

# La signification des gestes des chimpanzés

Catherine Hobaiter<sup>1</sup> et Richard W. Byrne<sup>\*1</sup>.

<sup>1</sup>School of Psychology & Neuroscience, University of St Andrews, St Andrews KY16 9JP, Scotland, UK

## Résumé

L'utilisation des gestes par les chimpanzés a été décrite dans la première étude détaillée sur le terrain [1, 2], et l'utilisation naturelle de gestes spécifiques a été analysée [3-5]. Cependant, c'est le travail systématique avec des groupes en captivité qui a révélé des preuves irréfutables que les chimpanzés utilisent des gestes pour communiquer de manière flexible, orientée vers un but et intentionnelle [6-8], ce qui a été reproduit dans toutes les espèces de grands singes en captivité [9-17] et chez les chimpanzés dans la nature [18, 19]. Tous ces aspects se recoupent avec le langage humain mais sont apparemment absents de la plupart des systèmes de communication animale, y compris la vocalisation des grands singes, où des études approfondies ont produit de maigres preuves d'une utilisation intentionnelle ([20], mais voir [21, 22]). Les découvertes concernant les gestes des grands singes ont suscité l'intérêt pour une origine ancestrale commune potentielle avec les composants du langage humain [23-25]. La question de savoir ce que les chimpanzés entendent signifier par leurs gestes est particulièrement intéressante, étant donné sa pertinence pour les origines du langage ; étonnamment, la question de savoir ce que les signaux intentionnels sont utilisés pour réaliser a été largement négligée. Nous présentons ici la première étude systématique de la signification dans la communication gestuelle des chimpanzés. Les gestes individuels ont des significations spécifiques, indépendamment de l'identité du signal, et nous fournissons un "lexique" partiel ; la flexibilité est prédominante dans l'utilisation de plusieurs gestes pour une signification spécifique. Nous distinguons une gamme de significations, allant de simples demandes associées à quelques gestes à une négociation sociale plus large associée à une gamme plus large de types de gestes. L'accès à une gamme d'alternatives peut accroître la subtilité de la communication lors de négociations sociales importantes.

## Résultats

Dans la communication animale, la signification des signaux a généralement été identifiée à l'information échangée entre les individus [26, 27] ; dans les études précédentes, seul l'effet caractéristique d'un signal sur les destinataires a été évalué. Par exemple, les cris d'alarme des singes fonctionnent comme s'ils se référaient à des prédateurs spécifiques ; les destinataires agissent de manière appropriée lorsqu'ils entendent les cris [28-30]. On ne sait pas si les appelants ont l'intention d'influencer un public spécifique, mais on soupçonne que ce n'est pas le cas [31]. Dans la communication humaine, cependant, la signification a été traitée de manière très différente, car les signaux - les énoncés linguistiques - sont produits intentionnellement [32]. En effet, les intentions du signal sont primordiales et une flexibilité cognitive exigeante est souvent nécessaire pour interpréter le sens [33, 34]. La gestuelle des grands singes est le seul système de communication non humain qui présente des preuves substantielles d'une utilisation intentionnelle [6-19], ce qui offre une occasion unique d'examiner les significations intentionnelles, analogues aux significations linguistiques humaines, des signaux non humains. Les gestes des singes montrent au moins une intentionnalité de premier ordre : ils sont produits dans le but de modifier le comportement du destinataire [35]. Nous présentons ici une analyse systématique de la signification des gestes des grands singes.

gestes employés par une communauté de chimpanzés sauvages. Jusqu'à présent, la flexibilité des gestes a été largement décrite en termes de variété de contextes dans lesquels un geste est observé [8, 36]. Bien que cette méthode évite les pièges potentiels liés à la tentative d'interprétation des états mentaux d'autres espèces, elle risque d'exagérer la flexibilité lorsque des gestes ayant une signification unique sont employés dans des contextes multiples. Une étude antérieure a examiné l'effet de quatre gestes de la main sur les destinataires et a conclu que les réponses ne dépendaient pas du contexte situationnel et étaient "principalement utilisées pour diriger le mouvement ou l'attention du destinataire" [37]. Ici, nous avons étudié la communication dans un groupe naturel à travers toute la gamme de comportements des chimpanzés, et nous sommes capables pour la première fois de distinguer l'utilisation dans le "monde réel" de la communication basée sur le jeu qui prédomine en captivité. Nous avons examiné la raison d'être de chaque geste : si un geste est utilisé pour modifier le comportement d'un destinataire en vue d'un objectif spécifique, quel est cet objectif ? Pour le savoir, nous avons adopté une approche holistique de l'étude de la signification qui utilise le comportement à la fois du signal et du destinataire [38], d'abord testée avec des groupes en captivité [10, 14]. Nous nous sommes donc attachés à déterminer si la réaction du destinataire satisfaisait le signal, indiquant ainsi le sens qu'il voulait lui donner. Un résultat entraînant l'arrêt de la communication et représentant un désir plausible de la part du signalateur (par exemple, pas une expérience aversive) a été considéré comme satisfaisant pour le signalateur et a été qualifié de résultat apparemment satisfaisant (ASO ; voir les [procédures expérimentales supplémentaires](#) disponibles en ligne).

