

Le répertoire gestuel du chimpanzé sauvage

Catherine Hobaiter · Richard W. Byrne

Reçu : 18 décembre 2010 / Révisé : 12 avril 2011 / Accepté : 14 avril 2011 / Publié en ligne : 1 mai 2011
© Springer-Verlag 2011

Résumé La communication gestuelle des grands singes est connue pour être intentionnelle, élaborée et flexible ; cependant, il y a une controverse sur la meilleure interprétation du système et sur la façon dont les gestes sont acquis, peut-être parce que la plupart des études ont été faites dans des environnements restreints et captifs. Nous rapportons ici la première analyse systématique des gestes dans une population de chimpanzés sauvages. Au cours de 266 jours d'observation, nous avons enregistré 4 397 cas d'utilisation intentionnelle de gestes dans la communauté de Sonso, Budongo, Ouganda. Nous décrivons 66 types de gestes distincts : cette estimation semble proche de l'asymptote, et le répertoire de Sonso inclut la plupart des gestes décrits de manière informelle dans d'autres sites. Des différences de répertoire ont été notées entre les individus et les classes d'âge, mais dans les deux cas, la taille du répertoire mesuré a été prédite par le temps pendant lequel les sujets ont été observés en train de faire des gestes. Aucune utilisation idiosyncrasique n'a été constatée, c'est-à-dire qu'aucun type de geste n'a été utilisé par un seul individu. L'idée selon laquelle les gestes sont acquis par "ritualisation ontogénétique" à partir d'actions efficaces à l'origine n'a pas été étayée ; en outre, dans les analyses détaillées de deux gestes, les éléments d'action composant les gestes ne correspondaient pas étroitement à ceux des actions originales présumées. Les gestes des chimpanzés sont plutôt typiques de l'espèce ; en fait, beaucoup sont "typiques de la famille", car les types de gestes enregistrés chez les gorilles, les orangs-outans et les chimpanzés se chevauchent largement, avec 24 gestes enregistrés dans les trois genres. Néanmoins, les gestes des chimpanzés sont utilisés avec souplesse dans toute une série de contextes et s'adaptent clairement à l'auditoire (par exemple, des gestes silencieux pour des cibles attentives, des gestes de contact, etc.

pour les personnes inattentives). Cette utilisation hautement intentionnelle d'un répertoire typique de l'espèce soulève des questions intrigantes sur l'évolution de la communication avancée.

Mots clés Communication - *Pan* - Geste intentionnel - Ritualisation ontogénétique - Typique de l'espèce - Typique de la famille

Introduction

Il est universellement reconnu que la plus grande différence cognitive entre l'homme et les autres animaux réside dans l'utilisation du langage ; il n'est donc pas surprenant que la communication entre les primates ait fait l'objet d'une attention soutenue de la part des chercheurs. Les vocalisations des primates ont été pendant de nombreuses années le principal objet d'étude : la parole humaine utilise le canal vocal-auditif, et le développement de la technologie a permis d'appliquer des techniques sophistiquées d'analyse et de lecture des sons. De nombreuses preuves d'appels fonctionnellement référentiels, y compris certains signes de changements de signification lorsque les appels sont combinés, ont récompensé cette quête de compréhension des précurseurs primates du langage (Arnold et Zuberbuhler 2006 ; 2008 ; Cheney et Seyfarth 1990b ; Hauser et al. 2002 ; Seyfarth et al. 2005 ; Zuberbuhler 2002). Il est désormais clair que les primates qui entendent des cris de congénères peuvent en extraire un large éventail d'informations et le font ; il est cependant moins certain que les appelants aient l'intention de créer des effets spécifiques sur les auditeurs (Rendall et al. 2009). Comme pour de nombreuses vocalisations animales, on trouve des effets d'audience simples (Snowdon 1990), mais les preuves sont très limitées en ce qui

concerne les appelants.

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, Écosse, Royaume-
Uni e-mail : rwb@st-andrews.ac.uk

aller plus loin - par exemple, être attentif à l'état d'attention du public cible et adapter sa communication en conséquence, ou tenir compte du degré de connaissance ou d'ignorance du public (Cheney et Seyfarth 1990a, 1996 ; voir cependant Laporte et Zuberbuhler

2010 ; Tagliatela et al. 2003). De plus, les cris les plus référentiels, au sens fonctionnel, sont liés au contexte restreint de l'alerte aux prédateurs (Cheney et Seyfarth 1985 ; Seyfarth et al. 1980 ; Zuberbuhler et al. 1999), ce qui rend difficile l'établissement de la flexibilité des cris en général. Les cris des primates non humains eux-mêmes semblent biologiquement fixes, dans leur forme et dans la catégorie générale de message qu'ils peuvent transmettre. Les cris évoluent vers des formes et des significations particulières sans orientation environnementale spécifique, dans une large gamme de conditions d'élevage (par exemple, même chez les individus élevés par l'homme), bien que la gamme de stimuli les suscitant puisse se réduire au cours du développement après une généralisation excessive précoce à des contextes inappropriés (Seyfarth et Cheney 1986). Contrairement aux humains, aux cétacés et à de nombreux oiseaux, les primates non humains n'ont pas la possibilité d'apprendre régulièrement de nouvelles vocalisations (Janik et Slater 1997, 2003).

La communication gestuelle chez les primates, en particulier les grands singes, ne souffre pas de ces limitations potentielles. Les études sur la communication gestuelle chez les grands singes ont systématiquement montré que les gestes sont utilisés de manière flexible dans toute une série de contextes, de sorte que le même geste peut être utilisé dans de nombreux contextes et qu'un seul contexte peut susciter plusieurs gestes différents (Tomasello et Call 2007, pp. 8-9). Le choix du geste est ajusté en fonction de l'audience cible spécifique, de sorte que, par exemple, les gestes "visuels" (c'est-à-dire les gestes qui ne produisent aucun son lorsqu'ils sont effectués) sont davantage utilisés pour les audiences déjà attentives au signaleur (Tomasello et Call 2007, p. 10 ; Genty et al. 2009 ; Liebal et al. 2004b, 2006 ; Pika et al. 2003 ; Tanner et Byrne 1996). Lorsque leurs objectifs ne sont pas atteints, les chimpanzés persistent dans leurs tentatives gestuelles de communication (Leavens et Hopkins 1998 ; Leavens et al. 2005). Et lorsque la compréhension apparente d'un auditoire (humain) est expérimentalement modifiée, les orangs-outans réagissent en conséquence : si la personne semble comprendre à moitié, ils augmentent le rythme des gestes, alors que si elle semble ne pas comprendre du tout, l'orang-outan choisit des gestes complètement différents (Cartmill et Byrne 2007). En outre, les grands singes sont manifestement capables d'apprendre de nouveaux gestes, comme le montrent les projets de "langage des singes". Plusieurs projets ont utilisé les signes de l'American Sign Language, un système humain avec une similarité minimale avec les gestes naturels des grands singes ; pourtant, des individus de trois espèces de grands singes (chimpanzé *Pan troglodytes*, gorille *Gorilla gorilla*, orang-outan, *Pongo pygmaeus*) ont acquis des répertoires étendus (Gardner et al. 1989 ; Miles 1986 ; Patterson et Linden 1981). Dans un cas au moins, de nouveaux gestes ont été appris d'un autre singe sans intervention humaine (Fouts et al. 1989). Ces indications de flexibilité, d'utilisation intensive et d'acquisition de nouveaux gestes par apprentissage ont suscité un nouvel intérêt pour les théories selon lesquelles le langage humain pourrait être issu de la gestuelle (Armstrong et Wilcox 2007 ; Corballis 2010 ; Rizzolatti et Arbib 1998 ;

Vauclair 2004) : idées issues de l'association étroite des zones cérébrales dont les lésions provoquent des apraxies et des aphasies (p. ex. Hewes 1973).

Néanmoins, la manière dont les répertoires des grands singes sont acquis et dont les systèmes gestuels des singes fonctionnent dans la communication reste controversée. Dans des études pionnières, Tomasello et ses collaborateurs ont examiné le groupe de chimpanzés captifs de Yerkes sur une période de 9 ans, en enregistrant une série de trois "instantanés" transversaux des répertoires individuels et collectifs (Tomasello et al. 1994, 1985, 1989). Ils ont constaté de grandes différences dans les répertoires gestuels des individus au sein du groupe, entre les répertoires des individus immatures et matures à un moment donné, et entre les répertoires de différentes cohortes d'individus immatures au fil du temps. Cette grande variabilité a conduit les auteurs à déclarer qu'il était "peu probable que des gestes particuliers soient transmis génétiquement d'une génération à l'autre", et ils ont conclu que l'acquisition de la plupart des gestes était "facilement expliquée par un processus de conventionnalisation directe", tout chevauchement dans les répertoires gestuels étant le résultat de répertoires d'actions et de situations communes à partir desquelles les gestes ont été conventionnalisés (Tomasello et al. 1985). Par la suite, dans les études en captivité de plusieurs espèces de grands singes, une idiosyncrasie généralisée dans les gestes a également été rapportée (Tanner et Byrne 1999, et articles dans Call et Tomasello 2007a). De plus, lorsque les gestes des grands singes ont été comparés entre et au sein des groupes, le degré de partage du répertoire était similaire et peu de cas de gestes spécifiques à des groupes particuliers ont été enregistrés, rendant l'acquisition par apprentissage culturel peu probable comme explication générale (Call et Tomasello 2007a ; Genty et al. 2009).

L'idée que les gestes peuvent être "conventionnalisés" a été proposée pour la première fois par Plooi (1978), qui a suggéré que les bébés chimpanzés passent d'une action "non intentionnelle" de leur mère à une action délibérée, au fur et à mesure qu'ils prennent conscience des effets sociaux de leur comportement : il a décrit comment la posture caractéristique que les bébés adoptent lorsqu'ils sont chatouillés est devenue, avec le temps, un geste pour demander une séance de chatouillement (Plooi 1979). Tomasello et ses collègues ont transformé cette suggestion en une hypothèse formelle, la "ritualisation ontogénétique", pour expliquer l'acquisition de la majeure partie du répertoire gestuel qu'ils avaient observé (Tomasello 1990 ; Tomasello et Call 2007 ; Tomasello et al. 1994).

Dans la ritualisation ontogénétique, un individu A exécute initialement une séquence de comportement physiquement efficace pour atteindre son objectif d'influencer l'individu B ; au cours de nombreuses interactions dyadiques, B en vient à anticiper la future séquence de comportement probable de A sur la base de ses étapes initiales ou de ses mouvements d'intention préliminaires et réagit donc "tôt". A son tour, A en vient à se fier à l'anticipation de B, ne produisant dès lors que l'étape initiale ou un mouvement d'intention préliminaire.

Le comportement de A est alors devenu un geste pour B (Tomasello et Call 2007, p. 6). Par exemple, au cours d'une série d'interactions, un jeune chimpanzé qui prend de force de la nourriture à sa mère peut devenir un geste de mendicité, en raison de l'anticipation par la mère du résultat souhaité et de la prise de conscience ultérieure par le jeune chimpanzé qu'il n'a besoin de mettre en œuvre que le début de l'action pour atteindre le résultat souhaité. Toute action peut donc être ritualisée en un geste, à condition qu'elle prédise l'ensemble de la séquence d'action avec suffisamment de précision pour permettre l'anticipation. Dans une autre dyade, où C a pour objectif d'influencer le comportement de D de la même manière, un geste différent peut être ritualisé : le processus d'acquisition d'un geste par ritualisation peut opérer sur n'importe quelle séquence d'action efficace, et il y a souvent plusieurs façons possibles d'obtenir le même résultat physique. La conséquence est que chaque dyade peut en venir à utiliser des gestes différents pour les mêmes objectifs ; il faut donc s'attendre à une idiosyncrasie généralisée dans les répertoires gestuels, même au sein d'un même groupe social. Par le processus de conditionnement mutuel au sein des interactions dyadiques, des mouvements intentionnels relativement arbitraires peuvent être ritualisés pour devenir des gestes communicatifs. Comme les actions conditionnées sont à l'origine des actions faites dans un but précis, les gestes ritualisés présenteront les caractéristiques d'un usage intentionnel. Cependant, il est important de noter que l'apprentissage n'est pas basé sur la *compréhension* du désir de A par B : la réponse conditionnée dépend uniquement de l'*anticipation* des actions à venir de A. Ainsi, le processus de ritualisation ne se produit que dans un sens : si le geste de mendier est devenu ritualisé dans le répertoire de A à la suite des réponses anticipées de B, cela ne signifie pas que B dispose également du geste de mendier pour l'utiliser. Il faudrait pour cela que le même processus de conditionnement mutuel se produise, mais avec les rôles inversés. Le processus de ritualisation ontogénétique devrait donc conduire à des répertoires gestuels caractérisés par des niveaux élevés de gestes idiosyncrasiques et "à sens unique" (gestes utilisés par A pour B mais pas vice versa), comme l'ont rapporté Tomasello et ses collaborateurs.

L'interprétation des gestes intentionnels des grands singes comme des actions ritualisées ontogénétiquement souffre cependant de plusieurs difficultés, à la fois théoriques et empiriques. Tout d'abord, la définition de l'idiosyncrasie utilisée par Tomasello et ses collègues signifie qu'un geste est considéré comme idiosyncrasique s'il n'est utilisé que par un seul individu *au cours d'une seule période d'étude*. Ainsi, par exemple, ils classent le geste "Attraper la tête" comme idiosyncrasique malgré le fait qu'en 1983 il ait été enregistré dans le répertoire de Georgia et en 1991 dans celui de Rhett (Tomasello et al. 1994). Cette approche risque de classer à tort comme idiosyncrasiques des gestes typiques qui ne sont utilisés qu'occasionnellement, exagérant ainsi la variabilité apparente des données : un risque particulier pour les études à court terme de petits groupes captifs. De même

L'utilisation de gestes "à sens unique" comme preuve de la ritualisation est vulnérable à ce problème de taille d'échantillonnage. Dans tout système de communication, on trouvera des niveaux d'utilisation unilatérale des signaux : les asymétries d'âge, de pouvoir et de relation signifient qu'on ne peut pas s'attendre à une symétrie complète. Cependant, on ne sait pas exactement dans quelle mesure l'utilisation de gestes dans un seul sens indiquerait une origine dans la ritualisation ontogénétique, et comme pour l'idiosyncrasie, le taux d'utilisation dans un seul sens est susceptible d'être surestimé dans des études à court terme en captivité sur de petits groupes. Un dernier problème théorique est que, pour que chaque individu apprenne chaque geste de son répertoire de gestes intentionnels par ritualisation, il semblerait nécessaire d'avoir un grand nombre d'interactions répétées, surtout si l'on se souvient que chaque geste doit être ritualisé en dyade avec chacun des individus pour lesquels il peut être utilisé de manière efficace. Dans un petit groupe stable, comme c'est le cas dans de nombreux zoos, cela peut être faisable, mais le problème augmente de façon exponentielle avec la taille du groupe. Pour une grande communauté de chimpanzés exploitant un environnement naturel par fission-fusion, l'hypothèse devient crédible, même si chaque individu ne communique pas gestuellement avec tous les autres.

