

Communication gestuelle du gorille (*Gorilla gorilla*): répertoire, intentionnalité et origines possibles

Emilie Genty · Thomas Breuer · Catherine Hobaiter · Richard W. Byrne

Reçu : 14 juillet 2008 / Révisé : 12 décembre 2008 / Accepté : 8 janvier 2009 / Publié en ligne : 1 février 2009
© Springer-Verlag 2009

Résumé Des groupes sociaux de gorilles ont été observés dans trois installations en captivité et sur un site africain. Les cas d'utilisation potentielle de gestes, au nombre de 9 540, ont été filtrés selon des critères stricts d'intentionnalité, ce qui a donné un corpus de 5 250 cas d'utilisation intentionnelle de gestes. Cela indique un répertoire de 102 types de gestes. La plupart des différences de répertoire entre les individus et les sites étaient explicables en tant que conséquence des possibilités environnementales et des effets d'échantillonnage : la fréquence globale des gestes était un bon prédicteur de l'universalité de l'occurrence. Un seul geste était idiosyncrasique pour un seul individu et n'était donné qu'aux humains. Les indications d'apprentissage culturel étaient peu nombreuses, mais pas inexistantes. Six gestes semblaient être des traditions au sein de groupes sociaux uniques, mais la concordance globale des repères était presque aussi élevée entre les groupes sociaux qu'à l'intérieur de ceux-ci. L'hypothèse de la ritualisation ontogénétique comme principal moyen d'acquisition des gestes n'a pas été retenue. De nombreux gestes dont la forme exclut une telle origine, c'est-à-dire des gestes dérivés de manifestations typiques de l'espèce, ont été utilisés aussi intentionnellement et avec presque autant de souplesse que les gestes dont la forme est compatible avec un apprentissage par ritualisation. Lorsqu'ils utilisent les deux catégories de gestes, les gorilles prêtent une attention particulière à l'état attentionnel de leur auditoire. Ainsi, il serait

Il n'est pas justifié de diviser les répertoires gestuels des singes en "réactions innées, typiques de l'espèce et inflexibles" et en "communication flexible, intentionnelle et apprise individuellement". Nous concluons que la communication gestuelle du gorille est basée sur un répertoire typique de l'espèce, comme celui de la plupart des autres espèces de mammifères, mais beaucoup plus large. Les gestes des gorilles ne sont cependant pas des signaux inflexibles mais sont utilisés pour une communication intentionnelle avec des individus spécifiques.

Mots clés Grand singe - Geste - Effets d'audience - Flexibilité - Ontogénie

Introduction

Cinquante ans de recherche moderne sur les vocalisations des singes et des grands singes ont révélé de nombreux aspects fascinants de la cognition animale, mais ont montré que les systèmes de communication auditive des primates non humains sont très différents du langage humain (Cheney et Seyfarth 1996 ; Hauser et al. 2002). La syntaxe est absente (mais voir Arnold et Zuberbühler 2006, 2008), et l'usage référentiel est limité à des classes étroites d'objets, comme les principaux prédateurs ou les aliments. La référentialité semble être fonctionnelle plutôt qu'intentionnelle (Cheney et Seyfarth 1990 ; Hauser 1996), et la meilleure interprétation des appels fonctionnellement référentiels reste incertaine (par exemple Owren et Rendall 1997). Le plus frappant, c'est que le répertoire vocal des singes et des grands singes est à toutes fins utiles fixe. Il est vrai que les circonstances appropriées pour appeler et la classe de référent à laquelle un appel est donné changent avec l'expérience (Seyfarth et Cheney 1986), et un appelant peut apprendre quand se taire, quand appeler et à quelle intensité (Hauser 1992). Mais les types d'appels eux-mêmes sont typiques de l'espèce, et l'ensemble ne peut pas être augmenté. Même l'élevage à la maison par des humains désireux d'enseigner les mots et la façon de les utiliser est impossible.

E. Genty · C. Hobaiter · R. W. Byrne (✉)
Centre pour l'apprentissage social et l'évolution cognitive et Groupe de recherche écossais sur les primates, École de psychologie,
Université de St Andrews, Fife KY16 9JP, Écosse, Royaume-Uni
e-mail : rwb@st-andrews.ac.uk

T. Breuer
Département de primatologie,
Institut Max Planck d'anthropologie évolutive, Deutscher Platz 6,
04103 Leipzig, Allemagne

T. Breuer
Étude Mbeli Bai, Wildlife Conservation Society,
Programme Congo, BP 14537, Brazzaville, République du Congo

du langage ne produit pratiquement aucun changement dans le répertoire vocal du chimpanzé (Hayes 1951 ; Kellogg et Kellogg 1933). La caractéristique productive et ouverte du langage humain est totalement absente des répertoires des primates non humains (Hockett 1960).

La découverte que la communication gestuelle chez les grands singes est plus souple et apparemment mieux contrôlée volontairement a donc suscité un vif intérêt. Avec l'aide de l'homme, les grands singes se sont révélés capables d'acquérir des répertoires de dizaines ou de centaines de gestes, qui n'étaient certainement pas typiques de l'espèce puisqu'ils faisaient partie de la langue des signes américaine (Gardner et al. 1989 ; Miles 1990 ; Patterson et Linden 1981). Les gestes des sujets parlant le langage des grands singes étaient souvent utilisés de manière clairement intentionnelle, et aucune limite claire n'a été observée en ce qui concerne la taille du répertoire. Le potentiel de productivité des gestes des grands singes a été confirmé par la découverte de gestes propres à des individus particuliers, vivant dans les conditions sociales d'une captivité normale, tant chez les chimpanzés (Tomasello et al. 1985, 1989, 1994) que chez les gorilles (Tanner et Byrne 1996, 1999). Une comparaison directe entre la signalisation vocale et gestuelle chez les deux espèces de chimpanzés a montré que le geste est beaucoup plus flexible dans son utilisation que la vocalisation (Pollick et de Waal 2007).

La nature volontaire et intentionnelle de l'utilisation des gestes a été décrite chez toutes les espèces de grands singes. Contrairement à l'approche " un signal, une fonction " si fructueuse dans la recherche sur la communication animale, y compris celle sur les vocalisations des primates, une dissociation entre le geste et le contexte a été trouvée chez les chimpanzés, les bonobos, les gorilles et les orangs-outans (Call et Tomasello 2007c ; Liebal 2007 ; Pika 2007a, b). De nombreux gestes ont été utilisés dans plus d'un contexte, et plusieurs gestes différents ont souvent été utilisés dans un seul contexte ; une telle flexibilité est également typique de la communication des jeunes enfants (Bates et al. 1979 ; Bruner 1972).

Les gestes des grands singes sont adaptés à l'état d'attention du destinataire. Les gestes visuels silencieux sont effectués principalement lorsque les destinataires regardent, les gestes visuels audibles le sont moins, et les gestes tactiles (contact) sont effectués sans tenir compte de l'attention du public (Call et Tomasello 2007a, pp. 212-216 ; Tanner et Byrne 1996). Expérimentalement, il a été constaté que les gorilles prenaient en compte l'état attentionnel d'un observateur (humain), faisant plus de gestes lorsque l'observateur était présent, et lorsque l'observateur regardait vers eux (Poss et al. 2006). Un gorille a développé une astuce consistant à cacher son expression "playface" avec ses mains, ce qui retarde ou empêche le début du jeu avec le partenaire (Tanner et Byrne 1993). Cela démontre clairement le contrôle manuel volontaire du gorille par rapport à son expression faciale involontaire, et suggère une certaine compréhension de la vision en tant qu'état attentionnel. Lorsque son objectif immédiat est contrarié, un singe enchaîne souvent plusieurs gestes différents (Call et Tomasello

2007a, pp. 209-212). Le choix du geste dans de telles circonstances montre clairement que le singe est capable de prendre en compte le degré de compréhension de l'audience, et pas seulement la présence ou l'identité des individus (Cartmill et Byrne 2007). Lorsque les réactions du public montrent que les gestes ont été partiellement compris, le singe persiste avec les mêmes gestes ; lorsque l'incompréhension totale est évidente, le singe passe à une autre série de gestes.

Malgré l'utilisation intentionnelle flexible d'un répertoire étendu et extensible, aucun signe de "langues" locales n'a été observé dans les répertoires gestuels des grands singes. Si les grands singes non humains ont des traditions culturelles dans leur communication gestuelle, celles-ci doivent être subtiles et tout à fait différentes des différences entre les langues humaines. Cette constatation conduit à une question subséquente évidente : si les gestes des grands singes ne sont généralement pas appris culturellement, comment sont-ils acquis ? Call et Tomasello (2007a, p. 216) ont coordonné des études sur les gestes dans tous les genres de grands singes, dans l'espoir ultime d'obtenir des indices sur l'évolution du langage humain, et la réponse qu'ils donnent est sans ambiguïté : "ritualisation ontogénétique, dans laquelle les individus façonnent essentiellement le comportement les uns des autres".

La théorie de la ritualisation ontogénétique

La ritualisation ontogénétique (OR) est envisagée comme la transformation progressive d'un comportement normal et fonctionnel, sous l'influence d'un renforcement non intentionnel (shaping) par un partenaire, pour devenir un signal utilisé intentionnellement (Tomasello 1996). Selon cette théorie, un singe utilise à l'origine une séquence d'actions physiquement efficaces afin d'obtenir un certain objectif de la part d'un partenaire. Au fil du temps, le partenaire commence à anticiper l'ensemble de la performance sur la base d'une première étape de celle-ci, et répond donc de manière appropriée, par anticipation. Par conséquent, cette première étape est renforcée et devient un signal de communication "ritualisé". Ainsi, une action physiquement inefficace en vient à être utilisée de manière communicative pour atteindre l'objectif pour lequel l'ensemble de la performance a été utilisée à l'origine (Tomasello et Call 2007, pp. 5-6). De manière caractéristique, les actions susceptibles d'être ritualisées en tant que communication de cette manière découleront des mouvements de départ d'une séquence d'action capable d'atteindre le but par des moyens physiques directs, ou des mouvements d'intention typiquement donnés avant une telle séquence.

Puisque le conditionnement par renforcement est considéré comme le moyen d'acquisition dans la RO, aucun des partenaires de la communication n'a besoin d'avoir une idée des moyens d'action de la communication. Ainsi, bien qu'un individu puisse en venir, grâce à la RO, à utiliser intentionnellement une action comme signal pour en influencer une autre, on ne peut pas présumer qu'il comprenne ce signal en tant que communication significative. Par conséquent, lorsqu'il tente de communiquer la même intention, le partenaire n'utilise pas automatiquement le même geste. Il s'agit là d'un cas tout à fait différent de celui du langage humain,

où chaque individu est un "locuteur-auditeur" : si j'ai appris ce que vous voulez dire par "zug", je peux immédiatement utiliser "zug" pour vous transmettre cette même signification.

En principe, toute partie régulière de la séquence originale, physiquement efficace, peut être ritualisée pour fonctionner de manière communicative, de sorte que différents individus peuvent apprendre des actions physiquement différentes pour le même objectif. Ainsi, l'apparition de gestes idiosyncrasiques, propres à un seul individu au sein d'un groupe, peut être facilement expliquée. Une telle utilisation de gestes idiosyncrasiques a été notée dans toutes les études sur les gestes des grands singes, soutenant la théorie selon laquelle les gestes des singes sont acquis par le biais de la RO (Call et Tomasello 2007b). En revanche, aucune étude n'a détecté la caractéristique de l'acquisition culturelle des signaux : de nombreux gestes utilisés de manière extensive ou universelle au sein d'un seul groupe ou d'une population locale, mais pas ailleurs (pour des cas de gestes uniques qui semblent avoir été acquis culturellement, voir de Waal et Seres 1997 ; McGrew et Tutin 1978 ; Nishida 1980). Certes, dans la plupart des études, un ou deux gestes ont été notés comme étant spécifiques à un seul groupe et ne pouvant manifester pas être expliqués par des opportunités particulières de l'environnement local, mais lorsque la variabilité entre les individus a été comparée à l'intérieur et entre les groupes, elle s'est avérée comparable (Call et Tomasello 2007a, p. 207). Tomasello et Call (2007, p. 10) distinguent également les "attention getters", des gestes sans *message* spécifique, au sens de Smith (1965), qui ne servent qu'à attirer l'attention sur l'humeur actuelle du sigillaire, comme le montre son expression faciale involontaire, ou sur un second geste (significatif). De nombreux gestes de grands singes sont en effet utilisés en combinaison, mais la majorité des combinaisons sont des répétitions du même geste ou d'un autre de signification similaire ; les chimpanzés, au moins, ne semblent pas utiliser un moyen d'attirer l'attention pour précéder un geste significatif (Liebal et al. 2004). Cela laisse quelque peu dans l'incertitude le concept d'"attention getters". Si ces gestes particuliers *ne* sont *pas* utilisés pour attirer l'attention sur d'autres gestes eux-mêmes porteurs de sens, à quoi servent-ils ? Cependant, Call et Tomasello (2007a) en parlent assez peu. Au lieu de cela, ils concluent (p. 216) que "le principal processus d'apprentissage impliqué dans les gestes des grands singes est clairement la ritualisation ontogénétique".

Théories alternatives des origines gestuelles

Deux autres théories de l'ontogenèse gestuelle n'ont cependant pas été examinées de manière aussi détaillée. King (2004) propose que, plutôt qu'une ritualisation par un modelage coïncident dans les interactions dyadiques, la manière dont les gestes sont utilisés pour communiquer est "mutuellement construite" en temps réel par toutes les parties, dans le cadre d'interactions complexes et subtiles. King oppose son approche à l'approche traditionnelle, dans laquelle l'information est considérée comme transférée par le biais de signaux, envoyés dans une certaine modalité entre des agents autonomes, l'expéditeur et le destinataire.

récepteur. Au lieu d'un transfert d'informations, pour King, "les mouvements (du visage, du corps, des membres ou de l'appareil vocal) *deviennent communicatifs* lorsque les partenaires sociaux entrent en interaction. Les partenaires sociaux sont tout sauf autonomes, car ils peuvent se transformer mutuellement en agissant" (King 2004, p. 52, italiques de l'auteur). Bien que cette approche soit philosophiquement éloignée de la théorie de l'apprentissage animal employée par Tomasello et ses collègues pour expliquer l'ontogenèse des gestes, elle est similaire en ce qu'elle s'appuie sur d'autres individus sociaux comme moteur du développement (dans les deux cas, en adoptant explicitement la position de l'influent psychologue russe du développement, Lev Vygotsky : voir Vygotsky 1962). Les différences entre les deux théories au niveau des prédictions vérifiables peuvent donc être nuancées et difficiles à détecter.