## Quels sont les gestes des chimpanzés ?

Nous avons observé 4 531 gestes au cours de 3 419 épisodes de communication intentionnelle ; 3 175 épisodes (4 247 gestes) ont apparemment satisfait le signal (la communication a cessé après la réponse de l'auditoire ; [tableau S1](#)). Nous avons utilisé les OSA pour indiquer le sens voulu par les signaleurs ; les OSA enregistrées étaient de 19 types différents. La plupart des OSA (17) encourageaient les interactions à commencer (par exemple, "toilettez-moi") ou à se développer ("rappelez-vous", "changez de jeu") ; cependant, deux OSA qui décourageaient toute interaction sociale ultérieure ("arrêtez ça" et "éloignez-vous") ont été utilisés largement dans les textes pour annuler une large gamme de comportements.

Bien que nous ayons identifié 19 ASO et que les chimpanzés aient un répertoire d'au moins 66 types de gestes [18], certains gestes peuvent avoir plus d'une signification. En fait, seuls 10 des 66 gestes ont été utilisés pour une seule ASO, et parmi ceux-ci, sept ont été enregistrés à trois occasions ou moins. La majorité du répertoire a été utilisée pour plusieurs OSA (nombre d'OSA par type de geste : moyenne = 4,6 6 3,0, mode = 2, fourchette 1-12). L'ampleur de cette multiplicité ou de cette ambiguïté de sens est probablement sous-estimée, puisque le nombre d'occurrences enregistrées d'un type de geste est en corrélation positive avec le nombre d'OSA auxquelles il est associé (gestes enregistrés sur trois occurrences ou plus, corrélation de Pearson :  $r = 0,75$ ,  $n = 43$ ,  $p < 0,0001$ ). Cependant, certaines de ces OSA sont apparues à des fréquences très faibles, ce qui soulève la possibilité que, plutôt que d'impliquer une véritable ambiguïté, elles puissent provenir d'une erreur de l'observateur ou d'un malentendu du destinataire non corrigé par la communication ultérieure du signal. En éliminant les OSA ayant moins de trois occurrences par type de geste dans la population comme des erreurs potentielles, la majorité du répertoire gestuel était associée à deux ou trois significations (moyenne de 2,8 OSA par geste). De plus, dans la plupart des cas (57 gestes sur 66), au moins une OSA était liée au jeu, par exemple "commencer à jouer". Les

\*Correspondance : [rwb@st-andrews.ac.uk](mailto:rwb@st-andrews.ac.uk)

La généralité avec laquelle les significations liées au jeu sont apparues indique qu'il peut y avoir quelque chose de spécial dans les signaux de jeu. Le jeu est le contexte le plus commun pour la communication gestuelle [7, 10], mais dans le jeu, les gestes ne sont pas nécessairement utilisés avec leur signification normale et le résultat peut ne pas signaler de manière fiable la signification du geste dans d'autres contextes. Dans les analyses ultérieures, nous avons donc exclu les données des parties de jeu pour éviter de masquer la signification des gestes dans le "monde réel". (Une analyse incluant les données de jeu est fournie dans les [informations complémentaires](#)).

Les gestes ont-ils une signification spécifique ?

Nous avons examiné si différents gestes étaient associés à un modèle spécifique de résultats, différent de la distribution générale des OSA dans la communication gestuelle. Quinze types de gestes répondaient aux conditions d'inclusion dans l'analyse initiale ([procédures expérimentales supplémentaires](#)) et 46 personnes ont fourni des données. Nous avons trouvé un effet significatif du type de geste sur la distribution des OSA (geste :  $f = 2,30$ ,  $df = 14,101$ ,  $p = 0,009$  ; ANOVA à deux voies). Ainsi, la fréquence à laquelle les types de gestes sont utilisés, en dehors du jeu, vers des OSA particulières varie entre les types de gestes, ce qui suggère que les gestes ont des significations spécifiques.

La signification des gestes varie-t-elle en fonction de l'identité du signaleur ?