Une source empirique de faiblesse est que toutes les études sur les gestes intentionnels chez les grands singes rapportent certains gestes qui, de par leur forme physique, *ne peuvent pas* résulter de la ritualisation des mouvements intentionnels (par exemple, tous les gestes qui sont faits en tambourinant sur des surfaces dures, y compris le corps de celui qui fait le geste ou de sa cible). Un deuxième type d'explication s'impose donc. Tomasello et ses collègues décrivent ces gestes comme des "capteurs d'attention" et suggèrent qu'ils ne servent qu'à attirer l'attention du destinataire sur un signal d'accompagnement, qu'il s'agisse d'une expression ou d'une posture non apprise ou d'un autre geste significatif (Tomasello et al. 1989). Bien entendu, de nombreux gestes comportent naturellement des éléments ostensibles et peuvent servir à attirer l'attention, mais Tomasello et ses collègues utilisent ce terme pour désigner une catégorie exclusive de gestes, dans laquelle "la signification d'un geste destiné à attirer l'attention découle le plus souvent non pas du signal lui-même ou du contexte environnant, mais plutôt d'un comportement d'accompagnement" (Tomasello et Call 2007, pp. 10-11). L'acquisition de ces gestes nécessite également un autre type de ritualisation que celle des mouvements d'intention : la forme des capteurs d'attention n'est clairement pas dérivée de la ritualisation, mais leur utilisation pour attirer l'attention est censée être découverte par l'expérience, par exemple dans le cadre d'un jeu. Cependant, les études qui ont recherché spécifiquement les cas où un geste d'attention est associé à un autre geste porteur d'un message sémantique n'ont pas réussi à mettre en évidence ce schéma (chimpanzés : Liebal et al. 2004a ; gorilles : Genty et al. 2009 ; Genty et Byrne 2010). De plus, chez les gorilles, Genty et al. (2009) ont spécifiquement divisé le répertoire en gestes qui pourraient vraisemblablement dériver de mouvements intentionnels ritualisés, et en gestes dont la forme impliquerait que

Ils ont ensuite comparé la flexibilité selon les contextes et le degré d'intentionnalité ou de sensibilité de l'auditoire. Ils ont ensuite comparé la flexibilité selon les contextes et le degré d'intentionnalité ou de sensibilité de l'auditoire, et n'ont trouvé aucun signe clair de différence entre les ensembles de gestes. Ces auteurs ont également examiné l'idiosyncrasie des gestes chez les gorilles, à travers trois groupes en captivité et une étude sur le terrain, mais en utilisant une définition qui exigeait qu'un seul individu utilise un geste pour qu'il soit qualifié d'idiosyncrasique. Au fur et à mesure de l'analyse des études, les gestes qui semblaient idiosyncrasiques dans un groupe se sont avérés être utilisés ailleurs, pour finalement ne laisser qu'un seul geste totalement idiosyncrasique - utilisé de manière sélective par un soigneur humain.

Aucun de ces problèmes n'est nécessairement fatal à l'hypothèse, mais ils soulèvent de sérieuses préoccupations. Celles-ci concernent en particulier la parcimonie de l'élaboration d'une hypothèse plutôt élaborée sur la base d'études relativement brèves de populations souvent structurées artificiellement (par exemple, le groupe de Yerkes était, à un moment donné, un harem d'un seul mâle conçu par l'homme, une combinaison sociale inconnue dans le comportement naturel des chimpanzés), toutes réalisées en captivité où l'éventail des contextes biologiques et sociaux est nécessairement limité et où il existe un risque d'artefacts dus à l'influence de l'homme.

Nous suggérons qu'une étude de la gestuelle des grands singes dans la nature est la plus susceptible de faire avancer les choses et nous rapportons ici la première étude portant spécifiquement sur ce sujet, chez les chimpanzés. Nous examinons le répertoire de la communauté de chimpanzés Sonso à Budongo, en Ouganda, à la recherche d'indices qui pourraient aider à résoudre la controverse sur l'ontogenèse des gestes. Nous ne distinguons pas de catégorie spécifique de "gestes qui attirent l'attention" en raison des doutes mentionnés ci-dessus, mais nous examinons séparément les gestes dont la forme est, ou n'est pas, compatible avec une origine ritualisée à partir de mouvements intentionnels.

Nous considérons que l'hypothèse nulle appropriée est que le répertoire gestuel naturel du chimpanzé est le résultat d'une canalisation génétique vers des formes physiques et des messages potentiels typiques de l'espèce, car cela est considéré comme le cas normal pour les signaux de communication de la plupart des espèces animales. Accepter cette conclusion n'implique pas que le développement des gestes ne soit pas affecté par les interactions sociales, ni que la forme finale et l'utilisation des gestes soient identiques d'un individu à l'autre, ni que l'utilisation des gestes soit réflexe et inflexible, ou insensible à l'auditoire. Cependant, les formes et usages particuliers des gestes qui se développent seraient quelque peu déterminés par la biologie de l'espèce, dans la gamme normale des circonstances adaptatives au cours du développement. Ainsi, en général, on s'attendrait à trouver le même répertoire de gestes dans n'importe quelle population de chimpanzés, utilisés de façon généralement similaire. (Strictement, la typicité de l'espèce n'implique pas une canalisation génétique : prenons l'exemple de l'universalité des vêtements chez les humains. Mais dans le cas des signaux animaux, cela semble être l'explication la plus simple). Comme les systèmes de communication de la plupart des animaux

Nous pensons que l'hypothèse de l'espèce type constitue une hypothèse nulle parcimonieuse pour l'ontogenèse de la communication gestuelle chez les grands singes, étant donné qu'au moins certains gestes des grands singes semblent être typiques de l'espèce (par exemple le tambour du chimpanzé ou le battement de poitrine du gorille). Par rapport à cette hypothèse nulle, nous examinons l'hypothèse proposée selon laquelle certains gestes, acquis par ritualisation ontogénétique, diffèrent des autres gestes (typiques de l'espèce) en termes de flexibilité gestuelle dans différents contextes et de degré de sensibilité à l'état d'attention de l'auditoire. Nous examinons également l'ampleur de l'utilisation de gestes idiosyncrasiques et "à sens unique" dans la communauté, dont les niveaux élevés sont prédits par la ritualisation ontogénétique. Plus précisément, nous nous demandons si la forme physique des gestes éventuellement ritualisés pourrait trahir des signes caractéristiques de l'origine des gestes dans des gestes mécaniquement efficaces. Ne trouvant aucun soutien aux prédictions de l'hypothèse de ritualisation ontogénétique dans ces analyses, nous explorons les conséquences de l'acceptation de l'hypothèse nulle de typicité des gestes : nous comparons le répertoire gestuel des chimpanzés de Sonso avec celui d'autres populations de chimpanzés, et avec les répertoires gestuels d'autres genres de grands singes non-humains.

Méthodes

Site de l'étude et sujets

Le Budongo Conservation Field Station a été établi en 1990 dans la réserve forestière de Budongo, qui se trouve dans la vallée occidentale du Rift en Ouganda (1°35'0" - 1°55'0" N, 31°18'0" - 31°42'0" E) à une altitude moyenne de 1 050 m. La réserve de 793 km² comprend 482 km² de forêt semi-décidue continue de moyenne altitude (Eggeling 1947). La forêt à l'intérieur de ce site est principalement une forêt secondaire, en raison de l'exploitation régulière des forêts jusqu'en 1990, ce qui limite fréquemment la visibilité au sol à moins de 6 m.

Au début de la collecte des données en octobre 2007, la communauté de chimpanzés de l'étude de Sonso était composée de 81 individus nommés. Suivant Reynolds (2005), nous avons défini les groupes d'âge comme suit : nourrissons (0-4 ans), juvéniles (5-9 ans), subadultes (m : 10-15 ans, f : 10-14 ans) et adultes (m : 16+ ans, f : 15+ ans). En utilisant ces catégories, la composition initiale du groupe était de 32 adultes (7 mâles et 25 femelles), 16 subadultes (10 mâles et 6 femelles), 15 juvéniles (6 mâles et 9 femelles) et 18 nourrissons (3 mâles et 15 femelles). Au cours des 22 mois de l'étude, il y a eu 10 décès ou invalidités de longue durée, 6 immigrations et 5 naissances, ce qui porte le total final à 82. Un grand nombre de chimpanzés de Sonso souffrent de blessures causées par des pièges à collet, laissés dans la forêt par les chasseurs de viande de brousse des villages locaux.

Dans les cas particulièrement graves, les tendons de la main ou du pied sont définitivement sectionnés, entraînant une paralysie partielle ou totale. Les limites de chaque chimpanzé étant bien connues, les données des individus incapables d'étendre complètement les doigts ont été écartées des analyses appropriées.

Procédure

Des observations ont été réalisées sur les chimpanzés de la communauté de Sonso au cours de trois périodes de terrain entre octobre 2007 et août 2009 (octobre 2007-mars 2008 ; juin 2008-janvier 2009 ; mai 2009-août 2009). Les données primaires ont été enregistrées entre 7 h 30 et

16h30, selon un calendrier de 3 jours de travail, 1 jour de repos, 3 jours de travail, 2 jours de repos ; quelques observations supplémentaires ont été effectuées en dehors de ces horaires, selon le même protocole. Les observations occasionnelles en dehors de ces horaires ont également été utilisées dans les analyses finales. Comme les membres du Budongo Conservation Field Station suivent quotidiennement les individus du groupe habitué, la localisation des chimpanzés n'a normalement pas présenté de difficultés ; cependant, la localisation d'individus spécifiques pouvait être problématique, en particulier pour les membres du groupe périphérique qui peuvent ne pas être vus pendant des semaines ou parfois des mois. La combinaison d'une faible visibilité et de différents niveaux d'accoutumance entre les individus a limité les possibilités de capturer des séquences vidéo claires des interactions sociales. Nous avons donc utilisé une approche d'échantillonnage du comportement focal (Altmann 1974) et conservé un enregistrement de la fréquence d'observation d'un individu particulier ; lorsque nous pouvions choisir parmi plusieurs interactions sociales celle que nous devions filmer, nous avons ciblé les individus précédemment échantillonnés de manière peu fréquente.

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). Il s'agissait essentiellement de toutes les circonstances où deux chimpanzés ou plus étaient présents et n'étaient pas occupés à une activité solitaire, telle que la toilette ou le sommeil. Des études antérieures ont montré que la fréquence et la variété les plus élevées d'utilisation de gestes intentionnels chez les grands singes se trouvaient dans le contexte du jeu (Genty et al. 2009 ; Tomasello et al. 1994), donc lorsque plusieurs interactions sociales avaient lieu, nous avons donné la préférence à l'enregistrement de celles qui impliquaient le jeu. (Le jeu solitaire a également été enregistré lorsqu'aucune interaction sociale n'était en cours).

Analyse

Les bandes vidéo numériques ont été transférées sur un ordinateur Apple Mac- bookPro et scannées pour localiser les épisodes qui impliquaient apparemment une communication gestuelle ; elles ont été montées en clips discrets à l'aide d'iMovie et étiquetées pour l'analyse et la catégorisation dans une base de données Filemaker Pro.

Les données ont été converties en moyennes pour chaque individu, afin d'éliminer tout effet de pseudo-réplication dû à l'utilisation de l'échantillonnage comportemental focal. Les analyses ont été effectuées avec SPSS v11, avec $\alpha = 0,05$ requis pour la signification. Les moyennes sont données \pm l'écart-type, tout au long de l'étude.

Les données ont toutes été examinées pour déterminer si elles se prêtaient à des statistiques paramétriques et, le cas échéant, des transformations ont été appliquées et les données ont été testées à nouveau. Lorsqu'aucune transformation appropriée n'était possible, des alternatives non paramétriques ont été utilisées. Tous les tests statistiques étaient bilatéraux.

Définir les gestes

Les gestes ont été définis comme des mouvements physiques discrets et mécaniquement inefficaces du corps, observés pendant des périodes de communication intentionnelle. Ces mouvements comprennent les mouvements de l'ensemble du corps, des membres et de la tête, mais pas les expressions faciales ni les postures corporelles statiques. Dans le cas des gestes de contact, il était parfois difficile pour un observateur de distinguer si une action était mécaniquement efficace pour atteindre son but ou si elle communiquait une demande gestuelle ; dans de tels cas, nous avons péché par excès de prudence.

Nous définissons la communication intentionnelle au sens large, comme une communication ciblant délibérément un destinataire particulier, dans le but d'influencer son comportement d'une manière spécifique. Ainsi, lorsque l'utilisation de gestes était accompagnée d'un ou plusieurs des éléments suivants, nous avons considéré que les gestes étaient utilisés de manière intentionnelle :

Vérification de l'auditoire : Le signaleur montre des signes de connaissance des destinataires potentiels et de leur état d'attention, par exemple en se tournant vers le destinataire avant de faire un geste.

Réponse en attente : Le signaleur fait une pause à la fin de la communication et maintient un contact visuel.

Persistance : La production d'autres gestes, après l'attente d'une réponse et en l'absence d'une réponse qui, dans d'autres cas, est considérée comme satisfaisante. (Dans certaines circonstances, une telle persistance peut être impossible, par exemple lorsqu'un adulte emporte un enfant ; ces cas sont marqués comme incapacité de persister, plutôt que comme absence de persistance).

Lorsqu'une série de gestes, séparés par moins d'une seconde, était suivie d'une attente de réponse, nous avons attribué l'aspect intentionnel à chacun des gestes de la série (voir Analyse : description de la structure de la communication gestuelle, ci-dessous). Insister sur le fait que chaque cas d'utilisation d'un geste doit faire partie d'une communication intentionnelle prouvée est bien sûr conservateur ; la procédure nous a obligés à écarter de nombreux cas qui auraient pu être une communication intentionnelle. Cependant, lorsque des chercheurs précédents ont fait une stipulation similaire (Call et Tomasello 2007a ; Genty et al. 2009), ils ont néanmoins trouvé de nombreux gestes à analyser.

