210.
- Clisson I., Lathuillière M. & Crouau-Roy B.** (2000). Conservation and Evolution of Microsatellite Loci in Primate Taxa. *American Journal of Primatology.* 50: 205–214.
- Clark E., Reichard U.H. & Zuberbühler K.** (2006). The syntax and meaning of wild Gibbon songs. *Plos One* 1(1): e73.doi:10.1371.

- Clark A.P.** (1993). Rank difference in the perception of vocalization by chimpanzees as function of social context. *American Journal of Primatology*. 30: 159-79
- Clucas B. A., Freeberg T. M. & Lucas J. R.** (2004): Chick-a-dee call syntax, social context, and season affect vocal responses of Carolina chickadees (*Poecile carolinensis*) *Behav. Ecol. Sociobiol.* 57: 187–196
- Corballis M.C.** (2002). From Hand To Mouth. Eds. *Princeton University Press*. 33: 218-219.
- Cords M.** (2002) Friendship among adult female blue monkeys (*Cercopithecus mitis*). *Behaviour*. 139: 291–314.
- Cords M.** (2000). The agonistic and affiliative relationships of adult females in a blue monkey group. In: old world monkeys, Whitehead P, Jolly C eds. pp 453-479. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cords M.** (1987). Forest guenons and patas monkeys: male-male competition in one-male groups. In Primate societies (Smuts BB, Cheney, D.L. & Seyfarth, R.M., Wrangham R.W., Struhsaker T.T. eds), pp 98-111. Chicago, *University of Chicago Press*.
- Coss R. G., McCowan, B. & Ramakrishnan U.** (2007). Threat-Related Acoustical Differences in Alarm Calls by Wild Bonnet Macaques (*Macaca radiata*) Elicited by Python and Leopard Models. *Ethology*. 113: 352-367.
- Crockford C., Herbinger I., Vigilant L. & Boesch C.,** (2004). Wild chimpanzees produce group-specific calls: a case for vocal learning? *Ethology*. 110: 221-243
- Deecke V. B., Slater P. J. B. & Ford J. K. B.** (2002). Selective habituation shapes acoustic predator recognition in harbour seals *Nature*. 420: 171-173
- Dind F.** (1995). Etude d'une population cible de léopards (*Panthera pardus*) en forêt tropicale humide (Parc National de Taï, Côte d'Ivoire). *Mémoire de diplôme*, Université de Lausanne. 74p.

- Deacon T.** (1997). *The Symbolic Species*. Eds. W.W. Norton & Company, New York.
- Dittus W.P.J.** (1984). Toque macaque food calls: semantic communication concerning food distribution in the environment. *Anim. Behav.* 32: 470-477.
- Dunbar R.I.M.** (1988). Evolution of Grouping Patterns. In: *Primate Social Systems*. Croom Helm, London, Sydney. pp. 106-150.
- Eaton R. L.** (1979). A beluga imitates human speech. *Carnivore* 2, 22–23. Egnor, S. E. & Hauser.
- Eckhardt W. & Zuberbühler K.** (2004). Cooperation and competition in two forest monkeys. *Behav.Ecol* 15: 400-411.
- Eckert P.** (2000). *Linguistic variation as social practice*. Oxford : Blackwell.
- Edmunds M.** (1974). *Defence in Animals: A Survey of Anti-Predator Defences*. London: Longmans.
- Eisenberg J. F. & Lockhart M.** (1972). An ecological reconnaissance of wil pattu National Park. *Smithsonian*. 101: 1-118.
- Elowson A.M. & Snowdon C.T.**, (1999). Pygmy Marmosets Modify Call Structure When Paired. *Ethology* 105: 893-908.
- Elowson A., Snowdon T. & Lazaro-Perea C.** (1998). Babbling and social context in infant monkeys: parallels to human infants. *Trends in cognitive sciences*. 2: 31-37.
- Elowson A.M. & Snowdon C.T.** (1994) Pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*, modify vocal structure in response to changed social environment. *Animal behaviour*. 47: 1267-1277
- Evans C.S., Evans L. & Marler P.** (1993). On the meaning of alarm calls: functional reference in an avian vocal system. *Animal behaviour*. 46: 23-38.

- Fitch W.T.**, (2000). The Phonetic Potential of Nonhuman Vocal Tracts: Comparative Cineradiographic Observations of Vocalizing Animals, *Biology of Communication and Motor Processes. Phonetica. 57*: 205–218.
- Fichtel C. & van Schaik C. P.** (2006). Semantic Differences in Sifaka (*Propithecus verreauxi*) Alarm Calls: A Reflection of Genetic or Cultural Variants? *Ethology. 112*: 839–849.
- Fichtel C. & Kappeler P. M.** (2002): Anti-predator behaviour of group-living Malagasy primates: mixed evidence for a referential alarm call system. *Behav. Ecol. Sociobiol. 51*: 262-275.
- Fischer J. Kitchen D.M., Seyfarth R.M. & Cheney D.L.** (2004). Baboon loud calls advertise male quality: acoustic features and their relation to rank, age and exhaustion. *Behav. Ecol. Sociobiol. 56*: 140-148.
- Fischer J. & Hammerschmidt K.** (2002): An Overview of the Barbary Macaque, *Macaca sylvanus*, Vocal Repertoire. *Folia Primatol. 73*: 32–45.
- Fischer J., Metz M., Cheney D. L. & Seyfarth R. M.** (2001). Baboon responses to graded bark variants” *Anim. Behav. 61* (5): 925-931.
- Freeberg T. M. & Lucas J. R.** (2002). Receivers respond differently to chick-a-dee calls varying in note composition in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis Animal Behaviour. 63*: 837–845.
- Foerster S.** (2008). Two incidents of venomous snakebite on juvenile blue and Sykes monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni* and *C. m. albogularis*). *Primates. 49* : 300- 303.
- Galat G. & Galat-Luong A.** (1985). “La communauté de primates diurnes de la forêt de Taï, Côte d’Ivoire”. *Terre Vie. 40* : 3-32.

