


# Les gestes des grands singes: une communication intentionnelle avec un riche ensemble de signaux innés

R. W. Byrne<sup>1</sup>  - E. Cartmill<sup>1,2</sup> - E. Genty<sup>1,3</sup> - K. E. Graham<sup>1</sup> - C. Hobaiter<sup>1</sup> - J. Tanner<sup>1</sup>

Reçu : 16 décembre 2016 / Révisé : 13 avril 2017 / Accepté : 2 mai 2017 / Publié en ligne : 13 mai 2017.  
© L'auteur(s) 2017. Cet article est une publication en libre accès

**Résumé** Les grands singes font des gestes délibérément et volontairement, afin d'influencer des publics cibles particuliers, dont ils prennent en compte la direction de l'attention lorsqu'ils choisissent le type de geste à utiliser. Ces faits rendent l'étude des gestes des grands singes directement pertinente pour comprendre les précurseurs évolutifs du langage humain. Nous présentons ici une évaluation des gestes des grands singes dans cette perspective, en nous concentrant sur le travail des chercheurs du "Groupe de St Andrews". Les significations des gestes des grands singes sont relativement peu nombreuses et simples. Comme pour les mots humains, les gestes des grands singes ont souvent plusieurs significations distinctes, qui sont efficacement désambiguïsées par le contexte comportemental. Comparé à la signalisation de la plupart des autres animaux, le répertoire gestuel des grands singes est important. Pour cette raison, et en raison du nombre relativement faible de significations qu'ils permettent d'obtenir, les gestes des grands singes sont redondants, avec de nombreux chevauchements de signification. La grande majorité des gestes sont innés, dans le sens où l'héritage biologique de l'espèce inclut le potentiel de développer chaque forme gestuelle et de l'utiliser pour une gamme spécifique de buts. En outre, l'origine phylogénétique de nombreux gestes est relativement ancienne, puisque les gestes sont largement partagés entre les différents genres de la famille des grands singes.

L'acquisition d'un répertoire adulte est un processus qui consiste d'abord à explorer le potentiel inné de nombreux gestes, puis à limiter progressivement à un répertoire final (actif) beaucoup plus restreint. Aucun signe de structure syntaxique n'a encore été détecté.

**Mots clés** Répertoire de gestes - Signification des gestes - Ontogénie des gestes - Phylogénie des gestes

La signalisation communicative des grands singes fait l'objet de recherches depuis plus de 60 ans et jamais autant qu'aujourd'hui. La raison de cet intérêt est assez claire : au-delà de la valeur intrinsèque de la compréhension de la signalisation naturelle de toute espèce animale, la communication des grands singes (ci-après, les singes) offre la promesse de comprendre l'origine évolutive du langage humain (Fitch 2010), souvent citée comme notre plus grande distinction cognitive par rapport à d'autres espèces animales (Wallman 1990). Le langage est un système immensément complexe, que l'on retrouve universellement parmi les groupes humains malgré de grandes différences culturelles, et l'idée que ce système entier ait pu naitre en quelques millions d'années d'évolution indépendante manque de plausibilité (Dawkins 1986 ; Tomasello 1995). Ce n'est qu'en retraçant les précurseurs du langage chez nos plus proches parents que nous pourrions dissiper l'apparence de magie qui se dégage de l'opposition entre le langage humain et les "langages" de la plupart des espèces animales, aussi fascinants soient-ils pour le biologiste. La recherche sur les primates est parfois critiquée pour son approche trop anthropocentrique : dans le cas de la communication des singes, il n'est pas nécessaire de s'excuser pour une approche explicite consistant parfois à comparer directement des aspects du langage humain (Fitch 2010). C'est ce qu'il faut faire.

