

Gestes en série des chimpanzés sauvages: nature et fonction de la communication

Catherine Hobaiter - Richard W. Byrne

Reçu : 19 février 2011 / Révisé : 22 avril 2011 / Accepté : 28 avril 2011 / Publié en ligne : 12 mai 2011
© Springer-Verlag 2011

Résumé Les chimpanzés de Budongo, en Ouganda, font régulièrement des séries de gestes, y compris des "bouts" de gestes qui incluent l'attente d'une réponse et des "séquences" de gestes rapides sans pauses. Nous avons examiné la distribution et les corrélats de 723 séquences et 504 bouts pour trouver des indices sur la fonction des séries multigestuelles. Les gestes des chimpanzés plus âgés avaient plus de chances d'être réussis, mais le taux de réussite d'un geste particulier ne variait pas en fonction de l'âge du signaleur. Au contraire, les individus plus âgés étaient plus susceptibles de choisir des gestes réussis, et ces gestes très réussis étaient plus souvent utilisés individuellement. Ces schémas expliquent pourquoi les échanges ont été enregistrés le plus souvent chez les jeunes animaux, alors que les chimpanzés plus âgés se sont davantage appuyés sur des gestes uniques : les échanges sont mieux interprétés comme une conséquence de la persévérance face à l'échec. Lorsqu'au moins un geste d'un type réussi se produit dans une séquence, cette séquence a plus de chances d'être réussie ; dans l'ensemble, cependant, les séquences sont moins réussies que les gestes isolés. Nous suggérons que les jeunes chimpanzés utilisent les séquences comme une stratégie de "sécurité" : parce qu'ils ont le potentiel inné de produire un répertoire de gestes large et redondant mais ne savent pas lesquels seraient les plus efficaces. L'utilisation de séquences augmente les chances d'obtenir un geste efficace et permet également aux utilisateurs d'apprendre les types de gestes les plus efficaces. Au fur et à mesure, ils ont moins besoin d'utiliser des séquences ; les séquences peuvent rester importantes pour des ajustements interpersonnels subtils, en particulier dans le jeu. Cette hypothèse de l'"accordage du répertoire" explique un certain nombre de résultats rapportés précédemment sur la gestuelle des chimpanzés.

Mots-clés Communication - Grand singe - *Pan* - Geste intentionnel - Séquences - Accordage du répertoire

Introduction

Les grands singes utilisent un système de communication gestuelle riche et complexe. Les gestes des chimpanzés ont été décrits pour la première fois dans la nature par Goodall (1968, 1972) et Plooiij (1978) ; des études ultérieures se sont concentrées sur certains gestes spécifiques, tels que la pince à feuilles (Nishida 1980), le grattage dirigé (Pika et Mitani 2006) et le battement de mains (Kalan et Rainey 2009). L'étude systématique et quantitative de la communication gestuelle des grands singes était initialement basée sur des groupes captifs (Byrne et Tanner 2006 ; Call et Tomasello 2007a ; Cartmill et Byrne 2010 ; Leavens et Hopkins 1998 ; Liebal et al. 2006 ; Pollick et de Waal 2007 ; Tanner et Byrne 1996, 1999 ; Tomasello et al. 1985, 1989, 1994), mais a récemment été étendue aux gorilles et chimpanzés sauvages (Genty et al. 2009 ; Hobaiter et Byrne 2011). Ces travaux ont démontré que les quatre espèces de grands singes (chimpanzé, bonobo, gorille et orang-outan) utilisent un large répertoire de gestes dans le cadre d'une communication intentionnelle flexible vers des objectifs spécifiques, dans un large éventail de contextes comportementaux. Les signaleurs ciblent les gestes sur des destinataires individuels, ajustant le mode de leur gestuelle (silencieux, audible, contact) pour s'adapter à l'état d'attention de leur public cible (Call et Tomasello 2007b ; Liebal et al. 2004b ; Genty et al. 2009). Lorsque les communications initiales n'atteignent pas leur objectif, les signaleurs persistent à produire d'autres gestes (Hobaiter et Byrne 2011 ; Leavens et al. 2005), et peuvent ajuster et élaborer le message en fonction de la manière dont ils ont été compris (Cartmill et Byrne 2007).

La communication gestuelle des grands singes ne semble pas être composé uniquement de nombreux cas simples de geste ! réponse.

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, St Andrews, Fife KY16 9JP, UK e-mail
: rwb@st-andrews.ac.uk

Les gestes peuvent être combinés en longues séries, au sein desquelles les gestes peuvent se chevaucher, être entrecoupés de périodes d'attente de réponse ou être échangés d'un individu à l'autre. Cependant, très peu de recherches quantitatives ont été menées sur l'utilisation des gestes en série. Tomasello et ses collègues ont noté l'occurrence de combinaisons de gestes dans leurs premiers travaux sur le développement de la gestuelle des chimpanzés et ont suggéré l'utilisation potentiellement syntaxique de combinaisons "attention getter + communicative gesture" (Tomasello et al. 1989, 1994) ; Tanner a décrit les "phrases" gestuelles et les échanges de deux gorilles de basse altitude de l'ouest (Tanner 2004). La première analyse quantitative des gestes en série a été menée sur un groupe de 19 chimpanzés captifs à la Yerkes Field Station (Liebal et al. 2004a). Liebal et al. ont décrit une gamme de longueurs de séquences allant de 2 à 39 gestes, les combinaisons de 2 gestes représentant la majorité de l'utilisation des séquences, mais ils n'ont trouvé aucune preuve du système proposé "attention getter + communicative gesture". Environ un tiers des gestes ont été produits dans le cadre de séquences, la majorité dans un contexte de jeu, et une grande partie des séquences (en particulier les formes les plus longues) étaient de simples répétitions du même type de geste. Liebal et al. ont suggéré que les séquences résultent de "réponses post hoc à un destinataire non réceptif", ce qui, selon eux, expliquerait le nombre élevé de répétitions d'un même type de geste.

La seule autre analyse quantitative des grands singes gesturing in series, une étude sur les gestes des gorilles en captivité (Genty et Byrne 2010), n'a pas non plus trouvé de preuve de la combinaison syntaxique de différentes catégories de gestes, comme la proposition "attirer l'attention + geste communicatif". En effet, ils ont trouvé peu de preuves que la combinaison de gestes entraînait un changement majeur dans la fonction des gestes individuels ; lorsqu'un changement de fonction se produisait, il tendait vers une fonction secondaire des gestes composants plutôt que vers une nouvelle fonction. Cependant, contrairement à Liebal et al, ces auteurs n'ont pas trouvé de soutien à la suggestion que les séquences de gestes étaient produites en réponse à l'échec des communications à geste unique, ni de preuve que les répétitions du même type de geste étaient utilisées comme une alternative emphatique aux gestes uniques. Au lieu de cela, ils ont proposé que les séquences gestuelles soient utilisées comme une forme de modification continue de l'interaction comportementale, en faisant l'analogie avec le contrôle du mouvement vers l'avant "d'une lourde brouette, avec de légers ajustements continus de la force dans différentes directions afin de maintenir la progression vers l'avant" (Genty et al. 2009 ; voir également King 2004). Une telle modulation dynamique des signaux est cohérente avec la fréquence élevée des séquences dans le jeu, où les interactions sont souvent caractérisées par l'incertitude, et impliquerait que l'évaluation du partenaire et le choix du geste soient effectués simultanément et continuellement.

Comme l'ont souligné Genty et Byrne, le conflit apparent entre leurs propres résultats et ceux de Liebal et al. provient presque certainement d'une différence dans la manière dont les "séquences" de gestes ont été définies. Genty et Byrne se sont concentrés sur les séquences **rapides** : les gestes produits après une attente de réponse de >1 s ont été considérés comme de nouvelles communications (Genty et Byrne 2010). En revanche, Liebal et al. ont autorisé des pauses allant jusqu'à 5 s au sein d'une séquence et ne semblent pas avoir fait de distinction entre les cas où les gestes étaient "combinés de manière préméditée" (Liebal et al. 2004a) et ceux où les gestes étaient séparés par une attente de réponse significative ou même par la réponse du destinataire. Que les séquences **rapides** impliquent ou non une préméditation, le regroupement des deux types de gestes dans une seule catégorie comportementale semble problématique ; pour une compréhension complète de la communication gestuelle des grands singes, il sera nécessaire de comprendre à la fois l'utilisation de gestes produits en série sans pauses et la production de gestes après une attente de réponse. Plutôt que de définir des séries de gestes rapides ou intermittents comme le sujet le plus approprié, les deux modèles doivent être analysés dans le cadre d'une seule étude.

Dans la présente analyse, nous examinons l'utilisation de la gestuelle

en série par des singes individuels, au sein d'un corpus de gestes enregistrés dans la communication intentionnelle de la communauté sauvage des chimpanzés de Sonso. Nous distinguons les "séquences", une série de gestes produits sans pauses intermittentes, des "épisodes", où une série de gestes comprend une ou plusieurs périodes d'attente de réponse. Ainsi, un épisode peut comprendre une ou plusieurs séquences ou des gestes uniques séparés par des pauses. Nous étudions les circonstances dans lesquelles chacun de ces modèles est produit et examinons les explications possibles pour la combinaison de gestes dans chaque cas.