Les gestes peuvent également provenir de l'héritage biologique d'un singe, comme le font les signaux de communication chez la plupart des autres espèces animales. Call et Tomasello (2007a, p. 204) mentionnent que certains gestes peuvent être des "comportements typiques de l'espèce façonnés par l'évolution et non par l'apprentissage", qu'ils considèrent comme caractérisés par une "utilisation inflexible dans tous les contextes". Cependant, comme tous les autres chercheurs qui ont étudié les gestes des singes, ils considèrent que l'utilisation flexible des gestes est la norme. Ils sont donc enclins à rejeter toute influence omniprésente de la biologie des espèces lorsqu'il s'agit de l'ontogenèse des gestes les plus intéressants des grands singes, des gestes utilisés de manière flexible pour communiquer des intentions.

Plan de la présente étude

Nous sommes moins convaincus qu'il soit approprié de diviser les gestes significatifs en deux classes mutuellement exclusives : C'est-à-dire des signaux innés, typiques de l'espèce, utilisés de manière inflexible lorsque les circonstances l'exigent, par opposition à des signaux appris, déployés avec souplesse en prêtant une attention particulière à l'état d'attention de l'auditoire. Il est certain que les humains font des gestes souples, et parfois avec une pleine conscience des moyens de fonctionnement des gestes en tant que signaux de communication, mais de nombreux gestes sont universels parmi les gens (Darwin 1872 ; Eibl-Eibesfeldt 1972). De même, il n'y a guère de doute sur le fait que le geste de l'aile cassée du pluvier vers les prédateurs potentiels est inné, puisqu'il est universel dans la famille des Charadriidae (del Hoyo et al. 1996). Cependant, les pluviers siffleurs tiennent compte de la direction du regard d'un prédateur (Ristau 1991) et réagissent avec souplesse en cas d'échec. Ainsi, si le premier déploiement de la parade de l'aile cassée échoue, l'oiseau répétera la parade à un endroit où il sera mieux vu par le prédateur qui l'inquiète.

Nous présentons ici une analyse comparative visant à déterminer laquelle des théories potentielles de l'ontogenèse rend le mieux compte des répertoires gestuels chez une espèce de grands singes, en nous concentrant sur les aspects pour lesquels les théories (en particulier, la ritualisation ontogénétique et l'héritage biologique) diffèrent le plus dans leurs prédictions. Nous avons examiné la gestuelle chez le

Le gorille occidental (*Gorilla gorilla*), le grand singe dont le répertoire de gestes chez les individus captifs a été trouvé le plus grand, à la fois au total et par individu (Call et Tomasello 2007a, p. 198). Plusieurs zoos européens nous ont permis d'étudier leurs groupes de gorilles, dont aucun n'avait de contact entre eux. En outre, nous avons analysé des données provenant de la nature (Mbeli Bai, République du Congo), basées sur une étude à court terme portant spécifiquement sur les gestes (EG, RWB) et sur des enregistrements vidéo de gestes effectués ad lib sur une période plus longue (TB). Le gorille occidental a été étudié précédemment par deux groupes de recherche indépendants (Pika 2007b ; Pika et al. 2003 ; Tanner 1998 ; Tanner et Byrne 1999), ce qui nous a permis de faire des comparaisons avec les répertoires d'autres sites.

Nous avons commencé par nous demander si les gestes que les gorilles utilisent de manière significative et intentionnelle sont mieux compris comme le résultat d'une ritualisation ontogénétique, comme le soutient Pika (2007b, p. 121, Call et Tomasello 2007a, p. 216). Nous avons recueilli des échantillons de communication gestuelle potentielle en utilisant une définition très large du geste, excluant principalement les cas où l'action était suffisante pour obtenir le résultat par la seule force physique. Mais ensuite, nous avons appliqué un ensemble strict de critères d'utilisation intentionnelle, en écartant tous les cas qui ne répondaient pas aux critères suivants : (1) le geste a été donné de manière à ce que le public potentiel puisse le percevoir facilement, par exemple les gestes silencieux doivent être donnés lorsque les autres peuvent les voir.

(2) Le geste semble viser un objectif spécifique et plausible pour le signaleur, c'est-à-dire qu'il vise à atteindre quelque chose pour lequel le signaleur a déjà montré de l'intérêt, au moment du geste ou dans des circonstances antérieures similaires. (3) Le comportement subséquent du signaleur était cohérent avec ce but, par exemple en persistant dans ses tentatives si le résultat n'était pas obtenu, mais en cessant de faire des gestes lorsqu'il l'était. (Il convient de noter qu'il n'y a aucun intérêt théorique à étudier les gestes utilisés de manière non intentionnelle. Il n'est pas contesté qu'il existe des gestes automatiques et réflexes, qui font partie de l'héritage biologique de nombreuses espèces, y compris l'homme). Pour tout geste dont le déploiement répondait à ces critères, nous avons examiné si la forme du geste correspondait aux prédictions de la théorie de la ritualisation ontogénétique, c'est-à-dire si le geste était similaire dans sa forme à une première partie de la séquence comportementale normalement utilisée pour atteindre le même but par des moyens directs, ou similaire à un mouvement d'intention donné avant ce comportement ? Puis, comme la ritualisation ontogénétique s'est avérée une explication incomplète de la gestuelle intentionnelle chez le gorille, nous nous sommes demandé si l'apprentissage culturel contribuait également à l'ontogénèse des répertoires gestuels. Une tradition culturelle serait fortement suspectée si un geste était utilisé par tous les individus d'une population locale mais par aucun dans d'autres sites, malgré des compositions sociales et des conditions de vie locales largement similaires. Lorsque certains gestes peuvent être expliqués comme provenant d'une ritualisation ontogénétique et d'autres non, nous nous sommes demandé si ces deux catégories de gestes différaient systématiquement. Par exemple, une ontogénèse différente pourrait être

se reflète dans : (1) le degré d'intentionnalité, par exemple l'attention portée à l'état d'attention du public potentiel.

(2) Flexibilité, telle que la dissociation moyen/fin notée par Call et Tomasello comme caractéristique des gestes flexibles et intentionnels des grands singes. (3) La gamme de significations, comme la fixité ou l'absence de signification parmi les différentes populations locales. Enfin, plutôt que d'adopter cette approche "d'origines multiples", nous nous sommes demandé si une autre hypothèse d'origine unique pouvait mieux rendre compte des schémas d'utilisation observés.

Méthodes

Thèmes

Des groupes captifs de gorilles de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*) ont été observés dans trois zoos européens (Bâle et Zurich, Suisse et La Vallée des Singes, France), et des gorilles sauvages ont été étudiés à Mbeli Bai, Parc National de Nouabalé'-Ndoki,

République du Congo. Les individus âgés de moins de 3 ans ont été considérés comme des nourrissons, ceux âgés de plus de 3 ans mais de moins de 6 ans comme des juvéniles, et ceux âgés d'au moins 6 ans mais de moins de 10 ans comme des adolescents.

Pour les gorilles sauvages de Mbeli Bai, nous avons utilisé les catégories d'âge de Breuer et al. (2009). Le groupe de gorilles de La Vallée des Singes était composé de dix individus au moment de l'observation : 1 dos argenté (24 ans), 3 femelles adultes (24, 36 et 36 ans), 2 adolescents (mâles de 6 et 8 ans), 1 juvénile (une femelle de 5 ans), et 3 bébés (2 mâles de 2,5 ans et 1 femelle de 15 mois). Le groupe du zoo de Bâle comprenait 11 individus : 1 dos argenté (18 ans), 5 femelles adultes (48, 46, 39, 18 et 16 ans), 3 adolescents (2 hommes d'un an et demi et 2 femmes d'un an et demi.

7 et 8 ans et 1 femelle de 7 ans), 1 juvénile (mâle de 5 ans), et 1 nourrisson (femelle de 1 an). En outre, nous avons analysé les films d'archives d'une femelle adulte, Achilla, née sauvage en 1947 et donc âgée de 26 ans au moment du tournage ; elle est décédée en 1987. Le groupe du Zoo de Zurich comprenait 9 gorilles : 1 dos argenté (31 ans), 2 femelles adultes (31 et 27 ans), 4 adolescents (3 garçons âgés de 7-8 ans et 1 femelle de 7 ans) et 2 nourrissons (1 mâle, 1 femelle, tous deux âgés de 3 ans). A Mbeli Bai, les groupes de gorilles dans la population locale totalisaient environ 130 individus, y compris des mâles célibataires, des harems et des groupes reproducteurs (voir Parnell 2002 et Breuer et al. 2009 pour des détails complets sur la population).

Environnement

Les trois groupes du zoo vivaient dans des environnements relativement similaires, conçus pour permettre l'enrichissement et encourager un comportement aussi naturel que possible dans des conditions de captivité, et différant principalement par des détails. Les gorilles observés à La Vallée des Singes se trouvaient dans un enclos

se compose d'une installation intérieure (125 m²) équipée de cordes, de pneus suspendus et de plusieurs compartiments séparés. Des fenêtres sur un côté permettaient aux visiteurs d'observer les gorilles lorsqu'ils étaient à l'intérieur. L'enclos extérieur était une île boisée (3 800 m²), entourée d'un ruisseau qui assurait une séparation naturelle entre les gorilles et les visiteurs. Les gorilles passaient environ de 9h30 à 17h à l'extérieur. Ils étaient nourris six fois par jour avec divers fruits, légumes, noix, céréales et bouts d'arbres, avec de l'eau à volonté. Les gorilles du zoo de Bâle vivaient dans un enclos entièrement intérieur divisé en trois parties (100 m²) et équipé de cordes, de faux arbres et de balançoires. De plus, d'autres objets tels que des seaux et du papier étaient fournis chaque jour pour l'enrichissement. Les gorilles étaient nourris toutes les heures avec divers fruits, légumes, noix, céréales, graines, bouts d'arbres, œufs, jus de fruits et gâteaux de singe ; de l'eau était disponible à volonté. Les gorilles du zoo de Zurich disposaient d'un enclos intérieur équipé de cordes et de troncs d'arbres (108 + 20 m² backstage), et lorsque le temps le permettait, ils avaient également accès plusieurs heures par jour à un enclos extérieur (110 m²). Ils étaient nourris toutes les heures avec divers fruits, légumes, graines et boutures d'arbres ; l'eau était disponible à volonté.

L'habitat dans lequel la population de gorilles sauvages de Mbeli Bai, au Congo, a été observée consiste en une zone ouverte de 13 ha de mares et de végétation flottante semi-stable entourée de forêt. Les gorilles et d'autres mammifères visitent ce "bai" pour arracher et manger la végétation de l'eau. Plusieurs groupes de gorilles et des mâles solitaires visitent le bai, séparément et parfois ensemble, et sont observés à des distances allant de 10 à 0,4 km d'une plate-forme d'observation de 8 m de haut. Tous les individus semblent habitués à l'observation depuis cette tour, mais n'ont pas été suivis dans la forêt dans laquelle ils passent la plus grande partie de leur vie.

Procédure et analyse

Les gorilles captifs ont été observés en moyenne 6 heures par jour (5 à 7 heures) ; le temps d'observation quotidien des gorilles sauvages a été déterminé par leurs visites au bai, dans le cadre d'une journée typique de 9 heures d'observation depuis la tour. Nous avons observé les gorilles à La Vallée, Bâle et Zurich pendant 25 jours sur chaque site, ce qui représente 125–175 heures d'observation par site. Nous avons enregistré les événements potentiellement communicatifs sur miniDV avec un Sony Handycam (DCR-HC 24). E.G. et R.W.B. ont observé les gorilles de Mbeli Bai pendant une période intensive de 7 semaines, ce qui a donné 240 heures d'observation de gorilles ; cependant, pendant seulement une petite fraction de ce temps, les gorilles se sont engagés dans une activité sociale (moins de 1 minute par heure de film). En outre, nous avons analysé le matériel vidéo, y compris la communication gestuelle des gorilles, collecté ad lib sur une période de 3 ans par TB, pour des événements qui étaient potentiellement communicatifs.

Pour obtenir des enregistrements vidéo, nous avons concentré notre attention sur les épisodes "potentiellement communicatifs", c'est-à-dire ceux impliquant au moins deux individus, dans lesquels l'interaction était apparemment recherchée ou initiée par un individu. L'objectif était d'effectuer un large tour d'horizon, et les limites du comportement sélectionné comme potentiellement communicatif sont donc vagues. En effet, une grande partie du matériel filmé ne s'est pas avérée impliquer l'utilisation d'une communication gestuelle. En outre, des épisodes de jeu solitaire ont été enregistrés.

Les enregistrements vidéo ont ensuite été examinés à la recherche d'une communication gestuelle potentielle et, pour chaque cas, un clip a été réalisé avec I-Movie et indexé pour l'analyse avec Filemaker Pro. Les gestes potentiels ont été identifiés sur la base de critères délibérément larges, mais l'attention a été limitée aux *actes non mécaniquement efficaces*, y compris les postures du corps, les mouvements du corps et les mouvements des membres et de la tête. En outre, les actions du gorille devaient être *potentiellement détectables* par un public, s'il y en avait un (par exemple, mouvements visibles, résultats audibles des mouvements ou pression tactile du contact corporel), et les actions ne devaient pas servir à atteindre le but présumé par des *moyens directs et non-communicatifs*. Ce dernier critère était facile à appliquer aux actions sans contact, mais une ambiguïté subsistait souvent dans le cas des gestes tactiles présumés, où il est difficile pour un observateur d'estimer le degré de force appliqué. Chaque geste potentiel a été codé en fonction du contexte situationnel, de la modalité sensorielle (visible/silencieux, visible/audible, tactile) et de l'identité du signaleur. Nous avons enregistré toute audience potentielle, si le geste semblait dirigé vers un destinataire particulier, et si c'était le cas, nous avons noté l'état attentionnel de ce destinataire et toute réponse qu'il a donnée au geste, ainsi que le résultat de l'interaction. Deux des auteurs, E.G. et C.H., ont codé les bandes indépendamment et ont comparé à plusieurs reprises leur codage pour s'assurer d'une grande concordance.