L'apparition de significations multiples pour un même geste pourrait être le résultat d'une variation entre les signaleurs dans la manière dont ils utilisent leur répertoire gestuel. Nous avons donc examiné si la signification variait en fonction de l'identité du signaleur. Quinze types de gestes répondaient aux conditions d'inclusion dans l'analyse détaillée ([procédures expérimentales supplémentaires](#)) et 46 personnes ont fourni des données. L'effet possible de l'identité individuelle a été examiné de deux manières, graphique et statistique. Pour chaque type de geste, nous avons tracé l'écart par rapport à la distribution normale de la distribution des OSA (telle qu'utilisée dans les ANOVA ci-dessus), par signal individuel. Les OSA ayant des significations similaires ont été tracées les unes à côté des autres, ce qui nous a permis de faire une distinction visuelle entre les gestes ayant plusieurs significations différentes sans ambiguïté (par exemple, un *grand coup de griffe fort* : "toilettez-moi" et "voyagez avec moi") et ceux qui sont plus ambigus, avec plusieurs significations similaires (par exemple, l'*agitation d'un objet* : "attention sexuelle au mâle", "suivez-moi", "voyagez avec moi", "éloignez-vous", etc.). Ces diagrammes ont permis de déterminer si les signaleurs utilisaient le même geste de la même manière ([figure S1](#)). 21 autres gestes ont été utilisés régulièrement en dehors du jeu mais n'ont pas été enregistrés avec une fréquence suffisante par un nombre suffisant d'individus pour permettre une analyse paramétrique ; pour ces gestes, des diagrammes similaires, indiquant si les signaleurs ont utilisé ou non ces gestes vers la même distribution d'OSA, sont fournis ([figure S1](#)).

Dans deux gestes, l'*effeuillage* et la *montée en présence*, tous les individus testés ont utilisé exclusivement leur ASO principal ([tableau S2](#)). Dans trois autres gestes, le *grattage bruyant*, le *battement de main* et le *toiletage en présence*, l'ASO primaire a été enregistré significativement plus souvent que tous les autres (14) ASO combinés, ce qui indique une association étroite avec l'ASO primaire. Dans un geste, le *coup de bouche*, toutes les utilisations par tous les individus ont été exclues pour les OSA primaires et secondaires combinés. Dans trois autres gestes, la *poussée dirigée*, la *présentation sexuelle* et l'*atteinte*, les OLS primaire et secondaire ont été enregistrés significativement plus souvent que tous les autres OLS combinés. Dans trois gestes, l'*étreinte*, le *déplacement d'objet* et l'*agitation d'objet*, la fréquence combinée avec laquelle les OSA primaires, secondaires et tertiaires ont été enregistrés chez les individus était significativement plus élevée que celle de tous les autres OSA combinés.

de plus que tous les autres OSA réunis. Ainsi, en 12 ans, sur une possibilité de

Dans 15 cas, il y avait des preuves statistiques d'une association entre les individus et des résultats particuliers.

Nous avons trouvé un effet statistique de l'identité individuelle dans seulement deux des 15 types de gestes, *main sur* et *toucher l'autre* ([tableau S2](#)), avec un effet limite ( $p = 0,058$ ) dans l'*objet giflé*. Les gestes "*hand on*" et "*touch other*" ont tous deux une fonction primaire claire partagée par tous les individus ("stop that" et "acquire object", respectivement) ; cependant, leurs fonctions secondaires varient d'un individu à l'autre, bien qu'elles aient des thèmes communs d'interaction sociale ou de négociation ("move closer", "move away", "climb on me", "climb on you"). Ainsi, bien que certains gestes aient une signification ambiguë, la majorité d'entre eux n'en ont pas, et les gestes utilisés pour des significations spécifiques sont principalement utilisés de la même manière d'un individu à l'autre.

Que signifie chaque geste ?

Après avoir montré que les gestes sont employés pour des objectifs spécifiques par tous les individus, nous avons examiné la signification des gestes. Trente-six gestes se prêtent à l'analyse de leur distribution d'OSA dans des contextes autres que le jeu ; les gestes associés à chaque OSA en tant que résultat primaire et secondaire sont énumérés dans le [tableau 1](#). Dans 35 cas sur 36, il y avait une association significative entre le type de geste et la distribution des OSA ([tableau S3](#) ; voir les [procédures expérimentales supplémentaires](#) pour les détails de l'analyse).

Comme presque tous les gestes (32 sur 36) ont été utilisés en direction de plus d'une OSA, nous avons cherché un moyen pratique de décrire leur niveau d'ambiguïté dans la signification. À l'instar de Cartmill et Byrne [13], nous avons considéré que les gestes utilisés en direction d'une seule ASO 70 % ou plus du temps avaient une "signification étroite", tandis que les gestes utilisés en direction d'une seule ASO 50 %-70 % du temps étaient considérés comme ayant une "signification floue". Tous les autres cas ont été considérés comme ambigus. Sur cette base, 13 types de gestes avaient un sens étroit, 11 un sens flou et 12 étaient ambigus.