- Galat G. & Galat-Luong A.** (1979). Conséquences comportementales de perturbation sociales répétées sur une troupe de Mone de Lowe (*Cercopithecus campbelli lowe*). De Côte d'ivoire. *Terre et Vie*. 33: 49-57.
- Gardenfors P.** (2003). Cooperation and the evolution of symbolic communication. Evolution of communication system. A comparative approach. *Edited by Kimbrough Oller, Ulrik Griebel*. pp 237-255.
- Gartshore M.** (1989). An Avifaunal survey of Taï National Park. Interpretation council for bird preservation. *Study paper*. 39p.
- Gathua M.** (2000). Social interaction between two sympatric forest guenons, *Cercopithecus ascanius* and *Cercopithecus mitis*, in Kenya. *Folia Primatol.* 71: 353-355.
- Gautier J.P.** (1969). Emission sonores d'espacement et de ralliement par deux cercopithèques arboricoles. *Biol. Gabonica*. 5: 117-145.
- Gautier J.P.** (1971). Etude morphologique et fonctionnelle des annexes extra-laryngées des Cercopithecinae: Liaison avec les cris d'espacement *Biol. Gabonica*. 7: 229-67.
- Gautier J.P.** (1974). Field and laboratory studies of the vocalizations of talapoin monkeys (*Miopithecus talapoin*): structure, function, ontogenesis. *Behaviour*. 49: 1-64.
- Gautier-Hion A.** (1975). Dimorphisme sexuel et organisation sociale chez les cercopithécinés forestiers africains. *Mammalia*. 39: 365-374.
- Gautier J.P.** (1978). Répertoire sonore de *Cercopithecus cephus*. *Z. Tierpsychol.* 46: 113-169.
- Gautier J.P.** (1983). Qualities and drawbacks of radiotransmitted vocalizations of monkey through laryngophoned; new perspectives in analysis. *Folia Primatologica*. 41: 218-230.
- Gautier J.P.** (1988). "Interspecific affinities among guenons as deduced from vocalizations," in *A primate radiation: evolutionary biology of the African guenons* edited by A.

- Gautier-Hion, F. Bourlière, JP. Gautier, J. Kingdon (*University Press, Cambridge*), pp 194-226.
- Gautier J.P.** (1998). La communication acoustique chez les primates. *Bull. Soc. Zool.* 123 (3): 239-253.
- Gautier J.P. & Gautier-Hion A.** (1977). "Communication in Old World Monkeys," in *How animals communicate* edited by T.E. Sebeok (*Indiana University Press, Bloomington*). pp 890-964.
- Gautier J.P. & Gautier A.** (1982), Vocal communication within a group of monkeys : an analysis by biotelemetry. In : Snowdon, C.T., Brown, C.H., Petersen, M.R. (eds). *Primate communication*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 5-39.
- Gautier J.P. & Gautier-Hion A.** (1983). Comportement vocal des mâles adultes et organisation supraspécifique dans les troupes polyspécifiques de cercopithèques. *Folia Primatol.* 40: 161-74.
- Gautier J.P. & Gautier-Hion A.** (1988) Vocal quavering: a basis for recognition in forest guenons, in *Primate vocal communication* edited by D. Todt, P. Goedeeking, D. Symmes (Springer-Verlag, New York,). pp. 15-30.
- Gautier, A. & Tutin, C. E. G.** (1988). Simultaneous attack by adult males of a polyspecific troop of monkeys against a crowned hawk eagle. *Folia Primatologica.* 51: 149-151.
- Gautier-Hion A., Colyn M. & Gautier J.P.** (1999). Histoire naturelle des primates d'Afrique Centrale. *Libreville Multipress Gabon*. p162.
- Geissmann T. & Orgeldinger M.** (2000). The relationship between duet songs and pair bonds in siamangs, *Hylobates syndactylus*. *Animal Behaviour.* 60: 805-809
- Geissmann T.** (2002). Duet-splitting and the evolution of gibbon songs. *Biological reviews* 77: 57-76.