Ces gestes potentiels ont ensuite été filtrés, en supprimant tous les cas qui ne répondaient pas à des critères stricts quant à la nature intentionnelle de leur utilisation. Nous considérons qu'un geste est nécessairement un acte de communication intentionnel. Toutefois, dans la pratique, des indicateurs clairs de l'intention qui les sous-tend peuvent ne pas accompagner de nombreuses utilisations de gestes, voire la plupart d'entre elles. La situation est d'autant plus complexe que les individus peuvent parfois choisir d'utiliser des gestes en dehors des contextes de communication (par exemple, dans le cadre d'un jeu solitaire). Le filtrage des cas qui ne comportaient pas de preuves d'une utilisation intentionnelle est donc très prudent : il ne fait aucun doute que de nombreux cas authentiques d'utilisation de gestes ont ainsi été éliminés.

Pour être considéré comme intentionnel, un geste doit être effectué par un individu dans un but précis. Il doit y avoir un *résultat plausiblement désiré* à obtenir, et lorsque ce résultat n'est pas obtenu immédiatement, on s'attend à *une attente de réponse* (Tomasello et Call 2007 ; Tomasello et al. 1994), suivie d'une *persistance et d'une élaboration du signal*, comme la répétition du même geste ou l'utilisation d'autres gestes.

(Cartmill et Byrne 2007 ; Leavens et al. 2005). Ces critères peuvent sembler sévères, mais comme dans notre étude, comme dans la plupart des travaux antérieurs, la majorité des gestes ont été observés dans le contexte de jeux juvéniles, il était en fait relativement facile d'imaginer des objectifs ludiques plausibles. Le critère supplémentaire selon lequel le geste doit être dirigé vers un public approprié était plus restrictif. Ce que cela signifie doit nécessairement varier en fonction de la modalité du geste. Les gestes tactiles, par définition, impliquent un contact avec un autre individu, vers lequel le geste est considéré comme dirigé. Les gestes visuels silencieux doivent être donnés lorsqu'un auditoire approprié est potentiellement capable de les voir, et le signaleur doit être orienté vers cet individu ou ces individus et les regarder, soit juste avant, soit au moment du geste. Bien sûr, les humains sont capables de faire un geste pour un public cible sans jamais en faire un point de mire : par exemple, dans le cadre d'une signalisation délibérément subreptice. Nous acceptons la possibilité que notre approche passe parfois à côté de la cible réelle d'un geste, mais il semble qu'il n'y ait guère d'alternative à ce type d'hypothèse simplificatrice. Les gestes audibles posent le plus grand problème en ce qui concerne la détermination de la cible visée, puisque, de par leur nature, ils peuvent être utilisés sans qu'il soit nécessaire de déterminer si l'auditoire visé est présent. Dans ce cas, nous avons seulement exigé que le signaleur soit orienté vers l'individu cible présumé et qu'il le regarde, et que son comportement ultérieur soit cohérent avec cette affectation, c'est-à-dire que si la cible ne s'oriente pas vers le signaleur, on s'attend à ce qu'elle persiste à faire des gestes audibles ou à passer à la modalité tactile.

En outre, nous avons limité la plupart des analyses à des gestes isolés. Lorsque les gestes étaient donnés en séquences, c'est-à-dire des chaînes de gestes sans pause supérieure à 1 s, nous n'avons utilisé que le premier geste de la séquence pour réduire les problèmes de non-indépendance. Les gestes utilisés au milieu d'un jeu brutal ont également été exclus, en raison de la difficulté à discerner leur public cible et leur objectif dans la mêlée de l'interaction étroite. En revanche, les gestes initiant les séquences de jeu ont été inclus.

L'ensemble des gestes intentionnels qui en résulte a ensuite été utilisé pour déterminer les répertoires (minimaux) des individus et la signification approximative de chaque geste tel qu'il est utilisé par cet individu. Nous avons examiné les schémas d'apparition des gestes au sein des groupes sociaux et entre eux, en mesurant en particulier le degré d'idiosyncrasie et de communalité au sein des communautés (notre procédure étant conservatrice et devant inévitablement sous-estimer les répertoires, nous avons également calculé la distribution de l'ensemble des "gestes potentiels" pour éviter d'attribuer faussement l'absence aux individus et aux groupes sociaux), nous avons étudié la flexibilité ou la rigidité de l'utilisation des gestes, et nous avons cherché à savoir si les signaleurs prêtaient attention à l'état attentionnel de leur auditoire. Là où certains gestes ont pu raisonnablement être appris par ritualisation ontogénétique, alors que d'autres ont pu être appris par ritualisation ontogénétique, alors que d'autres ont été appris par ritualisation ontogénétique.

Dans le cas contraire, nous avons examiné ces variables pour les deux séries de gestes de manière indépendante.

Résultats

Nous avons enregistré 105 heures de comportement de gorilles susceptibles de montrer une communication gestuelle, au cours desquelles 9 540 gestes potentiels ont été identifiés. Une fois que nos critères stricts d'utilisation intentionnelle ont été appliqués, le nombre d'exemples de gestes est tombé à 5 254 cas. Dans chacun d'entre eux, le geste a certainement été fait de manière intentionnelle ; notons toutefois que certains des cas mis de côté peuvent refléter des gestes de communication qui se sont avérés ne pas donner de preuves de leur utilisation intentionnelle au cours de nos observations. Cette procédure a permis d'obtenir un répertoire de 102 gestes différents (voir annexe). Les animaux juvéniles et adolescents (3-10 ans) étaient responsables de l'utilisation du plus grand nombre de types de gestes (voir Fig. 1), comparé à une plus petite variété utilisée par les nourrissons (3 ans), ou les adultes des deux sexes.

Chevauchement des répertoires entre les individus et les groupes

Nous avons comparé le degré de partage des répertoires entre les individus d'une même classe d'âge, à la fois au sein et entre les groupes sociaux, en utilisant le kappa de Cohen comme mesure de la concordance. A l'intérieur des groupes, la concordance est très variable : La Valle'e, femmes adultes 0,45, jeunes 0,54 ; Bâle, femmes adultes 0,41, jeunes 0,53 ; Zurich, femmes adultes 0,03, jeunes 0,58. Les valeurs inférieures pour les adultes sont probablement la conséquence d'une sous-estimation des répertoires, puisque les gorilles adultes ont fait des gestes beaucoup moins fréquents que les juvéniles. Les différences entre les groupes dans les valeurs kappa n'étaient pas significatives (ANOVA de Kruskal Wallis sur les femelles adultes, $N = 10$, $v^2 = 2,47$, $df = 2$, $P = 0,29$; sur les juvéniles, $N = 31$, $v^2 = 3,70$, $df = 2$, $P = 0,16$), bien que des considérations de puissance statistique et d'indépendance des scores interindividuels aient été prises en compte dans l'analyse.

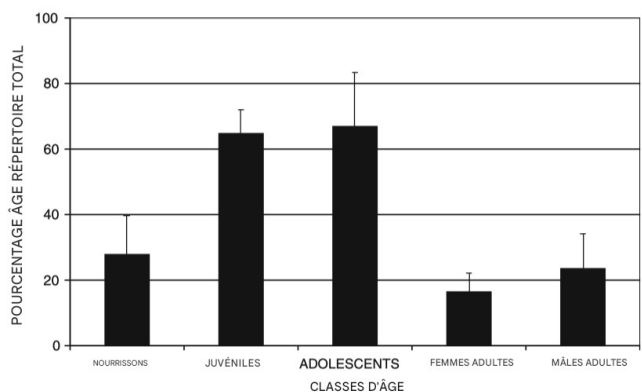


Fig. 1 Distribution des gestes des gorilles selon l'âge. Pourcentage du répertoire total des gorilles utilisé par chaque classe d'âge. Les barres d'erreur représentent la déviation standard entre les sites

Il est donc difficile de tirer des conclusions définitives. La concordance des répertoires entre les groupes semble largement similaire à celle trouvée au sein des groupes : femelles adultes, 0,30, juvéniles 0,54. (Dans ce cas, la mise en commun des données des trois groupes captifs a permis d'obtenir des données suffisantes pour estimer les valeurs pour les bébés, 0,28 et pour les mâles adultes, 0,42). Cependant, la comparaison statistique a révélé que les valeurs étaient en fait significativement différentes : les valeurs de kappa sont significativement plus petites entre les groupes qu'à l'intérieur des groupes (test de Mann-Whitney sur les femelles adultes, $N_1 = 10$, $N_2 = 26$, $U = 74$, $Z = -1,98$, $P = 0,047$; sur les juvéniles, $N_1 = 31$, $N_2 = 83$, $U = 724$, $Z = -3,58$, $P < 0,001$).

La grande majorité des gestes intentionnels (85%) ont été retrouvés sur plus d'un des quatre sites sur lesquels nous avons travaillé, et

beaucoup (39%) ont été enregistrés sur tous les sites. Les 15% restants n'ont été trouvés que dans un seul site. Dans ce cas, l'absence peut être due aux conditions environnementales locales, ou simplement à la rareté de l'utilisation qui fait qu'un geste n'a pas été pris en compte dans notre échantillonnage. La première hypothèse était certainement vraie dans certains cas. Ainsi, dans les sites où les gorilles ne disposaient pas d'objets détachés facilement manipulables, les gestes impliquant des objets étaient absents (par exemple, *lancer une menace*, *faire tourner une corde*, *pousser un objet*, *secouer un objet*, *lancer un objet*, *secouer la tête avec un objet*, *frapper un objet*). Dans plusieurs autres cas, bien qu'un geste soit absent du corpus des gestes intentionnels d'un site, il a été noté comme étant utilisé à des occasions où nous ne pouvions pas être sûrs qu'il était intentionnel, y compris dans le cadre de séquences d'autres gestes. Dans ce cas, l'absence apparente dans le corpus principal pouvait facilement être expliquée comme un effet d'échantillonnage (par exemple, *piétinement*, *objet piétiné*, *piétinement multiple*, *agitation du bras*). Enfin, pour vérifier si, en général, la fréquence d'utilisation d'un geste affecte effectivement les chances de le détecter au cours de nos périodes d'échantillonnage, nous avons corrélé le nombre total d'occurrences enregistrées d'un geste avec le nombre de sites sur lesquels nous l'avons noté. La corrélation était positive (r de Pearson = 0,43, $P < 0,001$, $N = 84$, à l'exclusion des cas expliqués de manière satisfaisante par des variations environnementales locales ; voir Fig. 2). Nous concluons donc que les distributions apparemment disparates entre les sites sont généralement un artefact de l'échantillonnage ou des possibilités environnementales locales, et que la grande majorité des gestes des gorilles sont universels.

Preuve des traditions culturelles et de l'idiosyncrasie

Dix-sept gestes ont été enregistrés comme étant utilisés intentionnellement sur un seul site. Puisque les absences de certains sites sont susceptibles d'être fonction des effets de l'environnement et de l'échantillonnage, il est possible que des gestes "idiosyncrasiques" ou "spécifiques à un groupe" soient faussement identifiés, artefacts d'un échantillonnage insuffisant. Pour une espèce ayant un large répertoire gestuel, comme le gorille occidental, le répertoire enregistré pour un individu est susceptible d'augmenter au cours d'une longue période d'observation (par exemple, de nouveaux gestes ont encore été découverts à la fin d'une étude de 11 ans : Tanner et Byrne 1999). Notre

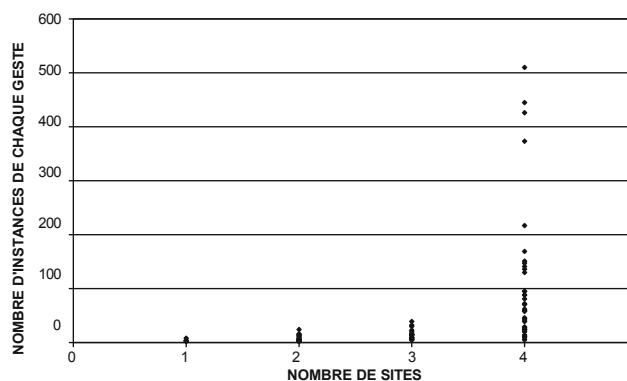


Fig. 2 Distribution en fonction de la fréquence d'utilisation. Le total des nombre de cas observés d'utilisation (intentionnelle) d'un geste, représenté en fonction du nombre de sites indépendants où il a été enregistré

L'échantillonnage a nécessairement été effectué sur des périodes beaucoup plus courtes, et il est donc peu probable qu'il suffise à repérer les gestes les plus rares pour tous les individus. Pour éviter tout diagnostic erroné de gestes idiosyncrasiques ou spécifiques à un groupe, nous avons examiné tous les cas d'utilisation possible d'un geste pour vérifier la présence de l'un de ces 17 types de gestes, c'est-à-dire y compris les cas ne présentant pas de preuve positive d'intentionnalité et les cas donnés dans des séquences de gesticulation.