Quels résultats sont associés à la plupart des types de gestes ?

Trente-six gestes ont été associés à 13 OSA de non-jeu en tant que résultat primaire ou secondaire ([tableaux 2](#) et [S3](#)). Nous avons enregistré le nombre de fois qu'un OSA particulier a été enregistré comme étant la signification primaire, secondaire ou tertiaire d'un type de geste. Les OSA ont varié dans le nombre de gestes pour lesquels ils constituaient un résultat primaire, entre 0 et 9 gestes, et pour lesquels ils constituaient un résultat primaire ou secondaire, entre 0 et 16 gestes. En termes de classement, la tendance est la même, qu'il s'agisse de résultats primaires seuls ou de résultats primaires et secondaires ([tableau 2](#)). Le nombre de types de gestes associés à une OSA pourrait être un effet de la taille de l'échantillon, c'est-à-dire que les résultats rarement observés sont enregistrés moins souvent et ont moins de types de gestes associés ; cependant, ce n'était pas le cas ici. Ni le nombre de gestes associés à un OSA en tant que résultat primaire (corrélation de Pearson :  $r = 0,38$ ,  $n = 15$ ,  $p = 0,16$ ) ni les résultats primaires et secondaires combinés (corrélation de Pearson :  $r = 0,34$ ,  $n = 15$ ,  $p = 0,22$ ) n'ont été corrélés avec le nombre de cas de cet OSA.

Discussion

Les chimpanzés utilisent leurs gestes pour communiquer avec d'autres chimpanzés dans un but précis ; à ce titre, ils peuvent être considérés comme significatifs [32]. Dans notre étude sur les chimpanzés sauvages, vivant dans des conditions qui permettent l'expression complète de leur langage, nous avons constaté qu'il y avait des différences entre les chimpanzés sauvages et les chimpanzés sauvages.

Tableau 1. Lexique gestuel

Signification	Définition	Résultat primaire de ces gestes	Résultats secondaires de ces gestes
"Arrêter ça"	soit cesser le comportement précédemment dirigé vers le signal, soit changer le comportement pour le diriger vers un autre.	<i>saisir ; main sur ; sauter ; pousser ; roulade latérale ; gifler l'autre ; saut périlleux ; taper des deux pieds ; taper l'autre</i>	<i>balancement des bras ; morsure ; pied présent ; lancer de la main ; frapper l'autre ; serrer la main ; gifler l'objet</i>
"S'éloigner"	s'éloigner du signal	<i>balancer le bras ; lancer la main ; sauter ; secouer l'objet ; donner un coup de poing à l'objet ou au sol ; donner un coup de poing à l'autre ; donner une gifle à l'objet</i>	<i>lever le bras ; déplacer l'objet ; pousser ; gifler l'autre ; frapper ; taper l'autre</i>
"Contact"	contact physique de nature apparemment affiliative, par exemple, étreinte, toucher, etc.	<i>mordre ; embrasser ; frotter la croupe ; serrer la main</i>	<i>présent sexuel ; atteindre ; toucher l'autre</i>
"Acquérir l'objet" <i>atteindre ;</i>	donner l'objet au signaleur	<i>bras levé ; coup de bouche ;</i>	<i>main sur</i>
"Suivez-moi"	le destinataire mature suit le signal mature, généralement dans le cadre d'une relation de consortage	<i>toucher d'autres sauter ; gifler l'objet avec l'objet ; lancer l'objet</i>	<i>pied présent ; frottement de la croupe ; piétinement des deux pieds</i>
"Rapprochez-vous"	se rapprocher	<i>faire signe ; attraper-tirer ; gifler l'objet avec l'objet</i>	<i>balancement des bras ; poussée dirigée ; coup de bouche</i>
"Attention sexuelle" (à l'homme)	la femelle répond sexuellement	<i>couper les feuilles ; objet bouger ; piétiner</i>	<i>objet secoué ; coup de poing objet ou au sol</i>
"Montez sur moi" "Initier le toilettage"	grimper sur le corps du signal toilettage entre le signal et le destinataire	<i>pied présent ; présent monter sur grande griffe bruyante</i>	<i>saisir ; saisir-tirer morsure ; toilettage actuel</i>
"Attention sexuelle" (à la femme) "Repositionner le corps"	l'homme réagit sexuellement déplacer (et maintenir) le corps dans la position indiquée	<i>présent sexuel poussée dirigée</i>	<i>coupe des feuilles faire signe</i>
"S'occuper d'un endroit spécifique" focaliser son attention	ajuster son comportement pour à l'endroit indiqué	<i>toilettage du présent</i>	–
"Voyagez avec moi" (adulte)	voyager ensemble avec un adulte signalant	– <sup>a</sup>	<i>gratter fort ; embrasser</i>
"Monter sur toi"	permet au signaleur de monter	– <sup>a</sup>	<i>atteindre<sup>b</sup></i>
"Voyage avec moi" (nourrisson)	voyager ensemble avec le signal du nourrisson	– <sup>a</sup>	<i>2 <sup>a</sup>grosse griffe bruyante ; attraper-tirer ; taper<sup>b</sup></i>