Méthode

Site de l'étude et sujets

La station de conservation de Budongo a été créée en 1990 dans la réserve forestière de Budongo, qui se trouve dans l'ouest de la vallée du Rift en Ouganda (1°35'-1°55'N, 31°18'-31°42'E) à une altitude moyenne de 1 050 m. La réserve de 793 km² comprend 482 km² de couvert forestier semi-décidu continu de moyenne altitude.

Au début de la collecte des données en octobre 2007, la communauté de chimpanzés de l'étude Sonso était composée de 81 individus nommés. Nous avons défini 8 groupes d'âge détaillés comme suit: bébé (0-11 mois); nourrisson plus jeune (1a-2a11 m) ; nourrisson plus âgé (3a-4a11 m); juvénile (5a-9a11 m); sub-adulte (mâle : 10a-15a11 m, femelle: 10a-14a11 m); jeune adulte (mâle: 16a-25a11 m; femelle: 15a-25a11 m); adulte mûr (26a et plus). En utilisant ces catégories, le groupe initial

était composée de 20 adultes matures (5 mâles et 15 femelles), 12 jeunes adultes (2 mâles et 10 femelles), 16 subadultes (10 mâle et 6 femelles), 15 jeunes (6 mâles et 9 femelles), 6 des nourrissons plus âgés (1 homme et 5 femmes), 6 nourrissons plus jeunes (2 hommes et 4 femmes) et 6 bébés (tous de sexe féminin). Au cours des 22 mois de l'étude, il y a eu 10 décès ou disparitions à long terme, 6 immigrations et 5 naissances, ce qui porte le total final à 82.

Procédure et analyse

Des observations ont été réalisées sur des chimpanzés au sein de la communauté de Sonso pendant trois périodes entre octobre 2007 et août 2009 (oct 07-mar 08 ; juin 08-janvier 09 ; et mai 09-août 09). Nous avons utilisé une approche d'échantillonnage comportemental focal (Altmann 1974), tout en conservant un enregistrement de la fréquence à laquelle un individu particulier a été observé. Lorsque nous pouvions choisir parmi plusieurs interactions sociales celle que nous devons filmer, nous avons ciblé les individus qui avaient été échantillonnés le moins souvent auparavant.

Toutes les interactions sociales jugées susceptibles de donner lieu à une communication gestuelle ont été enregistrées sur une cassette miniDV à l'aide d'un Handycam Sony (DCR-HC-55). Un compte rendu détaillé du protocole de collecte et d'analyse des données est disponible dans Hobaiter et Byrne (2011).

Les données de fréquence ont été converties en moyennes de pourcentage pour chaque individu, afin d'éliminer tout effet de pseudo-réplication découlant de l'utilisation de l'échantillonnage du comportement focal. Par exemple, supposons que nous ayons enregistré les observations suivantes : individu A, 20 gestes, 8 en séquences, 12 individuellement ; individu B, 50 gestes, 20 en séquences, 30 individuellement. En utilisant les données de fréquence brute, le comportement de l'individu B aurait un impact plus important sur l'analyse que celui de l'individu A, en raison du plus grand nombre de cas enregistrés par l'individu B. Nous avons corrigé cela en calculant la fréquence moyenne en pourcentage ($x/\text{nombre total de cas} * 100$) de l'utilisation des gestes de chaque individu ; dans l'exemple, la fréquence moyenne en pourcentage des gestes produits dans les séquences est de 40 % pour les deux individus. Les analyses ont été effectuées avec SPSS v11, avec $\alpha = 0,05$ requis pour la signification. Les moyennes sont accompagnées d'une déviation standard tout au long du document.

Nous avons suivi le protocole établi dans Hobaiter et Byrne (2011) en examinant toutes les données pour vérifier l'asymétrie et l'homogénéité de la variance et, le cas échéant, en appliquant les transformations appropriées pour une utilisation avec des statistiques paramétriques ; toutes ces transformations sont étiquetées dans la section des résultats. Lorsqu'aucune transformation appropriée n'était possible, des alternatives non paramétriques ont été utilisées. Pour l'asymétrie, les valeurs Z supérieures à 1,96 ou inférieures à -1,96 ont été considérées comme positivement ou négativement asymétriques. En cas d'asymétrie positive, une transformation de $Q(x)$ ou, lorsque les données comprenaient des valeurs négatives en pourcentage, de $Q(x + 101)$ a été appliquée. Dans le cas d'une asymétrie

En cas d'asymétrie négative, nous avons utilisé la transformation : $Q((x_{\max} + 1) - x)$, où x_{\max} = la valeur la plus élevée de l'ensemble de données. Les données transformées ont ensuite fait l'objet d'un nouveau test d'asymétrie. Si les valeurs Z restaient en dehors des limites appropriées pour les statistiques paramétriques, des alternatives non paramétriques telles que Kruskal-Wallis ont été utilisées. L'homogénéité de la variance a été évaluée à l'aide du test de Levene. Lorsque la statistique de Levene montrait que l'hypothèse d'homogénéité n'était pas applicable, un autre test était utilisé, tel que le $F_{\text{test}} = \frac{\text{test} \cdot \text{tunequal}}{\text{variances}}$ ou ANOVA_{Brown-Forsythe}.

Lorsque des comparaisons planifiées pouvaient être effectuées, des tests t standard ou leurs équivalents non paramétriques ont été utilisés, avec une correction de Bonferroni si le nombre de comparaisons planifiées était égal ou supérieur au nombre de conditions expérimentales. Dans le cas de tests post hoc non planifiés, nous avons utilisé le HSD de Tukey dans le cas d'échantillons de taille égale ou le test équivalent de Games-Howell lorsque la taille des échantillons variait entre les conditions ou lorsque l'exigence d'homogénéité de la variance n'était pas respectée. Tous les tests statistiques ont été effectués à deux extrémités.

Définir les gestes

Nous suivons Hobaiter et Byrne (2011) en définissant les gestes comme "des mouvements physiques discrets et mécaniquement inefficaces du corps observés pendant des périodes de communication intentionnelle". Nous avons inclus les mouvements de l'ensemble du corps, des membres et de la tête, mais pas les expressions faciales ni les postures corporelles statiques. La communication intentionnelle a été définie comme une communication ciblant un destinataire particulier dans le but apparent d'influencer son comportement vers un objectif spécifique (voir Hobaiter et Byrne 2011, pour plus de détails sur la manière dont l'orientation vers un objectif et le ciblage d'un destinataire ont été identifiés).

Pour décrire la structure globale de la communication gestuelle, nous distinguons les éléments suivants : *Geste unique* - un chimpanzé fait un seul geste, suivi d'une pause de >1 s ; *Séquence* - un chimpanzé fait une série de plus d'un geste sans pauses intercalées de >1 s, le critère utilisé par Genty et Byrne 2010 ; *Bout* - un chimpanzé fait plus d'une séquence et/ou un seul geste en série, mais séparés par des pauses de >1 s.

Plutôt que d'utiliser une durée de pause arbitraire pour définir la fin d'un échange, nous avons considéré qu'un échange se terminait par toute réaction du destinataire qui faisait cesser les gestes du signaleur ; ainsi, le destinataire pouvait faire ce que le signaleur voulait ou faire un geste en retour au signaleur ou simplement ignorer le signaleur jusqu'à ce qu'il abandonne. Tous les gestes ou séquences uniques au cours d'une même action sont considérés comme visant le même objectif fonctionnel. Lorsqu'une série de gestes, de séquences ou d'échanges distincts est donnée à tour de rôle, entre deux ou plusieurs individus en interaction, nous définissons un *échange*. Par exemple, l'échange suivant commence par une séquence (ggg) suivie d'un seul geste (g), tous deux

contenu dans une communication de 2 unités de l'individu A : (((ggg) - (g) -) (GGGG) -)). L'individu B répond par la séquence (GGGG). La notation "-" représente ici une pause de >1 s d'attente de réponse. Les analyses des échanges ne sont pas présentées dans cet article.

En utilisant les termes ainsi définis, Genty et Byrne (2010) n'ont analysé que les séquences ; Liebal et al. (2004a) n'ont pas fait de distinction entre les séquences et les épisodes, les rapportant tous comme une seule catégorie. Ici, nous examinons séparément l'occurrence des séquences (de tir rapide) et des épisodes contenant des périodes d'attente de réponse.

Résultats

Au total, 4 397 gestes ont été enregistrés au cours de 266 jours d'observation. Parmi ceux-ci, 2 699 (61,38 %) ont été produits en tant que gestes uniques ; les 1 698 autres ont été réalisés au sein de 723 séquences, contenant jusqu'à 11 gestes consécutifs. En outre, de nombreux gestes uniques et séquences ont été donnés dans le cadre de combats : 504 au total, chacun contenant jusqu'à 14 gestes ou séquences (intervalle = 2:14, mode = 2). Plus de 70 % des gestes (3 125/4 397) ont été produits dans le cadre de séries de gestes : soit dans des séquences et/ou des combats. Dans certains cas, des gestes isolés, des séquences et/ou des séquences ont alterné entre le signaleur initial et le destinataire, formant des échanges : 269 au total, composés de 2 à 8 communications données à tour de rôle (mode = 2, c'est-à-dire de A à B puis de B à A ; nombre d'échanges à 2 communications = 222). Les échanges ne sont pas examinés plus avant dans le présent document.