En utilisant cette procédure, nous avons identifié seulement huit gestes qui ont été enregistrés uniquement au sein d'une population locale (Tableau 1). Parmi ceux-ci, un était idiosyncrasique, c'est-à-dire unique à un seul gorille à La Vallée, et il s'agissait d'un geste permis uniquement à un gardien et non à d'autres gorilles. Sept gestes étaient spécifiques au groupe, c'est-à-dire qu'ils étaient utilisés par plus d'un individu sur le seul site où ils ont été observés. Cependant, la nature spécifique au groupe de deux d'entre eux peut facilement être expliquée par les possibilités de l'environnement. *L'objet à déplacer d'une main* n'a été trouvé qu'à Bâle, où l'accès était donné à des objets détachés trop grands et difficiles à transporter mais néanmoins déplaçables, et *l'éclaboussure d'eau* n'a été trouvée qu'à Mbeli Bai, où l'endroit où les gorilles ont été observés comprenait de grandes zones d'eau peu profonde. Le manque d'opportunités similaires sur les autres sites pourrait expliquer l'absence de ces gestes sur ces derniers. Ainsi, nous ne retiendrons que cinq gestes comme témoignant d'une possible ontogenèse culturelle. L'un d'entre eux, la *morsure du poignet* et *l'agitation du bras*, n'a été exécuté que par un seul individu à Bâle pendant notre étude, mais a également été noté dans un film des gorilles du zoo de Bâle en 1973, réalisé et aimablement prêté par le Dr Jorg Hess, "Prerequisites of highly organized behaviour of gorillas in captivity". A l'époque, le geste avait été donné par une personne aujourd'hui décédée, Achilla, l'arrière-grand-mère de Viatu, le gorille qui a exécuté le geste dans l'étude actuelle. Ainsi, une transmission culturelle verticale de la forme du geste pourrait avoir eu lieu, bien que nous ne puissions pas écarter la possibilité que cette coïncidence soit le résultat d'une bizarrerie génétique que les deux gorilles auraient pu avoir.

Les deux gorilles n'ont donc pas de lien de parenté avec les femelles, qui sont partagées par héritage. En outre, la possibilité d'une invention indépendante par les deux gorilles ne peut être écartée, bien que le geste soit étrange et qu'il s'agisse d'une coïncidence. Le fait que ces cinq cas possibles de tradition culturelle se soient produits au zoo de Bâle est intrigant, et nous ne pouvons que suggérer que les nombreuses possibilités d'enrichissement artificiel offertes aux gorilles dans ce zoo ont pu accroître les possibilités de développement de telles traditions.

Procédure d'examen de l'hypothèse de la ritualisation ontogénétique

Les analyses ultérieures ont été limitées aux gestes enregistrés comme étant utilisés intentionnellement sur les quatre sites (voir tableau 2). Nous avons examiné la forme de chaque geste, en relation avec son objectif apparent, afin de déterminer si le geste ressemblait d'une manière ou d'une autre à une action susceptible d'atteindre directement cet objectif, ou à un mouvement d'intention susceptible de précéder une telle action. Par exemple, le geste "gifler l'autre" a pour fonction apparente d'initier le jeu de contact et pourrait avoir été ritualisé à partir d'une gifle physiquement efficace suffisante pour atteindre le même objectif. Inversement, la *pirouette* (avancer tout en faisant tourner le corps autour de l'axe vertical), qui, dans nos études, semble avoir pour fonction de mettre fin au jeu, ne semble aucunement liée à des moyens physiquement efficaces d'atteindre cet objectif.

Ces gestes, pour lesquels une origine rituelle ontogénétique est plausible, semblent provenir de plusieurs activités différentes. Beaucoup semblent avoir été ritualisés à partir d'actes utilisés dans le jeu, y compris la poursuite, la lutte et d'autres activités de jeu de contact, pour en faire des signaux de début de jeu ou pour attirer l'attention (*saisir à une main, saisir à deux mains, saisir-tirer à deux mains, saisir-tirer, mordre, bondir, donner un coup de poing, pousser à une main, pousser à deux mains, gifler l'autre, gifler l'autre à deux mains, toucher, étreindre, frapper avec un objet, donner un coup de pied*; voir l'"Annexe" pour les définitions des gestes).

D'autres semblent avoir pour origine le toilettage (*caresses, tapes*), l'agonisme (*bras levés, bras levés*, suite à une tentative de gifle), le contrôle de l'équilibre (*balancement des bras, balancement des bras avec un objet*, suite à des actions utiles pendant la course), ou la manipulation physique d'autres personnes (*balancement des bras sous, positionnement*, suite à un déplacement corporel d'une autre personne; *les bras s'agitent, s'étendent*, suite à une tentative d'agripper quelqu'un d'autre; *la main sur, les mains sur*, suite à une action visant à empêcher le mouvement d'une autre personne; *le balancement des jambes*, suite à un coup de pied), porter ou manipuler des objets (*objet sur la tête, corde qui tourne, menace de lancer*, maintenant apparemment des signaux de début de jeu).

Certains gestes, cependant, n'ont pas pu être expliqués comme étant dérivés de moyens physiquement efficaces pour atteindre leur but, avec quelque degré de plausibilité que ce soit. Dans la plupart des cas, ces gestes ressemblaient plutôt à des parties de jeux typiques de l'espèce du gorille occidental, tels que le battement de poitrine ou la frappe des pieds (par exemple, *taper sur un objet, applaudir, battre le corps, pirouette, marche raide*). Nous avons provisoirement qualifié ces gestes de "typiques de l'espèce", par opposition à ceux qui pourraient résulter de la ritualisation ontogénétique de mouvements intentionnels ou d'actions physiquement efficaces, que nous avons qualifiés de "potentiellement ritualisés" (le tableau 2 reflète cette catégorisation).

Flexibilité d'utilisation

Suivant l'approche de Call et Tomasello (2007a, b, c), nous avons estimé la flexibilité d'utilisation de chaque geste en enregistrant la gamme de contextes situationnels dans lesquels il a été utilisé (c.-à-d. jeu, agonisme, alimentation, allaitement, affiliation, sexuel, voyage). Idéalement, nous aurions utilisé des individus comme points de données dans ces analyses pour garantir l'indépendance; cependant, cela aurait donné trop peu de données pour faire une analyse statistique, et nous avons donc été obligés, comme les chercheurs précédents, d'utiliser les gestes comme unité d'analyse. Des gestes potentiellement ritualisés et des gestes typiques de l'espèce ont été trouvés dans plusieurs contextes, bien que la dispersion soit significativement plus grande pour les gestes potentiellement ritualisés, qui sont les plus courants.

Tableau 1 Gestes limités à un seul site

	Nombre d'instances				Nombre d'individus			
	Bâle	La Vallée	Zurich	Mbeli	Bâle	La Vallée	Zurich	Mbeli
Gestes spécifiques au groupe								
Déplacer un objet d'une seule main	31				4			
Éclaboussures d'eau				3				3
Lécher la main	64				3			
Morsure + agitation des bras	39				4			
Balancement du bras sous l'objet	37				4			
Les bras se balancent avec l'objet	11				3			
Morsure du poignet + agitation du bras	9				2			
Gestes idiosyncrasiques								
Les bras de la discothèque tremblent		8				1		

Tableau 2 Gestes enregistrés sur tous les sites

Gestes potentiellement ritualisés	Nombre d'individus						Nombre d'instances ^a				Nombre de contextes ^b (max = 7)			
	Bâle (N = 10)	La Vallée (N = 10)	Zurich (N = 9)	Mbeli (classe d'âge)	Tanner et Byrne (1999) (N = 7)	Pika et al. (2003) (N = 13)	Bâle	La Vallée	Zurich	Mbeli	Bâle	La Vallée	Zurich	Mbeli
Prise à 2 mains	1	4	6	Inf, SubA			2 [19]	6 [70]	43 [173]	11 [11]	1	1	1	2
Prise et traction à 2 mains	4	3	6	SubA			4 [13]	3 [4]	20 [24]	1 [1]	1	1	2	1
Balancement du bras	3	5	4	Inf, SubA			5 [9]	25 [108]	7 [63]	7 [7]	3	2	1	1
Balancement des bras avec un objet	1	3	1	SubA			1 [23]	6 [27]	1 [2]	1 [1]	1	1	1	1
Morsure	5	6	8	Inf, SubA	1	11	28 [28]	13 [15]	49 [56]	5 [5]	4	2	3	1
Attraper-tirer	9	6	6	SubA, AdF	2	12	73 [73]	25 [26]	37 [41]	6 [6]	5	3	4	2
Main sur	9	6	5	SubA, AdF	5	7	37 [49]	32 [39]	15 [18]	4 [4]	4	4	3	2
Prise à 1 main	9	9	8	Inf, SubA, AdF	5	13	119 [126]	167 [173]	191 [223]	33 [33]	6	5	5	5
Positionnement	2	4	2	Inf, AdF	5		9 [10]	9 [10]	3 [5]	4 [4]	1	3	2	2
Rebondir	6	6	6	SubA, AdM			20 [33]	16 [22]	42 [60]	3 [3]	2	2	2	3
Guignol	9	8	8	Inf, SubA, AdF, AdM		13	69 [74]	41 [46]	86 [110]	21 [21]	4	4	2	2
Poussée, à une main	9	8	9	Inf, SubA, AdF	5		30 [33]	30 [38]	79 [96]	12 [12]	5	1	4	2
Poussée, à 2 mains	3	5	5	Inf, SubA		12	4 [6]	8 [10]	22 [26]	6 [6]	1	2	1	1
Atteindre	5	5	1	Inf	2	13	13 [21]	7 [10]	1 [1]	1 [1]	4	4	1	1
Gifler les autres	8	5	8	Inf, SubA, AdF		13	109 [114]	132 [159]	140 [176]	45 [45]	4	4	3	3
Gifle à l'autre, à deux mains	1	4	6	SubA			2 [11]	13 [19]	23 [30]	8 [8]	1	3	1	1
Toucher	10	9	8	Inf, SubA, AdF, AdM	5	13	175 [187]	89 [94]	98 [129]	11 [11]	6	5	5	4

Espèces typiques gestes	Nombre d'individus						Nombre d'instances ^a				Nombre de contextes ^b (max = 7)			
	Bâle (N = 10)	La Vallée (N = 10)	Zurich (N = 9)	Mbeli (4 ans classes)	Tanner et Byrne (1999) (N = 7)	Pika et al. (2003) (N = 13)	Bâle	La Vallée	Zurich	Mbeli	Bâle	La Vallée	Zurich	Mbeli
Taraudage du corps	3	3	1	SubA			10 [35]	7 [30]	1 [3]	2 [2]	2	3	1	1
Battement de corps	4	5	5	SubA	5	10	6 [10]	42 [109]	8 [18]	3 [3]	1	2	1	1
Arc	3	1	2	SubA		2	19 [43]	5 [8]	4 [8]	1 [1]	3	1	1	1
Battement de poitrine	9	6	7	Inf, SubA, AdF	5	13	123 [220]	166 [354]	79 [102]	77 [77]	4	5	2	4
Jeu de battements de poitrine	1	1	1	SubA			1 [4]	1 [4]	2 [6]	1 [1]	1	1	1	1
Applaudissements	3	5	1	Inf, SubA, AdF	5	8	26 [70]	13 [26]	2 [2]	30 [30]	2	2	1	3
Objet tambour (paumes)	4	5	5	Inf, SubA			57 [89]	48 [170]	39 [111]	3 [3]	2	2	1	1
Tambour autre	6	4	3	Inf, SubA			10 [12]	25 [25]	3 [3]	6 [6]	4	4	1	1
Galop	5	7	6	SubA, AdF, AdM		10	33 [48]	35 [81]	49 [76]	13 [13]	3	5	3	3

Tableau 2 suite

Gestes typiques des espèces	Nombre d'individus						Nombre d'instances ^a				Nombre de contextes ^b (max = 7)			
	Bâle (N = 10)	La Vallée (N = 10)	Zurich (N = 9)	Mbeli (4 classes d'âge)	Tanner et Byrne (1999) (N = 7)	Pika et al. (2003) (N = 13)	Bâle	La Vallée	Zurich	Mbeli	Bâle	La Vallée	Zurich	Mbeli
Patinage sur glace	1	4	2	Inf, SubA		10	2 [11]	15 [49]	3 [17]	5 [5]	1	2	1	2
Sauter	2	1	1	SubA		10	5 [11]	1 [11]	4 [11]	2 [2]	2	1	1	1
Regarder	7	4	6	Inf, SubA, AdF, AdM			32 [36]	9 [17]	27 [33]	27 [27]	5	1	3	3
Pirouette ^c	6	5	4	Inf, SubA			11 [18]	82 [229]	5 [28]	38 [38]	2	3	1	1
Objet à poinçonner	9	3	5	SubA, AdM	3		42 [68]	17 [53]	10 [30]	3 [3]	2	3	2	3
Objet de gifle, à 2 mains	2	3	4	SubA, AdM			2 [4]	14 [59]	19 [59]	4 [4]	1	1	2	2
Gifler l'objet d'une seule main	4	5	5	SubA, AdF	4	13	29 [46]	11 [44]	11 [73]	8 [8]	3	2	1	2
Galop raide ^c	7	6	4	SubA			40 [47]	10 [21]	7 [7]	1 [1]	2	2	2	1
Position raide	7	3	4	SubA, AdM		2	51 [5]	4 [7]	6 [7]	27 [27]	3	2	2	2
Marche raide	4	4	4	SubA, AdM			10 [10]	6 [10]	4 [5]	5 [5]	2	3	3	2
Tampon ^d	3	3	1	SubA		9	3 [9]	5 [12]	1 [2]	2 [2]	1	1	1	1
Objet à tarauder ^c	5	4	3	Inf, SubA			53 [88]	10 [27]	5 [17]	3 [3]	3	1	1	1
Exploiter d'autres	2	2	3	Inf, SubA, AdF, AdM	3	2	3 [4]	4 [4]	3 [3]	4 [4]	1	2	1	1

^a Nombre de cas d'utilisation intentionnelle de gestes qui ont été observés, avec le nombre total d'utilisations uniques entre crochets. (Seules les classes d'âge sont disponibles pour Mbeli)

^b Nombre de contextes dans lesquels un geste a été observé

^c Gestes dont la rareté sur certains sites peut s'expliquer par une préférence culturelle d'utilisation sur des sites particuliers

^d Geste dont la rareté sur certains sites s'explique par un usage préférentiel intégré dans une séquence

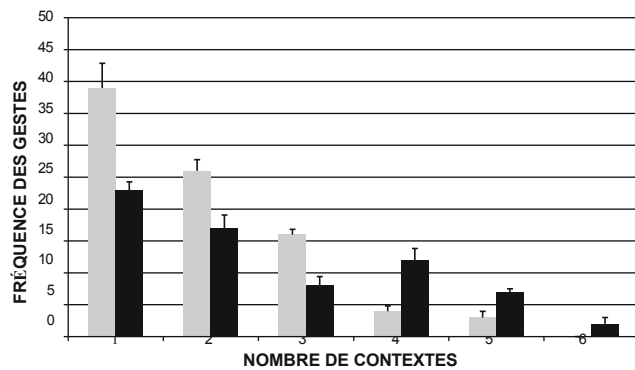


Fig. 3 Flexibilité gestuelle. La fréquence des gestes est représentée en fonction du nombre de contextes dans lesquels ils sont utilisés. Les *barres grises* représentent les gestes typiques de l'espèce, les *barres noires* les gestes potentiellement ritualisés. Les *barres d'erreur* représentent l'écart-type entre les sites

ont été trouvés dans six contextes au lieu de cinq pour les gestes typiques de l'espèce (Fig. 3 ; $\chi^2 = 14,2$, $df = 5$, $P < 0,05$). Pour examiner cette association plus en détail, nous avons comparé la fréquence à laquelle des contextes spécifiques ont suscité l'utilisation de gestes potentiellement ritualisés ou typiques de l'espèce. Les gestes susceptibles de provenir d'une ritualisation ontogénétique ont été trouvés dans une gamme significativement plus large de contextes ($\chi^2 = 126,6$, $df = 6$, $P < 0,05$; notez que la figure 4 montre des valeurs en pourcentage), comme le prévoit l'hypothèse de la ritualisation ontogénétique. Toutefois, il convient de noter que dans ces deux cas, les différences sont minimales et que le chevauchement des schémas d'utilisation est la norme. Dans la plupart des contextes, une gamme de gestes de l'un ou l'autre type a été utilisée, et ce n'est que pour l'allaitement et les voyages que les gestes étaient exclusivement ceux qui auraient pu découler de la ritualisation ontogénétique. Ainsi, bien que nous ayons trouvé des différences statistiquement significatives, il est difficile d'imaginer qu'elles aient une signification psychologique.

