



Les lois linguistiques de la brièveté : conformité chez le lémurien chanteur *Indri indri*

Linguistic laws of brevity: conformity in Indri indri

Daria Valente, Chiara De Gregorio, Livio Favaro, Olivier Friard, Longondraza Miaretsoa, Teresa Raimondi, Jonah Ratsimbazafy, Valeria Torti, Anna Zanolli, Cristina Giacomini et Marco Gamba



Édition électronique

URL : <https://journals.openedition.org/primatologie/15061>

DOI : [10.4000/primatologie.15061](https://doi.org/10.4000/primatologie.15061)

ISSN : 2077-3757

Éditeur

Société francophone de primatologie

Ce document vous est offert par Università degli Studi di Torino



Référence électronique

Daria Valente, Chiara De Gregorio, Livio Favaro, Olivier Friard, Longondraza Miaretsoa, Teresa Raimondi, Jonah Ratsimbazafy, Valeria Torti, Anna Zanolli, Cristina Giacomini et Marco Gamba, « Les lois linguistiques de la brièveté : conformité chez le lémurien chanteur *Indri indri* », *Revue de primatologie* [En ligne], 13 | 2022, mis en ligne le 15 mars 2023, consulté le 20 mars 2023. URL : <http://journals.openedition.org/primatologie/15061> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/primatologie.15061>

Ce document a été généré automatiquement le 17 mars 2023.



Creative Commons - Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International
- CC BY-NC-ND 4.0

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

Les lois linguistiques de la brièveté : conformité chez le lémurien chanteur *Indri indri*

Linguistic laws of brevity: conformity in Indri indri

Daria Valente, Chiara De Gregorio, Livio Favaro, Olivier Friard, Longondraza Miaretsoa, Teresa Raimondi, Jonah Ratsimbazafy, Valeria Torti, Anna Zanoli, Cristina Giacoma et Marco Gamba

NOTE DE L'ÉDITEUR

Cet article est la traduction française d'un article publié dans *Animal Cognition* en 2021 par les mêmes auteurs avec la permission de Springer Nature sous condition du respect de la licence de Créativité Commune <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>. Cette traduction rentre dans le cadre du numéro spécial « Communication vocale chez les primates non humains : diversité et complexité » (Varia 2022).

Référence de l'article original : Valente, D., De Gregorio, C., Favaro, L., Friard, O., Miaretsoa, L., Raimondi, T., Ratsimbazafy, J., Torti, V., Zanoli, A., Giacoma, C., Gamba, M. 2021. *Animal Cognition* 24(4) - DOI: 10.1007/s10071-021-01495-3

This translation was allowed by Springer Nature at the condition to respect the Creative Commons Licence.

1 Introduction

- 1 L'étude des universaux statistiques qui sous-tendent l'évolution de la complexité vocale est essentielle pour éclairer les origines des capacités linguistiques. Par conséquent, des études comparatives sont nécessaires pour évaluer si les caractéristiques fondamentales ou universelles de la communication vocale humaine sont partagées avec d'autres espèces (Savage et al., 2015). Certaines d'entre elles sont susceptibles

d'avoir évolué au cours de l'évolution des primates, et d'être liées à une ascendance commune. Les primates non humains sont nos plus proches parents vivants. Leurs systèmes de communication vocale ont donc souvent été considérés comme les meilleurs modèles pour comprendre les pressions sélectives ayant conduit à l'unicité du langage humain (Fedurek & Slocombe, 2011). En effet, les différents aspects cruciaux qui sous-tendent le comportement vocal humain caractérisent aussi les systèmes de communication acoustique d'autres primates (Leroux & Townsend, 2020). Par exemple, des études ont examiné la capacité à combiner des composants uniques dans des structures plus grandes ainsi que leur référentialité (*Pan troglodytes* : Slocombe & Zuberbühler, 2005 ; *Pan paniscus* : Clay & Zuberbühler, 2009 ; *Cercopithecus campbelli* : Ouattara et al., 2009 ; *Callicebus nigrifrons* : Cäsar & Zuberbühler, 2012), l'alternance entre individus (*Indri indri* : Gamba et al., 2016 ; *Ateles geoffroyi* : Briseño-Jaramillo et al., 2018 ; *Macaca fuscata* : Katsu et al., 2019), et la présence de structures rythmiques (*Indri indri* : Gamba et al., 2016 ; De Gregorio et al., 2019 ; *Tarsius spectrumgurskyae* : Clink et al., 2020a).

- 2 Actuellement, on a constaté que toutes les langues humaines testées adhèrent aux règles d'efficacité du codage (Piantadosi et al., 2011). En particulier, elles adhèrent à la loi de la brièveté de Zipf (1936 ; 1945 ; 1949) et à la loi de Menzerath-Altmann (Altmann, 1980) : deux postulats qui proposent que les éléments informatifs sont condensés en raison de pressions sélectives pour i) la maximisation de l'efficacité du codage et ii) la minimisation de la longueur du code (Ferrer-i-Cancho et al., 2013). Selon la loi de Zipf, la longueur de l'élément et sa fréquence d'utilisation sont corrélés négativement (Ferrer-i-Cancho et al., 2013), tandis que la loi de Menzerath-Altmann suggère que plus la dimension de la construction est longue, plus celle de ses composants est courte (Altmann, 1980). La compression est supposée représenter un principe universel dans le comportement animal (Ferrer-i-Cancho et al., 2013). En effet, les preuves de conformité aux lois de la compression sont répandues parmi les taxons : des séquences de sifflements des dauphins (*Tursiops truncatus* : Ferrer-i-Cancho & McCowan, 2012) et de leurs comportements de surface (Ferrer-i-Cancho & Lusseau, 2009) au comportement vocal d'espèces aviaires, comme la mésange de Caroline (*Poecile carolinensis* : Freeberg & Lucas, 2012) et les chants de démonstration du manchot africain (*Spheniscus demersus* : Favaro et al., 2020). La loi de la brièveté de Zipf semble également définir la communication à courte distance des chauves-souris (Luo et al., 2013), et Demartsev et ses collègues (2019) ont récemment découvert que le répertoire vocal du daman du Cap (*Procavia capensis*) présente une optimisation du signal avec dimorphisme sexuel.
- 3 Les études sur le comportement vocal des primates non humains ont apporté des preuves mitigées de conformité aux lois susmentionnées. En effet, outre les humains (Zipf, 1945 ; 1949 ; Strauss et al., 2007), les vocalisations du macaque de Formose (*Macaca cyclopis* : Semple et al., 2010 ; 2013), des géladas (*Theropithecus gelada* : Gustison et al., 2016), des chimpanzés de l'Est (*Pan troglodytes schweinfurthii* : Fedurek et al., 2017) et des gorilles de montagne (*Gorilla beringei beringei* : Watson et al., 2020), ainsi que la communication gestuelle des gorilles occidentaux (*Gorilla gorilla gorilla* : Genty & Byrne, 2010) et des chimpanzés (Heesen et al., 2019), ont montré des preuves de compression. À l'inverse, on a constaté que les répertoires vocaux d'au moins deux espèces de primates américains s'écartent du modèle prédit par les principes de compression (*Callithrix jacchus*, *Cacajao melanocephalus* : Bezerra et al., 2011). Cependant, une étude

plus récente a révélé que les appels à courte distance du ouistiti commun sont conformes à la loi de Zipf (Ferrer-i-Cancho & Hernández-Fernández, 2013).