Bien que nous ayons pu enregistrer l'utilisation de gestes chez des bébés chimpanzés (âgés de moins d'un an), cela ne s'est produit que dans une poignée de cas, de sorte que ce groupe d'âge n'a pas pu être inclus dans les analyses relatives à l'âge du signaleur.

Distribution des séquences et des périodes de gestes selon les contextes

La majorité des séquences ont été produites dans le cadre du jeu ($n = 34$, fréquence moyenne en pourcentage = 63,4 % 34,7 %), suivi par l'agonisme ($n = 34$, fréquence moyenne en pourcentage = 10,5 % 16,3 %) : voir Fig. 1a. Le jeu comprenait également la majorité des gestes simples ($n = 56$, fréquence moyenne en pourcentage = 40,0 % 33,5 %), suivi dans ce cas par le toilettage ($n = 56$, fréquence moyenne en pourcentage = 19,9 % 20,8 %). Dans le jeu et l'agonisme, une plus grande proportion de gestes a été enregistrée dans des séquences que séparément (tests de rangs signés de Wilcoxon, $n = 34$: agonisme $Z = 2,43$, $P = 0,015$; jeu $Z = 3,31$, $P = 0,001$). Dans les 7 autres contextes, la proportion de gestes était similaire dans les séquences et individuellement (tests de rangs signés de Wilcoxon, $n = 34$: consorship $Z = 0,45$, $P = 0,655$; resting $Z = 1,40$, $P = 0,161$; Z sexuel = 0,72, $P = 0,469$) ou les

La proportion enregistrée dans les séquences était inférieure à celle enregistrée dans les séquences individuelles.

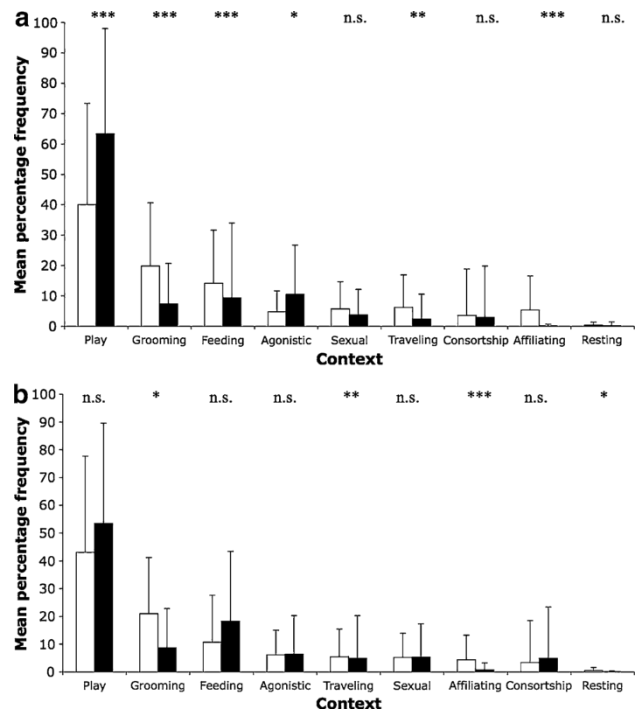


Fig. 1 Variation des séquences et des épisodes dans différents contextes. Dans les deux graphiques, les *barres* indiquent la proportion d'utilisation d'un type de geste particulier dans chaque contexte, et les symboles *, **, *** et n.s. renvoient à $P < 0,05$, $0,01$, $0,001$ et $P > 0,05$, respectivement. **a** Les *barres noires* représentent des séquences ; les *barres blanches* représentent des gestes uniques. **b** Les *barres noires* représentent des gestes dans des combats ; les *barres blanches* représentent des gestes (uniques ou séquences) qui ne font pas partie d'un combat.

(Tests de Wilcoxon, $n = 34$: affiliation $Z = 4,20$, $P < 0,0001$; alimentation $Z = 3,291$, $P = 0,001$; toilettage $Z = 3,23$, $P = 0,001$; déplacements $Z = 2,82$, $P = 0,005$).

Comme pour les séquences de gestes, la majorité des séquences de gestes ont été produites dans le cadre du jeu ($n = 36$, fréquence moyenne en pourcentage = 53,5 % 36,1 %), suivi par l'alimentation ($n = 36$, fréquence moyenne en pourcentage = 18,3 % 25,16 %) : voir Fig. 1b. Pour l'affiliation, le toilettage, le repos et le déplacement, une proportion plus faible de gestes a été enregistrée au cours des épisodes que sous forme de gestes uniques ou de séquences (tests de rangs signés de Wilcoxon, $n = 37$: affiliation $Z = 3,60$, $P < 0,0001$; toilettage $Z = 2,52$, $P = 0,012$; repos $Z = 2,09$, $P = 0,037$; déplacement $Z = 2,59$, $P = 0,010$). Pour les autres contextes, il n'y avait pas de différence dans les proportions à l'intérieur ou à l'extérieur des combats (tests de rangs signés de Wilcoxon, $n = 37$: agonisme $Z = 1,00$, $P = 0,316$; complicité $Z = 0,37$, $P = 0,715$; alimentation $Z = 1,88$, $P = 0,061$; jeu $Z = 0,84$, $P = 0,401$; sexuel $Z = 0,22$, $P = 0,823$).

Structure des séquences et des combats

D'après nos définitions, un épisode de deux séquences diffère d'une seule séquence (plus longue) de gestes simplement par l'existence d'un intervalle de temps de >1 s. Un épisode diffère-t-il d'une séquence dans la mesure où il n'y a pas de différence entre les deux séquences ?

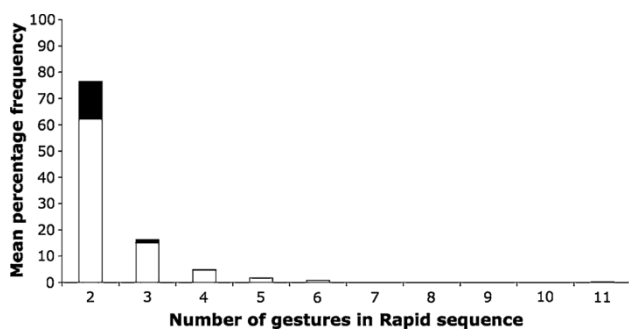


Fig. 2 Distribution des longueurs de séquences. La fréquence des différentes longueurs de séquence est représentée en proportion du nombre total de séquences. Les barres noires représentent les répétitions du même type de geste ; les barres blanches représentent les combinaisons de différents types de gestes.

d'une autre manière ? Nous avons examiné le taux de répétition d'un geste deux fois dans une série, à l'intérieur des séquences et à travers les intervalles qui séparent une chaîne de gestes en deux séquences à l'intérieur d'un combat. Plus précisément, nous avons examiné les gestes qui ont traversé une attente de réponse pour voir s'ils étaient du même type ou non et nous avons comparé ce taux de répétition avec celui de toutes les paires de gestes adjacentes dans la séquence qui a précédé l'attente. Dans le cas où la probabilité de répétition augmentait au cours d'une séquence, nous avons également examiné les deux derniers gestes avant une attente de réponse, afin de les comparer directement avec la paire suivante qui s'étend sur l'attente de réponse au sein de l'épisode. Dans le cas où ces paramètres variaient avec la taille globale du répertoire utilisé dans un contexte particulier, nous avons effectué ces calculs pour le contexte présentant le plus petit répertoire régulièrement utilisé, le toilettage, où les cinq gestes les plus fréquemment utilisés représentent 95,3 % de l'ensemble des gestes utilisés dans le contexte, et pour celui présentant le plus grand répertoire régulièrement utilisé, le jeu, où les cinq gestes les plus fréquemment utilisés représentent seulement 44,9 % de l'ensemble des gestes utilisés dans le contexte.

Bien que les séquences contiennent jusqu'à 11 ges-

En revanche, les simples répétitions d'un même geste ne sont observées que dans des séquences de longueur comprise entre 2 et 4 gestes, et ces formes très répétitives ne représentent qu'une faible proportion du nombre total de séquences (112/723, 15,5%) : voir la figure 2 pour plus de détails. Le taux de répétition parmi toutes les paires adjacentes dans une séquence était de 19,21% ($n = 47$, 19,09%) ; ce taux ne variait pas entre les contextes avec un grand (jeu : $n = 37$, fréquence moyenne en pourcentage = 21,57% 27,54%) ou un petit répertoire régulièrement utilisé (toilettage : $n = 22$, fréquence moyenne en pourcentage = 21,00% 39,18% ; test t indépendant : $t = 0,065$, $df = 57$, $P = 0,948$). Ceci suggère que les individus évitent de produire les mêmes gestes de façon répétitive dans une séquence, même dans des contextes où seule une poignée de gestes est utilisée de façon régulière.

En revanche, après une période d'attente de réponse de plus d'une seconde, l'image est très différente, avec un taux plus élevé de répétition, après la pause, du même geste qu'avant celle-ci ($n = 55$, pourcentage moyen de fréquence de répétition sur l'ensemble de la période).

réponse en attente = 54,51% 30,52%). Nous avons évalué si ce taux de répétition plus élevé différait significativement de celui au sein d'une séquence, de deux manières : en le comparant au taux de répétition entre toutes les paires adjacentes (test t indépendant_{equal variances not supposed} $t = 7,10$, $df = 92,12$, $P < 0,0001$) et, dans le cas où le taux de répétition a changé pendant la période de l'année, le taux de répétition a été réduit de moitié.