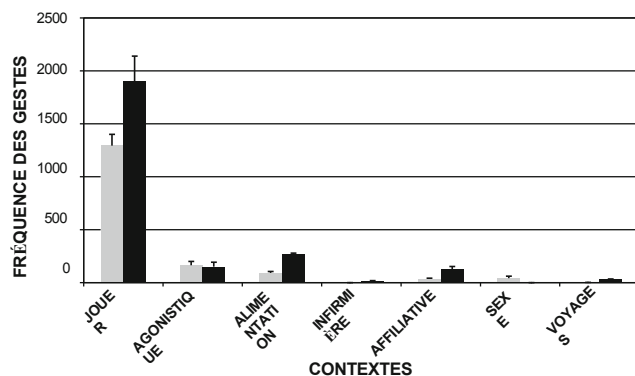


Fig. 4 Spécificité contextuelle des gestes. La fréquence des gestes est représentée pour chacun des contextes situationnels dans lesquels ils sont utilisés. Les *barres grises* représentent les gestes typiques de l'espèce, les *barres noires* les gestes potentiellement ritualisés. Les *barres d'erreur* représentent l'écart-type entre les sites

Variations de la fonction gestuelle

Bien que les répertoires de gestes des gorilles soient similaires, sinon identiques, à travers les groupes et les individus, il se peut que cette uniformité soit limitée à la *forme du geste*. Parce que les gestes sont utilisés de façon très flexible, il est possible que les gestes acquièrent leur signification par un apprentissage individuel et ainsi le véritable degré d'idiosyncrasie à travers les individus ou les conditions locales ne sera révélé que si la *fonction du geste* est examinée.

Pour vérifier cette hypothèse, nous avons sélectionné cinq gestes potentiellement ritualisés et cinq gestes typiques de l'espèce dont la fréquence d'utilisation était la plus élevée dans les trois sites de captivité et dont l'utilisation était fréquente dans la nature. Pour l'ensemble de ces dix gestes, au moins trois individus, et dans la plupart des cas plus, ont utilisé le geste dans chacun des trois groupes en captivité. Cela nous a permis d'analyser leur signification, au sens de la fonction instrumentale, en comparant les individus de chaque groupe et les groupes entre eux. Pour évaluer la fonction de chaque geste pour chaque individu, nous avons catalogué les réactions comportementales du destinataire à chaque fois que le geste était utilisé, en excluant les séquences de gestes de l'analyse. Nous avons utilisé les conditions qui ont apparemment suscité le geste, et les réactions que le gorille gestuel a apparemment recherchées en utilisant le geste, pour indiquer les fonctions probables, et nous avons été en mesure de distinguer dix catégories distinctes. Ces catégories sont les suivantes : "Invitation à l'approche" : suscite l'approche d'un destinataire, souvent suivie d'un début de jeu. "Attirer l'attention" : provoque l'arrêt de l'activité en cours et le retournement du destinataire pour regarder le signaleur, qui fait alors un nouveau geste. "Calm down request" (demande de se calmer) : le destinataire excité doit calmer son activité. "Invitation à la poursuite" : provoque une poursuite ludique de la part du destinataire, soit que le destinataire commence à poursuivre le signaleur, soit qu'il commence à s'enfuir pour être poursuivi. "Invitation au jeu de contact" : le destinataire s'approche et entre en contact avec son corps pour commencer à jouer, généralement un jeu de lutte ou d'agitation. "Invitation aux câlins" : le destinataire s'approche pour se faire câliner ou pour être câliné. "Déplacement" : demande au destinataire de changer de place ou de position. "Stop" : demande au destinataire d'arrêter l'activité en cours. "Arrêter l'approche" : demande au destinataire d'arrêter de progresser vers le signaleur ou de le dépasser ; en général, le destinataire s'assoit ou marque une pause. "Invitation au voyage" : incite au voyage, par exemple la demande de la mère au nourrisson de commencer à bouger, la demande du nourrisson à la mère de monter à cheval. Dans tous les cas où nous disposions de suffisamment de preuves de la fonction des gestes, nous avons attribué l'une de ces dix catégories (voir le tableau 3, dans lequel les cinq premiers gestes, *jeter l'objet à toucher*, sont potentiellement ritualisés, et les autres sont typiques de l'espèce).

La fiabilité inter-observateurs a été examinée en demandant à un observateur indépendant d'évaluer 50 clips, couvrant tous les gestes et toutes les personnes, pour déterminer si l'une des dix fonctions était appropriée ou non ; le niveau d'accord global était élevé,

Tableau 3 Fonctions instrumentales des gestes

Fonction ¹	Lancer l'objet **	La main sur **	Prise à une main **	Giffler les autres **	Touche **	Battement de poitrine *	Objet tambour **	Galop **	Pirouette **	Objet à poinçonner	Total
Invitation à l'approche	3	0	0	0	1	1	6	0	0	0	11
Attirer l'attention	3	0	6	8	32	0	4	1	0	2	56
Demande de calme	0	32	25	11	29	1	0	1	0	0	99
Invitation à la chasse	<i>16</i>	0	3	26	7	8	19	<i>21</i>	21	5	126
Contact invitation à jouer	6	7	111	<i>49</i>	39	28	18	10	11	7	286
Invitation au câlin	0	12	8	5	25	1	1	0	0	0	52
Déplacer	24	3	<i>61</i>	60	33	<i>21</i>	15	27	0	13	257
Arrêter	5	13	4	39	13	3	0	0	32	0	109
Arrêter l'approche	2	6	16	0	3	0	0	0	0	2	29
Invitation à voyager	0	0	12	0	2	0	0	0	0	0	14
Total	59	73	246	198	184	63	63	60	64	29	1039

Pour les définitions des fonctions, voir "Variations dans la fonction du geste" dans la section Résultats. Les chiffres représentent la fréquence des cas où un geste a été utilisé avec chaque fonction ; les critères d'identification des fonctions étaient basés sur les réactions des destinataires, de sorte que seuls les cas où un effet clair pouvait être discerné ont été utilisés dans cette analyse. Les caractères gras sont utilisés pour la fonction d'un geste qui était la plus fréquente dans l'ensemble, et les caractères italiques pour la deuxième fonction la plus fréquente

Les mentions *, ** indiquent un écart par rapport à la distribution globale des fonctions attribuées, c'est-à-dire par rapport à la distribution indiquée sous "Total", selon le niveau de signification d'un test d'adéquation χ^2 (respectivement : $0,05$, $0,01$).

Tableau 4 Similitude de sens entre les sites

Type de geste	Nombre de fonctions	Fréquence totale	Fonction principale identique en
Lancer un objet	7	59	La Valle'e, Zurich
Main sur	6	73	Les trois groupes
Prise à une main	9	246	Les trois groupes
Giffler les autres	7	198	2 groupes
Toucher	10	184	Bâle, Zurich
Battement de poitrine	6	63	Bâle, La Valle'e
Objet tambour	5	63	La Valle'e, Zurich
Galop	4	60	Bâle, Zurich
Pirouette	3	64	Les trois groupes
Objet à poinçonner	4	29	Différents dans chaque

avec une valeur de kappa de Cohen de 0,89. Il convient de noter que la catégorie des espèces typiques n'est en aucun cas dominée par les gestes qui attirent l'attention, bien que nous ayons constaté que l'attraction de l'attention était une fonction mineure pour plusieurs gestes.

Nous avons d'abord cherché à savoir si le modèle de la fonction déduite différait réellement entre les gestes, en regroupant les données des trois groupes sociaux. La somme des totaux des fonctions déduites pour tous les gestes a fourni une hypothèse nulle, par rapport à laquelle la distribution des fonctions pour les gestes réels a pu être comparée à χ^2 en tant que test de qualité de l'ajustement. Les résultats sont présentés dans le tableau 3 : dans un seul cas, la distribution n'était pas significativement distincte, et il s'agissait du geste pour lequel le moins de données étaient disponibles, l'*objet coup de poing*. Les gestes sont utilisés de manière à produire des effets différents fiables, qui sont quelque peu cohérents d'un site à l'autre.

Toutefois, comme le montre le tableau 3, aucun geste n'a de valeur ajoutée.

signification simple et unique : les gestes des gorilles ont tendance à être polyvalents. L'inspection des attributions de chaque individu a montré que cela était également vrai pour chaque individu. En moyenne, nous avons trouvé que les gorilles de chaque zoo utilisent un de ces gestes pour $4,5 \pm 1,7$ fonctions, après avoir examiné une moyenne de $34,6 \pm 27,5$ instances dans chaque zoo. Si ces données sont divisées en fonction de l'ontogenèse possible, les chiffres restent comparables : potentiellement ritualisé, $5,5 \pm 1,7$ fonctions par individu et par zoo, avec $50,7 \pm 28,9$ cas examinés par zoo ; typique de l'espèce, $3,6 \pm 1,1$ fonctions par individu et par zoo, avec un nombre beaucoup plus petit de cas à examiner par zoo, $18,6 \pm 13,3$.

L'équilibre précis de l'utilisation dépendra inévitablement des circonstances locales, notamment de la composition du groupe social et des possibilités de l'enceinte.

La signification est identique dans tous les groupes. Pour examiner dans quelle mesure la signification est partagée entre les groupes, nous avons donc examiné l'affectation la plus fréquente dans chacun des trois groupes sociaux, pour chaque geste : combien de fois cette affectation était-elle la même dans deux ou trois des groupes, et combien de fois était-elle unique (tableau 4). Comme le montre le tableau, les moyennes, au sens des fonctions instrumentales pour lesquelles les gestes sont utilisés, sont largement partagées entre les groupes socialement isolés. Même dans les cas où un geste est utilisé principalement pour une fonction identique dans seulement deux établissements sur trois, dans le troisième il est également utilisé pour cette fonction, mais moins souvent. Le seul cas où la fonction semble plus variable est encore une fois l'*objet coup de poing*, le geste pour lequel nous avons le moins de données de réponses, moins de la moitié des cas pour tout autre geste. Les fonctions d'un geste

se sont donc avérés très similaires, non seulement entre les individus d'un même groupe mais aussi entre les groupes ; cette conclusion s'applique aussi bien aux gestes potentiellement ritualisés qu'aux gestes typiques de l'espèce.

Attention à l'état attentionnel de la cible

Tous les cas de communication gestuelle que nous avons soumis à une analyse détaillée ont été présélectionnés comme montrant une utilisation intentionnelle, mais nous n'avons pas exigé que le destinataire potentiel soit effectivement *présent*. Il s'agissait donc d'une

Il serait intéressant de voir si les signaleurs ont affiné leur choix de

Les participants à l'étude ont également indiqué s'ils ont fait attention à leur geste, s'ils ont fait correspondre la modalité du geste avec le problème de communication et s'ils ont prêté une attention particulière au centre d'attention du destinataire.

Pour chaque geste, nous avons examiné l'attention du destinataire envers le signaleur. Comme il n'est souvent pas possible d'être sûr du regard des gorilles et que le regard suit généralement l'orientation de la tête, nous avons considéré comme "attentifs" les individus dont la tête était orientée dans la direction du destinataire,

$\pm 45^\circ$ (voir figure 5). Pour les gestes visuels silencieux et tactiles, nous n'avons constaté aucune différence de sensibilité à l'égard du public selon que le geste avait été catégorisé comme potentiellement ritualisé ou typique de l'espèce (visuel silencieux $v^2 = 3,69$, $N = 1\ 224$, $df = 1$, $P \ll 0,055$; tactile $v^2 = 0,15$, $N = 2\ 112$, $df = 1$, $P = 0,70$).

Comme aucune différence significative n'a été trouvée, nous avons regroupé les gestes potentiellement ritualisés et les gestes typiques de l'espèce pour examiner la possibilité d'une association entre la modalité du geste et l'attention de l'auditoire. Dans ce cas, l'association était significative : les gestes visuels silencieux étaient utilisés plus souvent lorsque le destinataire était attentif, par rapport aux gestes tactiles ($v^2 = 106,0$, $N = 3\ 336$, $df = 1$, $P \ll 0,001$). Les gestes audibles se sont tous révélés être du type typique de l'espèce et peuvent inclure des actions visant à attirer l'attention : en aucun cas une origine plausible d'un geste audible n'a pu être envisagée à partir d'une ritualisation ontogénétique. En examinant uniquement les gestes typiques de l'espèce, nous avons trouvé une association entre la modalité et l'attention du public ($v^2 = 13,6$, $N = 1\ 951$, $df = 2$, $P \ll 0,01$), les gestes audibles étant au moins aussi étroitement associés à l'attention des destinataires pour le signaleur que les gestes silencieux et visuels.