Les significations du "monde réel" sont définies et répertoriées avec les gestes auxquels elles sont associées, en tant que résultat primaire ou secondaire (voir le [tableau S3](#) où les données proviennent de tous les individus, avec des scores bruts convertis en proportions). Les significations sont cohérentes d'un individu à l'autre ([figure S1](#) ; [tableau S2](#)). Les mo y e n n e s sont classées par ordre décroissant du nombre de gestes utilisés pour les réaliser ; il est à noter que la négation (" arrête ça " et " éloigne-toi ") peut être réalisée avec la plus grande variété de gestes, et qu'il existe plus d'alternatives pour la négociation sociale que pour les simples demandes.

<sup>a</sup>Enregistré uniquement en tant que résultat secondaire.

<sup>b</sup>Résultat rarement observé ; enregistré uniquement comme résultat tertiaire ou moins fréquent de ces gestes.

Nous avons analysé la signification de 36 gestes et constaté qu'ils étaient utilisés intentionnellement pour atteindre 15 objectifs, autres que le jeu. Il y avait une grande similitude d'utilisation entre les individus, ce qui indique que les significations sont inhérentes aux gestes, plutôt qu'idiosyncrasiques pour des individus particuliers ou des sous-groupes d'individus.

Des indications similaires de signification spécifique ont été trouvées dans des études sur les gestes des orangs-outans et des gorilles en captivité [10, 14]. Cependant, dans ces études, aucune analyse des différences individuelles n'a été possible, et les gestes utilisés dans le jeu ont été inclus dans les analyses (une conséquence nécessaire de la gamme limitée de comportements exprimés dans les groupes en captivité). Toute analyse de la moyenne à partir d'ensembles de données incluant le jeu doit être interprétée avec prudence. Bien que l'usage ludique ne doit pas être confondu avec l'usage "réel" dans l'analyse de la signification, le jeu peut servir d'environnement d'apprentissage important pour la communication. Le jeu offre aux jeunes individus un terrain d'essai sûr pour leur utilisation exploratoire des gestes, vers des objectifs potentiellement risqués tels que la sollicitation sexuelle ou la négociation sociale. Notre méthode de détermination de la signification intentionnelle fonctionne bien dans des contextes non ludiques, alors que si des données ludiques sont incluses, la dominance écrasante du jeu dans l'ensemble des données peut masquer toute association statistique réelle entre le geste et la signification (non ludique).

Si l'on met de côté les utilisations ludiques, l'ambiguïté apparente des significations des gestes s'en trouve fortement réduite : 35 des 36 gestes ont des schémas de signification individuels spécifiques, utilisés pour un à trois gestes.

des 15 résultats escomptés. Le degré d'ambiguïté qui subsiste n'est pas uniforme dans tout le répertoire. Certains gestes ne sont pas ambigus et sont utilisés de manière cohérente en vue d'une seule signification : par exemple, *couper une feuille* est utilisé uniquement pour obtenir une attention sexuelle. D'autres semblent ambigus : par exemple, *saisir* est utilisé pour "arrêter ça", "grimper sur moi" et "s'éloigner", etc. ([Figure S1](#)). L'apparence d'ambiguïté peut provenir en partie de la difficulté pour les observateurs humains de discerner les variations subtiles dans la nature du contact. Il est évident pour un destinataire humain qu'un toucher doux est destiné à nous repositionner ou à nous empêcher de bouger ; cependant, ces distinctions sont très difficiles à distinguer visuellement. Enfin, les gestes peuvent être employés pour obtenir deux ou trois résultats de nature très similaire : par exemple, *pousser* est utilisé à la fois pour "s'éloigner" et pour "arrêter ça". Cette dernière catégorie est peut-être la plus similaire au type de grande classe sémantique d'informations exprimées dans les vocalisations des primates, où un cri d'alarme indique rarement (par exemple) un léopard en particulier, mais est plutôt utilisé pour une série de menaces similaires au sol [28].