Le choix de la méthode est évident, car il s'agit d'une méthode qui permet d'évaluer le taux de répétition dans la dernière paire avant l'attente de la réponse ($n = 47$, fréquence moyenne de répétition dans la dernière paire = 18,06 % § 18,45 % ; test t indépendant_{variances égales non supposées} $t = 7,41$, $df = 90,60$, $P < 0,0001$). Il est évident que le choix de la méthode

En effet, lorsque nous avons examiné le taux de répétition dans la dernière paire avant une attente de réponse, il ne différait pas du taux de répétition dans les paires adjacentes tout au long de la séquence (test t à mesures répétées : $t = 0,90$, $df = 58$, $P = 0,370$). Ceci s'applique que les séquences proviennent de contextes avec un grand (jeu : $n = 37$, pourcentage moyen de fréquence de répétition dans la dernière paire = 19,81% 26,89%) ou un petit répertoire utilisé régulièrement (toilettage : $n = 22$, pourcentage § moyen de fréquence = 21,00% § 39,18% ; test t indépendant_{equal variances not supposed} : $t = 0,126$, $df = 32,91$, $P = 0,901$).

La répétition au cours d'une attente de réponse a cependant varié entre les contextes : elle était plus élevée dans le contexte avec un petit répertoire régulièrement utilisé (toilettage : $n = 24$, fréquence moyenne en pourcentage = 64,79% 39,47%) que dans celui avec un plus grand répertoire régulièrement utilisé (jeu : $n = 34$, fréquence moyenne en pourcentage = 36,88% § 24,26% ; test t indépendant_{equal variances not supposed} : $t = 3,078$, $df = 35,16$, $P = 0,004$).

Le choix du geste à l'intérieur d'une séquence, et ce entre une séquence et la suivante dans le même combat, sont manifestement motivées par des considérations différentes.

Changements avec l'âge du signaleur

Le pourcentage moyen de fréquence d'utilisation des séquences diminue de manière significative avec l'âge (nourrisson plus jeune : $n = 5$, 48,5 % § 10,0 % ; nourrisson plus âgé : $n = 9$, 45,7 % § 10,0 % ; nourrisson plus âgé : $n = 5$, 48,5 % § 10,0 %).

15,9 % ; juvénile : $n = 13$, 38,4 % § 13,8 % ; subadulte : $n = 15$, 25,9% § 15,5% ; jeune adulte : $n = 7$, 23,2% § 24,6% ; et adulte mature : $n = 16$, 15,7% § 17,5%. ANOVA à une voie Brun-Forsythe $F_{5,59} = 6,14$, $P < 0,0001$). Les tests post hoc de Games-Howell montrent une différence significative entre les jeunes bébés (différence moyenne = 32,77, $P = 0,002$), les bébés plus âgés (différence moyenne = 30,03, $P = 0,004$) et les chimpanzés du juve- nil (différence moyenne = 22,70, $P = 0,007$), par rapport aux chimpanzés adultes matures, et entre les jeunes bébés et les chimpanzés subadultes (différence moyenne = 22,58, $P = 0,028$) : voir Fig. 3a.

La fréquence des accès dans les différents groupes d'âge est présentée dans la figure 3b. La fréquence moyenne en pourcentage varie de manière significative en fonction de l'âge du signaleur (nourrisson plus jeune : $n = 5$, 33,9% § 5,9% ; nourrisson plus âgé : $n = 9$,

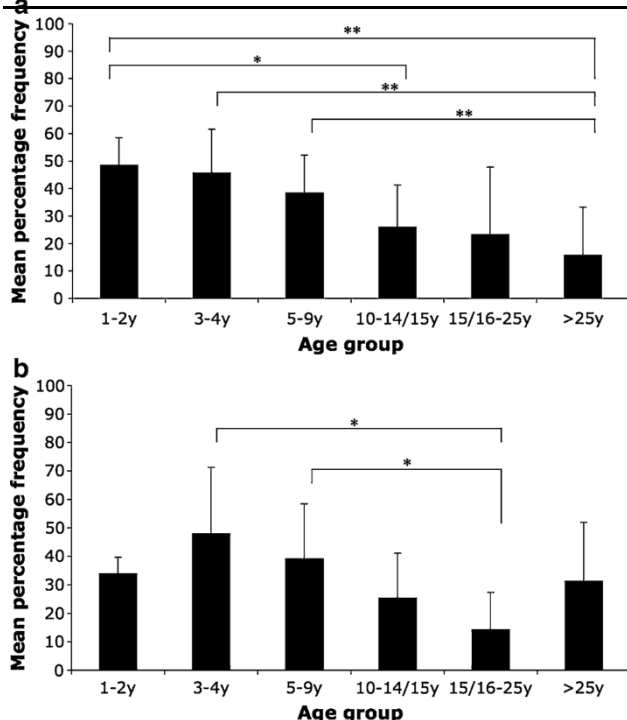


Fig. 3. Variation de l'utilisation des séquences et des épisodes en fonction de l'âge. Dans les deux graphiques, les *barres* représentent la proportion de tous les gestes produits par les individus d'un groupe d'âge donné, qui a été produite d'une manière particulière, en utilisant les statistiques calculées à partir des moyennes individuelles. Les symboles * et ** se réfèrent à $P < 0,05$ et $0,01$, respectivement. **a** Gestes dans les séquences.

b Gestes lors des combats

47,9% § 23,3% ; mineur : $n = 13$, 39,1% § 19,3% ; sub. adulte : $n = 15$, 25,3% § 15,8% ; jeune adulte : $n = 7$, 14,2% § 13,1% ; et adulte mature (>25 ans) : $n = 16$, 31,2% § 29,7%. ANOVA à sens unique $F_{5,59} = 3,47$, $P = 0,008$. En général, la tendance était à la réduction des épisodes avec l'âge : à l'appui de cette généralisation, les tests post hoc de Games-Howell ont montré des différences significatives entre les jeunes chimpanzés adultes et les nourrissons plus âgés (différence moyenne = 33,7, $P = 0,028$) et les chimpanzés juvéniles (différence moyenne = 24,9, $P = 0,033$).

Pourquoi les chimpanzés font-ils des gestes par intermittence ?

A l'instar de Genty et al. (2009 ; voir aussi Cartmill et Byrne 2010), nous avons considéré une communication (un seul geste ou une séquence) comme "réussie" si la réaction du destinataire semblait satisfaire le signaleur, en ce sens qu'il cessait alors de faire des gestes. Chez les chimpanzés de Sonso, le taux moyen de réussite de la communication gestuelle a varié entre les groupes d'âge ($n = 63$, ANOVA à sens unique : $F_{5,57} = 5,603$, $P < 0,0001$), avec une différence significative entre le succès de l'éducation des jeunes et celui de l'éducation des adultes.

($n = 13$, pourcentage moyen de fréquence = 43,03% § 2,66%) et des communications d'adultes mûrs ($n = 16$, pourcentage moyen de fréquence = 63,78% § 16,47%. Jeux post hoc

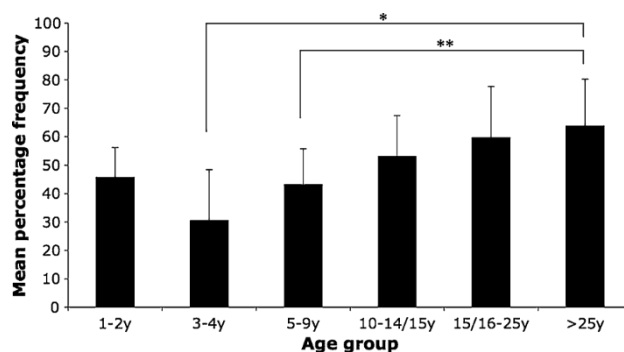


Fig. 4 Fréquence des communications réussies dans les différents groupes d'âge. Les *barres* indiquent la proportion de gestes simples ou de séquences qui ont produit une réponse comportementale réussie dans les différents groupes d'âge. Symboles * et ** se réfèrent à $P < 0,1$ et $0,01$, respectivement.

Howell : différence moyenne = 20,74, $P = 0,008$) : voir Fig. 4. Bien que le taux de réussite le plus faible ait été enregistré avec les communications de bébés chimpanzés plus âgés ($n = 5$, fréquence moyenne en pourcentage = 30,40 % 18,04 %), compte tenu de la petite taille de l'échantillon, la différence par rapport aux adultes matures n'a été que peu significative (post hoc Games-Howell : différence moyenne = 33,38, $P = 0,065$).

Ce modèle de réussite à travers les groupes d'âge reflète presque exactement le modèle de l'occurrence des bouts (comparer les Fig. 4 avec 3b). Ainsi, au fur et à mesure que les chimpanzés réussissent à atteindre leurs objectifs avec des gestes ou des séquences uniques, ils produisent de moins en moins d'épisodes : dans tous les groupes d'âge, la réussite est en corrélation négative avec l'occurrence des épisodes ($n = 6$, r de Pearson = 0,82, $P = 0,013$). Cette corrélation soutient l'attribution des accès à la persistance après l'échec d'un seul geste ou d'une seule séquence : si tous les gestes ou toutes les séquences étaient réussis, il ne serait pas nécessaire de persister dans la communication, donc pas d'accès.