- 4 Alors que l'utilisation de séquences acoustiques est largement répandue parmi les espèces, il existe une particularité au sein des primates (Kershenbaum et al., 2016) : les "primates chanteurs" (singing primates : Geissmann, 2000), qui appartiennent à quatre familles (Hylobatidae, Indriidae, Tarsiidae, Pitheciidae). Seules quelques espèces de ces familles présentent cette capacité rare de communiquer par des chants (Haimoff, 1986). Parmi ces espèces, l'adhésion à la loi de la brièveté de Zipf a été récemment trouvée dans les chants des gibbons de Müller (*Hylobates muelleri* : Clink et al., 2020b) et des gibbons à crête (*Nomascus nasutus*, *Nomascus concolor* : Huang et al., 2020).
- 5 Une autre caractéristique commune de la prosodie vocale dans la communication humaine est l'allongement du dernier segment précédant une pause (allongement final ; Lindblom & Sundberg, 2007). Un parallèle peut être établi avec des découvertes récentes sur deux primates chanteurs, le gibbon de Cao-vit et le gibbon noir. Les mâles de ces deux espèces émettent des séquences vocales stéréotypées, dans lesquelles les unités plus longues sont plus susceptibles d'être émises à la fin plutôt qu'au début d'une séquence (*Nomascus concolor*, *Nomascus nasutus* : Huang et al., 2020).
- 6 Le travail pionnier de Semple et ses collègues (2010) sur le macaque de Formose a suggéré l'existence d'un dénominateur commun entre les systèmes de communication des primates humains et non humains, notamment en ce qui concerne la présence de règles communes régissant la durée et l'occurrence des signaux. Les auteurs ont également suggéré que des forces évolutives comparables pourraient avoir conduit à une efficacité de codage accrue dans le comportement vocal des primates (Semple et al., 2010). Par conséquent, compte tenu du débat en cours sur la présence de compromis entre la durée et l'occurrence des signaux dans les séquences de primates non humains, des recherches sur des espèces précédemment ignorées sont nécessaires. Au sein de la superfamille des singes, les Hominidae ont divergé de la famille des Hylobatidae il y a 13 à 33 millions d'années (Glazko & Nei, 2003), tandis que les lémuriens ont divergé il y a plus de 70 millions d'années (Herrera & Dávalos, 2016). Ainsi, l'étude de la seule espèce chantante parmi les lémuriens élargit considérablement notre perspective sur la conformité des primates non humains aux lois linguistiques. L'indri (*Indri indri*) est la seule espèce de lémuriens qui chante (Haimoff, 1986). Les indris sont génétiquement monogames (Bonadonna et al., 2014 ; Bonadonna et al., 2019) et vivent en petits groupes familiaux composés du couple reproducteur et de leur progéniture (Torti et al., 2017). Chaque groupe occupe et défend un territoire exclusif (Bonadonna et al., 2017) en utilisant principalement des séquences vocales fortes et complexes (c'est-à-dire des chants ; Torti et al., 2013). Étant donné que les territoires sont stables dans le temps (Bonadonna et al., 2020), les chants servent également de médiateur à la dynamique spatiale intra et intergroupe au fil des années (Bonadonna et al., 2020). Outre une séquence d'introduction (comprenant des roars et des long notes - Pollock et al., 1986 ; Thalmann et al., 1993 ; Sorrentino et al., 2013), les chants des indris sont composés de plusieurs unités vocales discrètes (Gamba et al., 2011 ; Gamba et al., 2016), organisées en phrases. Ces séquences, appelées phrases descendantes en raison d'une fréquence qui diminue avec la phrase (Thalmann et al., 1993 ; Sorrentino et al., 2013 ; Gamba et al., 2016), constituent la partie centrale du chant des indris, peuvent comprendre de deux à six unités (Thalmann et al., 1993 ; Giacoma et al., 2010 ; Gamba et al., 2016), et leur organisation présente un dimorphisme sexuel (Zanoli et al., 2020). Les chants peuvent

être émis en duo - lorsque seuls les membres du couple reproducteur chantent ensemble - ou en chœur lorsqu'un ou plusieurs membres non reproducteurs se joignent aux parents pour chanter. Tous les individus d'un groupe familial, âgés d'un an ou plus, peuvent se joindre au chœur (Torti et al., 2018, De Gregorio et al., 2021).

- 7 En étudiant la structure des phrases que les indris émettent pendant le chant, nous avons essayé de comprendre si la production vocale de cette espèce est soumise à des pressions sélectives pour la compression de l'information. Plus précisément, nous avons mesuré i) si les phrases des indris se conforment à la loi de la brièveté de Zipf. Cependant, étant données les preuves mitigées sur d'autres espèces (Huang et al., 2020 ; Clink et al., 2020b), nous n'avons pas formulé de prédiction précise. De plus, nous avons cherché à savoir ii) si la structure des phrases est conforme à la loi de Menzerath-Altmann, en nous attendant à ce que, conformément aux résultats sur la plupart des autres espèces de primates testées à ce jour (géladas : Gustison et al., 2016 ; chimpanzés : Fedurek et al., 2017 ; gibbons : Huang et al., 2020 ; Clink et al., 2020b), plus le nombre d'unités incluses dans une phrase est élevé, plus la durée des unités est courte. Enfin, nous avons étudié iii) l'allongement final, en prédisant que la dernière unité au sein d'une phrase serait plus longue que les précédentes, comme démontré chez les humains (Lindblom & Sundberg, 2007) et plus récemment chez deux espèces de primates chanteurs (Huang et al., 2020).

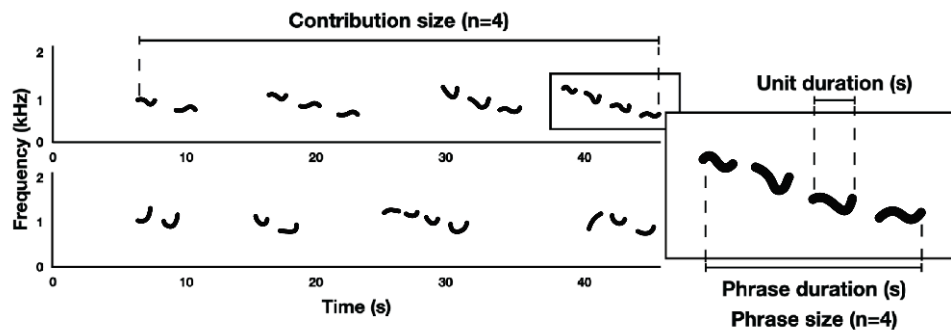
2 Méthodes

- 8 Nous avons enregistré les chants spontanés de dix groupes d'indri peuplant la forêt de Maromizaha (18° 56' 49" S, 48° 27' 53" E) à Madagascar. Les données ont été collectées sur le terrain de 2009 à 2020, à l'aide d'enregistreurs (Sound Devices 702, Olympus S100 et LS05, Tascam DR-100, DR-40 et DR-05, ou Zoom H5) connectés à un microphone (Sennheiser ME 66 ou ME 67, ou AKG Acoustics CK 98 - fréquence d'échantillonnage 44,1 kHz, résolution 16 bits). Lors de l'enregistrement des chants, grâce à l'utilisation de l'échantillonnage par animal focal (Altmann, 1974) et de l'identification des animaux par leurs marques naturelles, nous avons attribué chaque vocalisation à un individu spécifique. Les chants des indris comprenant la participation d'au moins deux individus, nous avons édité les chants à l'aide du programme Praat v. 6.0.28 (Boersma & Weenink, 2017) et avons sélectionné et extrait manuellement le contour de la fréquence fondamentale de la contribution de chaque indri aux chants (toutes les émissions d'un individu particulier - De Gregorio et al., 2019). En suivant la méthodologie précédemment décrite dans Gamba et al., (2016) et De Gregorio et al., (2019), nous avons ensuite identifié et étiqueté les phrases descendantes en fonction du nombre d'éléments qu'elles comprenaient (une phrase peut comprendre de deux à six unités - Thalmann et al., 1993 ; Giacoma et al., 2010 ; Gamba et al., 2016) ; par exemple, nous avons étiqueté une phrase comprenant quatre unités comme un DP₄ (Fig. 1). Nous avons identifié 8838 phrases (4127 DP₂, 3765 DP₃, 900 DP₄, 46 DP₅), isolées de 683 chants et 1534 contributions individuelles émises par 53 individus (28 mâles : 11 mâles dominants et 17 mâles non dominants ; 25 femelles : 11 femelles adultes dominantes, 14 femelles non dominantes). Nous avons annoté le nombre d'unités constituant chaque phrase (phrase size ou taille de la phrase), le nombre de phrases incluses dans chaque contribution individuelle au chant (contribution size ou taille de la contribution), la durée de chaque unité de la phrase et la durée totale de la phrase (Fig. 1). Nous avons

ensuite estimé la proportion de chaque type de phrase dans chaque contribution individuelle aux chants (phrase proportion ou proportion de phrase, donnée par le rapport entre le nombre de phrases d'un certain type et le nombre total de phrases ; Fig. 1) pour tous les chants enregistrés entre 2012 et 2020. En utilisant le package `lme4` (Bates et al., 2015) du logiciel R (R Core Team, 2019, version 3.6.1), nous avons construit un total de sept modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM) : deux modèles ont été utilisés pour étudier la proportion de phrases, deux pour étudier la durée des phrases, et trois pour évaluer la variation de la durée unitaire (Document complémentaire 2). Pour tous les modèles, nous avons vérifié l'absence de colinéarité entre les prédicteurs en inspectant les facteurs d'inflation de la variance (package `vif`, Fox & Weisberg, 2011). Grâce à un `likelihood ratio test` (Dobson, 2002), nous avons ensuite vérifié la signification d'un modèle complet (comprenant à la fois les effets fixes et random) par rapport à un modèle nul (comprenant uniquement les facteurs random) et mesuré la valeur `p` pour chaque prédicteur à l'aide de la fonction R `drop1` (Barr et al., 2013). Nous avons d'abord évalué si le type de phrase influençait son occurrence, en incluant la proportion de phrase comme variable de réponse, et le type de phrase et le sexe comme facteurs fixes. De plus, afin de déterminer si le sexe influençait l'occurrence des différents types de phrases, nous avons exécuté un deuxième modèle incluant la proportion de phrases comme variable de réponse et une interaction entre le sexe et le type de phrase comme facteur fixe.