✉ R. W. Byrne  
rwb@st-andrews.ac.uk

<sup>1</sup> Centre pour l'apprentissage social et l'évolution cognitive, École de psychologie et de neurosciences, Université de St Andrews, St Andrews, Fife KY16 9JP, Royaume-Uni

<sup>2</sup> Département d'anthropologie, Université de Californie, Los Angeles, 375 Portola Plaza, 341 Haines Hall, Box 951553, Los Angeles, CA 90095, USA

<sup>3</sup> Laboratoire de cognition comparée, Institut de Biologie, Université de Neuchâtel, Rue Emile-Argand 11, 2000 Neuchâtel, Suisse

## Les gestes des singes sont des signaux intentionnels

Pour plusieurs raisons (notamment la prédominance de la parole dans la communication humaine et la disponibilité précoce d'appareils de lecture électronique et d'analyse spectrographique), la recherche sur la communication des primates s'est concentrée sur le médium vocal pendant la majeure partie des 60 dernières années. Les vocalisations des grands singes sont très graduées, ce qui rend difficile l'identification des signaux unitaires et ralentit les progrès (Marler et Tenaza 1977). Par exemple, ce n'est que depuis quelques années qu'une vocalisation répondant aux critères de "référence fonctionnelle" - identifiés à l'origine il y a plus de 35 ans chez les singes (Seyfarth et al. 1980) - a été décrite chez les grands singes (Schel et al. 2013a). Cependant, ce sont les grands singes qui ont fourni la seule preuve à ce jour qu'un primate vocalise de manière intentionnelle et orientée vers un but (Crockford et al. 2012 ; Schel et al. 2013b). Lorsque des modèles réalistes de serpents sont révélés par des expérimentateurs, les chimpanzés conscients du "danger" ciblent leurs cris d'avertissement sur des alliés qui n'étaient pas présents lorsque le modèle de serpent a été déplacé, et qui sont donc susceptibles d'ignorer le risque - contrairement à la diffusion indiscriminée des cris d'alarme des singes (mais voir Wich et de Vries 2006). Pour les singes, et en fait pour presque tous les membres du règne animal, leur communication naturelle n'a pas obligé les chercheurs à invoquer l'intention d'un individu, mais seulement la valeur adaptative de l'émission d'un signal dans des circonstances spécifiques (Seyfarth et Cheney 2003). Ils le font tout simplement ; ils n'ont pas de plan en tête.

Dans ce contexte, la découverte que les gestes des singes sont couramment donnés de manière intentionnelle a été remarquable. Tomasello et ses collaborateurs ont étudié des chimpanzés en captivité et ont documenté pour la première fois leur répertoire gestuel naturel, constatant que de nombreux gestes étaient donnés intentionnellement (Tomasello et al. 1985, 1989, 1994). En d'autres termes, un chimpanzé attend généralement brièvement après avoir fait un geste ("response waiting"), continuant à surveiller son auditoire pour évaluer le résultat du comportement ; si aucun résultat n'est obtenu, il continue à faire des gestes, et si son auditoire ne l'a apparemment pas vu, il se déplace devant lui avant de continuer à faire des gestes (Liebal et al. 2004b). Leavens et Hopkins ont étudié plus en détail la communication intentionnelle des chimpanzés (Leavens et Hopkins 1998 ; Leavens et al. 2005). Ils ont démontré expérimentalement que les chimpanzés à qui l'on présentait un aliment désirable persistaient et élaboraient leurs signaux gestuels si leur gardien hésitait à leur donner la totalité de l'aliment, mais jamais s'ils obtenaient ce qu'ils voulaient. Les signaux étaient destinés à un public spécifique, afin de produire un résultat comportemental spécifique. Nous avons poussé cette conception un peu plus loin, en travaillant avec des orangs-outans (Cartmill et Byrne

2007), et ont cherché à savoir si les singes feraient la distinction entre un gardien qui aurait mal compris leurs signaux gestuels (en leur donnant un type d'aliment non désiré) et un gardien qui aurait partiellement compris (en leur donnant la moitié de l'aliment désiré). C'est ce qu'ils ont fait : en cas de "compréhension partielle" de la part du gardien, les orangs-outans ont continué à faire les mêmes types de gestes, en augmentant la cadence ; en cas de "mauvaise compréhension totale", ils ont continué à faire des gestes, mais en passant à des types de gestes différents. Ainsi, les grands singes - ou du moins les orangs-outans, puisque cette expérience n'a pas été répétée avec d'autres espèces - surveillent continuellement la situation de communication, non seulement pour juger s'ils ont atteint leur objectif, mais aussi pour évaluer le niveau de compréhension de leur auditoire afin de maximiser l'efficacité de leur gestuelle persistante.