L'interprétation des épisodes comme étant de la persistance est appuyée par des données provenant de consortages de chimpanzés. Les chimpanzés mâles présentent des niveaux de persistance plus élevés lorsqu'ils font des gestes dans le cadre d'une consor-tance que lorsqu'ils font des gestes dans n'importe quel autre contexte (Hobaiter et Byrne, sous presse). Ici, nous avons examiné l'utilisation de la ges-ture en série dans les consortships de deux mâles différents. Les hommes n'étaient pas plus susceptibles d'utiliser des séquences dans le cadre d'une relation de consort que dans d'autres contextes (mâle 1 relation de consort : gamme = 1-6 gestes, médiane = 2 ; autres contextes gamme = 1-2 gestes, médiane = 1. Chi-carré bilatéral avec correction de Yates entre les gestes simples et les séquences, dans le cadre de la consor-tance et dans d'autres contextes : $\chi^2 = 3,18$, $df = 1$, $P = 0,075$. Hommes 2 en couple : gamme = 1 geste, médiane = 1 ; autres contextes gamme = 1-5 gestes, médiane = 1. Chi-carré bilatéral avec correction de Yates entre les gestes uniques et les séquences, dans les relations amoureuses et les autres contextes : $\chi^2 = 0,68$, $df = 1$, $P = 0,411$). Cependant, les deux individus étaient significativement plus susceptibles de produire des épisodes de communication gestuelle dans le cadre d'une relation amoureuse (Homme 1 : gamme de relations amoureuses = 1-9

gestes/séquences individuels par combat, médiane = 3 ; autres contextes gamme = 1-4, médiane = 1. Chi-carré bilatéral avec correction de Yates entre l'utilisation de gestes/séquences individuels et les combats, dans les relations amoureuses et les autres contextes : $\chi^2 = 14,50$, $df = 1$, $P = 0,0001$. Homme 2 : dans le cadre d'une relation amoureuse, fourchette de 1 à 4 gestes/séquences par combat, médiane = 4 ; dans d'autres contextes, fourchette de 1 à 3, médiane = 1. Chi-carré bilatéral avec correction de Yates entre l'utilisation de gestes/séquences individuels et les combats, dans les relations de couple et les autres contextes : $\chi^2 = 7,72$, $df = 1$, $P = 0,006$. Ainsi, dans ce "contexte évolutif urgent" (Tomasello et Call 2007, p 5), dans lequel les chimpanzés mâles présentent des niveaux plus élevés de persistance par rapport à leur communication gestuelle dans d'autres contextes, la plupart de leurs gestes se sont produits au cours d'épisodes et ceux-ci étaient plus longs qu'à d'autres moments, comprenant parfois jusqu'à 9 gestes ou séquences uniques.

Pourquoi les chimpanzés font-ils des gestes en séquences ?

Comme les gestes d'une séquence sont produits sans pause, il est a priori improbable que les séquences soient formées de la même manière que les assauts : par la persistance en réponse à des évaluations répétées du comportement du destinataire comme n'atteignant pas le but visé. Nous avons donc envisagé une série d'hypothèses, chacune d'entre elles pouvant expliquer l'utilisation de séquences.

L'utilisation de séquences augmente-t-elle les chances de réussite de la réponse ?

Nous avons examiné la réussite des unités de communication composées de 1, 2 et 3 gestes ; les séquences plus longues étaient trop rares pour être testées statistiquement. Il n'y avait pas de différence dans la fréquence moyenne de réussite des gestes simples et des séquences de 2 gestes, et les deux réussissaient mieux que les séquences de 3 gestes (simple $n = 57$, fréquence moyenne de réussite = 55,2 % ; 2 gestes $n = 28$, fréquence moyenne de réussite = 51,5 % § 22,3 § 17,3 % ; 3 gestes $n = 8$, fréquence moyenne de réussite = 23,8 % § 22,9 %). ANOVA à sens unique :

$F_{2,90} = 9,166$, $P < 0,0001$. Jeux-Howell post hoc : 1 et 2 unités de geste : différence moyenne = 3,61, $P = 0,734$; 1 et 3 gestes. Les séquences n'ont donc pas été intrinsèquement plus réussies que les gestes isolés et, dans le cas des séquences de trois gestes, elles ont même été moins réussies que les séquences de trois gestes.) Ainsi, les séquences n'étaient pas intrinsèquement plus réussies que les gestes uniques, et dans le cas des séquences de 3 gestes, elles étaient en fait moins réussies.

Les séquences fonctionnent-elles comme une alternative plus emphatique aux gestes isolés ?

Liebal et al. (2004a, b) suggèrent que les gestes multiples peuvent constituer une alternative plus emphatique que les gestes uniques. Dans ce cas, on pourrait s'attendre à ce que les deuxième et troisième unités de communication rapide d'un combat contiennent davantage de séquences

que la première unité. Onze individus ont produit des séquences de 1 à 3 unités (avec 5 cas ou plus dans chaque catégorie), la fréquence avec laquelle les séquences ont été utilisées est la suivante : première unité, 24,6 § 14,12 ; deuxième unité, 22,36 § 12,94 ; troisième unité 22,5 § 6,82. Il n'y a pas eu d'augmentation significative de l'utilisation des séquences après l'échec de la première unité communicative (test de Friedman : $n = 11$, $\chi^2 = 0,605$, $df = 2$, $P = 0,739$), et donc aucune preuve suggérant que les séquences fonctionnent comme une alternative plus emphatique que les gestes simples.

La répétition augmente-t-elle l'efficacité des gestes individuels ?

Seule une petite partie des séquences étaient de simples répétitions du même geste (112/721, 15,5% ; voir Fig. 2). Nous avons enregistré la répétition de 22 types de gestes différents dans des séquences de 2 gestes (en outre, dans 5 cas, des séquences de 3 et 4 répétitions de gestes ont été trouvées, mais n'ont pas été analysées plus avant). Nous avons calculé le taux de réussite de ces 22 gestes lorsqu'ils sont utilisés individuellement et nous l'avons comparé au taux de réussite lorsqu'ils sont répétés par paire : nous n'avons trouvé aucune différence, que ce soit par l'ensemble des données ($n = 21$, test t apparié : $t = 1,43$, $df = 20$, $P = 0,169$) ou lorsque nous avons restreint l'analyse aux gestes répétés par paire plus d'une fois ($n = 12$, test t apparié : $t = 1,08$, $df = 11$, $P = 0,305$). Il n'y a donc pas de preuve que la répétition d'un geste augmente son efficacité.

Les séquences de gestes sont-elles des combinaisons significatives de différents types de gestes ?

Nous avons examiné deux possibilités plausibles : une séquence pourrait consister en un geste ostensible (audible ou de contact), donné en premier dans une séquence de deux gestes pour attirer l'attention sur le second geste (silencieux) qui porte la signification, et des gestes très efficaces (définis empiriquement comme des gestes qui atteignent souvent le résultat escompté lorsqu'ils sont utilisés seuls) pourraient être utilisés en premier dans une séquence de gestes afin d'attirer l'attention continue de l'audience ciblée.

Au total, 407 gestes ont été produits dans le cadre de séquences données à des destinataires inattentifs : certains "gestes d'attention" (audibles ou de contact) peuvent-ils fonctionner dans ces cas simplement pour attirer l'attention ? La majorité des gestes utilisés dans ces communications étaient soit des gestes audibles (49%) soit des gestes de contact (41%), avec seulement 11% de gestes silencieux, et lorsque des types de gestes silencieux ont été utilisés, ils ont été produits en combinaison avec des gestes audibles ou de contact (à une exception près, une seule séquence de 2 gestes composée de types de gestes exclusivement silencieux, mais accompagnée d'autres comportements audibles). Cependant, les gestes silencieux n'étaient pas plus susceptibles d'être utilisés après des gestes tactiles ou de contact qu'avant eux (après 65,1% 33,4%, avant 34,9% § 33,4% ; $n = 6$ individus avec 3 cas ou plus : Test des rangs signés de Wilcoxon : $Z = -1,094$, $P = 0,344$).

Certains gestes sont individuellement plus efficaces que d'autres pour susciter une réponse positive : ces "gestes à succès élevé" pourraient-ils être utilisés pour attirer l'attention au début des séquences ? Neuf gestes à succès ont été observés en combinaison avec d'autres gestes (55 séquences de 2 gestes de 24 chimpanzés) ; ils n'étaient pas plus susceptibles d'être utilisés en premier qu'en second dans la séquence ($n = 51$, fréquence moyenne premier = 51,6 % 44,9 %, fréquence moyennesecond = 48,4 % 44,9 %). Test t pour échantillons appariés: $t = 2,260, df = 50, P = 0,0796$.

Ainsi, nous n'avons trouvé aucune preuve de l'idée d'une combinaison significative, que ce soit de différentes modalités de gestes (par exemple, audible + silencieux) ou de différents types de gestes réussis (par exemple, geste à succès élevé + geste à succès faible). Voir aussi : Hobaiter et Byrne 2011 ; Genty et Byrne 2010 ; Liebal et al. 2004a, b.

La probabilité d'utilisation dans des séquences dépend-elle de l'efficacité d'un geste ?