- Geissmann T.** (1984). Inheritance of Song Parameters in the Gibbon Song, Analysed in two Hybrid Gibbons. *Folia Primatologica*. 42: 216-235.
- Glenn M.E. & Bensen K.J.** (1998). Capture techniques and morphological measurements of the Mona monkey (*Cercopithecus mona*) on the island of Grenada, West Indies. *Am. Journal of Physical Anthropology*. 105: 481-91.
- Goodall J.** (1986). The Chimpanzees of Gombe: patterns of Behavior. *Harvard University press*. Cambridge, Massachusetts.
- Gouzoules S.** (1984). Primate mating systems, kin associations and cooperative behaviour: evidence for kin recognition? *Yearb. Phys. Anthropol.* 27: 99–134.
- Gouzoules S. & Gouzoules H.** (1989). Design features and developmental modification of pigtail macaques (*Macaca nemestrina*), agonistic screams. *Anim. Behav.* 37: 383- 401.
- Green S.** (1975). The variation of vocal pattern with social situation in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*) : a field study , *in primate behaviour* 4: 1-102. N.Y., Academic Press.
- Guillaumet J. L.** (1967). La flore. In : Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-cavally (Côte d'Ivoire), *ORSTOM*, Paris, pp 134-202.
- Guillaumet J. L.** (1994). La flore du parc National de Taï. In: Riezebos, E P, Vooren A P, et Guillaumet J.L. (Eds). Le Parc National de Taï, Côte d'Ivoire: synthèse des connaissances. *Tropenbos*, Wageningen. 8: 9-11.
- Gyger M., Marler P. & Pickert R.** (1987). Semantics of an Avian Alarm Call System: the Male Domestic Fowl, *Gallus Domesticus*. *Behaviour*. 102 (25): 15-39.
- Hailman J. P. & Ficken M. S.** (1987). Combinatory animal communication with computable syntax: Chick-a-dee calling qualifies as language by structural linguistics. *Animal Behaviour*. 34: 1899-1901.
- Haimoff E.H., Gittins S.P., Whitten A.J. & Chivers D.J.** (1984). A phylogeny and classification of gibbon based on morphology and ethology. In the lesser apes.

- Evolutionary and behavioural biology* (Preuschoft H., Chivers D.J., Brockelman W.Y., Creel N. eds). Pp 614 - 32. Edinburgh, Edinburgh University Press.
- Hacourt A.H.** (1978). Strategies of emigration and transfert by primates, with particular reference to gorillas. *Z.Tierpsychol.* 48: 401-20.
- Harding R.S.O.** (1984). Primates of the kilimi area, northwest Sierra Leone. *Folia Primatol.* 42: 96-114.
- Hatcher J.L.** (2007). Relating Paternity and Population Genetics in Blue Monkeys, *Cercopithecus mitis stuhlmanni*: Empirical Results and Strategies for Obtaining Them. PhD Thesis, Comluba University.
- Hammerschmidt K., Freudenstein T. & Juergens U.** (2001). Vocal development in squirrel monkeys. *Behaviour.* 138: 1179-1204.
- Hausberger M., Henry L., Testé B & Barbu S.** (2008). Contextual sensitivity and birdsong: A basis for social life. In: K. Oller & U. Griebel (Eds), *Evolution of communicative flexibility: Complexity, creativity and adaptability in human and animal communication.* Cambridge, MA: MIT Press.
- Hausberger M., Richard-yris M.A., Henri L., Lepage L. & Schmidt I.** (1995). Song sharing reflects the social organization in a captive group of European starling (*Sturnus vulgaris*). *J. Comp. Psychol.* 109: 222-241.
- Hauser M. D. Chomsky N. & Fitch W. T.** (2002). The Faculty of Language: What Is It, Who Has It, and How Did It Evolve? *Science.* 298 (5598): 1569 – 1579.
- Hauser M.D.** (1989). Ontogenetic changes in the comprehension and production of vervet monkey (*C. aethiops*) vocalizations. *J. Comp. Psychol.* 103: 149-158.
- Hauser M.D.** (1992). “Articulatory and social factors influence the acoustical structure of Rhesus macaque vocalizations: a learned mode of production?” *J. Acoust. Soc. Am.* 91: 2175-79

- Hauser M.D., Teixidor P., Field L., & Flaherty R.** (1993). Food elicited calls in chimpanzees: effects of food quantity and divisibility. *Animal Behaviour*. 45: 817–819.
- Hauser M.D.** (1993). The evolution of non-human primate vocalizations: effects of phylogeny, body-weight, and social context, *Am. Nat.* 142: 528-542.
- Hauser M. D. & Wrangham, R. W.** (1990). Recognition of predator and competitor calls in nonhuman primates and birds: a preliminary report. *Ethology*. 86: 116-130.
- Hayes K.J. & Hayes C.** (1951). Imitation in a home-raised chimpanzee. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. 45: 450-459.
- Hinde R.A. & Rowell T.E.** (1962). Communication by postures and facial expression in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Procedure of the Zoological Society of London*. 138: 1-21.
- Hill C.M.** (1994). The role of female Diana monkeys, *Cercopithecus diana*, in the territorial defence. *Anim. Behav.* 47: 425-431.
- Holland J., Dabelsteen T. & Paris A. L.** (2000) Coding in the song of the wren: importance of rhythmicity, syntax and element structure. *Anim. behav.* 60: 463–470.
- Höner O., Leumann L. & Noë R.** (1997). Polyspecific associations of red colobus (*Colobus badius*) and Diana monkey (*Cercopithecus diana*) groups in the Taï National Parc, Ivory cost. *Primates*. 38: 281-291.
- Hopkins, W.D., Taglialatela J. P. & Leavens D. A.** (2007). Chimpanzees differentially produce novel vocalizations to capture the attention of a human. *Animal Behaviour*. 7: 281-286.
- Hoppe-Dominik B.** (1997). Suivi et analyse des résultats du travail de la cellule suivi faune sur l'état des effectifs des grands mammifères dans l'ensemble du Parc National de Taï - Proposition et mise en oeuvre d'un système plus efficace de surveillance. *Rapport PACPNT*, Projet GTZ, Abidjan, San Pedro, 50p.