Mesurer les répertoires

Les études en captivité font généralement la distinction entre les gestes idiosyncrasiques qui font partie du répertoire d'un seul individu et ceux qui sont utilisés par plus d'un individu au sein d'un groupe social, formant le répertoire du groupe. La communauté de chimpanzés de Budongo était beaucoup plus importante que n'importe quel groupe de chimpanzés étudié en captivité, ce qui nous a permis d'effectuer une classification plus fine. En particulier, nous avons considéré la possibilité qu'un geste puisse être utilisé au sein d'une matrilignée mais pas de manière générale au sein du groupe social. Nous avons donc distingué un niveau d'utilisation intermédiaire, où les gestes sont utilisés par plusieurs membres d'une matriligne.

Pour qu'un geste soit catégorisé comme faisant partie du répertoire d'un individu, nous avons exigé qu'il soit enregistré comme ayant été utilisé au moins deux fois par cet individu ; les gestes idiosyncrasiques étaient ceux qui n'étaient enregistrés que dans le répertoire d'un individu et qui n'avaient jamais été observés chez un autre individu. Il est à noter que cette définition contraste avec celle utilisée par Tomasello et ses collaborateurs, qui considèrent qu'un geste est idiosyncrasique s'il n'a été observé que chez un seul individu au cours d'une période d'étude relativement courte, même si l'on sait qu'il est utilisé par d'autres membres du groupe à d'autres moments (Tomasello et al. 1994). Pour qu'un geste soit classé comme faisant partie d'un répertoire matrilinéaire, il devait figurer dans le répertoire de plus d'un individu de la même lignée maternelle ; les gestes "matrisyncrastiques" étaient ceux qui n'étaient jamais observés que chez les individus d'une seule lignée maternelle. Lorsqu'un geste est utilisé par plus d'un individu, non issu de la même lignée maternelle, nous l'avons classé comme faisant partie du répertoire du groupe. Il est à noter qu'il suffit d'un seul contre-exemple pour infirmer les cas apparents d'idiosyncrasie et de "matrisyncrasie".

Classification des gestes par modalité

Nous avons classé les gestes en fonction de la modalité utilisée. Les termes "visuel", "audible" et "tactile" ont souvent été utilisés comme catégories dans le passé, mais ces termes présument de l'identité du destinataire. Ainsi, tous les gestes sont visibles et c'est l'absence de composante audible qui distingue certains gestes distaux d'autres gestes "audibles" ; nous préférons le terme "silencieux". De même, nous utilisons le terme "contact" plutôt que tactile, afin de reconnaître l'intention active de l'action. La classification des gestes comme silencieux ou audibles n'a pas toujours été simple. Dans un environnement forestier dense, le fait qu'un geste produise ou non un bruit peut être une question de circonstances. Secouer un jeune arbre, par exemple, peut être considéré comme une démonstration visuelle, mais parfois les feuilles s'entrechoquent de manière audible ; pendant la saison sèche, la quantité de feuilles sèches rend presque tous les mouvements audibles. Nous avons classé les gestes comme audibles uniquement lorsqu'ils étaient rendus audibles par leurs caractéristiques intrinsèques. Cependant, nous avons également noté si un

Nous avons ainsi pu identifier les cas où le destinataire était probablement conscient de la présence du signaleur, même si son geste intentionnel était silencieux. De même, la vocalisation au moment du geste a été enregistrée.

Décrire la structure de la communication gestuelle

Comme pour de nombreuses formes de communication dans la vie réelle, l'utilisation des gestes n'est pas nécessairement une simple question de tour de rôle : les gestes de deux individus peuvent se chevaucher dans le temps, et chaque participant peut faire un geste dans une séquence qui peut inclure ou non des pauses pour attendre une réponse. Afin de décrire cette complexité potentielle, nous avons décomposé les gestes des chimpanzés en phases structurelles distinctes. À l'instar de Genty et al. (2009), nous avons utilisé une pause de [1 s pour délimiter une séquence unique de gestes effectués par le même individu. Lorsque la communication allait et venait entre deux individus, les deux individus étaient considérés comme faisant des "gestes actifs" tout au long du clip, alors que lorsqu'un signaleur faisait des gestes vers un destinataire non communicatif, seul le signaleur était considéré comme faisant des gestes actifs.

Chaque geste individuel a été codé en fonction de : la modalité (audible, silencieuse ou contact) ; le contexte situationnel (affiliation, agonisme, surveillance des frontières, camaraderie, alimentation, toilettage, repos, sexe, y compris l'accouplement et les inspections, jeu solitaire, jeu social, voyage ou inconnu) ; l'état d'attention du destinataire (attentif : le destinataire a un contact visuel avec le signaleur ou montre qu'il suit clairement les actions du signaleur, par des mouvements de tête qui correspondent aux mouvements du signaleur et les suivent ; en pleine vue : le destinataire est en vue frontale du signaleur, c'est-à-dire un arc de 25° soit de l'un soit de l'autre côté de l'écran. Vue partielle : le destinataire est dans la vue périphérique du signaleur, c'est-à-dire un arc de 90° de part et d'autre de la direction à laquelle le signaleur fait face, à l'exclusion de la zone plus étroite de la vue complète ; Hors de vue : le destinataire n'est pas en mesure de voir les mouvements physiques effectués par le signaleur ; Hors de vue avec contact corporel : comme hors de vue, mais le destinataire est en contact corporel avec le signaleur et est donc vraisemblablement conscient de sa présence). Pour les séquences de gestes, nous avons considéré que tous les gestes de la séquence concernaient le même objectif et que toute réponse concernait tous les gestes de la séquence (voir Cartmill et Byrne 2010, pour une discussion). Les aspects suivants ont donc été codés de manière identique pour tous les gestes d'une séquence : objectif apparent (Acquérir l'objet/la nourriture, Affiliation, Attirer l'attention, Poursuivre, Monter sur soi, Monter sur l'autre, Diriger l'attention, Suivre, Se toiletter, Toiletter l'autre, Attention sexuelle, S'éloigner, Se rapprocher, Commencer à jouer, Continuer à jouer, Changer de jeu, Ramasser, Positionner, Le destinataire reste dans le même état, Arrêter le comportement, Autre ou Inconnu) ; réponse du destinataire (Geste, Autre action ou Aucune).

Pour examiner la possibilité que la modalité du geste (c.-à-d. silencieux, audible, contact) soit choisie en fonction de l'état d'attention du destinataire, nous avons calculé les variations dans le choix des gestes silencieux, audibles ou de contact, en fonction de l'état d'attention de l'auditoire. Nous n'avons examiné que le premier geste de chaque séquence, et les individus ayant moins de 5 gestes dans chaque catégorie ont été exclus de cette analyse. Pour chaque individu, nous avons d'abord calculé les proportions de l'ensemble de son utilisation de gestes qui impliquaient des gestes silencieux, audibles ou de contact. Ensuite, nous avons sélectionné deux sous-ensembles dans les données de cet individu : les cas où le public cible apparent était présent (c'est-à-dire qu'il établissait un contact visuel avec le signaleur ou bougeait la tête pour suivre le mouvement du signaleur) et les cas où le signaleur n'était pas en vue du public cible apparent. Pour ces sous-ensembles, nous avons à nouveau calculé la proportion de gestes silencieux, audibles et de contact. Nous avons ensuite calculé l'écart en pourcentage dans la variation de l'utilisation de chaque mode de geste pour chaque sous-ensemble d'état d'attention du public. Ainsi, si la proportion de gestes silencieux dans l'ensemble du corpus était a et la proportion de gestes silencieux lorsque le contact visuel a été établi était b , l'écart serait de $(b/a - 1) \times 100$. Les écarts, qui peuvent être positifs ou négatifs, sont utilisés pour indiquer un ajustement actif à l'état attentionnel du destinataire.

Distinguer les gestes ontogénétiquement ritualisés des gestes typiques de l'espèce

La ritualisation ontogénétique exige que la forme physique du geste soit ritualisée à partir des mouvements naissants d'une action effective, au cours des interactions dyadiques pendant l'ontogenèse individuelle (Tomasello et Call 2007). Nous avons traité tous les gestes qui pouvaient raisonnablement être décrits comme les mouvements naissants d'une action effective comme "potentiellement ritualisés" (PR). Un exemple typique est le geste de quémander et d'atteindre, utilisé pour solliciter de la nourriture ou d'autres objets désirables, qui pourrait avoir été ritualisé à partir de l'action (efficace à l'origine) de prendre l'objet directement. Ce faisant, le mouvement d'atteinte peut souvent avoir été la première partie de la séquence d'action, se terminant par une saisie mécaniquement efficace. Ce n'est que lorsqu'un geste ne pouvait raisonnablement pas avoir pour origine un mouvement intentionnel, ou la première partie d'une séquence d'action qui aurait pu atteindre le même but, que nous avons traité le geste comme "spécifique-typique" (ST). Notez que cette classification est asymétrique : alors que la forme des gestes ST ne pouvait pas être dérivée d'une ritualisation au cours de l'ontogenèse, selon notre définition, ceux que nous avons classés comme des gestes PR pourraient en fait faire partie du répertoire naturel du chimpanzé et être plus justement classés ST.

Si cette classification est appropriée et même si toutes nos attributions ne sont pas correctes, alors nous devrions

On peut s'attendre à ce qu'une différence caractéristique dans les attributs de communication émerge. Ainsi, on peut s'attendre à ce que les gestes appris par ritualisation au cours des interactions dyadiques, comparés aux manifestations typiques de l'espèce, soient utilisés de manière plus souple et plus manifestement de manière délibérée, sous contrôle volontaire (en effet, la stipulation d'une utilisation intentionnelle pourrait avoir éliminé toutes les manifestations typiques de l'espèce). (En effet, la stipulation d'une utilisation intentionnelle pourrait avoir éliminé toutes les manifestations typiques de l'espèce). Nous avons examiné les données pour trouver des preuves de ces prédictions.

De plus, si un geste a été ritualisé à partir d'une action originellement effective ou d'un mouvement d'intention vers cette action, il devrait parfois conserver une trace de son ontogenèse dans sa forme physique. En particulier, on s'attendrait à une cohérence dans la manière dont les mouvements du geste et de l'action originelle sont exécutés : la direction du mouvement, l'orientation de la main, etc. Si, en revanche, l'identification entre le geste communicatif et son origine pré-ritualisation présumée est fallacieuse, nous ne nous attendons pas à une telle cohérence. Afin d'examiner cette prédiction, nous avons analysé les mouvements physiques dans lesquels deux gestes de RP ont été effectués, en les comparant aux actions à partir desquelles ils auraient pu être ritualisés. Il s'agit du geste "supplier-atteindre", c'est-à-dire un geste "atteindre" donné dans le but apparent d'acquérir un objet désiré, comparé à l'action "prendre", et du geste "positionner", utilisé pour indiquer une position désirée pendant le toilettage, comparé à l'action "positionner". Nous avons choisi ces gestes non seulement parce qu'ils étaient suffisamment fréquents dans notre corpus pour permettre une analyse, mais aussi parce qu'ils sont des candidats particulièrement évidents pour une explication par la ritualisation ontogénétique.

Les gestes de sollicitation et les actions de prise ont été décrits à l'aide de trois catégories : l'orientation de la paume (verticale, vers le haut ou vers le bas), la position des doigts (recourbés ou étendus) et la partie de la main présentée en premier au destinataire (avant des doigts, arrière des doigts, poignet ou main). Les gestes de positionnement et les actions de positionnement ont été classés en fonction de la partie de la main utilisée pour effectuer le mouvement (avant des doigts, arrière des doigts, paume, jointures ou dos de la main). Seules les personnes ayant quatre exemples ou plus dans chaque catégorie ont été analysées.

Fiabilité inter-observateurs

Nous avons recruté un codeur expérimenté de la communication gestuelle des gorilles pour analyser indépendamment un sous-ensemble de 50 gestes tirés de la vidéo sur trois aspects : Le geste est-il dirigé vers un autre individu ? Quel est l'état attentionnel du destinataire ? Et quel est le type de geste ? La procédure de codage de ces variables était déjà familière au codeur, même si les valeurs possibles différaient par endroits (par exemple, le type de geste). Un niveau d'accord assez élevé a été atteint pour les trois variables (Cohen's

kappa : directivité $K = 0,69$, état attentionnel du destinataire $K = 0,63$, type de geste $K = 0,86$).

Analyse

Pour les statistiques paramétriques, toutes les données ont été examinées pour vérifier l'asymétrie et l'homogénéité de la variance et, le cas échéant, des transformations ont été appliquées ; tous les cas de ce type sont indiqués dans la section "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 utilisées.

-1,96 ont été considérées comme étant positivement ou négativement asymétriques. Dans le cas d'une asymétrie positive, une transformation de $H(x)$ ou, lorsque l'ensemble des données comprend des valeurs de pourcentage négatives, de $H(x + 101)$, a été appliquée. Dans le cas d'une asymétrie négative, nous avons utilisé la transformation : $H((x_{\max} + 1) - x)$, où x_{\max} = la valeur la plus élevée dans les données. Les données transformées ont ensuite été testées à nouveau pour l'asymétrie. 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, comme le test t d'inégalité des variances ou l'ANOVA-Brown-Forsythe.

Forsythe.

Lorsque des comparaisons planifiées ont pu être effectuées, les normes

Des tests t ou leurs équivalents non paramétriques ont été utilisés, avec une correction de Bonferroni si le nombre de comparaisons prévues 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.

Résultats

Au cours des 266 jours d'observation, nous avons enregistré 111 heures de comportement de chimpanzés considérés comme ayant un potentiel de communication gestuelle. D'autres chercheurs travaillant avec la même communauté ont aimablement fourni 19 heures supplémentaires de vidéo, soit un total de 120 heures d'enregistrement. Nous avons ainsi obtenu un ensemble de données de 4 397 gestes (c'est-à-dire des cas d'utilisation de gestes) ; de nombreux autres gestes potentiels ont été exclus parce qu'ils ne remplissaient pas une ou plusieurs des conditions requises pour une utilisation intentionnelle.

Répertoire

Au total, nous avons identifié 115 types de gestes différents ; toutefois, nombre d'entre eux pourraient être considérés comme des variations d'un seul et même geste.

type (par exemple, saisir à une main, saisir à deux mains). Lorsqu'il n'y avait aucune raison de penser que ces petites différences structurelles avaient une signification communicative, nous avons regroupé les catégories pour obtenir un ensemble de 66 types de gestes distincts (voir tableau 1), dont 5 ont été enregistrés moins de 3 fois au cours de l'étude. Sur les 66 types de gestes, 29 (43,9 %) peuvent être classés comme potentiellement ritualisés (PR), ce qui laisse 37 gestes qui ne peuvent être compris que comme des manifestations typiques de l'espèce (ST). L'examen de la fréquence cumulée des types de gestes, tels qu'ils sont utilisés par n'importe quel membre de la communauté des chimpanzés, suggère que notre évaluation du répertoire de la communauté approche ou a atteint l'asymptote (Fig. 1) ; il est donc peu probable que des observations supplémentaires apportent beaucoup d'autres types de gestes.