Nous avons comparé les gestes qui avaient plus ou moins de chances de réussir lorsqu'ils étaient utilisés séparément, pour voir s'ils différaient dans leur utilisation au sein des séquences. Idéalement, l'efficacité des gestes individuels devrait être mesurée sur une échelle continue pour chaque individu ; cela dépassait le cadre de cette étude, et nous avons donc utilisé un critère arbitraire de >70% de réussite pour indiquer les gestes "à succès élevé" et de <40% pour indiquer les gestes "à succès faible". Sur les 45 gestes utilisés individuellement dans 5 cas ou plus, 11 avaient un taux de réussite individuel de plus de 70 % (rouler sur soi ; présent - grimper sur soi ; présent - toilettage ; étreinte ; poussée dirigée ; poignée de main ; présent - sexuel ; serrer la main ; gifler l'objet avec l'objet ; roulade latérale ; gratter fort : pour les définitions, voir Hobaiter et Byrne 2011), et 7 étaient réussis dans moins de 40 % des cas (taper ; taper sur l'autre ; pirouette ; balancement des jambes ; agitation des bras ; piétiner ; et piétiner des deux pieds). Les gestes à succès élevé, comparés aux gestes à faible succès, étaient plus susceptibles d'être utilisés individuellement que dans des séquences (gestes à succès élevé : $n = 53$, fréquence moyenne en pourcentage = 81,44% 20,05% utilisés individuellement ; gestes à faible succès : $n = 31$, fréquence moyenne en pourcentage = 48,82% 24,77% ; test de Mann-Whitney : $n = 83, U = 463,50, P = 0,001$). Cela suggère que la combinaison de gestes en séquences dépend du succès des gestes lorsqu'ils sont utilisés individuellement : les séquences sont particulièrement composées de gestes qui n'ont pas beaucoup de succès lorsqu'ils sont utilisés individuellement. Cela nous amène à la question suivante :

La réussite d'une séquence dépend-elle de l'inclusion en son sein de gestes à succès ?

Nous avons examiné 517 séquences de deux gestes chacune : 81 de ces paires comprenaient au moins un geste à succès. Les paires qui contenaient au moins un geste à succès étaient plus susceptibles de réussir que les paires qui n'en contenaient pas

($n = 44$, pourcentage moyen de réussite avec un geste de haute qualité = 61,5% 42,0% ; $n = 74$, sans geste de haute qualité = 44,1% 35,3% ; test t indépendant, $n = 118, t = 2,42, df = 116, P = 0,017$). Cependant, lorsque nous avons comparé les paires dans lesquelles les deux gestes étaient très réussis lorsqu'ils étaient utilisés individuellement avec celles qui ne contenaient qu'un seul de ces gestes, nous n'avons trouvé aucune différence dans l'efficacité des séquences (pourcentage moyen de fréquence de réussite avec un geste très réussi, 62,2 % 41,3 % ; avec les deux gestes très réussis, 60,9 % 43,8 % ; test t indépendant, $n = 44, t = 0,11, df = 42, P = 0,915$). Ainsi, bien que la présence d'un geste à haut succès dans une séquence contribue à l'efficacité de la séquence, il n'y a aucun avantage à inclure plus d'un geste à haut succès.

La probabilité de choisir un geste à succès (qu'il soit utilisé seul ou en séquence) évolue-t-elle avec l'âge ?

Il se pourrait qu'une fois qu'un geste à haut succès pour atteindre un objectif particulier a été identifié, peut-être en raison de son inclusion dans une séquence, le signaleur sera à l'avenir plus enclin à l'utiliser seul, puisque le geste ne bénéficiera pas d'une combinaison avec d'autres. Cela pourrait expliquer notre constatation antérieure selon laquelle la tendance à utiliser des séquences diminue avec l'âge, et la corrélation qui en découle entre la probabilité de réussite d'une communication gestuelle et la fréquence d'utilisation des séquences (corrélation de Pearson : $n = 6, r = 0,88, P = 0,021$; comparez les figures 4 et 3a). Nous avons donc examiné si la probabilité de choisir un geste à succès élevé changeait avec l'âge, qu'il soit utilisé seul ou en séquence. En effet, nous avons trouvé une variation significative entre les groupes d'âge dans la proportion de gestes utilisés qui sont de types "à succès élevé" (données transformées pour corriger l'asymétrie positive avec $Q(x) : n = 62, ANOVA$ à sens unique $F_{5,57} = 23,20,$

$P < 0,0001$). Cette proportion augmentait à partir du plus jeune nourrisson

($n = 7$, fréquence moyenne en pourcentage = 2,46% 3,38%) pour culminer chez le jeune adulte ($n = 7$, fréquence moyenne en pourcentage = 57,09% 23,47%) et l'adulte mûr ($n = 16$, fréquence moyenne en pourcentage = 54,29% 26,64%) : voir Fig. 5. Les tests post hoc de Games-Howell ont révélé que les jeunes nourrissons ont utilisé une proportion plus faible de gestes à succès élevé que les jeunes (différence moyenne = 2,21, $P = 0,029$), les sous-adultes (différence moyenne = 4,10, $P < 0,0001$), les jeunes adultes (différence moyenne = 6,38, $P < 0,0001$) ou les adultes matures (différence moyenne = 6,10, $P < 0,0001$). Les nourrissons plus âgés ont utilisé une proportion plus faible que les subadultes (différence moyenne = 3,85, $P = 0,028$), les jeunes adultes (différence moyenne = 6,13, $P = 0,002$) ou les adultes matures (différence moyenne = 5,85, $P = 0,002$) ; et les juvéniles ont utilisé une proportion plus faible que les jeunes nourrissons (différence moyenne = 2,21, $P = 0,029$), les subadultes (différence moyenne = 1,89, $P = 0,031$), les jeunes adultes (différence moyenne = 4,17, $P = 0,002$) ou les adultes matures (différence moyenne = 3,89, $P < 0,0001$).

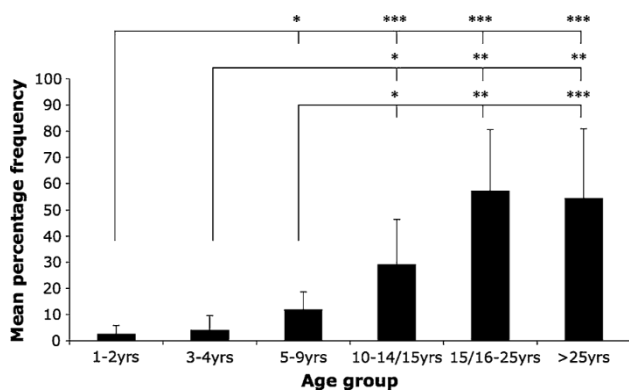


Fig. 5 Variation de l'utilisation des gestes "à succès" en fonction de l'âge. Les barres indiquent la proportion de toutes les utilisations de gestes au sein d'un groupe d'âge qui sont représentées par des gestes définis comme des types "à succès". Symboles *, ** et *** se réfèrent à $P < 0,05$, $0,01$ et $0,0001$, respectivement, dans les tests post hoc de Games-Howell.

Il semble que l'utilisation de types de gestes à succès augmente avec l'âge, mais nous devons tenir compte d'un possible arte- fact avant d'accepter cette conclusion. Si les chimpanzés plus âgés étaient intrinsèquement plus performants dans leurs communications gestuelles, les gestes qu'ils utilisaient plus fréquemment auraient pu s'avérer plus performants simplement en raison de la personne qui les utilisait. Pour étudier cette possibilité, nous avons comparé le taux de réussite des gestes individuels lorsqu'ils sont employés par des chimpanzés jeunes et âgés (c'est-à-dire des individus âgés de 1 à 9 ans par rapport à des individus âgés de 10 ans et plus). Seuls 7 des gestes du groupe à succès élevé ont pu être comparés (4 des 11 gestes à succès élevé décrits plus haut ont été observés chez moins de 5 individus dans l'un des groupes). Pour eux, le taux de réussite dans les deux groupes d'âge pour les 7 gestes restants est décrit dans le tableau 1. Bien que les trois taux de réussite les plus faibles aient été observés lorsque les gestes étaient utilisés par de jeunes chimpanzés, il n'y avait pas de différences significatives dans le taux de réussite d'un seul geste lorsqu'il était utilisé par des chimpanzés plus jeunes ou plus âgés, et dans deux cas, le taux de réussite était plus faible pour les individus plus âgés. Ce n'est donc pas simplement que l'utilisation de certains gestes par des chimpanzés plus âgés fait apparaître ces types de gestes comme des gestes réussis, parce qu'ils sont utilisés davantage par des gestuels réussis : plutôt, les différents gestes varient intrinsèquement dans leur probabilité de réussite pour atteindre l'objectif de l'utilisateur, et au fur et à mesure de leur développement, les chimpanzés apprennent quels types de gestes fonctionnent le mieux pour eux. Au fur et à mesure de leur développement, les chimpanzés apprennent quels sont les types de gestes qui leur conviennent le mieux.