- Hoppe-Dominik B.** (1995). L'état actuel des effectifs des grands mammifères dans l'ensemble du Parc National de Taï. *GmbH-GTZ*, DPN, Abidjan, 66p.
- Hsu M. J. & Lin J-F.** (2001). Troop size and structure in free-ranging Formosan Macaques (*Macaca cyclotis*) at Mt. Longevity, Taiwan. *Zool. Stud.* 40 (1): 49-60.
- Hunkeler C., Bourlière F. & Bertran M.** (1972). Le comportement de la mone de Lowe (*Cercopithecus campbelli lowe*). *Folia Primatol.* 17: 218-36.
- Inoue M.** (1988). Age gradation in vocalization and body weight in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Folia Primatol.* 51: 76-86.
- Isbell A. L.** (1990) Sudden Short-Term Increase in Mortality of Vervet Monkeys (*Cercopithecus aethiops*) Due to Leopard Predation in Amboseli National Park, Kenya *American Journal of Primatology.* 21: 41-52.
- Janik V.M.** (2000). "Whistle matching in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*)."
Science 289: 1355-1357.
- Janik V. M. & Slater P. J. B.** (1997). Vocal learning in mammals. *Adv. Stud. Behav.* 26: 59-99.
- Janus M.** (1989). Reciprocity in play, grooming, and proximity in sibling and nonsibling young rhesus monkeys. *Int. J. Primatol.* 10: 243-61.
- Jenny D.** (1995). Rainforest leopards and man. *Cat News.* 22: 2-4.
- Jenny D.** (1996). Spatial organisation of leopard *Panthera pardus* in Taï National Park, Ivory Coast. *J. zool. London* 240: 427-440.
- Jenny D. & Zuberbühler K.** (2005). Hunting behaviour in West African forest leopards. *Afr. J. Ecol.* 43: 197-200.
- Jenny D. & Zuberbühler K.** (2002). Leopard predation and primate evolution. *Journal of Human Evolution.* 43: 873-886.

- Jürgens U.** (1995). Neuronal control of vocal production in non-human and human primates. In *Current topic in primate vocal communication* (Zimmerman E, Newman J.D. Jürgens, U. eds). pp 199-206. New york, Plenum Press.
- Kelemen G.** (1960). The vocal organ of the howling monkey (*Alouatta palliata*). *J. Morphol.* 107: 123-40.
- Kingdom J.S.** (1988) What are face patterns and do they contribute to reproductive isolation in guenons. In *A primate radiation, evolutionary biology of the African guenons* (Gautier-Hion A. Bourlière F., Gautier J-P, Kingdom, J eds.), pp 227-253. Cambridge University Press.
- Koda H.** (2004). “Flexibility and context-sensitivity during the vocal exchange of coo calls in wild Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*), *Behaviour.* 141: 1279-1296.
- Kummer H. & Noë R.** (1994). The influence of the predation by chimpanzees on the behaviour and social structure of red colobus monkeys. *Am. J. Primatol.* 21: 41-52.
- Kutsukake N.** (2000). Matrilineal rank inheritance varies with absolute rank in Japanese macaques. *Primates.* 41: 321-35.
- Lathuillière M. Ménard N., Gautier-Hion A. & Crouau R. B.,** (2001). Testing the reliability of non-invasive genetic sampling by comparing analyses of blood and fecal samples in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Am. J. primat.* 55: 151-158.
- Lemasson A., Palombit R., & Jubin R.** (2008). Friendships between males and lactating females in a free-ranging group of olive baboons (*Papio hamadryas Anubis*): evidence from playback experiments. *Behavioral Ecology and Sociobiology.* 62: 1027-1035.
- Lemasson A, Blois-Heulin C, Jubin R, & Hausberger M.** (2006). Female social relationships in a captive group of Campbell’s monkeys. *American Journal of Primatology* 68: 1161-1170.