La taille du répertoire individuel varie considérablement ($n = 62$, fourchette : 1-41, moyenne = $10,0 \pm 8,9$). Les classes d'âge diffèrent significativement les unes des autres en ce qui concerne la taille moyenne du répertoire (ANOVA-Brown-Forsythe $F_{3,35,8} = 4,62$, $P = 0,008$; voir Fig. 2). Le groupe d'âge juvénile a montré les plus grands répertoires individuels ($n = 14$, gamme 1-35, moyenne = $15,14 \pm 11,89$), suivi par les sous-adultes ($n = 17$, gamme 1-23, moyenne = $9,76 \pm 7,54$), les nourrissons ($n = 14$, gamme : 1-23, moyenne = $7,86 \pm 7,18$) et enfin les adultes avec les plus petits répertoires individuels ($n = 29$, gamme : 1-17, moyenne = $5,10 \pm 4,64$). La différence entre les répertoires des jeunes et des adultes était significative (post hoc Games-Howell : différence moyenne = 10,04, $P = 0,037$).

Il y a cependant plusieurs raisons de penser que ces répertoires mesurés sous-estiment la taille réelle des répertoires gestuels individuels. Seul le plus grand répertoire individuel, celui de Night (femelle, 4 ans au début de la collecte des données), semblait proche de l'asymptote. En effet, la taille du répertoire était étroitement corrélée avec le temps de geste actif enregistré pour cet individu (corrélation de Pearson $r = 0,94$, $n = 68$, $P \searrow 0,0001$; temps de geste actif, $n = 68$, gamme : 0,27-160,28 min, moyenne = $29,67 \pm 36,34$ min ; voir Fig. 1). En outre, si le critère d'appartenance au répertoire était assoupli pour inclure les gestes utilisés une seule fois, la taille estimée du répertoire individuel doublerait presque ($1:1,81 \pm 0,67$). En ce qui concerne les différences entre les catégories d'âge, la taille du répertoire était également étroitement corrélée à la durée des gestes actifs enregistrés dans le groupe d'âge (en utilisant une division fine des classes d'âge : $n = 7$, corrélation de Pearson $r = 0,97$, $P \searrow 0,0001$; notez également le chevauchement important de la taille des plages, Fig. 2). D'un autre point de vue, le nombre d'individus dans le répertoire desquels un type de geste a été enregistré était fortement corrélé avec la fréquence globale du type de geste (corrélation de Pearson $r = 0,89$, $n = 66$, $P = 0,0001$). Ainsi, les répertoires individuels mesurés et la variation significative entre les types de gestes quant à leur fréquence d'utilisation semblent être déterminés en grande partie par la taille des échantillons.

Tableau 1 Le répertoire gestuel du chimpanzé

Geste taper	Définition (Sonso sauf indication contraire)	Regrouper les gestes au sein d'une catégorie					
		Sonso (Pan) sauvage	Gombe (Pan) sauvage	Mahale (Pan) sauvage	Yerkes (Pan) en captivité	Gorille sauvage et captif	Pongo captif
Lever le bras	Lever le bras et/ou la main verticalement dans les airs	Levée des bras ; lever les bras	Levée des bras	Lever le bras	Levée des bras ^c	Levée des bras ; lever les bras	Levez le bras ; bras levés
Tremblement de bras	Petit mouvement répété de va-et-vient du bras	Tremblement de bras ; tremblement des bras ; tremblement du bras sur ; tremblement du bras avec un objet	—	—	—	Tremblement de bras ; tremblement des bras ; tremblement de bras actif ; tremblement des bras actif ; tremblement de bras avec un objet ; tremblement de bras ; tremblant des bras avec un objet	—
Balanoïre des bras	Grand mouvement de va-et-vient du bras maintenu sous l'épaule	Balancement des bras ; balancement des bras ; direction du balancement des bras ; balancement des bras sous ; balancement des bras avec un objet	—	—	Balanoïre	Balancement des bras ; balancement des bras ; balancement des bras sous ; balancement des bras avec un objet ; balancement des bras	—
Vague de bras	Grand mouvement répété de va-et-vient du bras levé au-dessus de l'épaule	Agitation des bras ; agiter les bras avec un objet	Ondulation du bras bipède	—	Vague de bras	Vague de bras ; vague de bras ; vague de paille	Vague
Faire signe	La main est déplacée vers le haut à partir du coude ou du poignet en direction du signaleur.	Faire signe	Faire signe	—	Boucle des doigts ; faire signe	—	Faire signe
Grosse égratignure bruyante	Mouvement de grattage fort et exagéré sur le corps du signaleur	Grosse égratignure bruyante	Auto-rayure	Auto-rayure	—	—	Longue égratignure corporelle
Mordre	Le corps du destinataire est maintenu entre les dents du signaleur	Mordre	Mordiller/ronger ; baiser à bouche ouverte ; baiser soumis	Baiser bouche ouverte ; bouche	—	Mordre	Mordre ; bouche à oreille
Arc	Le signaleur se penche vers l'avant à partir de la taille en position debout	Arc	S'incliner	Arc	—	Arc ; arc-étendre ; arc-étendre aérien	—
Taper	Les deux paumes se rapprochent l'une de l'autre et se rapprochent avec un contact audible	Tapez vos mains	—	—	Claquer des mains ; taper des mains	Taper ; claquement de pieds	Taper
Pendre	Se suspendre par un ou deux bras à une branche au-dessus d'un autre individu, cela est audible car il y a normalement une perturbation importante de la canopée	Suspendu ; se balancer en secouant les pieds	Pendre	Pendre	—	filature de corde ; corde qui se balance	Pendre ; balanoïre
Poussée dirigée	Une légère pression brève et non efficace qui indique la direction du mouvement souhaité, immédiatement suivie par le déplacement du destinataire comme indiqué	Poussée dirigée	Tirez vers ; main menant	Tirez face à face	Main directe	Positionnement	Tourner la tête

Tableau 1 suite

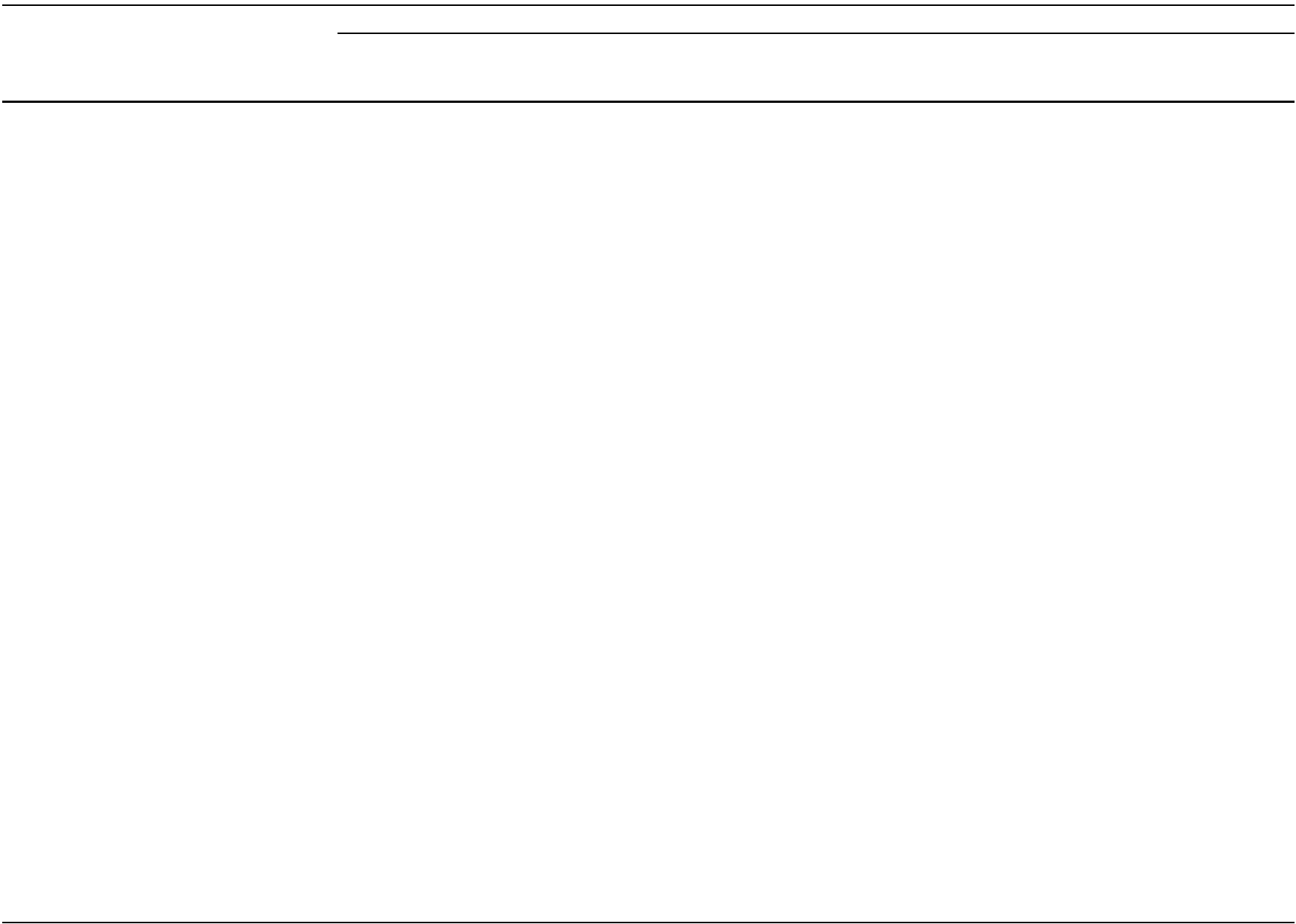
Geste taper	Définition (Sonso sauf indication contraire)	Regrouper les gestes au sein d'une catégorie					
		Sonso (Pan) sauvage	Gombe (Pan) sauvage	Mahale (Pan) sauvage	Yerkes (Pan) en captivité	Gorille sauvage et captif	Pongo captif
Ventre de tambour	(Mahale) « Il frappait son ventre avec sa main droite pour faire des sons semblables à ceux d'un tambour »	—	—	Ventre de tambour	—	Tambour corporel	—
Objet tambour (paumes)	Contact bref et dur des paumes alternées contre un objet	Objet tambour (paumes)	Tambour	Gifle au sol	—	Objet tambour (paumes) ; objet tambour (poings)	—
Tambour autre	Comme « objet tambour (paumes) » mais le contact se fait avec le corps du récepteur	Tambour autre	—	—	—	Tambour autre	—
Embrasser	Le signaleur enrôle les deux bras autour du destinataire et maintient contact physique	Embrasser	Embrasser; étreinte de montage	Embrasser-vous platement; monter	—	Embrasser	Embrasser
Les pieds tremblent	Répété d'avant en arrière mouvement des pieds à partir des chevilles	Les pieds tremblent; les jambes tremblent	—	—	—	Les pieds tremblent ; les pieds tremblent avec l'objet	—
Pied présent	La plante du pied est présentée au destinataire	Pied présent ; pied présent avec mouvement dirigé	—	—	—	—	—
Galop	Un mouvement de course exagéré où le contact des mains et des pieds est volontairement audible	Galop; galop (raide)	Galop	Galop	—	Galop; galop raide; galop avec objet	—
Saisir	La main est fermement fermée sur une partie du corps du destinataire	Saisir à une main ; saisir à deux mains ; graduer et maintenir ; saisir avec intention	Saisir ; tirer les cheveux ; mains autour de la tête	Saisir	Prise de la tête ; prise du visage	Saisir à une main ; Saisir à deux mains	Saisir; saisir; retenir; saisir dans l'air
Saisir-tirer	Comme « Grab », mais le contact de la main fermée est maintenu et une force est exercée pour déplacer le destinataire de sa position actuelle	Saisir-tirer ; saisir-tirer à deux mains	Main dans le cou	Tirer	Plomb; tirer la tête	Saisir-tirer ; saisir-tirer à deux mains	Tirer; tirer les cheveux; éloigner
Jet de main	Mouvement rapide de la main ou du bras en direction du destinataire	Lancer du bras ; lancer de la main	Menace armée ; frapper	Rabat ; lever le bras rapidement f	—	—	Shoo
Transmettre	La paume de la main est posée sur le récepteur, le contact dure plus de 2 s	Transmettre; mains sur	—	—	Armez-vous	Transmettre; mains sur	Couverture
Poignée de main	Mouvement répété de va-et-vient de la main à partir du poignet	Poignée de main ; les mains tremblent	Poignée de main	—	Secouer le poignet	—	—
Coup de tête	La tête est brièvement et fermement poussée dans le corps du receveur	Coup de tête	—	—	—	De front	—