Nous avons constaté des variations considérables selon que la signification voulue était signalée par un seul type de geste ou par plusieurs gestes de signification apparemment équivalente. De manière intrigante, le degré de redondance semble coïncider avec la nécessité d'un contexte pour affiner la signification voulue. Notre méthode restreint nécessairement l'analyse à celle des demandes impératives (la communication déclarative n'exige aucun changement manifeste dans le comportement du destinataire pour satisfaire le signal). Cependant, parmi ces

Tableau 2. Signification primaire ou secondaire des gestes, à l'exclusion du jeu

Résultat apparemment satisfaisant	N <sub>1</sub> (primaire)	N <sub>1+2</sub> (primaire ou secondaire)	N <sub>1+2+3</sub> (primaire, secondaire, ou tertiaire)
"Arrêtez ça"	9	16	20
"S'éloigner"	7	13	14
"Contact"	4	7	10
"Acquérir un objet"	4	5	8
"Suivez-moi"	3	6	10
"Rapprochez-vous"	3	6	8
"Attention sexuelle" (à l'homme)	3	5	7
"Montez sur moi"	2	4	6
"Initier le toilettage"	1	3	4
"Attention sexuelle" (à la femme)	1	2	2
"Repositionner le corps"	1	2	2
"S'occuper d'aspects spécifiques localisation".	1	1	1
"Voyagez avec moi" (adulte)	0	2	2
"Montez sur vous" <sup>a</sup>	0	0	1
"Voyage avec moi" (nourrisson) <sup>b</sup>	0	0	0

Les résultats apparemment satisfaisants (ASO, tels que définis dans le [tableau S1](#) ; voir le [tableau S3](#) pour les données) sont classés dans l'ordre du nombre de types de gestes (N) auxquels ils sont associés en tant qu'ASO primaire, puis secondaire ou tertiaire pour chaque type de geste.

<sup>a</sup>Ces deux OSA n'ont été enregistrés qu'en tant que résultat tertiaire ou même moins fréquent d'un type de geste, tel qu'il est utilisé par la communauté dans son ensemble. Cependant, leur utilisation était nécessairement limitée aux jeunes enfants qui signalent ; de toute évidence, ils seraient davantage représentés dans une étude sur la gestuelle des enfants.

des demandes impératives, nous avons pu distinguer différents types de sens, covariant avec le nombre de gestes utilisés pour les exprimer.

Lorsque nous avons constaté qu'une signification voulue était transmise par plusieurs gestes différents, le résultat souhaité était souvent apparemment celui qui nécessitait une certaine négociation ou persuasion. Par exemple, une demande de contact affiliatif (*êtreinte, frottement de la croupe, poignée de main, morsure*) n'a pas de forme canonique de réponse qui soit toujours appropriée : ce que le signalateur veut exactement en faisant ce geste ne devient souvent clair qu'après une interaction plus poussée. En revanche, les significations généralement transmises par un seul geste sont souvent bien définies et unitaires, par exemple "initier le toilettage" (*gratter fort*).

La régulation subtile des relations sociales individuelles est essentielle à la stratégie de reproduction des chimpanzés, dans laquelle de fortes alliances sont formées avec des individus des deux sexes, apparentés ou non. Ces relations peuvent avoir un impact sur le succès de l'accouplement, contribuant ainsi à la condition physique de l'individu. L'interprétation sera facilitée par l'intégration d'indices contextuels, dont certains peuvent être très subtils (un individu commençant à se déplacer dans une certaine direction, ou des expériences antérieures d'interaction avec un signal particulier). Nous suggérons qu'en outre, la disponibilité de gestes multiples pour les significations impliquées dans la négociation sociale permet des distinctions tout aussi subtiles, ce qui laisse une marge de manœuvre pour la négociation des résultats. La majorité des types de gestes généralement employés dans le jeu ont été utilisés dans des significations de négociation sociale, telles que "suivez-moi" ou "éloignez-vous". Il se peut que le jeu soit utilisé pour explorer des communications socialement délicates : même si les significations des gestes sont fondamentalement typiques de l'espèce, un jeune singe peut avoir beaucoup à apprendre sur l'opportunité d'utiliser des gestes dans des contextes sociaux particuliers.

#### Procédures expérimentales

Les observations ont été faites sur les chimpanzés de la communauté de Sonso pendant trois périodes de terrain entre octobre 2007 et août 2009. Nous avons utilisé un échantillonnage focal du comportement [39] et filmé tous les cas enregistrés de communication gestuelle à l'aide d'une caméra Sony Handycam. Nous avons défini les gestes comme des mouvements physiques discrets et mécaniquement inefficaces du corps observés lors d'une communication intentionnelle (voir [18]). Les mouvements de l'ensemble du corps, des membres et de la tête ont été pris en compte, mais pas les expressions faciales ni les postures corporelles statiques. A l'instar de Call et Tomasello ([8] ; voir aussi [18]), nous avons limité l'analyse aux seuls gestes dont il était prouvé qu'ils étaient utilisés de manière intentionnelle, dans un but précis.