- Lemasson A., Gautier J.P. & Hausberger M.** (2005a). “A brief note on the effects of the removal of individuals on social behaviour in a captive group of campbell’s monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*): a case study”. *App. Anim. Behav. Sc.* 91: 289-296.
- Lemasson A., Zuberbühler K. & Hausberger M.** (2005b). “Socially meaningful vocal plasticity in Campbell’s monkeys. *J. Comp. Psychol.* 119: 220-229.
- Lemasson A., Gautier J.P. & Hausberger M.,** (2003). Vocal similarities and social bonds in Campbell’s monkey. *C.R. Biologies.* 326: 1185-1193.
- Lemasson A. & Hausberger M.,** (2004). Patterns of vocal sharing and social dynamics in a captive group of Campbell’s monkeys. *J. Comp. Psychol.* 118: 347-359.
- Lemasson A., Richard J.P. & Hausberger M.,** (2004). A new methodological approach to context analysis of call production. *Bioacoustics.* 14: 111-125.
- Lemasson A.** 2003. Communication vocale et organisation sociale chez la mone de Campbell (*Cercopithecus campbelli*). Partage vocal et relations sociales. In: *UMR CNRS 6552.* Rennes: Université de Rennes.
- Lernould J.M.** (1988). Classification and geographical distribution of guenon: a review. In A primate radiation, evolutionary biology of the African guenon (Gautier-hion A., Bourlière F., Gautier J.P., Kingdom J. eds.), pp 54-78. *Cambridge,* Cambridge University Press.
- Locke J.L. & Snow C.,** (1997). Social influences on vocal learning in human and nonhuman primates. pp 274-292. In: *Social influences on vocal development,* Snowdon, C.T & Hausberger, M., Eds . *Cambridge University Press,* Cambridge.
- Macedonia J. M. & Yount P. L.** (1991). Auditory assessment of avian predator threat in semi-captive ringtailed lemurs (*Lemur catta*). *Primate.* 32: 169-182.

- Macedonia J. M.** (1986). Individuality in a contact call of the ringtailed lemur (*Lemur catta*). *American Journal of Primatology* 11: 163-179.
- Macedonia J. M.** 1990. What is communicated in the antipredator calls of lemurs: evidence from playback experiments with ringtailed and ruffed lemurs. *Ethology*. 86: 177-190.
- Manser M. B., Seyfarth R. M. & Cheney D. L.** (2002). Suricate alarm calls signal predator class and urgency. *TRENDS in Cognitive Sciences*. 6: 55-57.
- Manser M. B.** (2001). The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of response urgency. *Proc R Soc Lond B*. 268: 2315-24.
- Marshall A.J., Wrangham R.W. & Arcadi A.C.** (1999). "Does learning affect the structure of vocalizations in chimpanzees?" *Anim. Behav.* 58: 825–830.
- Masataka N.** (2003). The onset of language. Cambridge University Press.
- Masataka, N. & Fujita, K.,** (1989). Vocal learning of Japanese and rhesus monkeys. *Behaviour*. 109: 191–199.
- Marler P.** (1990). Song learning: The interface between behaviour and neuroethology. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 329: 109-114.
- Marler P.** (1970). Vocalizations of East African monkeys. II: Red colobus. *Folia Primatol.* 13: 81-91.
- Marler P.** (1965) "Communication in monkeys and apes," in *Primate behavior: field studies of monkeys and apes* edited by I. DeVore (Holt, Rinehart & Winston, New York,). pp 544-85.
- McCowan B., Franceschini N. V. & Vicino G. A.** (2001) Age Differences and Developmental Trends in Alarm Peep Responses by Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). *Am. Journ. Primatol.* 53(1): 19-31.
- McGraw W. S.** (1996). Cercopithecoid locomotion, support use, and support availability in the Tai Forest, Ivory Coast. *Am. J. Phys. Anthropol.* 100: 507-522.

- McGraw W. S.** (1998). Comparative locomotion and habitat use of six monkeys in the Tai Forest, Ivory Coast. *Am. J. Phys. Anthropol.* 105: 493-510.
- McGraw W. S.** (2000). Positional behaviour of *Cercopithecus petaurista*. *International Journal of Primatology*. 21: 157-82.
- Milroy L.** (1987). Language and social networks. Basil Blackwell.
- Mitani J.C., & Gros-Louis J.** (1998). Chorusing and call convergence in chimpanzées : tests of 3 hypotheses. *Behaviour*. 135: 1041-64.
- Mitani J. & Nishida T.,** (1993). Contexts and social correlates of long-distance calling by male chimpanzee. *Anim. Behav.* 45: 735-746.
- Morton E.S.** (1977). On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sound. *American Naturalist*. 111: 855-69.
- Nakamichi M., Kojima, Y., Itoiga N., Imakawa S. & Machida S.** (1995). Interactions among adult males and females before and after the death of the alpha male in a free-ranging troop of Japanese macaques. *Primates*. 36: 385–396.
- Oates J.F. & Trocco T.F.** (1983). Taxonomy and phylogeny of Black-and-white colobus monkeys. *Folia Primatol.* 40: 83-113.
- Oates J. F., Abedi-Lartey M., McGraw W. S., Struhsaker T. T. & Whitesides G. H.** (2000). Extinction of a West African Red Colobus Monkey *Conservation Biology*. 14: 1526-1532
- Owing D.H. & Morton E.S.** (1998). Animal vocal communication: A New approach. Cambridge, *Cambridge University Press*.
- Owren M.J., Dieter J.A., Seyfarth R.M. & Cheney D.L.** (1992). 'Food' calls produced by adult female rhesus (*Macaca mulatta*) and Japanese (*M. fuscata*) macaques, their normally-raised offspring, and offspringcross-fostered between species. *Behaviour* 120: 218-231.