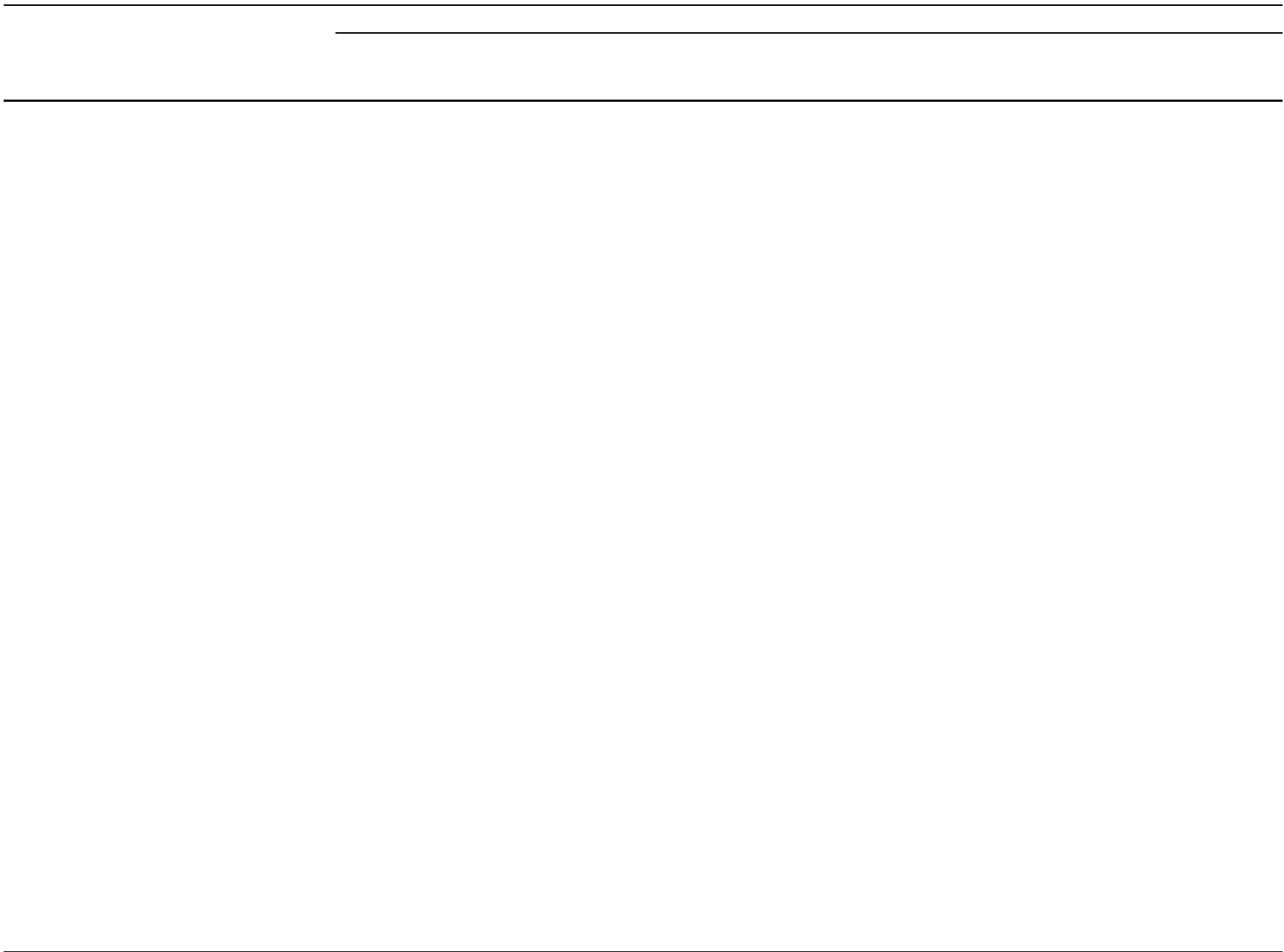
Tableau 1 suite

Geste taper	Définition (Sonso sauf indication contraire)	Regrouper les gestes au sein d'une catégorie					
		Sonso (Pan) sauvage	Gombe (Pan) sauvage	Mahale (Pan) sauvage	Yerkes (Pan) en captivité	Gorille sauvage et captif	Pongo captif
Hochement de tête	Mouvement répété de va-et-vient de la tête	Hochement de tête ; secouer la tête	Basculement de la tête	Bob; pointe de la tête	Coup de tête	Hochement de tête; secousse de la tête; secousses de la tête avec un objet	Levez la tête/la queue
Support de tête	Le signaleur se penche en avant et pose la tête sur le sol	Support de tête	—	—	—	—	Support de tête
Cacher le visage	Le visage est caché par les mains et/ou les bras	Cacher le visage	—	—	—	Masquer la face de lecture	—
Frapper avec un objet	Un objet est amené en contact court et dur avec le corps du destinataire	Frapper avec un objet	—	Club	—	Frapper avec un objet	—
Saut	En mode bipède, les deux pieds quittent le sol simultanément, accompagnés d'un déplacement horizontal dans l'air	Saut	—	Saut bipède	—	Saut	—
Coup	Le pied est amené en contact court et dur avec le corps du receveur dans un mouvement de la hanche avec un élément horizontal (pour la verticale, voir piétinement, autre ritualisation)	Coup	Coup	Coup; donner un coup de pied en arrière	—	Coup	—
Frapper un objet	Le dos de la main ou les articulations sont amenés en contact bref et dur avec un objet	Frapper un objet	—	Rap	Coups de poing	Frappe; frapper un objet	—
Feuille coupure	Les bandes sont arrachées d'une feuille (ou de feuilles) tenue dans la main à l'aide des dents ; elles produisent un son perceptible	Coupe de feuilles	—	Feuille à clipser	—	—	—
Balancer des jambes	Grand mouvement de va-et-vient de la jambe à partir de la hanche	Balancement des jambes ; balancement des jambes; balancement des jambes avec un objet	—	—	—	Balancement des jambes	—
Regarder	Le signaleur maintient une position de contact visuel avec le destinataire - durée minimale de 2 s	Regarder	Attendez; rapprocher le visage	Regardez en arrière ; attendez; pair	Regardez en arrière	Regarder; peering	Regardez en arrière; pair
Coup de bouche	Les signaleurs passent la paume et les doigts de la main et à plusieurs reprises sur la zone de la bouche du destinataire	Coup de bouche	—	—	Frotter le menton ; appuyer avec la main	—	—
Approche la bouche	Le signaleur s'approche du destinataire tout en portant un objet dans la bouche (par exemple une petite branche)	Approche objet dans la bouche	—	—	—	—	—

Tableau 1 suite

Geste taper	Définition (Sonso sauf indication contraire)	Regrouper les gestes au sein d'une catégorie					
		Sonso (Pan) sauvage	Gombe (Pan) sauvage	Mahale (Pan) sauvage	Yerkes (Pan) en captivité	Gorille sauvage et captif	Pongo captif
Déplacement d'objet	L'objet se déplace dans une direction, le contact est maintenu par le mouvement	Déplacement d'objet; déplacement d'objet à deux mains	Trainage de branches; frotter	Balancer la végétation; danse bipède; pousser vers l'arrière; traîner une branche; ratisser/gratter les feuilles mortes; soulever un rocher	Pousser le barillet	Déplacer un objet à deux mains; pousser un objet	Faire glisser l'objet
Bougé d'objet	Mouvement répété de va-et-vient d'un objet	Secousse d'objet; secousse d'objet à deux mains	Secouer une branche; secouer une branche détachée; ramification	Fléau; secouer la branche; rincer	f	Secouer l'objet	Secouer l'objet
Pirouette	Le signaleur tourne autour de l'axe vertical de son corps tout en se déplaçant le long du sol	Pirouette	Pirouette	Pirouette	—	Pirouette; pirouette avec objet	—
Pousser	Poussée ferme et brève d'un ou plusieurs doigts dans le corps du receveur	Pousser; pousser (plusieurs)	Chatouiller et piquer	Pousser	Piquer; toucher fort; pousser	Pousser	Pousser
Bondir	Le signaleur se déplace dans les airs pour atterrir à quatre pattes sur le corps du destinataire	Bondir	—	—	—	Bondir	—
Le cadeau grimpe sur moi	Le bras ou la jambe est tendu vers le jeune receveur afin de lui permettre de grimper sur le corps du signaleur (normalement de la mère à l'enfant).	Le cadeau grimpe sur moi	Genoux fléchis; flexion des jambes; abaissement du dos	—	—	—	—
Présenter le toilettage	Le corps est déplacé pour exposer délibérément une zone à l'attention du destinataire, ce qui est immédiatement suivi par le toilettage de la zone.	Présenter le toilettage	Présent pour (solliciter) le toilettage	Solliciter un toilettage; se pencher en avant; s'allonger dos à quelqu'un d'autre; s'abaisser; lever la jambe; tourner le visage vers le bas	Offre de retour; offre de ventre	—	Partie du corps actuelle
Présent sexuel	Le signaleur s'approche du destinataire à reculons, exposant le gonflement ou l'anus au visage du destinataire (normalement une femme envers un homme, mais parfois un geste de soumission d'un homme à un homme)	Présent sexuel	Présent	Présent avec les membres fléchis	f	Présent arrière	Présenter les organes génitaux
Tirer à travers la tige	(Mahale) « Tirez la branche feuillue d'un arbuste ou une touffe de tiges d'herbe à travers la main par un mouvement rapide vers le haut de l'avant-bras, puis la tige est immédiatement relâchée. Produit un son perceptible »	—	—	Tirer à travers la tige	—	—	—





Le répertoire des chimpanzés de Sonso est comparé à celui d'autres groupes de chimpanzés et à celui de deux autres espèces de grands singes. L'italique indique que l'action n'a pas été spécifiée comme un geste, mais qu'elle a néanmoins été signalée.

^a Goodall (1968, 1986) et Plooiij (1984)

^b Nishida et al. (1999)

^c Tomasello et al. (1989, 1994) et Pollick et De Waal (2007)

^d Genty et al. (2009) et Tanner et Byrne (1996, 1999)

^e Cartmill et Byrne (2007, 2010)

^f Geste observé au Delta Regional Primate Research Center dans le cadre d'une étude sur les gestes de parade nuptiale (Tutin et McGrew 1973)

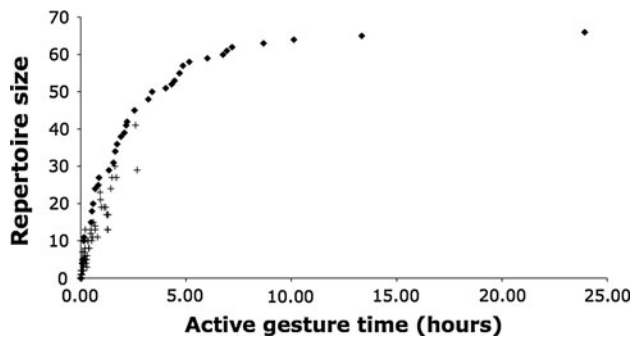


Fig. 1 Enregistrement cumulé du répertoire Sonso. Le nombre cumulé de types de gestes enregistrés est représenté en fonction du "temps de geste actif" pour l'ensemble de la communauté Sonso (*losanges pleins*). L'asymptote semble être atteinte à environ 15 heures de temps de geste actif, ce qui correspond à environ 150 jours d'observation sur le terrain. En outre, sur les mêmes axes, la taille des répertoires des individus est représentée en fonction du temps de geste actif enregistré au cours de l'étude pour chaque individu (*croix*).

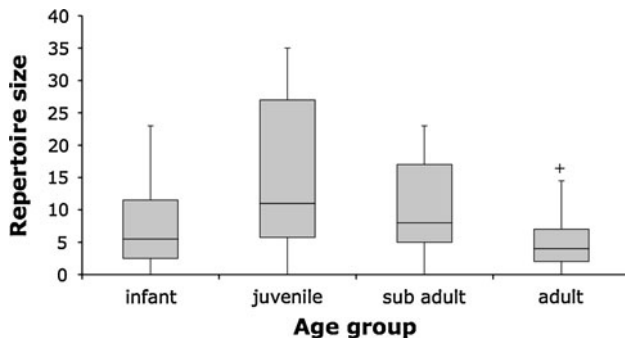


Fig. 2 Distribution par âge de la taille du répertoire des chimpanzés. Les répertoires de chaque classe d'âge sont présentés sous forme de diagrammes en boîte, avec la moyenne, l'écart-type, la fourchette et les valeurs aberrantes.

Les gestes potentiellement ritualisés se distinguent-ils des autres gestes par des signes d'utilisation intentionnelle ?

Flexibilité

À l'instar de Call et Tomasello (2007a, b) et de Genty et al. (2009), nous avons utilisé l'éventail des contextes situationnels dans lesquels chaque geste a été enregistré pour estimer sa flexibilité. Les gestes PR et ST ont été produits dans plusieurs contextes (Fig. 3). Bien que la dispersion soit légèrement plus élevée pour les gestes PR (1-9) que pour les gestes ST (1-7), il n'y avait pas de différence significative en termes de flexibilité (gestes avec 3 exemples enregistrés ou plus : $n = 94$, chi-carré $\chi^2 = 13,76$, $df = 8$, $P = 0,09$; voir Fig. 3).

Adaptation à l'auditoire

Comme l'état attentionnel du public a été évalué pour des séquences de gestes entières (c'est-à-dire une série de gestes séparés par 1 s), nous avons limité l'ensemble des données pour cette analyse aux séquences suivantes

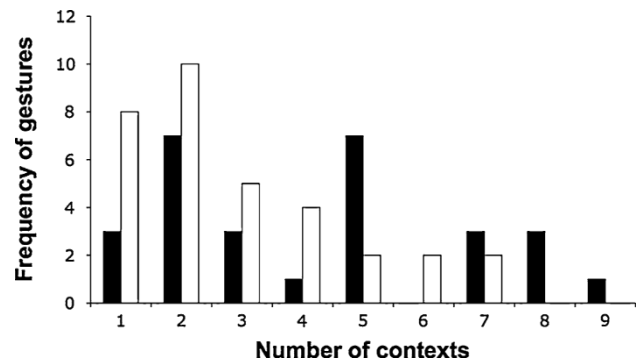


Fig. 3 Spécificité contextuelle des gestes. La fréquence des types de gestes est rapportée au nombre de contextes situationnels distincts dans lesquels ils ont été enregistrés. Les barres noires représentent les gestes dont la forme suggère qu'ils pourraient être potentiellement ritualisés ; les barres blanches représentent les gestes dont la forme ne peut être expliquée que comme typique de l'espèce.

les gestes utilisés seuls ou comme premier geste d'une séquence. Cela a donné 3 410 gestes à analyser.

Nous avons d'abord examiné si, pour l'ensemble du corpus de gestes, il y avait des preuves que l'état attentionnel de l'auditoire était pris en compte. Pour mettre en évidence un tel effet, nous avons calculé les variations dans le choix des gestes silencieux, audibles ou de contact, en fonction de l'état attentionnel de l'auditoire (Fig. 4). Le choix des différentes modalités de gestes varie significativement en fonction de l'état d'attention du destinataire ($n = 225$, ANOVA $F_{5,219} = 50,70$, $P \ll 0,0001$).

Plus précisément, l'utilisation de gestes silencieux a augmenté lorsque le destinataire était présent et a diminué lorsqu'il était hors de vue (présent : $n = 40$ moyenne = $14,5 \pm 37,0$; hors de vue $n = 35$ moyenne = $-64,9 \pm 36,7$; test t planifié $t = -9,31$, $df = 73$, $P \ll 0,0001$), et l'utilisation de gestes de contact a diminué lorsque le destinataire était présent et a augmenté lorsqu'il était hors de vue (présent : $n = 40$ moyenne = $-26,9 \pm 41,3$; hors de vue : $n = 35$ moyenne = $49,7 \pm 67,5$; test t planifié $t = 6,02$, $df = 73$, $P \ll 0,0001$). Il n'y a pas eu de variation dans l'utilisation des gestes audibles (présent : $n = 40$ moyenne = $7,7 \pm 42,8$; hors de vue : $n = 35$ moyenne = $4,5 \pm 54,0$; test t planifié $t = -0,29$, $df = 73$, $P = 0,776$).