Pour chaque individu, pour chaque type de geste, nous avons enregistré la fréquence de chaque OSA. Pour éliminer tout effet de pseudo-réplication, ces données ont été converties en proportions pour chaque individu. Ainsi, nous avons calculé la proportion du nombre total d'utilisations, par cet individu, de ce geste, qui correspondait à chaque ASO. Ensuite, afin d'identifier des différences fiables d'utilisation entre les gestes, nous avons calculé la proportion globale de chaque OSA dans l'ensemble des données, regroupées parmi tous les autres types de gestes, pour chaque individu, et cette distribution générale des OSA a servi de valeur nulle à laquelle la distribution réelle pour tout type de geste particulier a pu être comparée. Voir les [procédures expérimentales supplémentaires](#) pour les détails complets de toutes les analyses.

Toutes les recherches ont été approuvées par l'école de psychologie sous l'égide du comité d'éthique et de bien-être des animaux de l'université de St Andrews.

#### Informations complémentaires

Les informations supplémentaires comprennent une figure, trois tableaux et des procédures expérimentales supplémentaires et peuvent être consultées avec cet article en ligne à l'adresse <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2014.05.066>.

#### Remerciements

Nous remercions tout le personnel de la Budongo Conservation Field Station (BCFS), le fondateur du projet BCFS Vernon Reynolds et l'actuel directeur scientifique de la BCFS Klaus Zuberbühler. Pour l'autorisation de travailler en Ouganda, nous remercions le Conseil national ougandais pour la science et la technologie, le Bureau du Président, l'Autorité ougandaise pour la faune et la flore, et l'Autorité forestière nationale. Le travail de terrain de C.H. a été généreusement soutenu par des subventions de la Fondation Wenner-Gren et du Russell Trust. Nous remercions Richard Moore et quatre arbitres anonymes pour leurs commentaires utiles sur une version précédente du manuscrit.

Reçu : 5 mars 2014

Révisé : 14 avril 2014

Accepté : 28 mai 2014

Publié : 3 juillet 2014

#### Références

- Goodall, J. (1968). The Behavior of Free-Living Chimpanzees in the Gombe Stream Reserve (Animal Behaviour Monographs 1:3) (Londres : Baillière, Tindall & Cassell), pp. 163-311.
- Plooi, F.X. (1978). Quelques traits fondamentaux du langage chez les chimpanzés sauvages. In Action, Gesture, and Symbol : The Emergence of Language, A. Lock, éd. (Londres : Academic Press), pp. 111-131.
- McGrew, W.C., Marchant, L.F., Scott, S., et Tutin, C.E.G. (2001). Intergroup differences in a social custom of wild chimpanzees : the grooming hand-clasp of the Mahale Mountains, Tanzania. *Curr. Anthropol.* 42, 148-153.
- Nishida, T. (1980). The leaf-clipping display : a newly-discovered expressive gesture in wild chimpanzees. *J. Hum. Evol.* 9, 117-128.
- Matsumoto-Oda, A., et Tomonaga, M. (2005). Intentional control of sound production found in leaf-clipping display of Mahale chimpanzees. *J. Ethol.* 23, 109-112.
- Tomasello, M., George, B.L., Kruger, A.C., Farrar, M.J., et Evans, A. (1985). The development of gestural communication in young chimpanzees. *J. Hum. Evol.* 14, 175-186.
- Tomasello, M., Gust, D., et Frost, G.T. (1989). A longitudinal investigation of gestural communication in young chimpanzees. *Primates* 30, 35-50.
- Tomasello, M., Call, J., Nagell, K., Olguin, R. et Carpenter, M. (1994). The learning and use of gestural signals by young chimpanzees - a transgenerational study. *Primates* 35, 137-154.