- 9 Ensuite, pour nous assurer que les phrases descendantes les plus courantes présentaient une durée réduite, nous avons exécuté un modèle utilisant la durée de la phrase comme variable de réponse et le type de phrase et le sexe comme facteurs fixes. Pour étudier l'influence du sexe et du type de phrase, nous avons exécuté un quatrième modèle, incluant la durée de la phrase comme variable de réponse et une interaction entre le sexe et le type de phrase comme facteur fixe.
- 10 Les trois derniers modèles ont porté sur la variation de la durée de l'unité ; nous avons d'abord évalué la relation entre la durée de l'unité (variable de réponse), sa position dans la phrase, le nombre d'unités constituant une phrase (type de phrase) et le sexe de l'émetteur (facteurs fixes). Pour évaluer l'influence du sexe et du type de phrase sur la durée de l'unité, nous avons exécuté un modèle incluant la durée de l'unité comme variable de réponse et sa position dans la phrase, et une interaction entre le sexe et le type de phrase comme facteurs fixes. Pour considérer l'influence de la position de l'unité dans la phrase, le dernier modèle incluait la durée de l'unité comme variable de réponse et une interaction entre le sexe, le type de phrase et la position de l'unité dans la phrase comme facteurs fixes. Nous avons inclus le groupe, l'individu et les contributions individuelles (les deux dernières `nested`) comme effets random dans tous les modèles. Pour les modèles contenant une interaction entre deux facteurs ou plus, nous avons ensuite effectué toutes les comparaisons par paires pour chaque niveau des interactions en utilisant le package `multcomp` de contraste multiple du logiciel R (Bretz et al., 2010) avec un test post-hoc de Tukey et nous avons indiqué l'estimation, la valeur `z` et la valeur `p`. Dans chaque cas, les données répondaient aux hypothèses requises (test de normalité d'Anderson-Darling).

Figure 1



Représentation schématique du spectrogramme (temps (s) sur l'axe des x, fréquence (kHz) sur l'axe des y) de la fréquence fondamentale isolée d'un indri mâle (en haut) et d'un indri femelle (en bas). Une phrase descendante comprenant quatre unités (DP_4) est illustrée, pour décrire les paramètres acoustiques suivants : taille de la contribution (en termes de nombre de phrases incluses dans une contribution individuelle), durée de la phrase (s) et taille (en termes de nombre d'unités incluses dans une phrase), durée de l'unité (s). Le rapport entre le nombre de phrases d'un certain type et le nombre total de phrases représente la proportion de phrases (c'est-à-dire que la proportion des deux DP_3 dans la contribution du mâle représente 50%). Le spectrogramme a été généré avec le logiciel R, en utilisant le package Seewave (Sueur et al., 2008).

3 Résultats

3.1 Proportion de phrases

- 11 Les chants d'indris comprennent une proportion similaire de phrases composées de deux et trois unités (DP_2 : moyenne \pm sd = 0.471 ± 0.220 ; DP_3 : moyenne \pm sd = 0.485 ± 0.200), supérieure à celle des phrases plus longues (DP_4 : moyenne \pm sd = 0.255 ± 0.164 ; DP_5 : moyenne \pm sd = 0.193 ± 0.191 ; Fig. 2a). Ceci est soutenu par les résultats des GLMMs, qui ont indiqué un effet de la taille de la phrase sur son occurrence, où plus la taille des phrases est grande, plus leur proportion dans les chants est réduite (modèle nul *versus* modèle complet : $\chi^2 = 447.459$, $df = 4$, $p < 0.001$; Tab. 1). Inversement, nous n'avons pas détecté de différence dans la fréquence d'occurrence entre les phrases composées de deux et trois unités ni entre les phrases comprenant quatre et cinq unités (Tab. 1). En considérant le sexe de l'émetteur, nous avons constaté que les femelles et les mâles ne présentent que de légères différences dans la proportion de phrases incluses dans leurs chants (moyenne \pm sd ; DP_2 , mâles 0.488 ± 0.235 ; femelles : 0.453 ± 0.202 ; DP_3 , mâles : 0.498 ± 0.205 ; femelles : 0.471 ± 0.193 ; DP_4 , mâles : 0.295 ± 0.153 ; femelles : 0.233 ± 0.167 ; DP_5 , mâles : 0.213 ± 0.208 ; femelles : 0.180 ± 0.181 ; Fig. 2a). Comme indiqué par le modèle incluant l'interaction entre le sexe et le type de phrase, nous n'avons pas détecté d'effet significatif du sexe sur l'occurrence des phrases pour aucun des types de phrases (modèle nul *versus* modèle complet : $\chi^2 = 452.881$, $df = 7$, $p < 0.001$; mâles *versus* femelles : estimation = -0.005 , SE = 0.024 , $t = -0.224$, $p = 0.824$; voir Tab. 1 ; Fig. 2a).

Tableau 1

Type de phrase	Proportion				Type de phrase	Proportion			
	E	SE	z	p		* Sexe	E	SE	z
DP ₃ -DP ₂	0.014	0.008	1.818	0.238	DP ₂ (M vs F)	-0.009	0.024	-0.224	1.000
DP ₄ -DP ₂	-0.190	0.010	-18.552	<0.001	DP ₃ (M vs F)	-0.009	0.024	-0.379	1.000
DP ₅ -DP ₂	-0.245	0.031	-7.956	<0.001	DP ₄ (M vs F)	0.037	0.028	1.348	0.841
DP ₄ -DP ₃	-0.205	0.010	-20.008	<0.001	DP ₅ (M vs F)	0.026	0.065	0.405	1.000
DP ₅ -DP ₃	-0.260	0.031	-8.428	<0.001					
DP ₅ -DP ₄	-0.054	0.031	-1.755	0.267					

Résultats du test de Tukey pour l'effet du type de phrase descendant (à gauche) et pour l'interaction incluant le sexe et le type de phrase (à droite) sur la proportion de chaque type de phrase (test de normalité d'Anderson-Darling : $A = 32.669$, $p < 0.001$) inclus dans une contribution. Les valeurs statistiquement significatives sont indiquées en gras. M : mâles ; F : femelles ; DP₂ : Phrase descendante incluant deux unités ; DP₃ : Phrase descendante incluant trois unités ; DP₄ : Phrase descendante incluant quatre unités ; DP₅ : Phrase descendante comprenant cinq unités.