Nous avons ensuite répété cet exercice pour l'utilisation des gestes PR et ST séparément, pour chaque individu, et nous avons examiné si, pour chaque modalité, la variation de l'utilisation différait significativement entre les gestes PR et ST, et entre l'état attentionnel du destinataire. Ainsi, dans cette comparaison, chaque individu a fourni un total de 12 mesures de variation d'utilisation (PR, silencieux, présent ; PR, silencieux, hors de vue ; ST, silencieux, présent ; ST, silencieux, hors de vue ; etc.) Des ANOVA séparées 2 9 2 entre sujets (ou une alternative non paramétrique équivalente) ont été utilisées pour examiner chaque mode de geste (silencieux, audible, contact) pour tout effet de la catégorisation, comme PR ou ST, ou de l'état d'attention sur la variation de l'utilisation du mode de geste.

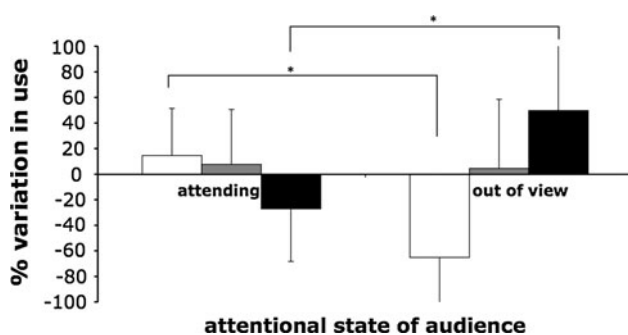


Fig. 4 Variation de l'utilisation des modes gestuels en fonction de l'état d'attention du destinataire. Les écarts au-dessus et au-dessous de la ligne zéro montrent les variations, en fonction de l'état d'attention du public cible (soit qu'il soit réellement attentif au signaleur, soit qu'il soit physiquement incapable de le voir), par rapport à la moyenne globale de l'utilisation des gestes ; voir le texte pour les détails des calculs. Les barres blanches représentent les gestes silencieux, les barres grises les gestes audibles et les barres noires les gestes de contact. Des tests post hoc de Games-Howell ont été utilisés pour explorer les différences dans le choix des gestes silencieux, audibles ou de contact en fonction de l'état attentionnel du public cible : * $P < 0,0001$

Pour les gestes silencieux et de contact, les modalités qui ont montré un ajustement à l'état attentionnel de l'auditoire dans l'ensemble du corpus, il y avait un effet significatif pour l'état attentionnel de l'auditoire, mais aucune différence dans l'utilisation des gestes désignés comme PR ou ST, ou des interactions entre la catégorie de geste et l'état attentionnel de l'auditoire. Pour les gestes silencieux (ANOVA $n = 78$, $F = 0,039$, $df = 3,74$, $P = 0,843$), l'état attentionnel était significatif ($F = 25,32$, $df = 1,77$, $P < 0,0001$), alors que la catégorie de geste ne l'était pas ($F = 0,053$, $df = 1,77$, $P = 0,819$). Pour les gestes de contact (ANOVA $n = 78$, $F = 0,062$, $df = 3,74$, $P = 0,803$, données transformées pour corriger l'asymétrie positive), l'état attentionnel était significatif ($F = 36,57$, $df = 1,77$, $P < 0,0001$), alors que la catégorie de geste ne l'était pas ($F = 0,080$, $df = 1,77$, $P = 0,778$).

Pour les gestes audibles, pour lesquels aucun ajustement de l'attention n'a été trouvé dans l'ensemble, les données étaient encore positivement asymétriques après transformation, de sorte que des statistiques non paramétriques ont été appliquées. Dans ce cas, l'interaction entre l'état attentionnel et la catégorie de geste était significative (test de Kruskal-Wallis $\chi^2 = 13,82$, $df = 3$, $P = 0,003$). Les tests post hoc ont révélé qu'il n'y avait pas d'ajustement significatif à l'état attentionnel dans les gestes ST (Mann-Whitney $U = 150,5$, $P = 0,834$), mais une augmentation significative de l'utilisation des gestes audibles PR pour les destinataires *attentifs* (pourcentage moyen de variation par rapport à la norme lorsque le destinataire est présent = 30,75, pourcentage moyen de variation par rapport à la norme lorsque le destinataire n'est pas présent = -30,24, Mann-Whitney $U = 108,5$, $P = 0,0024$). De manière critique pour l'hypothèse de la ritualisation ontogénétique, cet ajustement ne se produit pas dans les cas suivants

la direction prédite : c'est-à-dire que les gestes audibles n'étaient pas utilisés pour attirer l'attention de destinataires inattentifs, mais étaient davantage utilisés avec un public déjà attentif. En effet, si cette prédiction avait été utilisée pour justifier un test unilatéral, nous n'aurions pas trouvé de différence significative dans la direction prédite. Nous pensons que la seule explication raisonnable de cette anomalie est la petite taille de l'échantillon de gestes audibles potentiellement ritualisés disponible pour l'analyse. Contrairement aux 15 types de gestes audibles classés comme typiques de l'espèce, seuls 3 gestes audibles ont pu être classés comme potentiellement ritualisés (Dangle, Object move et Tap object). Deux de ces trois gestes (le toucher et le déplacement d'objet) ont des composantes visuelles très fortes, et l'on pourrait affirmer que les chimpanzés les traitent comme des gestes silencieux, en les employant correctement envers des destinataires attentifs. Cependant, nous pensons que la seule conclusion appropriée est que cette question n'a pas été testée dans nos données.

Le répertoire gestuel des chimpanzés Sonso comporte-t-il des gestes idiosyncrasiques ?

Nous n'avons trouvé aucune preuve de l'existence de gestes idiosyncrasiques chez les chimpanzés sauvages. Les 61 gestes enregistrés 3 fois ou plus ont été utilisés par plus d'un individu. Sept gestes ont été trouvés dans le répertoire d'un seul individu, c'est-à-dire que chacun a été enregistré au moins deux fois pour ces individus. Cependant, tous ces gestes ont été enregistrés comme étant utilisés par d'autres individus à des occasions uniques. Il n'y a pas non plus de preuve de l'existence de gestes "matrisyncratiques". Là encore, sept gestes faisaient partie des répertoires d'une seule matrilignée ; mais, là encore, tous les sept étaient également utilisés à des occasions uniques par des individus n'appartenant pas à la matrilignée.

Quelle est la fréquence d'utilisation des types de gestes exclusivement "à sens unique" entre les dyades ?

Nous avons examiné l'étendue de l'utilisation "à sens unique" (c'est-à-dire un geste qui a été utilisé dans une communication intentionnelle par A vers B, mais jamais par B vers A) parmi les 5 individus ayant les plus grands répertoires (4 de ces individus étaient également parmi les 5 individus enregistrés comme ayant reçu le plus grand nombre de cas de gestes). Une moyenne de $17,8\% \pm 5,0$ (intervalle de 7 à 12 gestes) des répertoires de ces individus étaient des gestes à sens unique : enregistrés comme produits mais non reçus par cet individu. Pour replacer ce résultat dans son contexte, ces individus ont produit $25,4\% \pm 12,8$ fois plus de gestes qu'ils n'en ont reçu (de 21 à 119 cas). Cette asymétrie s'explique par le fait que tous étaient des juvéniles, et que les gestes faits par les juvéniles envers les adultes ne sont souvent pas réciproques ; le contraire se produirait avec les femelles adultes, qui reçoivent plus de gestes qu'elles n'en produisent.

La forme physique des gestes potentiellement ritualisés s'accorde-t-elle avec l'ontogenèse par la ritualisation à partir d'une action effective ?

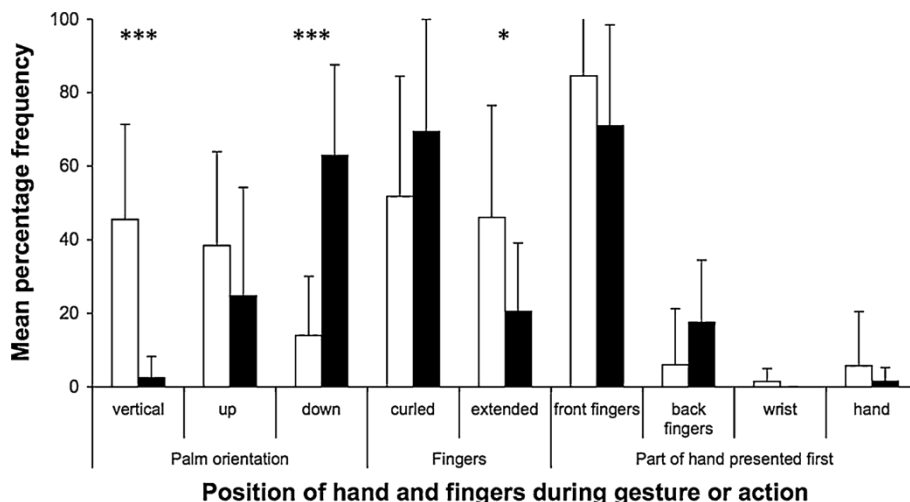
Nous avons examiné deux gestes, quémander-atteindre et se positionner, en comparant leur forme physique avec celle des actions effectives (prendre un objet et se positionner physiquement, respectivement) à partir desquelles il est plausible qu'ils aient été ritualisés.

Pour le geste demander-atteindre, nous avons comparé 68 actions de prise avec 163 gestes demander-atteindre : pour l'orientation de la paume, la position des doigts et la partie de la main présentée en premier (voir Fig. 5). Les 3 orientations possibles de la paume différaient significativement en fréquence entre le geste de demande et l'action de prise (3 9 2 ANOVA entre sujets $F_{2,48} = 16,90$, $P = 0,01$). Plus précisément, en comparant le geste et l'action pour les 3 positions de la paume, le geste de la demande d'aide était généralement effectué avec la paume tenue verticalement (geste : $n = 12$ moyenne = $45,5 \pm 26,0$; action : $n = 6$ moyenne = $2,4 \pm 5,8$; test t planifié $t_{16} = 3,96$, $P = 0,001$), alors que l'action de prendre était généralement effectuée avec la paume de la main vers le bas (geste : $n = 12$ moyenne = $14,0 \pm 16,1$; action : $n = 6$ moyenne = $62,9 \pm 24,7$; test t planifié $t_{16} = 5,09$, $P = 0,001$). Il n'y avait pas de différence dans la fréquence d'utilisation de la position haute (geste : $n = 12$ moyenne = $38,4 \pm 25,6$; action : $n = 6$ moyenne = $24,8 \pm 29,5$; test t planifié $t_{16} = 1,01$, $P = 0,135$). L'utilisation de la position du doigt recroquevillé ou étendu diffère également de manière significative entre la sollicitation et la prise (2 9 2 ANOVA entre sujets $F_{1,32} = 4,19$, $P = 0,049$). Cependant, en comparant le geste et l'action pour les deux positions des doigts, la différence dans la fréquence avec laquelle les doigts ont été maintenus dans une position étendue a seulement approché la signification (geste : $n = 12$ moyenne = $46,1 \pm 30,5$; action : $n = 6$ moyenne = $20,6 \pm 18,6$; test t planifié $t_{16} =$

$1,87$, $P = 0,079$), et il n'y avait pas de différence dans la fréquence à laquelle ils étaient maintenus en position enroulée (geste : $n = 12$ moyenne = $51,8 \pm 32,8$; action : $n = 6$ moyenne = $69,5 \pm 30,5$; test t planifié $t_{16} = 1,10$, $P = 0,290$). Enfin, la partie de la main présentée en premier ne différait pas entre le geste de demande et de prise (2 9 4 entre les sujets Kruskal-Wallis $H = 0,05$ $df = 1$, $P = 0,826$), l'avant des doigts étant principalement utilisé à la fois dans le geste de demande ($n = 12$ moyenne = $84,6 \pm 20,3$) et dans les actions de prise ($n = 6$ moyenne = $71,0 \pm 27,5$).

Pour la position du geste, nous avons comparé 130 actions de positionnement avec 127 gestes de position, pour la partie de la main utilisée pour effectuer le mouvement (voir Fig. 6). La partie de la main utilisée diffère significativement entre le geste de position et l'action de positionnement (2 9 5 ANOVA entre sujets $F_{4,60} = 12,22$, $P \setminus 0,0001$). Plus précisément, la paume a été utilisée significativement plus souvent pour effectuer l'action plutôt que le geste (geste : $n = 7$ moyenne = $2,6 \pm 4,9$; action : $n = 7$ moyenne = $49,5 \pm 18,7$; test t planifié $t_{12} = 6,37$, $P \setminus 0,0001$), tandis que le dos des doigts a été utilisé pour effectuer le geste plutôt que l'action (geste : $n = 7$ moyenne = $24,1 \pm 19,2$; action : $n = 7$ moyenne = $6,4 \pm 9,5$; test t planifié $t_{12} = 2,24$, $P = 0,045$). Bien que l'avant des doigts ait été principalement utilisé pour effectuer le geste ($n = 7$ moyenne = $62,8 \pm 26,8$), la différence de fréquence avec l'action ($n = 7$ moyenne = $37,7 \pm 22,7$) n'a été que peu significative (test t planifié $t_{12} = 1,91$, $P = 0,081$). Les jointures et le dos de la main ont été rarement utilisés dans les gestes ($n = 7$, jointures : moyenne = $3,5 \pm 5,9$; dos de la main : moyenne = $6,2 \pm 9,6$) ou les actions ($n = 7$ jointures : moyenne = $5,4 \pm 9,2$; dos de la main : moyenne = $1,1 \pm 2,9$), et il n'y avait pas de différence dans la fréquence d'utilisation de l'un ou l'autre (jointures : test t planifié $t_{12} = 0,45$, $P = 0,663$; dos de la main : test t planifié $t_{12} = 1,35$, $P = 0,202$).

Fig. 5 Comparaison de la forme physique du geste *Reach* avec l'action de prise correspondante. Les barres blanches représentent les gestes d'atteinte ; les barres noires représentent les actions de prise ; l'axe des y indique le pourcentage de gestes présentant chaque caractéristique physique. Des tests t planifiés ont été utilisés pour explorer les différences entre la forme physique du geste et l'action : * $P \setminus 0,1$, *** $P \setminus 0,001$



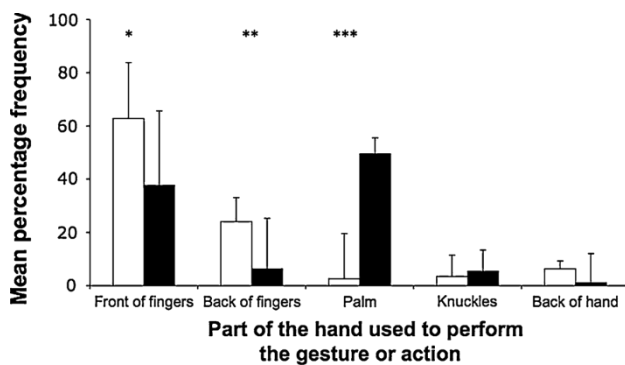


Fig. 6 Comparaison de la forme physique des gestes de *position* avec l'action de positionnement correspondante. Les *barres blanches* représentent les gestes de position ; les *barres noires* représentent les actions de positionnement. Des tests *t* planifiés ont été utilisés pour explorer les différences entre la forme physique du geste et l'action : **P* < 0,1, ****P* < 0,001

Le répertoire gestuel des chimpanzés de Sonso correspond-il à celui d'autres sites ?