- Oyakawa C., Koda H. & Suguira H.** (2007). Acoustic Features Contributing to the Individuality of Wild Agile Gibbon (*Hylobates agilis agilis*) Songs. *American Journal of Primatology*. 69: 1–14.
- Palleroni A., Hauser M. & Marler P.** (2005). Do responses of galliform birds adaptively with predator size. *Animal Cognition*. 8: 200-210.
- Payne R., O. Brazier, E. D., Perkins J., Rowntree V. & Titus A.** (1983). External features in southern right whales (*Eubalaena australis*) and their use in identifying individuals. In: Communication and behavior of whales. AAAS *Selected Symposia Series 76*, R. Payne (ed.), Boulder, CO, Westview Press. pp. 371-445.
- Pazol K. & Cords M.** (2005). Seasonal variation in feeding behaviour, competition and female social relationships in a forest dwelling guenon, the blue monkey (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*), in the Kakamega Forest, Kenya. *Behav Ecol Sociobiol*: in press.
- Pepperberg I.M.** (1997). Social influences on the acquisition of human-based codes in parrots and nonhuman primates. In: *Social Influences on Vocal Development*. Eds: Snowdon CT, Hausberger M, 157-177. Cambridge, Cambridge University Press.
- Penner J., Fruteau C., Range F. & Rödel M. O.** (2008). Finding a Needle in a Haystack: New Methods of Locating and Working with Rhinoceros Vipers. *Herpetological Review* 39.
- Pfefferle D., Heistermann M., Hodges J.K. & Fischer J.** (2008). Male Barbary macaques eavesdrop on mating outcome: a playback study. *Animal Behaviour*. 75: 1885-1891.
- Pinker S.** (1994). *The language instinct: How the mind creates language*. New York: William Morrow.
- Podos J.** (1997). A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: *Emberizidae*). *Evolution*. 51: 537–551.

- Podos J.** (1996). Motor constraints on vocal development in a songbird. *Animal Behaviour*, 51: 1061–1070.
- Rainey H.J. Zuberbühler K. & Slater P.J.B.** (2004). Hornbills can distinguish between primate alarm calls. *Proc R Soc London B*. 271: 755-759.
- Range F. & Fischer J.,** (2004). Vocal repertoire of sooty mangabeys (*Cercocebus torquatus atys*) in the Taï National Park. *Ethology*. 110: 301-321.
- Refisch J., Koné I.** (2005). Market hunting in the Taï region, Côte-d'Ivoire and implications for monkey populations. *International Journal of Primatology* 36: 621-629.
- Rendall D., Rodman P.S. & Edmond R.E.** (1996). Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Anim. Behav.* 51: 1007-1015.
- Richard J.P.** (1991). “Sound analysis and synthesis using an Amiga micro-computer.” *Bioacoustics*. 3: 45-60.
- Riede T. & Zuberbühler K.** (2003a). Pulse register phonation in Diana monkey alarm calls. *J. Acoust. Soc. Am.* 113: 2919-2926.
- Riede T. & Zuberbühler K.** (2003b). The relationship between acoustic structure and semantic information in Diana monkey alarm vocalization. *J. Acoust. Soc. Am.* 114: 1132-1142.
- Ribeiro A. M.C., Penedo M.C.T., Ward T., Silva V.F0., Bertolini L.R., Roberts J.A., Leite J.P.G. & Cabello P.H.** (2004). Determination of genetic status in a closed colony of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Primates*. 45: 183–186.
- Riezebos E. P., Vooren A. P. & Guillaumet J. L.** (1994). Le Parc National de Taï, Côte d'Ivoire. I) - Synthèse des connaissances. II) - Bibliographie. (Sloot P. H. M. & Hazeu, G. W. Eds.), Backhuys Publisher – Leiden, Pays-Bas, série Tropenbos n° 8, 323p.
- Robbins M.M.** (1995). A demographic analysis of male life history and social structure of mountain gorillas. *Behaviour*. 132: 21-47.

- Roeder A.D., Kathryn J. K., Bruford M.W. & INPRIMAT consortium** (2006). A Universal Microsatellite Multiplex Kit for Genetic Analysis of Great Apes. *Folia Primatol.* 77: 240–245.
- Roeder J.J. & Anderson J.R.** (1990). *Primates recherches actuelles*. Paris Masson.
- Rouch R.S. & Snowdon C.T.** (1999). The effect of social status on food-associated calling behaviour in captive cotton-top tamarins, *Anim. Behav.* 58: 1299-1305.
- Rowe N.** (1996). *The pictorial guide to the living primates*. Pongonias Press. East Hampton, New York, 263p.
- Rowell T.E.** (1988). The social system of guenons, compared with baboons, macaques and mangabeys, in *A primate radiation, evolutionary biology of the African guenons* edited by A. Gautier-Hion, F. Bourlière, J.P. Gautier, J. Kingdon (Univ. Press, Cambridge,). pp. 439-51.
- Rukstalis M., Fite J.E. & French J.A.** (2003). Social change affects vocal structure in a Callitrichid primate (*Callithrix kuhlii*). *Ethology.* 109: 327-40.
- Schel A. M., Tranquilli S. & Zuberbühler K.** (2009). The alarm call system of black-and-white colobus monkeys. *Jour. Comp Psychol.* (in press).
- Schweter M.** (1999). *Interprétation des images SPOT. Evolution de la surface de forêt du Parc National de Taï, période 1993-1998. Rapport PACPNT non publié – San Pedro, Côte-d’Ivoire, 73p,*
- Seyfarth R.M., Cheney D.L. & Bergman T.J.** (2005). Primate social cognition and the origins of language. *Trends in Cognitive Sciences.* 9: 264-266.
- Seyfarth R.M. & Cheney D.L.** (1997). Some general features of vocal development in nonhuman primates. pp 249-273. In: *Social influences on vocal development*, Snowdon, C.T & Hausberger, M.. Eds. Cambridge University Press, Cambridge.