Discussion

Selon la théorie dominante sur l'origine de la communication gestuelle chez les grands singes (Call et Tomasello 2007a, p. 216), le répertoire d'un singe peut être divisé en deux parties. Les gestes typiques de l'espèce peuvent être reconnus parce qu'ils sont utilisés de manière inflexible, dans un seul contexte comportemental ou dans une gamme très limitée de contextes comportementaux ou simplement pour attirer l'attention. Mais le plus grand nombre de gestes des grands singes, ceux qui présentent le plus d'intérêt, sont les suivants

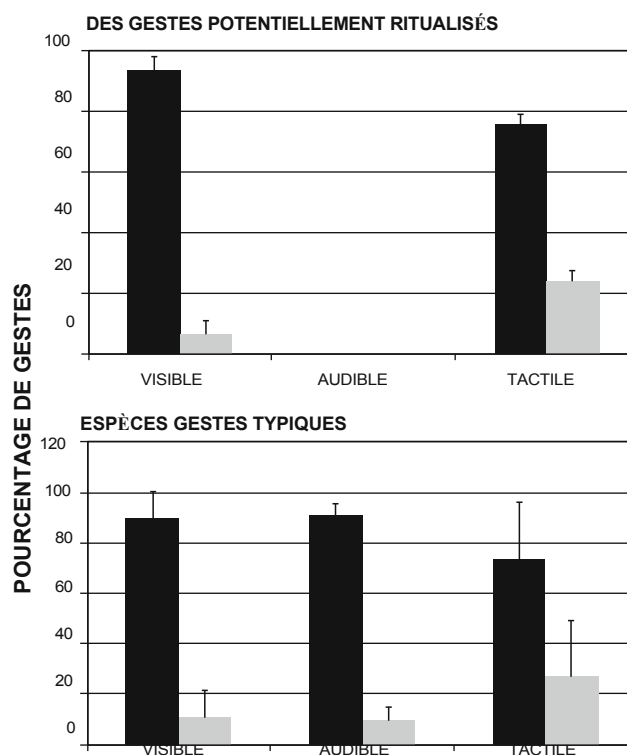


Fig. 5 Sensibilité à l'auditoire. Pourcentage de gestes utilisés en fonction de l'état attentionnel du destinataire pour chaque modalité sensorielle (visible, audible et tactile). Des analyses séparées sont effectuées pour les gestes potentiellement ritualisés (*en haut*) et les gestes typiques de l'espèce (*en bas*). Les barres noires représentent l'attention, les barres grises l'absence d'attention. Les barres d'erreur représentent l'écart-type entre les sites.

Dans la théorie de la communication animale, les gestes non typiques de l'espèce sont utilisés de manière flexible et intentionnelle pour transmettre des significations. Selon Tomasello et ses collaborateurs, ces gestes sont acquis par ritualisation ontogénétique.

Nous nous sommes interrogés sur la pertinence de cette division en deux parties pour comprendre les origines du répertoire gestuel du gorille. Comme il ne fait aucun doute que toutes les espèces de primates donnent certaines réponses gestuelles de manière automatique et non intentionnelle, nous n'avons retenu que les cas où nous pouvions être sûrs qu'un geste avait été fait de manière intentionnelle. Nous avons donc utilisé un critère strict d'intentionnalité d'utilisation, basé sur des caractéristiques reconnues : direction vers un individu cible capable de percevoir le geste, attente de la réponse, et/ou réactions appropriées en cas d'échec de l'objectif apparent. Cela a considérablement réduit le corpus de données, et il ne fait aucun doute que certains gestes intentionnellement communicatifs n'ont pas été pris en compte en raison de leur rareté. Néanmoins, nous avons identifié 102 types de gestes, qui se recoupent largement avec ceux décrits dans les études précédentes : l'"Annexe" montre les correspondances avec les gestes identifiés dans les deux études précédentes (Pika 2007b ; Tanner 1998). Le fait que nous ayons distingué un plus grand nombre de gestes n'a peut-être pas une grande signification. Tanner n'a décrit que 30 gestes parmi les animaux du zoo de San Francisco

gorilles dans une étude de 11 ans, mais elle a clairement analysé à un "niveau de fractionnement" un peu plus élevé (par exemple, notre *poignée de bras*, *poignée de bras*, *poignée de main*, *poignée de main* seraient toutes codées comme "poignée de bras"). Quoi qu'il en soit, son analyse s'est limitée à des actions discrètes des mains, des bras et de la tête, et elle n'a travaillé qu'avec un seul groupe social, de sorte qu'il faut s'attendre à un nombre inférieur de types de gestes. Pika (2007b) a décrit 33 gestes distincts dans deux zoos, Howletts au Royaume-Uni et Apenheul aux Pays-Bas ; elle n'a étudié que 13 individus âgés de 1 an 3 mois à 6 ans 2 mois, ce qui laisse présager un répertoire plus restreint. Et comme pour l'étude de Tanner, la classification de Pika était moins fine que la nôtre.

Pour obtenir une vue d'ensemble de l'utilisation de la gestuelle intentionnelle, nous avons comparé le schéma entre les individus, de l'utilisation idiosyncrasique par un seul individu sur un site à l'occurrence universelle parmi les individus sur chaque site. Comme dans les études précédentes, nous avons trouvé très peu de gestes suggérant une acquisition culturelle, c'est-à-dire utilisés communément par plusieurs individus sur un site mais totalement absents sur d'autres sites, sans explication environnementale apparente ; nous avons identifié cinq cas de ce type. L'un d'entre eux était un geste "idiosyncrasique" pour des individus uniques sur le même site en 1973 et 2006, ce qui suggère un transfert vertical de connaissances. Tanner (1998) décrit trois types de gestes utilisés par plus d'un individu dans le zoo de San Francisco qui n'ont pas été trouvés dans notre étude. Cependant, elle note que tous ces gestes ont été vus ailleurs : 'chest knock' a également été utilisé par les gorilles entraînés à la langue Koko et Michael ; 'extended palm' a été observé dans plusieurs zoos et a également été décrit chez le gorille de montagne sauvage (Schaller 1963) ; 'pat off' a été noté dans d'autres zoos, sous le terme de 'patting' ou 'swiping'. Pika (2007b) décrit deux gestes comme étant apparemment des traditions culturelles au zoo d'Apenheul, 'arm shake' (exécuté par six individus sur sept) et 'chuck up' (exécuté par 3 individus sur 7). Cependant, la définition de la "poignée de bras" ressemble à la "poignée de bras" de Tanner, et à une combinaison des gestes "poignée de bras", "poignée de bras", "poignée de main" et "poignée de main" que nous avons notés sur plusieurs sites. De la même manière, le "chuck up" ressemble à notre "lever de bras", que nous avons observé chez au moins trois individus dans la nature à Mbeli Bai, et également parmi les gestes observés à La Valle'e et à Zurich, mais sans preuve d'intention. L'absence d'influence culturelle générale sur l'ontogenèse de la gestuelle des gorilles est également évidente lorsque nous examinons la concordance des répertoires. Bien que le niveau de concordance interindividuelle soit plus élevé à l'intérieur des groupes qu'entre eux, la différence est faible et s'explique facilement comme une conséquence des différences sociales et environnementales dans les conditions de vie. Il est possible que des variations plus générales entre les groupes soient détectées à un niveau d'analyse plus fin que celui que nous avons utilisé.

Les catégorisations de notre éthogramme étaient plus fines que celles utilisées dans d'autres études, mais le risque est plus faible ici que dans les travaux antérieurs.

L'utilisation de gestes idiosyncrasiques était encore plus rare, avec un seul exemple clair, et ce, à l'égard d'un gardien plutôt que d'autres gorilles. Ce résultat est en contraste apparent avec les études précédentes : Tanner (1998) a décrit 13 gestes uniques à des individus seuls au zoo de San Francisco ; Pika (2007b) a noté trois gestes idiosyncrasiques à des individus seuls à Apenheul. Cette différence peut cependant être illusoire. Tanner n'a pas limité son attention aux cas où elle disposait de preuves de l'intention de communiquer, et a inclus dans son glossaire des gestes effectués uniquement dans le cadre d'un jeu solitaire. Dans notre étude, de nombreux gestes idiosyncrasiques ne répondaient pas à la critique d'un usage intentionnel, et une grande partie des gestes idiosyncrasiques étaient effectivement effectués dans des circonstances solitaires plutôt que sociales. Tanner a noté que plusieurs des gestes idiosyncrasiques de son étude (que nous n'avons pas retrouvés dans la nôtre) avaient néanmoins été décrits auparavant. Il s'agit notamment du "cercle des mains" (seulement Zura dans l'étude de Tanner, mais noté dans la nature par Schaller 1963), du "pied en arrière" et des "mains derrière le dos" (seulement Zura dans l'étude de Tanner, mais vu auparavant dans d'autres zoos), de la "rotation de la tête" (seulement Kubie dans l'étude de Tanner, décrit auparavant dans plusieurs zoos et dans la nature par Schaller 1963). En outre, la "main sur l'épaule" était propre à Kubie dans l'étude de Tanner, mais semble correspondre à la "main sur l'épaule" dans notre travail. Les huit autres gestes idiosyncrasiques ("essuyer le visage", "doigt sur les lèvres", "aller", "main entre les jambes", "cacher le visage", "bouche/lèvres", "dents", "regard sur le poignet") étaient propres à Zura, une femelle qui passait beaucoup de temps à faire des gestes solitaires. Comme nous avons étudié des groupes sur quatre sites différents, nous disposons de plus de données pour réfuter l'hypothèse de l'idiosyncrasie. Par exemple, l'un des trois gestes observés par Pika et al. (2003) uniquement à Apenheul, le "tambour objet", ressemble beaucoup à notre *tambour objet* (*paumes*), que nous avons trouvé sur plusieurs sites. Nous concluons que les différences entre les études sont en grande partie le résultat de difficultés d'analyse provenant des qualités fondamentales du répertoire du gorille : à savoir que le répertoire potentiel est extrêmement large, et que de nombreux gestes ne sont utilisés que rarement. Le degré d'idiosyncrasie est donc toujours susceptible d'être surestimé, en particulier dans les études plus courtes et celles qui sont limitées à un ou quelques sites. La véritable idiosyncrasie est relativement rare et peut être associée à des gestes solitaires et ludiques plutôt qu'à des contextes de communication intentionnelle.

La plupart des gestes ont donc été distribués d'une manière cohérente avec un répertoire universel typique de l'espèce. Lorsque les gestes étaient fréquents, la plupart ou plusieurs membres de tous les groupes de gorilles les utilisaient. Les gestes plus rares ont montré une distribution d'utilisation plus inégale, comme on pouvait s'y attendre : il peut falloir des années pour enregistrer le répertoire complet d'un seul individu (Byrne et Tanner 2006). Cependant, une telle distribution

peut également correspondre à une ritualisation ontogénétique, à condition que le comportement normal dont les premiers stades ou les mouvements d'intention deviennent ritualisés soit une séquence naturelle hautement prédictible pour tout individu ayant un objectif similaire. Par exemple, si le fait de frapper avec un bras est utilisé pour initier un combat ludique, l'action de lever le bras est un candidat idéal pour la ritualisation en un signal d'initiation au jeu, alors que l'action de tapoter le sommet de la tête ne l'est pas. Ainsi, la mesure dans laquelle les gestes intentionnels sont liés dans leur forme à des actions qui permettent d'obtenir les effets de manière non communicative, ou à des mouvements d'intention qui leur sont régulièrement associés, est une question essentielle pour la théorie de la ritualisation ontogénétique.

Nous avons donc examiné la forme précise de chaque geste, en divisant les gestes en (1) ceux dont la forme suggérait ou était au moins cohérente avec les mouvements d'intention et les actions qui permettraient d'obtenir l'effet désiré de manière non-communicative, et (2) ceux dont la forme était entièrement différente. Dans ce dernier cas, nous avons constaté que le geste ressemblait généralement à un jeu de communication typique de l'espèce, sous une forme complète ou abrégée. Nous avons ensuite examiné si ces classes différaient dans l'adaptation du signaleur à l'état attentionnel de l'auditoire. La modalité du geste était-elle adaptée à la capacité de l'auditoire à percevoir le geste, l'attention étant portée sur la direction du regard du destinataire surtout dans le cas des gestes visuels silencieux, et les gestes tactiles étant plutôt associés aux cas où le destinataire ne pourrait pas voir un mouvement distal ? Les deux catégories ne diffèrent pas sur ces points. Pour les deux classes de gestes, les gestes visuels silencieux ont été données en majorité à des individus qui regardaient déjà, les gestes audibles un peu moins, et les gestes tactiles encore moins, bien que même ces derniers aient été utilisés plus souvent à des individus dont l'attention était focalisée sur le signaleur. De même, aucune différence qualitative n'a été constatée dans le degré de flexibilité des deux classes de gestes : toutes deux ont été utilisées dans de nombreux contextes situationnels, et une gamme de chacune d'entre elles pouvait être utilisée dans un seul contexte. Les gestes dont la forme est conforme à l'acquisition par ritualisation sont utilisés dans un nombre légèrement plus élevé de contextes en moyenne, et dans certains contextes, les gestes typiques de l'espèce sont moins utilisés, mais les différences sont minimales. Il en va de même pour la "signification" des gestes, au sens de l'objectif vers lequel l'utilisation du geste semble orientée et dont l'accomplissement satisfait apparemment le gestuel. Les gestes des gorilles sont multifonctionnels, chacun étant typiquement utilisé pour plusieurs objectifs qui se chevauchent, mais le schéma des fonctions est caractéristique du geste individuel et ne diffère pas de façon marquée entre les différents sites, à la fois pour les gestes typiques de l'espèce et pour les gestes potentiellement ritualisés. L'attention n'a été identifiée comme une fonction que dans une minorité de cas pour tous les gestes examinés en détail.