N'ayant trouvé aucune preuve d'une utilisation idiosyncrasique ou d'une différence fonctionnelle entre les gestes qui auraient pu être ritualisés et ceux qui doivent être typiques de l'espèce, nous avons envisagé la possibilité que l'ensemble du répertoire gestuel soit typique de l'espèce. Et pour les gestes des chimpanzés qui sont typiques de l'espèce, il se peut qu'ils aient une origine plus ancienne dans la lignée des grands singes, nous avons donc également considéré la possibilité de gestes "typiques de la famille", c'est-à-dire des gestes qui sont typiques de l'espèce chez plus d'une espèce de grands singes. Nous avons comparé le répertoire des types de gestes des chimpanzés de Sonso avec celui enregistré dans trois autres populations de chimpanzés (en utilisant des études publiées sur les gestes à Gombe, Mahale et dans le groupe captif de Yerkes, avec des données supplémentaires provenant d'une étude en captivité au Delta Regional Primate Center qui n'est pas axée sur les gestes en particulier). Les répertoires des gorilles et des orangs-outans ont été extraits des études publiées sur la gestuelle (tableau 1). Dans tous les cas, nous avons exclu les comportements qui ne correspondaient pas à notre définition du geste (par exemple, les postures statiques, comme s'accroupir, traitées comme un geste à Gombe ; les expressions faciales, comme faire la moue, traitées comme un geste à Yerkes ; et les actions effectives, comme "mendier" avec la bouche, traitées comme un geste à Gombe et à Yerkes). Le chevauchement des répertoires a été examiné de deux manières : combien de gestes enregistrés dans d'autres études sur les chimpanzés (ou espèces de grands singes) ont été enregistrés dans la présente étude sur une communauté de chimpanzés ougandais et combien de gestes des chimpanzés de Sonso ont été enregistrés dans d'autres études sur les chimpanzés (ou espèces de grands singes). Dans le cas de la comparaison avec le répertoire des gorilles, nous avons utilisé les spécifications plus détaillées des gestes à Sonso (115), étant donné que l'étude sur les gorilles a utilisé un répertoire de gorilles plus détaillé.

un niveau de catégorisation tout aussi détaillé.

La plupart des gestes, précédemment enregistrés chez les chimpanzés dans d'autres sites en Afrique ou en captivité, ont également été enregistrés à

Sonso dans la présente étude (Gombe : 100%, 56 sur 56 ; Mahale : 97%, 59 sur 61 ; Yerkes, en captivité : 97%, 29 sur 30). De plus, un nombre considérable de gestes du répertoire enregistré chez le gorille et l'orang-outan ont également été retrouvés dans cette étude sur les chimpanzés de Sonso (gorille : 60%, 72 sur 121 ; orang-outan : 80%, 43 sur 54). Vingt-quatre gestes ont été enregistrés pour les trois genres de grands singes.

Si l'on examine la question sous l'autre angle, 47 des 66 gestes enregistrés à Sonso ont également été enregistrés comme des gestes dans d'autres études gestuelles sur les chimpanzés et 7 autres ont été décrits dans d'autres études sur les chimpanzés où ils n'ont pas été traités comme des gestes. De plus, sur les 12 gestes Sonso restants qui n'ont pas été enregistrés dans d'autres études sur les gestes des chimpanzés, 10 ont été enregistrés chez d'autres espèces de grands singes (9 chez le *Gorille*, 1 chez le *Pongo*). Seuls deux gestes (approche d'un objet dans la bouche, présence d'un pied) ont été notés de manière unique à Sonso.

Discussion

Dans cette étude, nous avons utilisé une définition du "geste" qui insistait sur la preuve d'une utilisation communicative intentionnelle *pour chaque cas* analysé : il est donc possible que nous ayons exclu de l'analyse de nombreux autres jeux communicatifs qui fonctionnent sans impliquer l'intention d'influencer les autres. La restriction à la gestuelle intentionnelle était basée sur la preuve que les gestuels étaient attentifs à leur public cible avant de signaler, qu'ils attendaient une réponse si elle n'était pas immédiate, et qu'ils persistaient de diverses manières si aucune réponse ou une réponse inappropriée n'était donnée. Lorsque nous avons examiné comment le choix du geste d'un chimpanzé variait en fonction de l'état d'attention de son public, nous avons trouvé d'autres preuves de la nature intentionnelle de la communication gestuelle des chimpanzés. Lorsque le public était déjà attentif à lui, le signaleur était beaucoup plus susceptible de choisir un geste silencieux que lorsqu'il ne pouvait pas être vu par le public. Inversement, lorsque l'auditoire ne pouvait pas voir le signaleur, un geste de contact était significativement plus susceptible d'être utilisé que lorsque l'auditoire était déjà présent. Conformément à de nombreuses études antérieures sur la gestuelle des grands singes (voir Introduction), les chimpanzés de Budongo utilisent les gestes de manière flexible et orientée vers un but précis.

L'ontogenèse des gestes intentionnels des grands singes a fait l'objet d'une controverse dans la littérature récente. Selon une hypothèse, l'utilisation des gestes est construite dans les interactions dyadiques par un processus de conditionnement mutuel, appelé "ritualisation ontogénétique" (Tomasello et Call 2007). Dans ce processus, l'action sociale d'un participant, qui est à l'origine mécaniquement efficace, est anticipée par l'autre, de sorte que le résultat souhaité est obtenu alors que seul le début de la séquence d'action a été exécuté. Ce processus

Ce succès renforce à son tour la première partie de la séquence d'action ou les mouvements d'intention qui la précèdent, de sorte qu'ils en viennent à avoir le statut de geste - pour ces deux individus, dans cette direction spécifique de la communication, uniquement. Bien que cette hypothèse ait pu rendre compte des données rapportées dans plusieurs études, des doutes sont apparus plus récemment à son sujet, comme nous l'avons mentionné dans l'introduction. En particulier, Genty et al. (2009), comparant plusieurs populations de gorilles, ont examiné ses prédictions spécifiques et n'ont pas trouvé de soutien clair à l'idée. Comme Tomasello et ses collègues, Genty et al. n'ont détecté aucune preuve que leurs sujets avaient acquis des gestes par imitation ou par d'autres moyens de transfert social des congénères, tels que des différences de répertoire spécifiques à la population. Ils ont donc proposé que tous les gestes des gorilles sont peut-être typiques de l'espèce et résultent d'un changement génétique au cours du développement, comme c'est le cas pour les signaux de communication de la plupart des autres animaux, malgré la taille inhabituellement grande des répertoires et le fait indubitable de l'utilisation intentionnelle des gestes.

Dans la présente étude, nous avons tenté une séparation similaire des gestes potentiellement ritualisés de ceux pour lesquels nous ne pouvions voir aucune origine plausible dans une action effective, pour lesquels nous avons adopté l'hypothèse nulle d'une distribution typique de l'espèce comme résultat d'une canalisation génétique au cours de l'évolution. De même, nous n'avons pas trouvé de différences caractéristiques entre les ensembles obtenus. Dans les deux cas, le choix du geste était également adapté à l'état d'attention de l'auditoire : les gestes silencieux étaient utilisés davantage pour les auditoires qui assistaient à la scène, et les gestes de contact davantage pour ceux qui ne pouvaient pas voir le signaleur. Les deux types de gestes ont été utilisés dans un large éventail de contextes. Tomasello et Call (2007) ont examiné le cas des gestes intentionnels dont la forme n'est pas liée aux mouvements de l'intention (c'est-à-dire, dans la présente étude, *tous les* gestes que nous avons classés comme "typiques de l'espèce"). Ils suggèrent qu'il s'agit de gestes qui attirent l'attention : des actions ostensiblement bruyantes dont la fonction d'attraction de l'attention résulte de la ritualisation, bien que leur forme ne le soit pas. Si c'est le cas, nous aurions dû trouver la plus grande sensibilité à l'attention de l'auditoire avec les gestes audibles, et avec les gestes typiques de l'espèce en particulier. Ce n'est pas le cas : en fait, les gestes audibles typiques de l'espèce sont les seuls pour lesquels aucun ajustement significatif à l'état attentionnel de l'auditoire n'a été constaté.

Étant donné la preuve que les gestes typiques de l'espèce sont employés de manière totalement flexible et intentionnelle, nous avons réexaminé l'hypothèse selon laquelle la ritualisation ontogénétique est le principal moyen par lequel les grands singes acquièrent leur répertoire de gestes intentionnels. Nous avons examiné de près deux gestes qui semblent être des candidats particulièrement évidents à la ritualisation à partir d'actions mécaniquement efficaces : la mendicité, apparemment utilisée pour demander un objet désiré (à partir de l'action de prendre un objet) ; et la position, apparemment utilisée pour signifier doucement un changement désiré

dans la position corporelle (de l'action de déplacer physiquement l'autre). Si ces gestes étaient effectivement ritualisés, leur forme physique devrait conserver des traces révélant leur origine en tant qu'actions physiquement efficaces. Cependant, sur plusieurs paramètres que nous avons mesurés, les gestes différaient systématiquement des actions dans la manière dont ils étaient réalisés : la partie spécifique de la main qui était utilisée, l'orientation de la paume, le fait que les doigts étaient recourbés ou droits, etc. différaient tous entre l'action et le geste. Bien sûr, à d'autres égards, ces gestes et actions étaient plus similaires : après tout, ils ont été initialement identifiés comme ayant un lien potentiel avec le développement en raison de la similitude fondamentale de leur forme. Les différences de caractère entre ces gestes et les actions physiques effectives correspondantes signifient cependant qu'il n'est pas possible de décrire ces gestes comme des mouvements d'intention ou des phases précoces des actions effectives correspondantes. Une source possible de soutien à la théorie de la ritualisation n'a donc pas été confirmée.

Le plus révélateur est peut-être que nous n'avons trouvé aucun signe d'utilisation idiosyncratique au sein de la communauté de chimpanzés de Sonso : tous les gestes ont été utilisés par au moins deux individus, même si ce n'est parfois qu'à une fréquence très faible (il n'y avait pas non plus de signe d'utilisation des gestes dans les matrignes). (Bien qu'il y ait eu une utilisation "à sens unique" des gestes, comme on aurait pu s'y attendre dans le cadre d'une ontogenèse hypothétique, la fréquence de l'utilisation asymétrique des gestes n'était pas élevée, comme on aurait pu s'y attendre dans le cadre d'une ritualisation au sein des dyades.

Nous concluons que l'hypothèse de la ritualisation ontogénétique, bien que tout à fait plausible en tant que processus d'apprentissage, n'est pas nécessaire pour expliquer l'origine des gestes intentionnellement communicatifs. De même, bien qu'il existe des preuves que les chimpanzés peuvent apprendre de nouvelles procédures motrices par imitation (Hobaiter et Byrne 2010), nous ne trouvons aucune nouvelle preuve pour changer la conclusion de la recherche précédente (Call et Tomasello 2007b) que la noimitation ou toute autre forme d'apprentissage par observation des congénères est impliquée dans l'acquisition des gestes par les chimpanzés. Nous ne trouvons donc aucune preuve qui nous conduirait à écarter l'hypothèse la plus simple selon laquelle le répertoire gestuel des chimpanzés est spécifique à chaque espèce. Les gestes naturellement communicatifs des grands singes peuvent, dans leur ontogenèse, être plus semblables aux vocalisations des primates qu'on ne l'a réalisé.

Bien qu'il s'agisse de la première étude complète portant spécifiquement sur les gestes des chimpanzés sauvages, les chercheurs de deux populations tanzaniennes (Gombe et Mahale) ont également décrit les gestes des chimpanzés. Dans la présente étude, le taux d'ajout de nouveaux gestes au répertoire de Sonso semble proche de l'asymptote, il n'est donc pas déraisonnable de comparer nos résultats à ceux de ces études à long terme. Il existe inévitablement de légères variations entre les différents projets en ce qui concerne le niveau de "division" et de "regroupement" des catégories comportementales, mais en utilisant des critères largement similaires, les tailles des répertoires de ces trois populations de chimpanzés

sont similaires : Sonso 66 (cette étude ; nous avons également utilisé une catégorisation, dans laquelle les séparations étaient clairement plus fines que sur les autres sites, ce qui donne 115 gestes), Gombe 61 (Goodall 1986 ; Plooij 1984), Mahale 69 (Nishida et al. 1999). En captivité, Tomasello et ses collègues ont étudié la communication gestuelle des chimpanzés de Yerkes et ont décrit un répertoire beaucoup plus restreint de 33 gestes (Tom- asello et al. 1994, 1985, 1989). Cependant, ils ont ajouté de nouveaux types de gestes dans chaque article successif, et d'autres nouveaux exemples ont été rapportés par d'autres chercheurs travaillant avec le même groupe (Pollick et de Waal 2007), ce qui suggère que le répertoire de Yerkes n'a pas encore atteint l'asymptote. Dans notre étude, l'asymptote n'a été atteinte qu'au terme de deux années de travail sur le terrain, soit 266 jours d'observation. Nous mettons donc en garde contre l'hypothèse prématurée selon laquelle un geste est absent du répertoire après des périodes d'étude plus courtes.

À Sonso, aucun individu n'avait un répertoire de types de gestes aussi important que les 66 enregistrés pour l'ensemble de la communauté : le plus important était de 41. Cependant, nous avons constaté que la taille du répertoire d'un individu était étroitement prédite par la quantité de gestes que nous avons enregistrée pour lui, ce qui suggère que la plupart des répertoires individuels n'ont pas encore atteint l'asymptote. Lorsque les individus ont été reportés sur le même graphique du répertoire communautaire au fil du temps, la majorité d'entre eux se situait étroitement sur la courbe cumulative du groupe, ce qui confirmait ce soupçon. Le répertoire enregistré à différents âges varie, la taille la plus importante étant observée au cours de la période juvénile, puis diminuant par la suite. Cependant, ici aussi, la taille du répertoire était étroitement prédite par la quantité totale de gestes enregistrés : les différences les plus importantes pourraient donc être moins dans la taille des répertoires que dans la quantité pure d'utilisation de gestes observée chez les chimpanzés à différents âges.