- Seyfarth R.M., Cheney D.L., & Marler, P.** (1980). Vervet monkey alarm calls: Semantic communication in a freeranging primate. *Anim. Behav.* 28: 1070–1094.
- Sherer K.R. & kappas A.** (1988): Primates vocal expression of Affective state. *In primate vocal communication* (Todt D. Goedeeking P. Symmes D, eds), pp171-94. New York. Springer-verlag.
- Shultz S.** (2001). Notes on interactions between monkeys and African Crowned Aegles in Tai National Park, Ivory Coast. *Folia Primatol.* 72: 248-250.
- Shultz S. & Thomsett S.** (2007). Interactions between African crowned eagles and their primate prey community. In: *Monkeys of the Tai forest: An African monkey community* (W. S. McGraw, K. Zuberbühler & R. Noë, eds). *Cambridge Univ. Press*, Cambridge.
- Shultz S. & Noë R.**(2002). The consequences of crowned eagle central-place foraging on predation risk in monkeys. *Proceeding of the Royal Society of London B.* 269: 1797-802.
- Silk J.B.** (2002). Kin selection in Primate groups. *Int. J. Primatol.* 23: 849-875.
- Smith W.J.** (1965). Message, meaning and context in Ethology. *The Amer. Naturalist.* 99: 405-409.
- Smith W.J.** (1969). Message of vertebrate communication. *Sciences* 11(3889): 145-150
- Smith W.J.** (1970). Message, meaning and context in *Ethology*. *The Amer. Naturalist*, 99: 405- 409.
- Shriner W. M.** (1998). Yellow-bellied marmot and golden-mantled ground squirrel responses to heterospecific alarm calls *Anim. Behav.* 55:529–536.
- Snowdon C.T. & Hausberger M.** (1997). *Social influences on vocal development* Cambridge University Press, Cambridge.
- Snowdon C.T.** (1988). Communication as social interaction: its importance in otogeny and Adult behaviour. *In primate vocal communication* (Todt D. Goedeeking P. Symmes D. eds). Pp 108-122. New York, Springer-Verlag.

- Snowdon C. T., Hodun A., Rosenberger A. L., & Coimbra-Filho A. F.** (1986). Long-Call Structure and Its Relation to Taxonomy in Lion Tamarins. *American Journal of Primatology*. 11: 253-261.
- Snowdon C.T. & Cleveland J.**, (1984). “Conversations” among pygmy marmosets. *American Journal of Primatology*. 7: 15-20.
- Snowdon, C. T. & Cleveland, J.** (1980). Individual recognition of contact calls by pygmy marmosets. *Anim. Behav.* 28: 717-727.
- Struhsaker T.T.** (1967). Auditory communication among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). In *Social communication among primates* (Altmann S.A. ed) pp 238-324. Chicago. Chicago University Press.
- Struhsaker T.T.** (1970). Phylogenetic implications of some vocalizations of *Cercopithecus* monkeys. In *Old world monkeys: evolution, systematics and behaviour* (Napier JR, Napier PH), pp 365-444. New York, Academic Press.
- Sugiura H.** (2001) “Vocal exchange of coo calls in Japanese macaques,” in *Primate origins of human cognition and behaviour* edited by T. Matsuzawa (Springer, Tokyo). pp 135-154.
- Sugiura H. & Masataka N.** (1995). Temporal and acoustic flexibility in vocal exchanges of coo calls in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). In: *Current topics in Primate Vocal Communication*. Eds.: Zimmermann E, Newman JD, Juergens U. *Plenum Press*, New York. Pp 121-140.
- Suzuki R., Buck J.R. & Tyack P.L.** (2006). Information entropy of humpback whale songs. *J. Acous. Soc. Am.* 119: 1849–1866.
- Symmes D. & Biben M.** (1988). Conversational vocal exchange in squirrel monkey. In: *primate vocal communication*. (Todt D, Goedeke P. Symmes D, eds). New York, Springer-verlag.