Nous n'avons pas non plus détecté d'autres diagnostics possibles de ritualisation ontogénétique. La théorie est essentiellement dyadique :

c'est l'interaction comportementale entre deux compagnons familiers qui sert à construire chaque nouvelle action comme un geste de communication. La communication qui en résulte devrait donc parfois avoir un caractère dyadique. La preuve qu'un geste particulier a été utilisé principalement avec un autre partenaire serait en faveur de son origine par ritualisation onto-génétique, mais nous n'avons trouvé qu'un seul cas de ce genre, et dans ce cas, l'autre participant était un soigneur humain. En principe, un individu peut avoir appris, par ritualisation ontogénétique, à utiliser des gestes très différents pour atteindre les mêmes objectifs lorsqu'il interagit avec différents partenaires. Les signaux dérivés de la ritualisation ontogénétique sont des signaux *à sens unique*, et ce n'est que par coïncidence que l'on peut s'attendre à ce que les deux participants utilisent l'un pour l'autre un geste identique dans le même but. La preuve que les membres d'une dyade utilisent généralement des signaux différents l'un envers l'autre dans un but identique serait un argument de poids en faveur de la ritualisation ontogénétique. Nous n'en avons trouvé aucune. Dans le cas typique, les deux membres d'une dyade communicante étaient capables d'utiliser le même geste dans le même but : les répertoires étaient largement partagés.

Certains de ces résultats auraient pu être obtenus même si la ritualisation ontogénétique était le principal moyen d'acquisition des gestes chez les gorilles. Par exemple, un seul agent peut parfois utiliser des séquences comportementales similaires avec plusieurs partenaires, à différentes occasions. En conséquence, chaque partenaire peut commencer à interpréter la même action de l'agent comme un signal de communication. En outre, certains modèles de comportement sont susceptibles d'être très cohérents d'un individu à l'autre, indépendamment de leur expérience antérieure et de la composition de leur groupe social. Dans ces cas, la ritualisation ontogénétique pourrait bien aboutir à ce que des formes gestuelles similaires soient utilisées pour des fonctions similaires chez des individus différents dans des groupes différents. Mais c'est étirer la coïncidence que de croire que cela devrait presque toujours se produire, qu'aucun signe d'une origine dans le renforcement mutuel dyadique ne devrait jamais être trouvé, et que les utilisations idiosyncrasiques des gestes devraient être rares.

Nous concluons donc qu'il n'est pas prudent de tenter de catégoriser les gestes des grands singes en un répertoire de gestes "innés" (cognitivement inintéressant) typiques de l'espèce et utilisés de manière inflexible, et un répertoire de gestes appris (et souvent idiosyncrasiques) déployés de manière flexible et intentionnelle. Tous les groupes de gorilles occidentaux que nous avons étudiés ont montré des répertoires très étendus et se chevauchant largement de gestes utilisés de manière intentionnelle. Pika (2007a, b) a également noté "des niveaux élevés d'accord concernant la performance des gestes entre les groupes". Elle a conclu que cela était tout à fait cohérent avec l'hypothèse de Tomasello et Call (1997), qui prétendent que les singes acquièrent leurs gestes par un processus d'apprentissage individuel appelé ritualisation ontogénétique. Nous ne pouvons pas être d'accord pour le cas du gorille. Au contraire, nous considérons que la seule conclusion raisonnable est que

la grande majorité des gestes du gorille font partie d'un répertoire typique de l'espèce, même s'il est d'une taille inhabituelle.

Cette conclusion ne fait pas de la communication gestuelle du gorille ou d'autres grands singes un objet d'étude moins intéressant. Ces gestes sont utilisés intentionnellement, de manière flexible et ciblée, en tenant compte de l'état d'attention de l'auditoire. Par ces caractéristiques, ils sont donc très différents des signaux corporels plus automatiques décrits pour de nombreuses espèces de mammifères, et ressemblent davantage à certaines formes de communication non verbale humaine. On peut plutôt établir un parallèle fascinant avec les expressions faciales humaines, qui semblent également être câblées et universelles dans toutes les cultures (Ekman et Friesen, 1971), mais qui sont néanmoins déployées de manière flexible et sophistiquée sur le plan cognitif, et qui diffèrent selon les individus et les cultures. De plus, bien que la fonction générale de chaque geste soit apparemment typique de l'espèce, la façon dont les gorilles utilisent leurs gestes est sans aucun doute modifiée par l'apprentissage contextuel (Janik et Slater 1997), tout comme les référents fonctionnels des vocalisations biologiquement fixes sont affinés par l'expérience chez les singes (Seyfarth et Cheney 1986 ; voir Pika et al. 2003 pour une conclusion similaire). Et la caractérisation du répertoire gestuel d'un singe individuel comme un sous-ensemble d'un répertoire d'espèce très étendu et biologiquement déterminé est curieusement différente de la plupart des autres systèmes de communication animale, bien qu'entièrement cohérente avec la façon dont les grands singes pratiquent l'"imitation gestuelle" (Byrne et Tanner 2006).

Le fait que les gorilles n'étendent pas régulièrement le répertoire de gestes qui leur est donné par la biologie reste une énigme. Il ne fait guère de doute que leurs capacités de contrôle moteur (Byrne et al. 2001) et d'apprentissage social (Stoinski et al. 2001) sont suffisantes pour que cela soit possible. Même les singes, dont le contrôle cortical de l'action manuelle est bien moindre, ont été

Les grands singes sont capables d'inventer des gestes et des traditions culturelles locales ont été décrites (Laidre 2008 ; Perry et al. 2003 ; Perry et Manson 2003). Des traditions locales d'utilisation de gestes particuliers ont été notées à plusieurs reprises chez les grands singes (Ingmanson 1987 ; McGrew et Tutin 1978 ; Nishida 1986 ; van Schaik et al. 2003 ; Whiten et al. 1999). Avec l'aide de l'homme, les gorilles et d'autres grands singes peuvent acquérir un vocabulaire étendu de nouveaux gestes et utiliser nombre d'entre eux de manière réflexe (Patterson et Linden 1981), et les signes très limités de gestes culturellement appris chez les gorilles suggèrent que cette possibilité existe dans des conditions naturelles. Nous ne pouvons que conclure que les gorilles ne "voient pas l'intérêt" d'inventer de nouveaux gestes pour se référer à des situations nouvelles : une limitation de l'imagination plutôt que de la communication.

Remerciements Ce travail a été réalisé dans le cadre du sixième programme-cadre de la Commission européenne "Origines de la communication référentielle", contrat 12787. Nous remercions le Ministère de l'Economie Forestière et le personnel de la Wildlife Conservation Society pour la permission de travailler à Mbeli Bai, Congo, et en particulier Emma Stokes et Mark Gately pour leur soutien logistique crucial, et Joel Glick pour son aide sur le terrain. Nous sommes reconnaissants aux zoos de Bâle et de Zurich, en Suisse, et à la Vallée des Singes, en France, de nous avoir permis d'étudier leurs excellents groupes de gorilles, et en particulier à Jakob Huber à Bâle, Robert Zingg à Zurich et Jan Vermeer à la Vallée, qui nous ont aidés tout au long de notre travail. Joanne Tanner, Simone Pika, Juan Carlos Gomez, Erica Cartmill et Klaus Zuberbühler nous ont donné de nombreux conseils utiles et des discussions stimulantes, et Simone Pika et Joanne Tanner en particulier ont eu la gentillesse de lire et de commenter l'ensemble du manuscrit. Trois arbitres anonymes ont fourni des suggestions très utiles pour améliorer le manuscrit.

Annexe

Tableau 5

Tableau 5

Nom du geste	Description		Pika et al. (2003)
	Tanner et	Byrne (1999)	
Visible uniquement			
1- déplacer un objet d'une	mainSaisir un objet d'une main et l'éloigner ou le tirer avec force		
2- déplacer un objet avec les	mainsSaisir un objet avec les deux mains et l'éloigner ou le tirer. avec force		Déplacer
Lever le bras	un bras au-dessus de la tête	Haut	Tendre
AmainAgiter le bras	Agiter librement un bras à partir de l'articulation de l'épaule	Agiter le bras	agiter Balancer le bras
Balancer le bras en	Balancer le bras d'avant en arrière sur le côté, soit une seule fois, soit de manière répétitive		Descendre
Balancement du bras sous l'objet	Balancer le bras d'avant en arrière du corps jusqu'entre les jambesBalancer le bras en dessous		
Balancement de bras avec objet	Balancer le bras d'avant en arrière, de l'avant du corps jusqu'entre les jambes, tout en tenant un objet dans la main.		
Lever les bras	Balancer le bras d'avant en arrière sur le côté, soit une fois, soit de façon répétitive, tout en tenant un objet dans la main.		Chuck
up Arms	shakeShakingShaking loosely both arms from shoulder joints	Agitation des bras	Agression des bras

Tableau 5 suite

Nom du geste	DescriptionTanner et Byrne (1999)	Pika et al. (2003)
Balancer les bras avec un objet	Balancement des bras Balancement des bras devant le corps d'un côté à l'autre. objetBalancer les bras devant le corps d'un côté à l'autre tout en tenir un (des) objet(s) dans la (les) main(s)	
Agitation des bras	bras levés au-dessus de la	
tête Course/marche bipède bipède	Course ou marche bipède Position Debout sur deux jambes	
Morsure du poignet + agitation du Tambour de corps	Morsure du poignet d'une main tout en agitant mollement le bras opposé. Tambour de la partie du corps avec les poings Poitrinefrapper Taper sur le corps	partie du
corps de manière répétitive avec la paume de la main		
Tapotement du corps avec un objet	objetTapoter sa propre partie du corps de manière répétitive avec la paume de la main et un objet placé entre la main et le corps	Arc
RebondirSe tenir	sur quatre membres détendus et effectuer des mouvements rapides de haut en bas.	
ArcFlexion	vers l'avant de la partie supérieure du corps selon l'axe x du corps en se tenant sur deux jambes	
Jeu	de battements de poitrineTambourinage ludique sur la poitrine avec la paume des mains	Galop
Agitation des bras Disco	Agitationdes bras dans un mouvement de rotation vers soi, d'un côté de la tête	
Agitation des pieds	Agitation des pieds sans serrer	
GalopCourir	avec les pattes avant en frappant le sol de façon ludique (comme un enfant qui imite le galop d'un cheval).	
Poignée de main	Secouer la main sans serrer l'articulation du poignet brasBrassecouer Secouer la main avec un objet	Poignée de Secouer la main sans serrer l'articulation
du poignet tout en tenant un objet dans la main		
Agitation des mains	Agitation sans contrainte des deux mains à partir des articulations du poignet brasAttachementagitation Agitation des mains avec un objet partir des articulations du poignet tout en tenant un objet dans le creux de la main. mains	Agitation des Agitation sans contrainte des deux mains à
tête	tête de haut en bas dans le corps xaxe InclinaisonFrottement de tête	Hochement de tête Frotter la tête d'avant en arrière
avec la paume des mains et/ou des avant-bras.		
Secousse de la tête	Secouer la tête d'un côté à l'autre sur un axe horizontal	Secousse de la tête Arc
Secousse de la tête avec objet	Secouer la tête d'un côté à l'autre avec un objet dans la boucheTourbillon de tête	Arc
Patinage sur glaceMouvement que le patineur se déplace sur la <i>glace</i> .	tourbillonnant de l'ensemble du corps autour de l'axe y du corps pendant se tenir debout sur quatre jambes, généralement la tête penchée vers l'avant	Patinage sur glace
Saut SauterSauter	d'un endroit à l'autre ou sauter sur placeSauterFrotterles jambes	
Frotter les jambes étendues d'avant en arrière avec la paume de la main pendant que l'on s'occupe de leur entretien.	assis Balancement de la jambeBalancement de la jambe d'avant en arrière	
Se lécher la	mainSe lécher la paume de la main de façon frénétique et répétitive	
RegardSe fixer	intensément sur un autre individu pendant plusieurssecondes	
Tampons multiples mouvement rapide	Tamponner le sol de façon répétitive avec le pied, dans un	
Tampons multiples, 2 pieds	Tampons répétitifs avec les deux pieds alternativement, rapidement. motion	Tampon
Objet sur la	têteMettre un objet (généralement de la paille ou des feuilles) sur la tête PirouetteMouvement tourbillonnant de l'ensemble du corps autour de l'axe y du corps, en position debout sur quatre jambes. Mouvement progressif vers l'avant dans l'espace	
Pirouette avec objetMouvement	tournoyant vers l'avant de tout le corps autour de l'axe y du corps en se tenant sur quatre jambes avec un objet tenu dans la bouche ou couvrant le corps	
Pousser un objetPousser avec force un objet avec la main		
ReachExtension d'	un bras vers un autre RockingMouvement de balancement	individuAway Reach de l'ensemble du corps, généralement

en position assise

Tourner à la corde Tourner tout le corps très rapidement autour de l'axe y du
corps, tout en
se suspendre à une corde avec une ou deux mains et un ou deux pieds