Discussion

Chez les chimpanzés sauvages de la communauté Sonso à Budongo, les gestes utilisés dans la communication intentionnelle sont souvent les suivants

Tableau 1 Taux de réussite des gestes utilisés par les chimpanzés jeunes et âgés

	Pourcentage moyen de la fréquence de réussite		Mann-Whitney $U (p)$
	Jeunes chimpanzés	Plus âgés chimpanzés	
Gros coup de griffe	64.55 § 36.06	70.27 § 33.56	164.50 (0.670)
Poussée dirigée	83.80 § 29.64	80.65 § 33.45	110.50 (0.810)
Embrasser	61.90 § 48.80	94.44 § 13.61	14.00 (0.366)
Poignée de main	50.00 § 54.77	83.33 § 40.82	12.00 (0.394)
Toiletage du présent	82.45 § 29.76	85.68 § 21.18	188.00 (0.692)
Présente-sexuelle	87,50 § 35,36	71,85 § 36,21	89,50 (0,197)
Renouvellement	89,84 § 14,09	95,00 § 11,18	10,00 (0,690)

Les gestes peuvent être donnés aussi bien en série qu'individuellement, ce qui confirme des résultats similaires chez les chimpanzés et les gorilles en captivité (voir les références dans la section "Introduction"). Dans la présente étude, nous avons distingué les séquences rapides, où les gestes sont donnés sans pause, des épisodes de gestuelle qui comprennent plusieurs gestes ou séquences uniques, séparés par des périodes d'attente de réponse de plus d'une seconde.

Ces périodes d'attente de réponse suggèrent fortement que les bouquets se produisent parce que les signaleurs n'ont pas atteint leurs objectifs et persistent donc à faire des gestes après la pause (voir aussi, pour les chimpanzés, Hobaiter et Byrne 2011 ; Leavens et al. 2005 ; Liebal et al. 2004a ; pour les orangs-outans, Cartmill et Byrne 2007). L'hypothèse de la persistance a été étayée par le fait que, lorsqu'un chimpanzé continuait à faire des gestes après une pause d'attente de réponse, son prochain geste après la pause était très probablement le même que celui fait juste avant. Au fur et à mesure que les chimpanzés de Sonso vieillissent, les épisodes de gestuelle sont enregistrés dans leur communication avec une fréquence décroissante. Inversement, la probabilité qu'ils réussissent une communication gestuelle, quelle qu'elle soit, augmente avec l'âge du signaleur, mais pour un type de geste donné, la probabilité de réussite ne varie pas avec l'âge. Ainsi, les jeunes chimpanzés sont susceptibles de produire des séries de gestes, apparemment en raison de leur persistance face à l'échec, mais ne parviennent pas moins souvent à atteindre leurs objectifs ; les chimpanzés plus âgés sont de plus en plus susceptibles de réussir sans avoir besoin de persister et produisent moins de séries de gestes. Ces résultats sont cohérents entre eux et avec l'interprétation des accès comme conséquence de la persistance, mais ils soulèvent la question de savoir ce qui cause les changements développementaux : pour comprendre cela, les données de l'utilisation des séquences sont éclairantes.

Contrairement au choix fréquent de répéter simplement un geste. En outre, à l'intérieur des séquences, l'absence de pauses, au cours desquelles l'évaluation pourrait être faite, plaide contre la simple persistance en tant que raison des séquences de gestes. De plus, à l'intérieur des séquences, l'absence de pauses, au cours desquelles une évaluation pourrait être faite, plaide contre la simple persistance comme raison des séquences de gestes. Néanmoins, comme pour les combats, l'utilisation de gestes

La fréquence des séquences diminue avec l'âge du signaleur. Cela peut refléter en partie les changements d'âge dans les activités typiques : les séquences étaient globalement plus fréquentes dans le jeu, qui devient naturellement moins fréquent avec l'âge ; et parmi les hommes adultes, les séquences les plus longues ont été trouvées lorsqu'ils étaient en consort, une source de données relativement rare dans l'ensemble, dans des périodes prolongées de gestes envers des femelles apparemment récalcitrantes. L'utilisation de séquences de gestes, souvent assez longues, dans ces circonstances où les individus peuvent être particulièrement incertains du comportement de l'autre, est cohérente avec l'interprétation défendue par Genty et Byrne (2010 ; voir aussi King 2004). Ils ont comparé l'utilisation de gestes redondants et souvent répétitifs aux petits ajustements, moment par moment, que l'on peut faire lorsqu'on dirige une lourde brouette pour obtenir une trajectoire plus ou moins rectiligne. A l'âge adulte, les cas où de tels ajustements interpersonnels subtils sont nécessaires pour un chimpanzé peuvent être relativement rares.

Mais nous soupçonnons que l'évolution des budgets d'activité n'est pas le seul facteur contribuant au changement d'âge dans l'utilisation des séquences ; et nous pensons que les jeunes chimpanzés utilisent les séquences pour une autre raison. Le taux de réussite d'une séquence gestuelle dépend essentiellement du choix des gestes qui la composent. La plupart des séquences gestuelles n'incluaient aucun geste qui, s'il était utilisé seul, aurait probablement produit un effet satisfaisant pour le signaleur ; la plupart des séquences n'étaient pas très réussies, mais l'inclusion d'un seul geste "à succès élevé" dans une séquence améliorerait nettement ses chances de réussite. Il ne s'agissait pas d'un effet additif : l'inclusion de plus d'un de ces gestes "à succès élevé" n'apportait aucun avantage supplémentaire. En outre, on a constaté que l'utilisation de gestes à haut succès augmentait avec l'âge du signaleur : non pas parce que les chimpanzés plus âgés étaient plus susceptibles en soi d'atteindre le résultat souhaité, mais parce qu'ils avaient tendance à choisir des gestes d'un type qui serait efficace à tout âge. Que se passe-t-il ?

Nous pensons que l'explication la plus probable de cette pat- L'un des principaux résultats est que le répertoire gestuel est ajusté par l'expérience. Les jeunes chimpanzés sont (de manière innée) équipés du potentiel de déployer un large répertoire de gestes, au moins 66 types différents, dont beaucoup ont des significations très proches (Hobaiter et Byrne 2011). Tous les gestes ayant des significations équivalentes ne seront pas aussi efficaces pour atteindre l'objectif de la jeune chimpanzé dans ses circonstances particulières : mais elle peut ne pas savoir lequel fonctionnera le mieux. La stratégie consistant à donner plusieurs gestes équivalents dans une séquence produite rapidement est donc efficace, bien que plutôt laborieuse. Si la séquence comporte un ou plusieurs gestes très réussis, l'objectif aura beaucoup plus de chances d'être atteint. Avec le temps, l'utilisation régulière de séquences permet donc au chimpanzé en développement d'apprendre quels gestes sont essentiels à la réussite d'une séquence. Une fois que le chimpanzé a appris cela, il n'y a plus d'intérêt à utiliser une séquence : le geste qui a le plus de succès est tout aussi efficace et demande moins d'efforts.

Par conséquent, à mesure que le répertoire des chimpanzés adultes devient de plus en plus basé sur des gestes efficaces, nous constatons qu'ils sont plus efficaces dans la communication de leurs objectifs et qu'ils ont moins souvent besoin de recourir à l'utilisation de séquences. En même temps, notre hypothèse d'ajustement du répertoire explique l'énigme, notée plus haut, selon laquelle les épisodes (indiquant la persistance face à une mauvaise communication) deviennent moins fréquents avec l'âge : le chimpanzé plus âgé sait déjà choisir un geste susceptible d'être efficace, et doit donc persister en moins d'occasions. Contrairement à l'idée de l'ajustement du répertoire, qui semble correspondre à nos données, nous n'avons trouvé aucun soutien à l'hypothèse alternative selon laquelle les séquences gestuelles étaient un moyen de mettre l'accent sur une communication, ou que les séquences étaient généralement plus efficaces que les gestes isolés, ou que les séquences résultaient de l'attachement de gestes particuliers afin d'attirer l'attention de l'auditoire.

L'accord de répertoire explique un certain nombre d'autres phénomènes. La communication gestuelle des chimpanzés semble reposer en grande partie sur un répertoire typique de l'espèce : le même répertoire potentiel ou latent de types de gestes est disponible pour tous les individus de l'espèce (Hobaiter et Byrne 2011). Pourtant, l'utilisation de ce répertoire varie clairement d'un groupe d'âge à l'autre (Tomasello et al. 1985, 1989, 1994 ; Hobaiter et Byrne 2011), ce qui est désormais logique. Au fur et à mesure que les chimpanzés grandissent et sont capables de s'engager dans une gamme de plus en plus large d'activités, en particulier les interactions très flexibles du jeu social, leur répertoire actif de gestes augmente, au fur et à mesure qu'ils explorent leur répertoire latent. Comme le jeune chimpanzé ne sait pas au départ lequel de plusieurs gestes aux fonctions étroitement imbriquées ou redondantes sera le plus efficace pour son objectif, il utilise souvent plusieurs d'entre eux dans une séquence rapide. Cependant, comme nous l'avons suggéré précédemment, l'utilisation séquentielle peut aussi être un moyen d'apprendre quels sont les gestes les plus efficaces. La conséquence est que le chimpanzé affine ou concentre progressivement son répertoire sur un sous-ensemble du répertoire potentiel - uniquement les gestes qui ont été efficaces pour lui - et utilise les autres moins ou pas du tout. A l'âge adulte, plus de la moitié de tous les gestes utilisés appartiennent à ces types de gestes à succès, et l'utilisation de séquences est considérablement réduite. Inévitablement, le répertoire enregistré de l'individu diminue : toutes les études sur la communication gestuelle des grands singes montrent que les répertoires individuels les plus importants sont ceux des jeunes, et les plus petits ceux des adultes.