3.2 Durée de la phrase

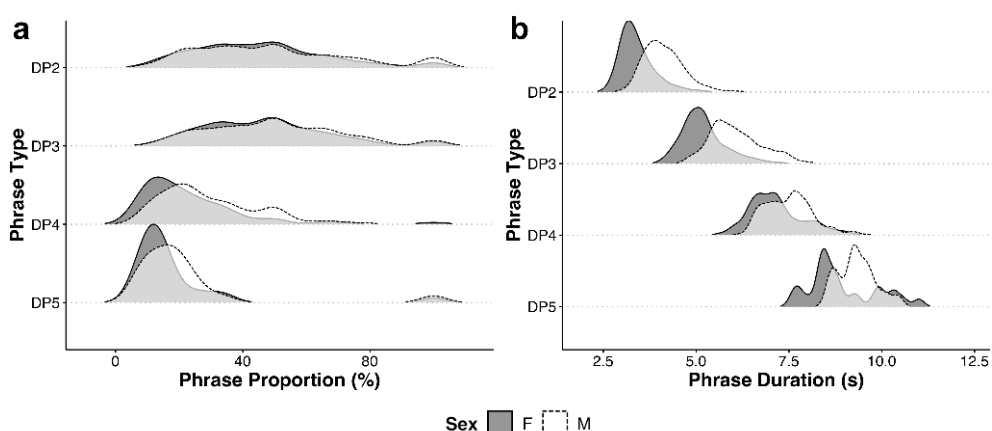
- 12 Nos résultats indiquent également que plus la taille de la phrase est grande, plus sa durée est longue (modèle nul *versus* modèle complet : $\chi^2 = 18305.460$, $df = 3$, $p < 0.001$). En effet, avec une durée moyenne de 3.736 ± 0.630 s, DP₂ est significativement plus courte que toutes les autres phrases (Fig. 2b ; moyenne \pm SD : DP₃ = 5.591 ± 0.791 s ; DP₄ = 7.277 ± 0.743 s ; DP₅ = 9.102 ± 0.804 s ; DP₃ est significativement plus courte que DP₄ et DP₅ tandis que DP₄ est plus courte que DP₅ (Tab. 2). Nous avons également constaté que la durée des phrases varie en fonction du sexe de l'émetteur, les phrases des mâles étant plus longues que les phrases émises par les femelles (moyenne \pm sd ; DP₂, mâles : 4.126 ± 0.550 s ; femelles : 3.405 ± 0.489 s ; DP₃, mâles : 6.073 ± 0.707 s ; femelles : 5.201 ± 0.621 s ; DP₄, mâles : 7.510 ± 0.691 s ; femelles : 7.151 ± 0.740 s ; DP₅, mâles : 9.329 ± 0.507 s ; femelles : 8.945 ± 0.935 s ; modèle nul *versus* modèle complet : $\chi^2 = 18328.330$, $df = 4$, $p < 0.001$; mâles *versus* femelles : $E = 0.145$, $SE = 0.023$, $t = 74.922$, $p < 0,001$; Fig. 2b). En particulier, le modèle incluant une interaction entre le sexe et le type de phrase montre que la durée des phrases varie à la fois avec le sexe de l'émetteur et le type de phrase, pour les phrases comprenant jusqu'à quatre unités. Cependant, nous n'avons pas trouvé de différences dans la durée du DP₅ (modèle nul *versus* modèle complet : $\chi^2 = 18448.360$, $df = 7$, $p < 0.001$; Tab. 2 ; Fig. 2b).

Tableau 2

Type de phrase	Durée de la phrase				Type de phrase	Durée de la phrase			
	E	SE	z	p		* Sexe	E	SE	z
DP ₃ -DP ₂	0.418	0.002	201.30	<0.001	DP ₂ (M vs F)	0.160	0.017	9.086	<0.001
DP ₄ -DP ₂	0.706	0.003	202.81	<0.001	DP ₃ (M vs F)	0.137	0.017	7.754	<0.001
DP ₅ -DP ₂	0.958	0.014	69.435	<0.001	DP ₄ (M vs F)	0.087	0.01	4.709	<0.001
DP ₄ -DP ₃	0.288	0.003	83.49	<0.001	DP ₅ (M vs F)	0.019	0.033	0.604	0.998
DP ₅ -DP ₃	-0.540	0.014	39.17	<0.001					
DP ₅ -DP ₄	0.252	0.014	18.06	<0.001					

Résultats du test de Tukey pour l'effet du type de phrase descendante (gauche) et pour l'interaction incluant le sexe et le type de phrase (droite) sur la durée de la phrase (test de normalité d'Anderson-Darling : $A = 43.608$, $p < 0.001$). Les valeurs statistiquement significatives sont indiquées en gras. M : mâles ; F : femelles ; DP₂ : Phrase descendante incluant deux unités ; DP₃ : Phrase descendante incluant trois unités ; DP₄ : Phrase descendante incluant quatre unités ; DP₅ : Phrase descendante comprenant cinq unités.

Figure 2



a) Graphique de densité représentant la proportion des différents types de phrases inclus dans les contributions individuelles au chant, pour les deux sexes. b) Graphique de densité représentant la variation de la durée de la phrase en fonction du type de phrase pour les deux sexes. Les graphiques ont été générés à l'aide du logiciel R, en utilisant le package ggplot2 (Wickham, 2016).

3.3 Durée de l'unité

- 13 Nous avons constaté que la durée des unités est influencée par la taille de la phrase, la position dans la phrase et le sexe de l'émetteur (modèle nul *versus* modèle complet : $\chi^2 = 11315.51$, $df = 6$, $p < 0.001$). En particulier, nous avons constaté que plus la taille de la phrase est grande, plus la durée des unités est courte ($E = -0.124$, $SE = 0.001$, $t = -99.570$, $p < 0.001$) et que les unités des mâles sont plus longues que les unités des femelles ($E = 0.184$, $SE = 0.020$, $t = 8.994$, $p < 0.001$). Le modèle considérant l'interaction entre le sexe et le type de phrase (modèle nul *versus* modèle complet : $\chi^2 = 11677.690$, $df = 8$, $p < 0.001$) indique que les mâles émettent des unités plus longues, indépendamment de la taille de la phrase, dans les phrases comprenant jusqu'à quatre unités ; nous n'avons trouvé aucune différence de durée des unités dans les phrases comprenant cinq unités

(Fig. 3 ; Tab. 3). Nos résultats indiquent également que les unités présentent une augmentation progressive de leur durée le long de la phrase (voir Tab. 3 ; Fig. 3). En effet, toutes les unités, à l'exception de la deuxième unité des phrases comprenant quatre et cinq unités, sont plus longues que toutes les précédentes, pour tous les types de phrases (Tab. 4, Fig. 3).

Tableau 3

Type d'unité	Durée de l'unité				Type de phrase * Sexe	Durée de l'unité			
	E	SE	z	p		E	SE	z	p
2 nd - 1 st	0.048	0.001	29.841	<0.001	DP ₂ (M vs F)	0.213	0.020	10.475	<0.001
3 rd - 1 st	0.017	0.002	86.766	<0.001	DP ₃ (M vs F)	0.174	0.020	8.553	<0.001
4 th - 1 st	0.299	0.004	74.482	<0.001	DP ₄ (M vs F)	0.126	0.021	6.099	<0.001
5 th - 1 st	0.434	0.017	26.014	<0.001	DP ₅ (M vs F)	0.065	0.261	2.487	0.129
3 rd - 2 nd	0.129	0.002	63.205	<0.001					
4 th - 2 nd	0.251	0.004	62.519	<0.001					
5 th - 2 nd	0.386	0.017	23.134	<0.001					
4 th - 3 rd	0.122	0.004	30.713	<0.001					
5 th - 3 rd	0.257	0.017	15.445	<0.001					
5 th - 4 th	0.135	0.017	8.006	<0.001					

Résultats du test de Tukey pour l'effet du type d'unité (gauche) et pour l'interaction incluant le sexe et le type de phrase (droite) sur la durée de l'unité (test de normalité d'Anderson-Darling : $A = 273.7$, $p < 0.001$). Les valeurs statistiquement significatives sont indiquées en gras. M : mâles ; F : femelles ; DP₂ : Phrase descendante incluant deux unités ; DP₃ : Phrase descendante incluant trois unités ; DP₄ : Phrase descendante incluant quatre unités ; DP₅ : Phrase descendante comprenant cinq unités. Le type d'unité indique la position de l'unité dans la phrase (c'est-à-dire que 1st est la première unité dans la phrase).