Tableau 5 suite

Nom du geste	Description Tanner et	Byrne (1999)	Pika et al. (2003)
Secouer l'objet	Secouer avec force un objet fixe avec les deux mains		Objetshake
Roulement latéral	Mouvement latéral tournoyant de tout le corps autour de l'axe y du corps pendant que l'objet est secoué. allongé sur le sol		
Saut l'axe	Tape sur une seule partie du corps périlleux Mouvement de tout le corps vers l'avant en tournoyant x du corps Saut périlleux Galop		autour de Courir
avec les pattes avant raides	Position raide Se tenir de façon rigide avec les membres raides et les membres antérieurs serrés, les traits du visage étant arrondis. l'expression des lèvres serrées se produit généralement dans un contexte sexuel		Position raide
incluinée sur le côté.	Marche raide Marche avec les membres antérieurs rigides et la tête généralement inclinée sur le côté.		Tampon
Tamponner	Tamponner le sol avec force avec la plante du pied, souvent après ou en même temps qu'un battement de poitrine.		
Stamp, Vague de	2-feet Lancer une paille à deux mains au-dessus de la tête Vague de paille		paille
Tape sur le côté opposé	épaules ou les coudes de façon répétitive et simultanée avec la paume des mains et les bras croisés	Croix de bras	
Lancer un objet	Lancer un objet vers un autre individu Lancer Lancer une menace		un
objet et effectuer un mouvement vers l'avant et avec force.	à l'égard d'un individu		
Audible et visible			
1-	battement de poitrine transmis Battement de corps Tambourner une partie du corps (sauf la poitrine) avec les mains en coupe ou la paume de la main.	main en coupe Tapement de poitrine Battement du corps/des côtés de la tête	Battement de corps
Battre le corps avec un	objet Tambourner une partie du corps (sauf la poitrine) avec les mains en coupe ou la paume de la main. les mains avec un objet placé entre les mains et la partie du corps		
Battement de poitrine	Tambour de poitrine avec les mains en coupe	Tambour de poitrine	
Tambour de poitrine	Tambour de poitrine avec objet coupe et un objet placé entre les mains et l'objet. mains et poitrine	Tambour de poitrine avec les mains en	
Clap (poings)	les deux paumes des mains l'une contre l'autre en guise d'applaudissements humains Clap Tambourner un objet avec les poings	Clap Clap Tambourner un objet	
Tambour d'objet (paumes)	Tambour d'objet avec la paume des mains		
Frapper un ground	objet Frapper un objet avec force et de façon multipliée avec le poing ou le poignet		Knock Slap
Tampon multiple, 2 pieds sur l'objet	Tamponner un objet de façon répétitive avec les deux pieds alternativement, mouvement rapide		
Donner un coup de poing à l'objet avec le poing ou le poignet	Gifle au sol Gifle à l'objet, à une main Gifle de surface Gifle à l'objet avec force et séparément avec la paume de la main	objet avec force et séparément Coups de poing retournés Frapper l'objet avec force et séparément Gifle au sol Gifle à l'objet, à deux mains	
Tamponner 2 pieds sur un objet	Tamponner un objet avec force avec la plante des pieds		
Tamponner un suivant ou en	objet Tamponner énergiquement un objet avec la plante du pied, souvent en même temps qu'un battement de poitrine	mains fermées.	Attraper une partie du corps d'une autre personne avec les deux mains fermées et la tirer.
sur un objet de lamain	Éclaboussures d'eau eau avec les mains ou les poings		tirer vers soi Morsure Morsure douce
Tactile			
2-	saisie des mains Saisir une partie du corps d'un autre individu avec les deux		

Mordre + secouer les	<p>e d'une partie du corps d'un autre individu, différente d'une morsure agressive .</p> <p>brasMordre l'autre individu (généralement sa tête) et secouer les bras sur lui. le corps de l'autre</p>	Tampon
----------------------	---	--------

MorsureMorsure

formelle

Tableau 5 suite

Nom du geste	Description Tanner et		Byrne (1999)		Pika et al. (2003)
Tambourer l'	autre	Tambourer une autre personne avec les paumes des mains			Embrasser
Saisir	Embrassement	Embrasser une autre personne en enroulant ses deux bras autour de son corps, généralement de façon réciproque.	Fermeture		tactile
Main sur		une partie du corps d'une autre personne avec une main fermée et la tirer vers soi.			Pr endre- pousser- tirer
Mains sur		Toucher la tête d'une autre personne avec la paume de la main et maintenir le contact pendant plusieurs secondes.			Fermeture
Frapper avec un objet		Toucher la tête d'une autre personne avec la paume des deux mains et maintenir le contact pendant plusieurs secondes.	tactile	Main levée	
Coups de pied		un autre individu avec le pied			
à une main		un autre individu avec un objet tenu en main			
corp		partie du corps d'un autre individu avec une main fermée	Fermeture	tactile	
d'un autre individu avec le doigt		Poke			de manière répétitive la partie du
personne dans le sens de la marche.		Toucher			
Coup de poing		Positionnement			
Frapper		Pousser ou tirer légèrement puis relâcher le membre d'une autre	Fermeture tactile		
main ou le bras		la direction de la position souhaitée, généralement utilisée pour le toilettage			
Pousser à deux		Rebondir			
Gifle à l'autre		Sauter en avant sur un autre individu			
Frapper		un autre individu avec force et d'une seule main avec le poing ou le poignet			
Marche en		Punch			
sur l'autre		Pousser, d'une seule main			un autre individu avec la
l'autre		Rapprochement tactile			
d'une autre personne avec la paume de la main		Prod			
		Touch			
		Toucher doucement la partie du corps			Taper sur
		Tactile rapproché			Touch/long toucher

Références

- Arnold K, Zuberbu'bler K (2006) Semantic combinations in primate calls. *Nature* 441:303
- Arnold K, Zuberbu'bler K (2008) Meaningful call combinations in a non-human primate. *Curr Biol* 18:R203-R203
- Bates E, Benigni L, Bretherton I, Camaioni L, Volterra V (1979) The emergence of symbols. Academic Press, New York
- Breuer T, Breuer-Ndoundou Hockemba M, Olejniczak C, Parnell RJ, Stokes EJ (2009) Physical maturation, life-history classes and age estimates of free-ranging western gorillas-insights from Mbeli Bai, Republic of Congo. *Am J Primatol* 71:106-119
- Bruner JS (1972) Nature et usages de l'immaturité. *Am Psychol* 27:687-708
- Byrne RW, Tanner JE (2006) Gestural imitation by a gorilla : evidence and nature of the phenomenon. *Int J Psychol Psychol Ther* 6:215-231
- Byrne RW, Corp N, Byrne JM (2001) Manual dexterity in the gorilla : bimanual and digit role differentiation in a natural task. *Anim Cognit* 4:347-361
- Call J, Tomasello M (2007a) Comparing the gestures of apes and monkeys. In : Call J, Tomasello M (eds) The gestural communication of apes and monkeys. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, pp 197-220.
- Call J, Tomasello M (2007b) The gestural communication of apes and monkeys. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale
- Call J, Tomasello M (2007c) Le répertoire gestuel des chimpanzés (*Pan troglodytes*). In : Call J, Tomasello M (eds) The gestural communication of apes and monkeys. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, pp 17-39.
- Cartmill EA, Byrne RW (2007) Orangutans modify their gestural signalling according to their audience's comprehension. *Curr Biol* 17:1345-1348
- Cheney DL, Seyfarth RM (1990) How monkeys see the world : inside the mind of another species. University of Chicago Press, Chicago
- Cheney DL, Seyfarth RM (1996) Function and intention in the calls of non-human primates. *Proc British Acad* 88:59-76
- Darwin C (1872) L'expression des émotions chez l'homme et les animaux. John Murray, Londres
- de Waal FBM, Seres M (1997) Propagation of handclasp grooming among captive chimpanzees. *Am J Primatol* 43:339-346
- del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J (1996) Manuel des oiseaux du monde. Volume 3 Hoatzin to Auks. Lynx Editions, Barcelone
- Eibl-Eibesfeldt I (1972) Similarités et différences entre les cultures dans les moments expressifs. In : Hinde RA (ed) Non-verbal communication. Cambridge University Press, Cambridge, pp 297-312.

- Ekman P, Friesen WV (1971) Constraints across culture in the face and emotion. *J Pers Soc Psychol* 17:124-129
- Gardner RA, Gardner BT, Van Cantfort TE (1989) Teaching sign language to chimpanzees. SUNY Press, New York
- Hauser MD (1992) Costs of deception : cheaters are punished in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Proc Natl Acad Sci USA* 89:12137-12139
- Hauser MD (1996) L'évolution de la communication. MIT Press, Cambridge
- Hauser MD, Chomsky N, Fitch WT (2002) The faculty of language : what is it, who has it, and how did it evolve ? *Science* 298:1569- 1579
- Hayes C (1951) Le singe dans notre maison. Harper, New York
- Hockett CF (1960) Logical considerations in the study of animal communication. In : Lanyon WE, Tavolga WN (eds) *Animal sounds and communication*. American Institute of Biological Sciences, Washington, pp 392-430.
- Ingmanson EJ (1987) Clapping behavior : non-verbal communication during grooming in a group of captive pygmy chimpanzees. *Am J Phys Anthropol* 72:173-174
- Janik VM, Slater PJB (1997) Apprentissage vocal chez les mammifères. *Adv Study of Behav* 26:59-99
- Kellogg WN, Kellogg LA (1933) *Le singe et l'enfant*. McGraw- Hill, New York
- King BJ (2004) The dynamic dance : nonvocal communication in African great apes. Harvard University Press, Cambridge
- Laidre ME (2008) Les mandrills captifs inventent-ils de nouveaux gestes ? *Anim Cognit* 11:178-187
- Leavens DA, Russell JL, Hopkins WD (2005) Intentionality as measured in the persistence and elaboration of communication by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Child Dev* 76:291-306
- Liebal K (2007) Gestures in orangutans. In : Call J, Tomasello M (eds) *The gestural communication of apes and monkeys*. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, pp 69-98
- Liebal K, Call J, Tomasello M (2004) The use of gesture sequences in chimpanzees. *Am J Primatol* 64:377-396
- McGrew WC, Tutin CEG (1978) Evidence for a social custom in wild chimpanzees ? *Man* 13:234-251
- Miles H (1990) The cognitive foundations for reference in a signing orangutan. In : Parker S, Gibson K (eds) "Language" and intelligence in monkeys and apes. Cambridge University Press, Cambridge, pp 511-539.
- Nishida T (1980) The leaf-clipping display : a newly discovered expressive gesture in wild chimpanzees. *J Hum Evol* 9:117-128
- Nishida T (1986) Local traditions and cultural transmission. In : Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT (eds) *Primate societies*. University of Chicago Press, Chicago, pp 462-474
- Owren M, Rendall D (1997) An affect-conditioning model of nonhuman primate vocal signaling. *Perspect Ethol* 12:299-346
- Parnell RJ (2002) Group size and structure in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Mbeli Bai, Republic of Congo. *Am J Primatol* 56:193-206
- Patterson F, Linden E (1981) *L'éducation de Koko*. Holt Rinehart et Winston, New York
- Perry S, Manson JH (2003) Traditions in monkeys. *Evolut Anthropol* 12:71-81
- Perry S, Baker M, Fedigan L, Gros-Louis J, Jack K, MacKinnon KC, Manson JH, Panger M, Pyle K, Rose L (2003) Social conventions in wild white-faced capuchin monkeys. Evidence for traditions in a neotropical primate. *Curr Anthropol* 44:241-268
- Pika S (2007a) Gestures in subadult bonobos (*Pan paniscus*). In : Call J, Tomasello M (eds) *The gestural communication of apes and monkeys*. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, pp 41-67.
- Pika S (2007b) Gestures in subadult gorillas (*Gorilla gorilla*). In : Call J, Tomasello M (eds) *The gestural communication of apes and monkeys*. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, pp 99-130.
- Pika S, Liebal K, Tomasello M (2003) Gestural communication in young gorillas (*Gorilla gorilla*) : gestural repertoire, learning, and use. *Am J Primatol* 60:95-111
- Pollick AS, de Waal FBM (2007) Ape gestures and language evolution. *Proc Natl Acad Sci* 104:8184-8189
- Poss SR, Kuhar C, Stoinski TS, Hopkins WD (2006) Differential use of attentional and visual communicative signaling by orangutans (*Pongo pygmaeus*) and gorillas (*Gorilla gorilla*) in response to the attentional status of a human. *Am J Primatol* 68:978-992
- Ristau C (1991) Aspects de l'éthologie cognitive d'un oiseau simulant des blessures, le pluvier siffleur. In : Ristau C (ed) *Cognitive ethology : the minds of other animals*. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, pp 91-126.
- Schaller GB (1963) *Le gorille de montagne*. Chicago University Press, Chicago
- Seyfarth RM, Cheney DL (1986) Vocal development in vervet monkeys. *Animal Behav* 34:1640-1658
- Smith WJ (1965) Message, signification et contexte en éthologie. *Am Nat* 99:405-409
- Stoinski TS, Wrate JL, Ure N, Whiten A (2001) Imitative learning by captive western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in a simulated food-processing task. *J Comp Psychol* 115:272-281
- Tanner J (1998) Gestural communication in a group of zoo-living lowland gorillas. Thèse de doctorat. Université de St Andrews, St Andrews (non publiée)
- Tanner JE, Byrne RW (1993) Concealing facial evidence of mood : evidence for perspective-taking in a captive gorilla ? *Primates* 34:451-456
- Tanner JE, Byrne RW (1996) Representation of action through iconic gesture in a captive lowland gorilla. *Curr Anthropol* 37:162-173
- Tanner JE, Byrne RW (1999) The development of spontaneous gestural communication in a group of zoo-living lowland gorillas. In : Parker ST, Mitchell RW, Miles HL (eds) *The mentalities of gorillas and orangutans. Comparative perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 211-239
- Tomasello M (1996) Do apes ape ? In : Heyes CM, Galef BG (eds) *Social learning in animals : the roots of culture (Apprentissage social chez les animaux : les racines de la culture)*. Academic Press, San Diego, pp 319-346.
- Tomasello M, Call J (1997) *Primate cognition*. Oxford University Press, New York
- Tomasello M, Call J (2007) Intentional communication in nonhuman primates. In : Call J, Tomasello M (eds) *The gestural communication of apes and monkeys*. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, pp 1-15
- Tomasello M, George B, Kruger A, Farrar J, Evans E (1985) The development of gestural communication in young chimpanzees. *J Hum Evol* 14:175-186
- Tomasello M, Gust D, Frost TA (1989) A longitudinal investigation of gestural communication in young chimpanzees. *Primates* 30:35-50
- Tomasello M, Call J, Nagell C, Olguin R, Carpenter M (1994) The learning and use of gestural signals by young chimpanzees : a trans-generational study. *Primates* 35:137-154
- van Schaik CP, Ancrenaz M, Borgen G, Galdikas B, Knott CD, Singleton I, Suzuki A, Utami SS, Merrill M (2003) Orangutan cultures and the evolution of material culture. *Science* 299:102- 105
- Vygotsky L (1962) *Pensée et langage*. MIT Press, Cambridge
- Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CEG, Wrangham RW, Boesch C (1999) Cultures in chimpanzees. *Nature* 399:682-685