Les individus diffèrent par leur situation, leur rang, leur sexe, En raison de l'importance de la puissance de l'apprentissage et de l'histoire individuelle de l'apprentissage, il ne faut pas s'attendre à ce que le Répertoire Tuning donne lieu à des répertoires actifs identiques chez les adultes, bien qu'il y ait des chevauchements. La grande variabilité et l'apparente "idiosyncrasie" que le Répertoire Tuning produira, à la fois au sein d'un groupe social et entre différents groupes (Call et Tomasello 2007b ; Tomasello et al. 1985, 1994), en sont responsables, selon nous,

Nous sommes d'accord avec les idées précédentes selon lesquelles les gestes des grands singes sont appris individuellement et que leurs répertoires finaux sont quelque peu arbitraires (Tomasello 1996 ; Tomasello et Call 2007). En accord avec notre interprétation, lorsque Hobaiter et Byrne (2010) ont comparé une série d'études sur le terrain et en captivité, les répertoires rapportés sur chaque site se sont avérés être presque entièrement composés de *sous-ensembles* du répertoire typique de l'espèce (voir aussi Genty et al. 2009 pour des conclusions similaires sur les gestes des gorilles).

Le fait que l'accordage du répertoire amène les chimpanzés en développement à se concentrer progressivement sur un petit répertoire efficace ne signifie pas, bien sûr, qu'à l'âge adulte ils ont *oublié* les autres gestes : ceux-ci resteront dans leur répertoire latent passif et seront compris lorsqu'ils seront utilisés par d'autres. La présence d'un grand nombre de types de gestes rares dans le répertoire latent de tout grand singe adulte permet également d'expliquer l'imitation imparfaite des "nouveaux" gestes chez les grands singes (Byrne et Tanner 2006 ; Call 2001 ; Custance et al. 1994, 1995). Comme Byrne et Tanner l'ont démontré, les cas d'imitation gestuelle peuvent en fait être basés sur la facilitation de comportements rares dans un répertoire gestuel très étendu (Byrne et Tanner 2006).

En principe, il n'y a aucune raison de supposer que les gestes qui réussissent le mieux dans un groupe de chimpanzés sont nécessairement ceux qui réussissent le mieux dans tous les groupes. Les différences environnementales ou sociales locales pourraient donc conduire à une sorte de variation "quasi-culturelle" dans le répertoire des adultes matures. De la même manière, il existe une variation entre les groupes d'humains adultes dans l'ensemble des phonèmes qui restent dans le répertoire lorsqu'ils sont exposés à différentes langues pendant l'enfance, en conséquence de leurs différentes expositions précoces (Lenneberg 1968). Dans le cas des gestes des chimpanzés, il en résulterait des "dialectes" gestuels. À l'heure actuelle, les dialectes gestuels sont inconnus chez les chimpanzés sauvages, mais s'ils sont détectés à l'avenir, il n'y a pas de conflit avec l'idée d'un répertoire typique des chimpanzés accordé par l'expérience. Bien qu'elle soit nouvelle dans le domaine de la communication gestuelle chez les primates, notre hypothèse de l'accord du répertoire - c'est-à-dire qu'un répertoire inné, initialement vaste, est accordé par l'expérience aux éléments les plus utiles pour l'individu concerné - a des points communs avec plusieurs processus connus de la cognition humaine. Par exemple, notre capacité à entendre et à produire la gamme de phonèmes de notre propre langue repose sur l'accord perceptuel du vaste répertoire inné et universel de représentations phonétiques (Kuhl et al. 2003 ; Oyama 1976) ; de même, notre capacité à distinguer dans notre propre espèce les caractéristiques faciales (Pascalis et al. 2005), et même l'appartenance ethnique (Meissner et Brigham 2001), dépend de l'accord d'un répertoire initialement vaste et plutôt neutre vers un système individuellement distinct. Selon l'hypothèse de l'accordage du répertoire, un vaste répertoire de gestes typiques de l'espèce des chimpanzés devient, avec l'expérience, restreint

à un répertoire réduit de types de gestes régulièrement utilisés et très efficaces pour chaque individu.

Remerciements Nous remercions le personnel de la Budongo Conservation Field Station, en particulier Amati Stephen, ainsi que le fondateur du projet BCFS, Vernon Reynolds, et son directeur scientifique actuel, Klaus Zuberbühler, de nous avoir permis de travailler sur le site. Nous remercions le Conseil national ougandais pour la science et la technologie, le Bureau des présidents, l'Autorité ougandaise pour la faune et la flore et l'Autorité forestière ougandaise de nous avoir autorisés à travailler en Ouganda. Le travail de terrain de CH a été généreusement soutenu par des subventions de la Fondation Wenner-Gren, du Thomas and Margaret Roddan Trust et du Russell Trust.

Références

- Altmann J (1974) Observational study of behaviour : sampling methods. *Behaviour* 49:227-265
- Byrne RW, Tanner JE (2006) Gestural imitation by a gorilla : evidence and nature of the phenomenon. *Int J Psychol Psychol Therapy* 6:215-231
- Call J (2001) Body imitation in an enculturated orangutan (*Pongo pyg-maeus*). *Cybern Syst* 32:97-119
- Call J, Tomasello M (2007a) The gestural communication of apes and monkeys. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale
- Call J, Tomasello M (2007b) 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
- Cartmill EA, Byrne RW (2010) Semantics of primate gestures : intentional meanings of orangutan gestures. *Animal Cognit* 13:793-804
- Custance DM, Whiten A, Bard KA (1994) The development of gestural imitation and self-recognition in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and children. In : Roeder JJ, Thierry B, Anderson JR, Herrenschmidt N (eds) Current primatology : vol 2 : social development learning and behaviour. Université Louis Pasteur, Strasbourg, pp 381-387
- Custance DM, Whiten A, Bard KA (1995) Les jeunes chimpanzés (*Pan troglodytes*) peuvent-ils imiter des actions arbitraires ? Hayes & Hayes (1952) revisités. *Behaviour* 132:11-12
- Genty E, Byrne RW (2010) Pourquoi les gorilles font-ils des séquences de gestes ? *Animal Cognit* 13:287-301
- Genty E, Breuer T, Hobaiter C, Byrne RW (2009) Gestural communication of the gorilla (*Gorilla gorilla*) : repertoire, intentionality and possible origins. *Animal Cognit* 12:527-546
- Goodall J (1968) The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behav Monogr* 1:163-311
- Goodall J (1972) A preliminary report on expressive movements and communication in the Gombe stream Chimpanzees. In : Dolhinow P (ed) Primate patterns. Holt, Rinehart & Winston Inc, New York.
- Hobaiter C, Byrne RW (2011) Le répertoire gestuel du chimpanzé sauvage. *Animal Cognit*. doi:10.1007/s10071-011-0409-2
- Hobaiter C, Byrne RW (sous presse) Gesture use in consortship : wild chimpanzees' use of gesture for an 'evolutionarily urgent' purpose. In : Pika S (ed) Current developments in non-human primate gesture research. John Benjamins Publishing Company, Amsterdam
- Kalan AK, Rainey HJ (2009) Hand-clapping as a communicative gesture by wild female swamp gorillas. *Primates* 50:273-275

- King BJ (2004) The dynamic dance : nonvocal communication in African great apes. Harvard University Press, Cambridge
- Kuhl PK, Tsao FM, Liu HM (2003) Foreign-language experience in infancy : effects of short-term exposure and social interaction on phonetic learning. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:9096-9101
- Leavens DA, Hopkins WD (1998) Intentional communication by chimpanzees : a cross-sectional study of the use of referential gestures. *Dev Psychol* 34:813-822
- 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
- Lenneberg EH (1968) The biological basis for language. Wiley, New York
- Liebal K, Call J, Tomasello M (2004a) Use of gesture sequences in chimpanzees. *Am J Primatol* 64:377-396
- Liebal K, Pika S, Call J, Tomasello M (2004b) To move or not to move ; how apes adjust to the attentional state of others. *Interact Stud* 5:199-219
- Liebal K, Pika S, Tomasello M (2006) Gestural communication of orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Gesture* 6:1-38
- Meissner CA, Brigham JC (2001) Thirty years of investigating the own-race bias in memory for faces-a meta-analytic review. *Psychol Public Policy Law* 7:3-35
- Nishida T (1980) The leaf-clipping display : a newly-discovered expressive gesture in wild chimpanzees. *J Hum Evol* 9:117-128
- Oyama S (1976) Sensitive period for acquisition of a non-native phonological system. *J Psycholinguist Res* 5:261-283
- Pascalis O, Scott LS, Kelly DJ, Shannon RW, Nicholson E, Coleman M, Nelson CA (2005) Plasticité du traitement des visages dans l'enfance. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:5297-5300
- Pika S, Mitani JL (2006) Referential gestural communication in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Curr Biol* 16:207-210
- Plooi FX (1978) Quelques traits fondamentaux du langage chez les chimpanzés sauvages. In : Lock A (ed) Action, gesture and symbol : the emergence of language. Academic Press, Londres
- Pollick AS, de Waal FBM (2007) Ape gestures and language evolution. *Proc Natl Acad Sci* 104:8184-8189
- Tanner JE (2004) Gestural phrases and gestural exchanges by a pair of zoo-living lowland gorillas. *Gesture* 4:1-24
- 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 et les orangs-outans. Comparative perspectives. Cambridge University Press, Cambridge, pp 211-239
- Tomasello M (1996) Les singes sont-ils des singes ? In : Heyes CM, Galef BG (eds) Social learning in animals : the roots of culture. Academic, San Diego, pp 319-346
- 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