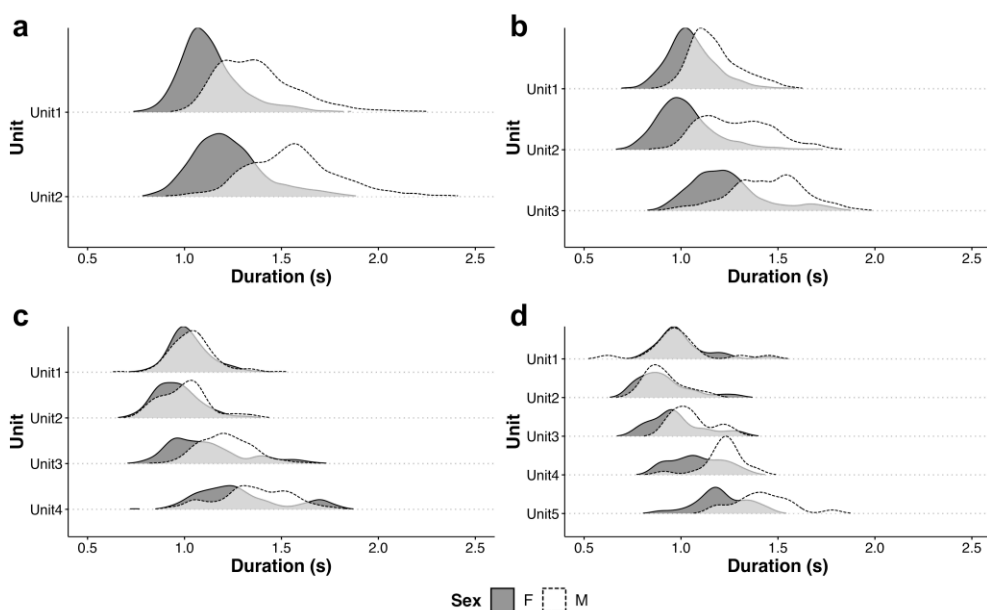
- 14 Enfin, nous avons constaté que la durée des unités est influencée non seulement par leur position dans la phrase, le type de phrase et le sexe, mais aussi par une interaction entre tous ces facteurs (modèle nul versus modèle complet : $\chi^2 = 13907.600$, $df = 33$, $p < 0.001$). Nos résultats indiquent en effet que les durées de toutes les unités diffèrent entre les sexes (les mâles émettent des unités plus longues que les femelles), et selon leur position dans la phrase, pour les phrases comprenant jusqu'à quatre unités (Document complémentaire 1). Pourtant, seule la dernière unité des phrases comprenant cinq notes présente un dimorphisme sexuel (Tab. 4 ; Fig. 3).

Tableau 4

Type de phrase	Type d'unité	E	SE	z	p	
	(durée moyenne ± SD)					
Mâles vs Femelles	DP ₂	1 st (1.249 ± 0.210s)	0.186	0.020	9.096	< 0.001
		2 nd (1.385 ± 0.284s)	0.240	0.020	11.719	< 0.001
	DP ₃	1 st (1.109 ± 0.146s)	0.118	0.020	5.747	< 0.001
		2 nd (1.141 ± 0.215s)	0.233	0.020	11.377	< 0.001
		3 rd (1.329 ± 0.224s)	0.170	0.020	8.289	< 0.001
	DP ₄	1 st (1.033 ± 0.110s)	0.089	0.021	4.132	< 0.001
		2 nd (0.975 ± 0.123s)	0.117	0.021	5.425	< 0.001
		3 rd (1.148 ± 0.185s)	0.169	0.021	7.852	< 0.001
		4 th (1.310 ± 0.219s)	0.131	0.021	6.072	< 0.001
	DP ₅	1 st (1.000 ± 0.152s)	-0.025	0.038	-0.677	1.000
2 nd (0.910 ± 0.121s)		0.003	0.038	0.084	1.000	
3 rd (1.008 ± 0.133s)		0.076	0.038	2.017	0.922	
4 th (1.140 ± 0.138s)		0.114	0.038	3.011	0.213	
5 th (1.294 ± 0.174s)		0.157	0.038	4.154	< 0.001	

Résultats du test post-hoc de Tukey pour l'interaction incluant le sexe, le type de phrase et la position de l'unité. Les valeurs statistiquement significatives sont indiquées en gras. M : mâles ; F : femelles ; DP₂ : Phrase descendante incluant deux unités ; DP₃ : Phrase descendante incluant trois unités ; DP₄ : Phrase descendante incluant quatre unités ; DP₅ : Phrase descendante comprenant cinq unités. Le type d'unité (pour lequel nous avons rapporté la durée moyenne ± l'écart-type) indique la position de l'unité dans la phrase (c'est-à-dire que 1st est la première unité dans la phrase).

Figure 3



Graphiques de densité montrant la durée des différentes unités d'une phrase, pour les différents types de phrases, pour les mâles et les femelles. a) Phrase descendante incluant deux unités ; b) Phrase descendante incluant trois unités ; c) Phrase descendante incluant quatre unités ; d) Phrase descendante incluant cinq unités. Les graphiques ont été générés à l'aide du logiciel R, en utilisant le package ggplot2 (Wickham, 2016).

4 Discussion

- 15 Nos résultats fournissent la première preuve irréfutable que les chants des indris suivent à la fois la loi de la brièveté de Zipf et la loi de Menzerath-Altmann. Cette étude est la première concernant la conformité des séquences vocales d'une espèce de lémuriens aux lois linguistiques. Conformément au principe de Zipf, nous avons constaté qu'une augmentation de la taille de la phrase est corrélée négativement à son occurrence. En effet, les phrases composées de deux et trois unités ont tendance à être incluses dans les chants presque deux fois plus souvent que les phrases comprenant quatre ou cinq unités. En contrôlant la durée de la phrase, nous avons également constaté que les types de phrases les plus courants (DP_2 et DP_3) sont plus courts que les phrases longues et peu fréquentes. Nos résultats sont conformes aux conclusions précédentes sur d'autres espèces de primates pour la communication vocale (macaque de Formose : Semple et al., 2010 ; 2013) et gestuelle (gorille occidental : Genty & Byrne, 2010 ; chimpanzé : Heesen et al., 2019). Cette enquête, conforme à de récents résultats sur les gibbons (Huang et al., 2020), corrobore également les preuves que les chants des primates se conforment à la loi de la brièveté de Zipf et élargit les conclusions sur la prévalence de cette caractéristique dans les systèmes de communication. Nous avons en effet démontré que, contrairement aux géladas (Gustison et al., 2016) et aux chauves-souris (Luo et al., 2013), où la loi de la brièveté de Zip caractérise les vocalisations à courte distance, celle-ci persiste également dans la communication à longue distance, comme cela a été constaté chez deux espèces de gibbons à crête, dont le cri matinal englobe les règles de compression et suit la loi de la brièveté de Zipf (Huang et al., 2020). En accord avec la loi de Menzerath-Altmann (Altmann, 1980), nous

avons trouvé une corrélation négative entre le nombre d'unités incluses dans une phrase et leur durée, montrant une compensation entre la durée de la construction et celle de ses constituants. Un tel type de compensation est en accord avec un nombre croissant de preuves concernant le comportement vocal de différentes espèces (manchots africains : Favaro et al., 2020 ; géladas : Gustison et al., 2016, chimpanzés : Fedurek et al., 2017 ; gibbons de Müller : Clink et al., 2020b ; gibbon de Cao-vit, gibbon noir : Huang et al., 2020). La conformité à la loi de Menzerath-Altmann peut être le résultat d'une sélection de l'efficacité du codage (Gustison et al., 2016) ou peut dépendre de contraintes mécaniques pour la production vocale (Clink et al., 2020b) tandis que la compression (Bezerra et al., 2011) est supposée être le résultat de deux pressions : la précision (éviter l'ambiguïté) et l'efficacité (Ferrer-i-Cancho et al., 2020). Chez les indris, i) l'émission de phrases possédant plus d'unités semble n'être possible que tant que la durée d'une phrase est équilibrée avec celle de ses unités et ii) nous avons démontré que les indris réduisent la longueur de leur phonation (c'est-à-dire la partie du chant chantée) quand la durée du chant augmente (De Gregorio et al., 2019). Enfin, comme cela a été rapporté chez les humains (Lindblom & Sundberg, 2007) et chez deux espèces de gibbons à crête (Huang et al., 2020), les indris augmentent la durée des unités vers la toute fin d'une phrase et, comme cela a été suggéré récemment, la durée d'une unité émise peut refléter les contraintes respiratoires liées à l'émission des unités précédentes (Favaro et al., 2020). La réduction de la durée des unités au début d'une séquence peut donc permettre aux indris d'éviter les contraintes de respiration, comme cela a été supposé pour les gibbons (Huang et al., 2020).