9. Pika, S., Liebal, K., et Tomasello, M. (2003). Gestural communication in young gorillas (*Gorilla gorilla*) : gestural repertoire, learning, and use. *Am. J. Primatol.* **60**, 95-111.
10. Genty, E., Breuer, T., Hobaiter, C., et Byrne, R.W. (2009). Communication gestuelle du gorille (*Gorilla gorilla*) : répertoire, intentionnalité et origines possibles. *Anim. Cogn.* **12**, 527-546.
11. Pika, S., Liebal, K. et Tomasello, M. (2005). Gestural communication in subadult bonobos (*Pan paniscus*) : repertoire and use. *Am. J. Primatol.* **65**, 39-61.
12. Liebal, K., Pika, S., et Tomasello, M. (2006). Gestural communication of orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Gesture* **6**, 1-36.
13. Cartmill, E.A., et Byrne, R.W. (2007). Les orangs-outans modifient leur signalisation gestuelle en fonction de la compréhension de leur public. *Curr. Biol.* **17**, 1345-1348.
14. Cartmill, E.A., et Byrne, R.W. (2010). Semantics of primate gestures : intentional meanings of orangutan gestures. *Anim. Cogn.* **13**, 793-804.
15. Pollick, A.S., Jensen, A., et DeWaal, F.B.M. (2007). Gestures and multi-modal signaling in bonobos. Dans *The Bonobos : Behavior, Ecology, and Conservation*, T. Furuichi et J. Thompson, eds. (New York : Springer).
16. Leavens, D.A., et Hopkins, W.D. (1998). Intentional communication by chimpanzees : a cross-sectional study of the use of referential gestures. *Dev. Psychol.* **34**, 813-822.
17. Leavens, D.A., Russell, J.L., et Hopkins, W.D. (2005). L'intentionnalité mesurée dans la persistance et l'élaboration de la communication par les chimpanzés (*Pan troglodytes*). *Child Dev.* **76**, 291-306.
18. Hobaiter, C., et Byrne, R.W. (2011). Le répertoire gestuel du chimpanzé sauvage. *Anim. Cogn.* **14**, 745-767.
19. Hobaiter, C., et Byrne, R.W. (2011). Serial gesturing by wild chimpanzees : its nature and function for communication. *Anim. Cogn.* **14**, 827-838.
20. Rendall, D., Owren, M.J., et Ryan, M.J. (2009). Que signifient les signaux des animaux ? *Anim. Behav.* **78**, 233-240.
21. Crockford, C., Wittig, R.M., Mundry, R., et Zuberbühler, K. (2012). Les chimpanzés sauvages informent les membres ignorants du groupe d'un danger. *Curr. Biol.* **22**, 142-146.
22. Schel, A.M., Townsend, S.W., Machanda, Z., Zuberbühler, K., et Slocombe, K.E. (2013). Chimpanzee alarm call production meets key criteria for intentionality (La production de cris d'alarme des chimpanzés répond aux critères clés de l'intentionnalité). *PLoS ONE* **8**, e76674.
23. Hewes, G.W. (1973). Primate communication and the gestural origin of language. *Curr. Anthropol.* **33**, 65-84.
24. Armstrong, D., Stokoe, W. et Wilcox, S. (1995). *Gesture and the Nature of Language* (Cambridge : Cambridge University Press).
25. Corballis, M. (2002). *De la main à la bouche : The Origins of Language* (New Jersey : Princeton University Press).
26. Cheney, D.L. (1992). *How Monkeys See the World : Inside the Mind of Another Species* (Chicago : University of Chicago Press).
27. Smith, W.J. (1965). Message, meaning, and context in ethology (Message, signification et contexte en éthologie). *Am. Nat.* **99**, 405-409.
28. Seyfarth, R.M., Cheney, D.L., et Marler, P. (1980). Vervet monkey alarm calls : semantic communication in a free-ranging primate. *Anim. Behav.* **28**, 1070-1094.
29. Zuberbühler, K. (2003). Signalisation référentielle chez les primates non humains : précurseurs cognitifs et limites pour l'évolution du langage. *Adv. Stud. Behav.* **33**, 265-307.
30. Zuberbühler, K., Cheney, D.L., et Seyfarth, R.M. (1999). Conceptual semantics in a nonhuman primate. *J. Comp. Psychol.* **113**, 33-42.
31. Seyfarth, R.M. et Cheney, D.L. (2003). Signalers and receivers in animal communication. *Annu. Rev. Psychol.* **54**, 145-173.
32. Grice, H.P. (1991). *Studies in the Way of Words* (Cambridge : Harvard University Press).
33. Scott-Phillips, T. (2010). Communication animale : aperçu de la pragmatique linguistique. *Anim. Behav.* **79**, e1-e4.
34. Wheeler, B.C., et Fischer, J. (2012). Signaux fonctionnellement référentiels : un paradigme prometteur dont le temps est passé. *Evol. Anthropol.* **21**, 195-205.
35. Dennett, D.C. (1987). *The Intentional Stance* (Cambridge : MIT Press).
36. Liebal, K., Call, J. et Tomasello, M. (2004). Utilisation de séquences de gestes chez les chimpanzés. *Am. J. Primatol.* **64**, 377-396.
37. Roberts, A.I., Vick, S.J., et Buchanan-Smith, H.M. (2012). Utilisation et compréhension des gestes manuels chez les chimpanzés sauvages. *Anim. Behav.* **84**, 459-470.
38. Grice, H.P. (1957). Meaning. *Philos. Rev.* **66**, 377-388.
39. Altmann, J. (1974). Observational study of behavior : sampling methods. *Behaviour* **49**, 227-267.