- Symmes D. & Biben M.** (1985). Maternal recognition of individual infant squirrel monkeys from isolation call playbacks. *Amer. J. Primatol.* 9: 39-46.
- Tanaka T., Sugiura H. & Masataka N.** (2006). Cross-Sectional and Longitudinal Studies of the Development of Group Differences in Acoustic Features of Coo Calls in Two Groups of Japanese Macaques. *Ethology*, 112: 7–21.
- Thierry B.** (1990a). Feedback loop between kinship and dominance: the macaque model. *J. theor Biol.* 145: 511-521.
- Thierry B.** (1990b). Les elements de structure dans les systèmes sociaux des singes. In *Primates recherches actuelles*. (Roeder J.J., Anderson J.R. eds). pp.79-88. Paris, Masson.
- Thiollay J. M.** (1985). The birds of Ivory Coast. *Malimbus* 7: 1-59.
- Treves A.R. & Baguma P.** (2002). Interindividual proximity and surveillance of associates in comparative perspective. In: Glenn ME, Cords M, editors. *The guenons: diversity and adaptation in African monkeys*. New York: Plenum Publishers. pp 161–188.
- Talmage-Riggs G., Winter P., Ploog D. & Mayer W.** (1972). Effect of deafening on the vocal behaviour of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Folia Primatol.* 17: 404-20.
- Templeton C.N., Greene E. & Davis K.** (2005). Allometry of alarm calls: Black-Capped Chickadees Encode information about predator size. *Science.* 308, 1934.
- Thomas O. & Hinton M. A.** (1923). On the mammals obtained in Darfur by the Lynes-Lowe Expedition. *Proc. Zool. Soc. Lond.* pp 247-271.
- Thomasello M. & Zuberbühler K.** (2002). Primate vocal and gestural communication. In the *Cognitive animal* (Berkoff et al. eds). pp: 293-300 MIT.
- Townsend S., Deschner T. & Zuberbühler K.** (2008). Female Chimpanzees Use Copulation Calls Flexibly to Prevent Social Competition. *PLoS ONE* 3(6), e2431.
- Tyack P.L.** (2000). Dolphins whistle: a signature tune. *Science.* p289.

- Uster D. & Zuberbühler K.** (2001). The function of Diana monkey “clear” calls. *Behaviour*. 138: 741-756.
- Vallet E. & Kreutzer, M.** (1995). Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim. Behav.* 49: 1603–1610.
- Vauclair J. & Meguerditchian A.** (2008). The gestural origin of language and its lateralization: theory and data from studies in nonhuman primates. In S. Kern, F. Gayraud, & E. Marsico (Eds.), *Emergence of Linguistic Abilities: From Gestures to Grammar* (pp. 43-59). Newcastle upon Tyne, UK: Cambridge Scholars Publishing Ltd.
- Wang X.** (2000). On cortical coding of vocal communication sounds in primates. *PNAS* 97: 11843–11849.
- Walters J.R.** (1987). Kin recognition in non-human primates. *In Kin recognition in animals.* (Fletcher DJC, Michener CD eds) pp 359-393. Chichester, Wiley.
- Waser P.M.** (1977). Individual recognition, intragroup cohesion and intergroup spacing: evidence from sound playback to forest monkey. *Behaviour*. 60: 28-74.
- Wittig R.M., Crockford, C., Seyfarth, R.M. & Cheney, D.L.** (2007). Vocal support in Chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 61: 899-909.
- Wolters S. & Zuberbühler K.** (2003). Mixed-species associations of Diana and Campbell’s monkeys: the costs and benefits of a forest phenomenon. *Behaviour*. 140: 371–385.
- Winter P., Handley P., Ploog D. & Schott D.** (1973). Ontogeny of squirrel monkey calls under normal conditions and under acoustic isolation. *Behaviour*. 47: 230-239.
- Würsig B., & Clark C.** (1993). Behavior. In: Burns, J.J., Montague, J.J., and Cowles, C.J., eds. *The bowhead whale.* *Allen Press, Inc.* 2: 157–199.
- Yip M.J.** (2006). The search for phonology in other species. *Trends in Cognition Sciences*. 10: 442-446.

- Yurk H., Barrett-Lennard L., Ford J.K.B. & Matkin C.O.** (2002). Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in southern Alaska. *Animal Behaviour* 63 : 1103-1119.
- Zuberbühler K.** (2000a). Causal cognition in a nonhuman primate: Field playback experiments with Diana monkeys''. *Cognition*. 76: 195–207.
- Zuberbühler K.** (2000b). Causal knowledge of predators' behaviour in wild Diana monkeys. *Animal behaviour*. 59: 209–220.
- Zuberbühler K.** (2000c): Interspecies semantic communication in two forest primates. *The royal society*, London. 267: 713-718.
- Zuberbühler K.** (2001). Predator specific alarm calls in Campbell's monkeys, *Cercopithecus campbelli*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50: 414-422.
- Zuberbühler K.** (2002). A syntactic rule in forest monkey communication. *Animal behaviour*. 63: 293-299.
- Zuberbühler K., Cheney D.L. & Seyfarth R.M.** (1999). Conceptual semantics in Nonhuman primates. *Journal of comparative psychology* 113: 33-42.
- Zuberbühler K., Noë R. & Seyfarth R.M.** (1997), Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators. *Animal Behaviour*. 53: 589-604.

ANNEXES