- 16 En outre, bien qu'ils se concentrent sur un sous-ensemble du répertoire vocal, nos résultats fournissent la preuve qu'au moins au niveau de la phrase, les chants des indris se conforment aux principes de compression vocale et que, si d'une part les contraintes physiques peuvent avoir un impact sur la durée du signal, la redondance du signal peut d'autre part permettre aux indris de surmonter la perte d'informations due à la compression du signal. En effet, la maximisation de la redondance peut représenter une alternative potentielle à la compression où la pression pour la compression peut rendre un signal plus sensible au bruit de fond (Ferrer-i-Cancho et al., 2013). Les chants des indris, comme les chants solitaires des gibbons, consistent en une répétition de phrases et, comme proposé pour les gibbons *Nomascus*, la redondance du signal peut compenser la perte d'informations générée par la compression (Huang et al., 2020). Le rôle des caractéristiques environnementales dans la formation des caractéristiques acoustiques des signaux et dans l'influence de leur perception est une hypothèse de longue date (Marler, 1967) et la sélection naturelle favorise en effet la structure des signaux et les stratégies de signalisation qui maximisent la transmission des signaux tout en minimisant leur dégradation (Endler, 1992). Les indris utilisent les chants comme médiateur de la communication à longue distance, en particulier pour défendre activement leurs territoires (Torti et al., 2013 ; Bonadonna et al., 2017). Nous pouvons conclure que la structure du chant est susceptible d'être adaptée à l'environnement d'émission. Différentes stratégies ont été proposées pour faire face aux interférences acoustiques liées aux caractéristiques environnementales (Waser & Brown, 1986). Par exemple, les ajustements vocaux induits par le bruit de fond (ouistiti commun : Roy et al., 2011 ; tamarin à crête blanche : Egnor & Hauser, 2006), les échanges antiphoniques ou les structures redondantes (Roy et al., 2011). La combinaison d'unités en séquences peut augmenter la capacité de communication (Plotkin & Nowak, 2000) : chez les indris, la combinaison de la compression de la durée du signal avec la redondance des phrases

peut représenter une stratégie pour maximiser la transmission du signal, et par conséquent, leur communication à longue distance est probablement un équilibre entre la compression et l'efficacité. De plus, les chants des indris sont des appels émis par plusieurs individus en même temps qui peuvent être utilisés pour transmettre des informations sur le sexe (Gamba et al., 2016 ; De Gregorio et al., 2019), l'âge (De Gregorio et al., 2021), et l'individualité des émetteurs (Torti et al., 2017). Les chants peuvent également véhiculer des informations sur l'état reproducteur des individus (Gamba et al., 2016), et servir de médiateur pour l'attraction des partenaires et la formation de couples à distance (Torti et al., 2013).

- 17 D'une part, comme proposé pour les ouistitis communs, la répétition persistante des phrases garantit la redondance des informations (Roy et al., 2011). Elle permet d'éviter le chevauchement avec d'autres individus, ce qui est crucial pour les indris non reproducteurs afin d'augmenter leur chance de diffuser leur individualité et leur statut de non-reproducteurs (Gamba et al., 2016). D'autre part, le compromis entre les unités et la durée des phrases que nous avons trouvé chez les mâles et les femelles peut être le résultat de pressions agissant sur les deux sexes pour assurer la transmission du signal (Favaro et al., 2020). Par conséquent, nous suggérons que les indris, comme cela a été supposé pour les géladas (Gustison et al., 2016), les chimpanzés (Fedurek et al., 2017) et les gibbons (Clink et al., 2020a ; b ; Huang et al., 2020), ne peuvent pas produire de longues phrases et de longues notes en même temps. Plutôt qu'être le seul produit de la sélection pour l'efficacité du codage, leur production vocale serait le résultat d'un compromis entre la nécessité d'assurer la transmission du signal, la nécessité de réduire les coûts énergétiques de la production d'une séquence vocale étendue (c'est-à-dire la production vocale des ouistitis communes ; Ghazanfar et al., 2019), et les limitations dues aux contraintes mécaniques du contrôle de la respiration (MacLarnon & Hewitt, 1999 ; Hewitt et al., 2002), comme cela a été supposé pour les chimpanzés (Fedurek et al., 2017).
- 18 En conclusion, cette étude représente la première preuve de la conformité du comportement vocal d'un prosimien à la loi de brièveté de Zipf et à la loi de Menzerath-Altmann, une nouvelle preuve parmi celles qui corroborent que les pressions sélectives pour la compression sont partagées entre différents systèmes de communication vocale (Ferrer-i-Cancho et al., 2013). Nos résultats indiquent que ces caractéristiques, précédemment démontrées chez les humains et les singes, caractérisent également la production vocale des primates strepsirrhiniens. Par conséquent, les pressions sélectives pour la compression vocale pourraient être plus ancestrales qu'on ne le pensait auparavant, au sein de l'ordre des Primates.

Remerciements

- 19 Cette étude a été soutenue par l'Università degli Studi di Torino et par des subventions du Parco Natura Viva-Garda Zoological Park. Nous sommes reconnaissants à Cesare Avesani Zaborra et Caterina Spiezio pour leur soutien. Nous remercions également le GERP (Groupe d'Étude et de Recherche sur les Primates de Madagascar) pour l'organisation de la logistique de terrain ainsi que les guides de terrain et les assistants qui nous ont aidés pendant la collecte des données. Cette étude est une traduction de 'Valente et al. Linguistic laws of brevity: conformity in *Indri indri*. *Animal Cognition* 24, 897-906, 2021, Springer Nature. 10.1007/s10071-021-01495-3'.

- 20 Contributions des auteurs DV, MG et LF ont conçu l'étude et la méthodologie ; VT, DV, CDG, AZ et TR ont recueilli les données ; DV et MG ont effectué l'analyse formelle et l'investigation ; DV a rédigé le manuscrit, tous les auteurs ont édité le manuscrit et approuvé sa version finale.
- 21 Disponibilité des données Les données utilisées dans cette étude peuvent être consultées sur le site https://github.com/sciabola/ANCO2021_DATA.
- 22 Les permis de recherche pour cette étude ont été accordés par la Direction des Eaux et Forêts et Madagascar National Parks (anciennement ANGAP).
- 23 2004 : N190/MINENV.EF/SG/DGEF/DPB/SCBLF/RECH;
 2005 : 197/MINENV.EF/SG/DGEF/DPB/SCBLF/RECH ;
 2006 : N172/06/MINENV.EF/SG/DGEF/DPB/SCBLF ;
 2007 : N0220/07/MINENV.EF/SG/DGEF/DPSAP/SSE ;
 2008 : N258/08/MEFT/SG/ DGEF/DSAP/SSE ;
 2009 : N243/09/MEF/SG/DGF/DCB.SAP/SLRSE ;
 2010 : N118/10/MEF/SG/DGF/DCB.SAP/SCBSE et 293/10/MEF/SG/DGF/DCB.SAP/SCB ;
 2011 : N274/11/MEF/SG/DGF/DCB.SAP/SCB ;
 2012 : N245/12/MEF/ SG/DGF/DCB.SAP/SCB ;
 2013 : permis non requis car la collecte de données a été effectuée par des citoyens malgaches uniquement.
 2014 : N066/14/MEF/SG/DGF/DCB.SAP/SCB ;
 2015 : N180/15/MEEMF/SG/DGF/DAPT/SCBT ;
 2016 : N98/16/MEEMF/SG/DGF/DAPT/SCB.Re et N217/16/MEEMF/SG/DGF/DSAP/SCB.Re ;
 2017 : 73/17/MEEF/SG/DGF/DSAP/SCB.RE ;
 2018 : 91/18/MEEF/SG/DGF/DSAP/SCB.Re ;
 2019 : 118/19/MEDD/SG/DGEF/DSAP/DGRNE et 284/19/MEDD/SG/DGEF/DSAP/DGRNE ;
 2019/2020 : 338/19/MEDD/SG/DGEF/DSAP/DGRNE.
- 24 L'approbation pour les recherches observationnelles et pour les études qui n'impliquent pas de manipulation d'animaux n'est pas requise par nos comités institutionnels.

Conflits d'intérêts

- 25 Les auteurs ne déclarent aucun conflit d'intérêt.

BIBLIOGRAPHIE

Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-266.

Altmann G. 1980. Prolegomena to Menzerath's law. *Glottometrika* 2: 1-10.

Barr DJ, Levy R, Scheepers C, Tily HJ. 2013. Random effects structure for confirmatory hypothesis testing: keep it maximal. *Journal of Memory and Language* 68: 255-278.

- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed- Effects Models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1-48.
- Bezerra BM, Souto AS, Radford AN, Jones G. 2011. Brevity is not always a virtue in primate communication. *Biology Letters* 7: 23-25.
- Boersma P, Weenink D. 2017. Praat: Doing Phonetics by Computer [Computer Program]. Version 6.0.28. <http://www.praat.org>. Retrieved 23 March 2017.
- Bonadonna G, Torti V, Randrianarison RM, Martinet N, Gamba M, Giacoma C. 2014. Behavioral correlates of extra-pair copulation in *Indri indri*. *Primates* 55: 119-123.
- Bonadonna G, Torti V, Sorrentino V, Randrianarison RM, Zaccagno M, Gamba M, Giacoma C. 2017. Territory exclusivity and intergroup encounters in the indris (Mammalia: Primates: Indridae: *Indri indri*) upon methodological tuning. *The European Zoological Journal* 84: 238-251.
- Bonadonna G, Torti V, De Gregorio C, et al. 2019. Evidence of genetic monogamy in the lemur *Indri (Indri indri)*. *American Journal of Primatology* 81: e22993.
- Bonadonna G, Zaccagno M, Torti V, et al. 2020. Intra-and intergroup spatial dynamics of a pair-living singing primate, *Indri indri*: A multiannual study of three *Indri* groups in Maromizaha Forest, Madagascar. *International Journal of Primatology* 41: 1-22.
- Bretz F, Hothorn T, Westfall P. 2010. *Multiple Comparisons Using R*. Boca Raton, Chapman & Hall/CRC Press.
- Briseño-Jaramillo M, Ramos-Fernandez G, Palacios-Romo, TM, Sosa-López, JR, Lemasson A. 2018. Age and social affinity effects on contact call interactions in free-ranging spider monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72: 192.
- Cäsar C, Zuberbühler K. 2012. Referential alarm calling behaviour in New World primates. *Current Zoology* 58: 680-697.
- Clay Z, Zuberbühler K. 2009. Food-associated calling sequences in bonobos. *Animal Behaviour* 77: 1387-1396.
- Clink DJ, Tasirin JS, Klinck H. 2020a. Vocal individuality and rhythm in male and female duet contributions of a nonhuman primate. *Current Zoology* 66: 173-186.
- Clink DJ, Ahmad AH, Klinck H. 2020b. Brevity is not a universal in animal communication: evidence for compression depends on the unit of analysis in small ape vocalizations. *Royal Society Open Science* 7: 200151.
- De Gregorio C, Zanolli A, Valente D, et al. 2019. Female indris determine the rhythmic structure of the song and sustain a higher cost when the chorus size increases. *Current Zoology* 65: 89-97.
- De Gregorio C, Carugati F, Estienne V, et al. 2021a. Born to sing! Song development in a singing primate. *Current Zoology* 67: 597-608.
- Demartsev V, Gordon N, Barocas A, et al. 2019. The 'Law of Brevity' in animal communication: sex-specific signaling optimization is determined by call amplitude rather than duration. *Evolution Letters* 3: 623-634.
- Dobson AJ. 2002. *An introduction to generalized linear models*. Boca Raton, CRC Press.
- Egnor SER, Hauser MD. 2006. Noise-induced vocal modulation in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology* 68: 1183-1190.
- Endler A. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist* 139: 125-153.

- Favaro L, Gamba M, Cresta E, et al. 2020. Do penguins' vocal sequences conform to linguistic laws? *Biology Letters* 16: 20190589.
- Fedurek P, Slocombe KE. 2011. Primate vocal communication: a useful tool for understanding human speech and language evolution? *Human Biology* 83: 153-173.
- Fedurek P, Zuberbühler K, Semple S. 2017. Trade-offs in the production of animal vocal sequences: insights from the structure of wild chimpanzee pant hoots. *Frontiers in Zoology* 14: 50.
- Ferrer-i-Cancho R, Hernández-Fernández A. 2013. The failure of the law of brevity in two New World primates. *Statistical caveats. Glottotheory International Journal of Theoretical Linguistics* 4: 45-55.
- Ferrer-i-Cancho R, Lusseau D. 2009. Efficient coding in dolphin surface behavioral patterns. *Complexity* 14: 23-25.
- Ferrer-i-Cancho R, McCowan B. 2012. The span of correlations in dolphin whistle sequences. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment* P06002.
- Ferrer-i-Cancho R, Hernández-Fernández A, Lusseau D, Agoramoorthy G, Hsu MJ, Semple S. 2013. Compression as a universal principle of Animal behavior. *Cognitive Science* 37: 1565-1578.
- Ferrer-i-Cancho R, Bentz C, Seguin C. 2020. Optimal Coding and the Origins of Zipfian Laws. *Journal of Quantitative Linguistics* 29: 165-194.
- Fox J, Weisberg S. 2011. *An R Companion to Applied Regression*, 2nd edn. Thousand Oaks, SAGE Publications
- Freeberg TM, Lucas JR. 2012. Information theoretical approaches to chick-a-dee calls of Carolina chickadees (*Poecile carolinensis*). *Journal of Comparative Psychology* 126: 68.
- Gamba M, Favaro L, Torti V, Sorrentino V, Giacomina C. 2011. Vocal tract flexibility and variation in the vocal output in wild indris. *Bioacoustics: the international journal of animal sound and its recording* 20: 251-265.
- Gamba M, Torti V, Estienne V, et al. 2016. The Indris Have Got Rhythm! Timing and Pitch Variation of a Primate Song Examined between Sexes and Age Classes. *Frontiers in Neuroscience* 10:249.
- Geissmann T. 2000. Gibbon songs and human music from an evolutionary perspective. In Wallin NL, Merker B, and Brown S (Eds.), *The origins of music* (pp 103-123). Cambridge, MIT Press.
- Genty E, Byrne RW. 2010. Why do gorillas make sequences of gestures? *Animal Cognition* 13: 287-301.
- Ghazanfar AA, Liao DA, Takahasi DY. 2019. Volition and learning in primate vocal behaviour. *Animal Behaviour* 151: 239-247.
- Giacomina C, Sorrentino V, Rabarivola C, Gamba M. 2010. Sex differences in the song of *Indri indri*. *International Journal of Primatology* 31: 539-551.
- Glazko GV, Nei M. 2003. Estimation of divergence times for major lineages of primate species. *Molecular Biology and Evolution* 20: 424-434.
- Gustison ML, Semple S, Ferrer-i-Cancho R, Bergman TJ. 2016. Gelada vocal sequences follow Menzerath's linguistic law. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 2750-2758.
- Haimoff EH. 1986. Convergence in the duetting of monogamous Old World primates. *Journal of Human Evolution* 15: 51-59.

- Heesen R, Hobaiter C, Ferrer-i-Cancho R, Semple S. 2019. Linguistic laws in chimpanzee gestural communication. *Proceedings of the Royal Society B* 286: 20182900.
- Herrera JP, Dávalos LM. 2016. Phylogeny and Divergence Times of Lemurs Inferred with Recent and Ancient Fossils in the Tree. *Systematic Biology* 65: 772-791.
- Hewitt G, MacLarnon A, Jones KE. 2002. The functions of laryngeal air sacs in primates: a new hypothesis. *Folia Primatologica* 73: 70-94.
- Huang M, Ma H, Ma C, Garber PA, Fan P. 2020. Male gibbon loud morning calls conform to Zipf's law of brevity and Menzerath's law: insights into the origin of human language. *Animal Behaviour* 160: 145-155.
- Katsu N, Yamada K, Okanoya K, Nakamichi M. 2019. Temporal adjustment of short calls according to a partner during vocal turn-taking in Japanese macaques. *Current Zoology* 65: 99-105.
- Kershenbaum A, Blumstein DT, Roch MA, et al. 2016. Acoustic sequences in non-human animals: a tutorial review and prospectus. *Biological Reviews* 91: 13-52.
- Leroux M, Townsend S. 2020. Call Combinations in Great Apes and the Evolution of Syntax. *Animal Behaviour and Cognition* 7: 131-139.
- Lindblom B, Sundberg J. 2007. The Human Voice in Speech and Singing. In Rossing TD (Ed.), *Springer Handbook of Acoustics* (pp. 669-712). New York, Springer-Verlag.
- Luo B, Jiang T, Liu Y, Wang J, Lin A, Wei X, Feng J. 2013. Brevity is prevalent in bat short-range communication *Journal of Comparative Physiology A* 199: 325-333.
- MacLarnon AM, Hewitt GP. 1999. The evolution of human speech: the role of enhanced breathing control. *American Journal of Physical Anthropology* 109: 341-63.
- Marler P. 1967. Animal communication signals. *Science* 157: 769-774.
- Ouattara K, Lemasson A, Zuberbühler K. 2009. Campbell's monkeys concatenate vocalizations into context-specific call sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 22026-22031.
- Piantadosi ST, Tily H, Gibson E. 2011. Word lengths are optimized for efficient communication. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 3526-3529.
- Plotkin JB, Nowak MA. 2000. Language evolution and information theory. *Journal of Theoretical Biology* 205: 147-159.
- Pollock JI. 1986. The song of the Indris (*Indri indri*; Primates: Lemuroidea): natural history, form and function. *International Journal of Primatology* 7: 225-267.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Roy S, Miller C, Gottsch D, Wang X. 2011. Vocal control by the common marmoset in the presence of interfering noise. *Journal of Experimental Biology* 214: 3619-3629.
- Savage P, Brown S, Sakai E, Currie T. 2015. Statistical universals reveal the structures and functions of human music. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 8987-8892.
- Semple S, Hsu MJ, Agoramoorthy G. 2010. Efficiency of coding in macaque vocal communication. *Biology Letters* 6: 469-471.
- Semple S, Hsu MJ, Agoramoorthy G, Ferrer-i-Cancho R. 2013. The Law of Brevity in Macaque Vocal Communication is not an Artefact of Analysing Mean Call Durations. *Journal of Quantitative Linguistics* 20: 209-217.