Si, comme nous le supposons, le répertoire des gestes utilisés par les chimpanzés est basé sur des modèles typiques de l'espèce, alors non seulement la taille du répertoire enregistrée dans différentes populations devrait être similaire - ce qui semble être le cas, si le répertoire inférieur observé en captivité n'a pas encore atteint l'asymptote - mais les gestes spécifiques devraient également se chevaucher. D'une certaine manière, cela présente la différence la plus nette avec l'hypothèse selon laquelle la ritualisation ontogénétique est le "principal processus d'apprentissage" impliqué dans l'ontogenèse des gestes (Tomasello et Call 2007, p. 225), car dans cette hypothèse, l'idiosyncrasie et la variation devraient être la norme, ou du moins le lieu commun. En comparant le répertoire en détail avec ceux notés dans d'autres études sur les chimpanzés, à la fois dans la nature et en captivité, nous avons trouvé un niveau élevé de similitude. Près de 100 % des gestes de chimpanzés enregistrés ailleurs en Afrique ou en captivité ont également été enregistrés à Sonso (y compris certains décrits comme " rares " ou " idiosyncrasiques " dans les études qui les ont rapportés) : seuls 3 gestes décrits dans d'autres études sur les chimpanzés n'ont pas été enregistrés à Sonso (l'un d'entre eux a été noté chez le gorille). Inversement, plus de 70% des gestes de Sonso ont également été enregistrés dans d'autres études de chimpanzés.

études sur les chimpanzés. Cette asymétrie suggère que le répertoire de gestes enregistré à Sonso est en fait plus grand, lorsqu'il est analysé au même niveau de détail, que celui de beaucoup d'autres études. Puisque le répertoire de Sonso est clairement une estimation asymptotique, nous suggérons que d'autres gestes peuvent encore être identifiés sur ces autres sites, alors que l'identification de nouveaux gestes à Sonso est moins probable. Le fait qu'aucun geste idio-syncrasique n'ait été trouvé à Sonso est conforme à cette interprétation, et la généralité de l'utilisation d'un geste particulier d'un individu à l'autre était prévisible à partir de sa fréquence totale d'apparition dans le corpus. Nous suggérons que les petits répertoires et les gestes apparemment idiosyncrasiques décrits en captivité sont probablement des artefacts de répertoires qui n'ont en aucun cas atteint l'asymptote, à laquelle la plupart des gestes "idiosyncrasiques" seraient considérés comme faisant partie du répertoire plus large de l'espèce.

En captivité, il est possible que les grands singes acquièrent certains de leurs gestes par imitation d'actions humaines ou sous l'influence de l'homme. L'expérience régulière de contextes sociaux et physiques inhabituels, l'absence d'indicateurs clairs de succès et d'échec dans l'environnement contrôlé par l'homme, et la possibilité d'observer et d'interagir régulièrement avec les humains peuvent favoriser l'acquisition occasionnelle de nouveaux gestes par imitation, en particulier des soigneurs humains, ou la ritualisation ontogénétique par une interaction régulière avec eux (par exemple, l'idiosyncrasie du " disco arm shake ", notée chez un seul gorille par Genty et al. n'était donnée qu'au personnel du zoo). Les influences humaines peuvent être la source de l'idiosyncrasie fréquemment rapportée dans les études sur les gestes des grands singes en captivité (bien qu'il faille noter la question, discutée ci-dessus, de la façon dont le terme "idiosyncrasique" a parfois été défini), mais les comparaisons entre les groupes ne montrent aucune des différences entre les répertoires auxquelles on pourrait s'attendre si l'imitation était un moyen important d'acquisition des gestes (chimpanzés, Call et Tomasello 2007b ; gorilles, Genty et al. 2009). Le haut niveau de communalité rapporté dans la présente étude, entre les gestes de différentes populations de chimpanzés sauvages, plaide également contre le fait que les gestes soient des traditions sociales. Nous ne trouvons donc aucune raison d'écarter l'hypothèse plus parcimonieuse de l'espèce type en faveur de suggestions plus complexes sur le plan cognitif, telles que l'apprentissage social par imitation ou la ritualisation ontogénétique au sein des dyades.

Lorsque nous avons comparé les gestes utilisés par les chimpanzés de Sonso avec ceux identifiés dans les études des deux autres genres de grands singes non humains, le niveau de chevauchement était remarquablement élevé : *Gorille* 60%, *Pongo* 80%. Au lieu d'un simple répertoire typique de l'espèce, il semble que les grands singes partagent un vaste répertoire de gestes *typique de la famille* : en effet, les mêmes 24 types de gestes ont été trouvés chez tous les *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*. Genty et al. (2009) décrivent un répertoire de 126 gestes chez le gorille, en utilisant une méthode plus fine.

définition. Cependant, lorsque nous avons appliqué les mêmes critères aux données de Sonso, le répertoire des chimpanzés n'a atteint que 115 gestes. De plus, contrairement au répertoire des chimpanzés de Sonso, le répertoire des gorilles ne s'est pas avéré être à l'asymptote. Il se peut donc que les gorilles aient le plus grand répertoire gestuel des grands singes, et les orangs-outans le plus petit, mais tant qu'un éventail beaucoup plus large de populations locales n'aura pas été inclus dans l'échantillon, toute comparaison de ce type est probablement prématurée. Plus important encore, il est clair que ces répertoires sont tous importants et qu'ils sont tous fondés sur des gestes communs à l'ensemble de la famille des grands singes.

Ces conclusions nous laissent avec deux problèmes importants, qui doivent être abordés dans des recherches ultérieures. Premièrement, bien que la communication gestuelle des grands singes soit - comme celle de la plupart des animaux examinés par les éthologues - basée sur un répertoire typique de l'espèce, expliqué le plus simplement du monde comme le résultat d'une canalisation génétique, il n'en reste pas moins que ces gestes sont utilisés d'une manière hautement intentionnelle. Se pourrait-il donc que le degré de signalisation intentionnelle par d'autres espèces ait été systématiquement sous-estimé ? Les études de Ristau (1991) sur la signalisation des blessures chez le pluvier siffleur donnent un fort indice en ce sens. Dans la parade de l'aile cassée, un adulte court sur le sol en traînant son aile comme si elle était cassée, ce qui permet souvent d'attirer un prédateur loin du nid. Cette parade est couramment exécutée dans des conditions similaires par tous les membres des espèces de pluviers qui se blessent, et elle est d'ailleurs très répandue dans la sous-famille des Charadriinae ; il ne fait donc aucun doute qu'elle est donnée biologiquement. Mais Ristau a constaté que les pluviers siffleurs adaptaient leurs parades en fonction de l'atteinte de leur objectif de distraction, en effectuant notamment d'autres parades dans le champ visuel du prédateur potentiel. La deuxième énigme est la suivante : si les grands singes sont capables d'utiliser un vaste système de gestes de manière intentionnelle et ciblée, pourquoi n'enrichissent-ils pas ce répertoire en apprenant de nouveaux gestes, soit pour communiquer de manière plus spécifique, soit pour faire face à des circonstances nouvelles ? Il n'est pas vrai que les systèmes moteurs des grands singes seraient inadéquats pour l'acquisition de schémas manuels complexes et nouveaux : dans le domaine de la transformation des aliments, les preuves sont irréfutables qu'ils le peuvent. De plus, sous l'influence de l'homme, les grands singes peuvent acquérir des gestes qui ne font certainement pas partie de leur répertoire biologique (par exemple, les signes de la langue des signes américaine : Gardner et Gardner 1969 ; Gardner et al. 1989). Dans les environnements dans lesquels les espèces de singes ont évolué, l'ensemble des gestes donnés biologiquement peut être adéquat pour tous les objectifs normaux, de sorte que toute capacité d'augmenter le répertoire ne serait pas démontrée. Mais en captivité aussi, il semble que le semblant d'innovation gestuelle soit largement illusoire ou un artefact de l'influence humaine ; alors se pourrait-il que les singes n'aient tout simplement pas la capacité d'augmenter leur répertoire ?

apprécier le potentiel de la communication symbolique référentielle ?

Remerciements Nous remercions tout le personnel de la Budongo Conservation Field Station, en particulier Amati Stephen, et nous remercions le fondateur du projet BCFS, Vernon Reynolds, et son directeur scientifique actuel, Klaus Zuberbühler, de nous avoir permis de travailler sur le site et d'utiliser les données des dossiers du projet. 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 (<http://wennergren.org>) et du Russell Trust. Les commentaires judicieux de trois arbitres anonymes ont permis d'améliorer la clarté de notre théorie et de nos écrits.

Références

- Altmann J (1974) Observational study of behaviour : sampling methods. *Behaviour* 49:227-265
- Armstrong DF, Wilcox S (2007) L'origine gestuelle du langage. Oxford University Press, Oxford
- Arnold K, Zuberbühler K (2006) Semantic combinations in primate calls. *Nature* 441:303
- Arnold K, Zuberbühler K (2008) Meaningful call combinations in a non-human primate. *Curr Biol* 18:R202-R203
- 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. *Anim Cogn* 13:793-804
- Cheney DL, Seyfarth RM (1985) Vervet monkey alarm calls : manipulation through shared information ? *Behaviour* 94:150-166
- Cheney DL, Seyfarth RM (1990a) Attending to behaviour versus attending to knowledge : examining monkeys' attribution of mental states. *Anim Behav* 40:742-753
- Cheney DL, Seyfarth RM (1990b) 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 Br Acad* 88:59-76
- Corballis MC (2010) Les origines gestuelles du langage. *Wiley Interdiscip Rev Cogn Sci* 1:2-7
- Eggeling WJ (1947) Observations on the ecology of the Budongo Rain Forest, Uganda. *J Ecol* 34:20-87
- Fouts RS, Fouts DH, Van Cantford TE (1989) The infant Loulis learns signs from cross-fostered chimpanzees. In : Gardner RA, Gardner BT, Van Cantford TE (eds) Teaching sign language to chimpanzees. State University of New York Press, New York, pp 280-292.
- Gardner RA, Gardner BT (1969) Teaching sign language to a chimpanzee. *Science* 165:664-672
- Gardner RA, Gardner BT, Van Cantford TE (1989) Teaching sign language to chimpanzees. SUNY Press, New York
- Genty E, Byrne RW (2010) Pourquoi les gorilles font-ils des séquences de gestes ? *Anim Cogn* 13:287-301

- Genty E, Breuer T, Hobaier C, Byrne RW (2009) Gestural communication of the gorilla (*Gorilla gorilla*): repertoire, intentionality and possible origins. *Anim Cogn* 12:527-546
- Goodall J (1968) The behaviour of free-living chimpanzees of the Gombe Stream Reserve. *Anim Behav Monogr* 1:161-311
- Goodall J (1986) The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior. Harvard University 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
- Hewes GW (1973) Primate communication and the gestural origins of language. *Curr Anthropol* 14:5-24
- Hobaier C, Byrne RW (2010) Able-bodied wild chimpanzees imitate a motor procedure used by a disabled individual to overcome handicap. *PLoS One* 5:e11959
- Janik VM, Slater PJB (1997) Apprentissage vocal chez les mammifères. *Adv Study Behav* 26:59-99
- Janik VM, Slater PJB (2003) Traditions dans la communication vocale des mammifères et des oiseaux. In: Fragaszy DM, Perry S (eds) *The biology of traditions: models and evidence*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 213-235.
- Laporte MNC, Zuberbuhler K (2010) Vocal greeting behaviour in wild chimpanzee females. *Anim Behav* 80:467-473
- 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
- Liebal K, Call J, Tomasello M (2004a) The 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
- Miles HL (1986) Cognitive development in a signing orangutan. *Primate Rep* 14:179-180
- Nishida T, Kano T, Goodall J, McGrew WC, Nakamura M (1999) Ethogramme et ethnographie des chimpanzés de Mahale. *Anthropol Sci* 107:141-188
- Patterson F, Linden E (1981) *L'éducation de Koko*. Holt, Rinehart et Linden, New York.
- 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
- Plooij F (1979) How wild chimpanzee babies trigger the onset of mother-infant play and what the mother makes of it. In: Bullock M (ed) *Before speech: the beginnings of interpersonal communication*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 223-243.
- Plooij FX (1984) *The behavioral development of free-living chimpanzee babies and infants*. Ablex Publishing Corporation, Norwood
- Pollick AS, de Waal FBM (2007) Ape gestures and language evolution. *Proc Natl Acad Sci* 104:8184-8189
- Rendall D, Owren MJ, Ryan MJ (2009) Que signifient les signaux des animaux? *Anim Behav* 78:233-240
- Reynolds V (2005) *Les chimpanzés de la forêt de Budongo*. Oxford University Press, Oxford
- Ristau C (1991) Aspects of the cognitive ethology of an injury-feigning bird, the piping plover. In: Ristau C (ed) *Cognitive ethology: the minds of other animals*. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, pp 91-126.
- Rizzolatti G, Arbib MA (1998) Language within our grasp. *Trends Neurosci* 21:188-194
- Seyfarth RM, Cheney DL (1986) Vocal development in vervet monkeys. *Anim Behav* 34:1640-1658
- Seyfarth RM, Cheney DL, Marler P (1980) Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate. *Anim Behav* 28:1070-1094
- Seyfarth RM, Cheney DL, Bergman TJ (2005) Primate social cognition and the origins of language. *Trends Cogn Sci* 9:264-266
- Snowdon CT (1990) Language capacities of nonhuman animals. *Yearb Phys Anthropol* 33:215-243
- Tagliapietra JP, Savage-Rumbaugh S, Baker LA (2003) Vocal production by a language-competent *Pan paniscus*. *Int J Primatol* 24:1-17
- 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 (1990) Cultural transmission in the tool use and Les signaux de communication des chimpanzés? In: Parker ST, Gibson KR (eds) "Language" and intelligence in monkeys and apes. Cambridge University Press, Cambridge, pp 274-311
- 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
- Tutin CEG, McGrew WC (1973) Chimpanzee copulatory behavior. *Folia Primatol* 19:237-256
- Vauclair J (2004) La latéralisation des signaux de communication chez les primates non humains et l'hypothèse de l'origine gestuelle du langage. *Interact Stud* 5:365-386
- Zuberbuhler K (2002) A syntactic rule in forest monkey communication. *Anim Behav* 63:293-299
- Zuberbuhler K, Cheney D, Seyfarth R (1999) Conceptual semantics in a nonhuman primate. *J Comp Psychol* 113:33-42