- Slocombe KE, Zuberbühler K. 2005. Functionally referential communication in a chimpanzee. *Current Biology* 15: 1779-1784.
- Sorrentino V, Gamba M, Giacoma C. 2013. A Quantitative Description of the Vocal Types Emitted in the Indri's song. In J Masters, M Gamba, & F Génin F (Eds.), *Leaping Ahead: Advances in Prosimian Biology* (pp. 315-322). New York, Springer Science + Business Media.
- Strauss U, Grzybek P, Altmann G. 2007. Word length and word frequency. In Grzybek P (Ed.) *Contributions to the science of text and language* (pp. 277-294). Dordrecht, Springer.
- Sueur J, Aubin, Simonis C. 2008. Seewave: A free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics* 18: 213-226.
- Thalmann U, Geissmann T, Simona A, Mutschler T. 1993. The indris of Anjanaharibe-Sud, northeastern Madagascar. *International Journal of Primatology* 14: 357-381.
- Torti V, Gamba M, Rabemananjara ZH, Giacoma C. 2013. The songs of the indris (Mammalia: Primates: Indridae): Contextual variation in the long-distance calls of a lemur. *Italian Journal of Zoology* 80: 596-607.
- Torti V, Bonadonna G, De Gregorio C, Valente D, Randrianarison RM, Friard O, Giacoma C. 2017. An intra-population analysis of the indris' song dissimilarity in the light of genetic distance. *Scientific Reports* 7: 10140.
- Torti V, Valente D, De Gregorio C, et al. 2018. Call and be counted! Can we reliably estimate the number of callers in the indri's (*Indri indri*) song? *PLoS ONE* 13: e0201664.
- Waser PM, Brown CH. 1986. Habitat acoustics and primate communication. *American Journal of Primatology* 10: 135-154.
- Watson SK, Heesen R, Hedwig D, Robbins MM, Townsend SW. 2020. An exploration of Menzerath's law in wild mountain gorilla vocal sequences. *Biology Letters* 16: 20200380.
- Wickham H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York, Springer-Verlag.
- Zanoli A, De Gregorio C, Valente D, et al. 2020. Sexually dimorphic phrase organization in the song of the indris (*Indri indri*). *American Journal of Primatology* 82:e23132.
- Zipf GK. 1945. The meaning-frequency relationship of words. *Journal of General Psychology* 33: 251-256.
- Zipf GK. 1949. *Human behavior and the principle of least effort. An introduction to human ecology*. New York and London, Hafner Publishing Company.

RÉSUMÉS

Les séquences vocales et gestuelles de plusieurs primates se conforment à deux principes généraux de compression de l'information : la compensation entre la durée d'une construction et celle de ses composants (loi de Menzerath-Altmann) et une relation inverse entre la durée d'un signal et son occurrence (loi d'abréviation de Zipf). Même si la loi de Zipf sur la brièveté a été proposée comme universelle dans la communication animale, les preuves de la conformité du comportement vocal des primates non humains aux lois linguistiques sont encore débattues, et les informations sur les primates strepsirrhiniens font défaut. Nous avons analysé le comportement vocal de la seule espèce de lémurien chanteur (*Indri indri*) afin de vérifier si le chant de cette espèce présente des preuves de compression. Comme les roars ont une structure chaotique qui empêche la reconnaissance de chaque émission individuelle, et que les longues

notes sont généralement émises par les mâles, nous nous sommes concentrés sur la partie centrale du chant (c'est-à-dire les phrases descendantes ou descending phrases, composées de deux à six unités). Nos résultats indiquent que les chants des indris se conforment aux lois linguistiques de Zipf et de Menzerath-Altman. En effet, les phrases plus courtes sont plus susceptibles d'être incluses dans le chant, et la durée des unités diminue avec l'augmentation de la taille des phrases. Nous avons également constaté que, malgré un dimorphisme sexuel dans la durée des unités et des phrases, ces lois caractérisent les séquences des mâles et des femelles. Nous fournissons la première preuve d'un compromis entre la durée et l'occurrence des signaux dans le comportement vocal d'une espèce de strepsirrhinien, ce qui suggère que, chez les primates, les pressions sélectives pour la compression vocale sont plus ancestrales qu'on ne le supposait auparavant.

Vocal and gestural sequences of many primate species conform to two principles of compression: the compensation between the length of a construct and that of its constituents (Menzerath-Altman law) and an inverse relationship between signal length and occurrence (Zipf's law of abbreviation). Although Zipf's law is considered a universal in animal communicative systems, evidence for the adherence of non-human primate vocal behavior to linguistic laws is debated, and information on strepsirrhines is absent. We investigated the vocal behavior of the only singing lemur (*Indri indri*) to test whether the song of this species shows indication for compression. Because roars have a chaotic structure that prevents the recognition of each individual emission, and long notes are mainly emitted by males, we relied on the core part of the song (i.e., descending phrases, composed of two to six units). Our results indicate that songs conform to both laws. Indeed, shorter phrases are more likely included in the songs, in conformity to Zipf's law, and unit length decreases with increasing phrase size, in line with Menzerath-Altman law. Furthermore, despite a sexual dimorphism of both units and phrases duration, these laws characterize the vocal sequences of both sexes. In conclusion, we provide the first evidence for a compromise between signal duration and occurrence in the vocal system of a strepsirrhine species, suggesting that, in primates, selective pressures for compression are more ancestral than previously assumed.

INDEX

Mots-clés : Communication vocale, Primates, Lois linguistiques, Evolution du langage, Compression

Keywords : Vocal communication, Primates, Linguistic laws, Language evolution, Compression

AUTEURS

DARIA VALENTE

Dipartimento Di Scienze Della Vita E Biologia Dei Sistemi, Università Degli Studi Di Torino, Torino, Italia.

Auteur pour la correspondance : daria.valente@unito.it

CHIARA DE GREGORIO

Dipartimento Di Scienze Della Vita E Biologia Dei Sistemi, Università Degli Studi Di Torino, Torino, Italia

LIVIO FAVARO

Dipartimento Di Scienze Della Vita E Biologia Dei Sistemi, Università Degli Studi Di Torino,
Torino, Italia

OLIVIER FRIARD

Dipartimento Di Scienze Della Vita E Biologia Dei Sistemi, Università Degli Studi Di Torino,
Torino, Italia

LONGONDRAZA MIARETSA

Dipartimento Di Scienze Della Vita E Biologia Dei Sistemi, Università Degli Studi Di Torino,
Torino, Italia

Groupe D'Étude Et de Recherche Sur Les Primates de Madagascar (GERP), Antananarivo,
Madagascar

TERESA RAIMONDI

Dipartimento Di Scienze Della Vita E Biologia Dei Sistemi, Università Degli Studi Di Torino,
Torino, Italia

JONAH RATSIMBAZAFY

Groupe D'Étude Et de Recherche Sur Les Primates de Madagascar (GERP), Antananarivo,
Madagascar

VALERIA TORTI

Dipartimento Di Scienze Della Vita E Biologia Dei Sistemi, Università Degli Studi Di Torino,
Torino, Italia

ANNA ZANOLI

Dipartimento Di Scienze Della Vita E Biologia Dei Sistemi, Università Degli Studi Di Torino,
Torino, Italia

CRISTINA GIACOMA

Dipartimento Di Scienze Della Vita E Biologia Dei Sistemi, Università Degli Studi Di Torino,
Torino, Italia

MARCO GAMBA

Dipartimento Di Scienze Della Vita E Biologia Dei Sistemi, Università Degli Studi Di Torino,
Torino, Italia