Le ciblage approprié d'un public se manifeste d'autres manières. Les gestes varient en fonction de leur modalité : certains impliquent un contact avec le corps du destinataire et peuvent donc être détectés par la sensation tactile, même chez un public inattentif. D'autres ne le font pas, mais produisent un son audible qui peut attirer l'attention du public sur le geste, ou qui peut être interprété même sans regarder. D'autres encore sont silencieux, et l'attention visuelle du public est nécessaire pour qu'ils soient efficaces. Les signaleurs simiesques montrent qu'ils sont sensibles à ces différences : par exemple, les chimpanzés et les bonobos sont plus susceptibles d'utiliser des gestes visuels audibles ou silencieux avec un public qui leur fait face, alors qu'aucun effet de ce type n'est observé pour les gestes de contact (Call et Tomasello 2007b ; Pika 2007). Dans la nature, nous avons constaté que les chimpanzés étaient plus susceptibles d'utiliser un geste visuel silencieux avec un public qui les regardait réellement, et plus susceptibles d'utiliser un geste de contact avec un public qui ne les regardait pas (Hobaiter et Byrne 2011a). Les gestes audibles n'ont pas montré une telle variation : probablement parce que le public devrait recevoir le message, qu'il soit présent visuellement ou non.

Les marques d'un usage intentionnel ont été trouvées chez les bonobos, les gorilles et les orangs-outans, ainsi que chez les chimpanzés (Call et Tomasello 2007a). En effet, les preuves de l'intentionnalité sont abondantes dans le comportement quotidien des grands singes, les signaleurs faisant preuve de ciblage de l'audience, d'attente de réponse, de persistance et d'élaboration dans les cas où l'audience cible ne réagit pas. Même en insistant sur le fait que chaque geste utilisé présente au moins l'un de ces critères, on réduit de moitié le corpus de gestes disponibles pour l'analyse (Genty et al. 2009), ce qui laisse des milliers de cas à étudier. Depuis que nous avons découvert que cela était faisable, nous avons utilisé ce critère dans toutes les études ultérieures. D'autre part, l'usage intentionnel peut ne pas s'appliquer aux expressions faciales. Les expressions faciales, comme les vocalisations, montrent des effets d'audience : par exemple, les visages de jeu des orangs-outans étaient plus complexes lorsqu'ils étaient donnés à un partenaire de jeu qui leur faisait face (Waller et al. 2015). Cependant, le niveau d'expression volontaire des

Le contrôle de l'expression faciale semble limité par rapport à l'utilisation des gestes (Darwin 1872 ; Porter et al. 2012). Tanner et Byrne (1993) ont montré qu'un gorille, décidé à surprendre son partenaire de jeu réticent, a développé une technique consistant à cacher ou à essuyer son expression révélatrice du "visage de jeu" lorsqu'elle s'approchait de lui ; il semble que la "fuite" de l'état motivationnel ne puisse pas être inhibée lorsqu'elle affecte le visage de jeu, alors que les mains sont soumises à un plus grand contrôle volontaire. Cette différence dans leur intentionnalité signifie qu'il est plus sûr d'analyser l'expression faciale et le geste comme des systèmes indépendants.

Nous devons souligner qu'aucune des preuves de l'utilisation intentionnelle des gestes (ou de la voix) par les grands singes ne va au-delà de l'intentionnalité de premier ordre (Townsend et al. 2016) ; c'est-à-dire qu'il s'agit de preuves qu'un signaleur a un résultat spécifique à l'esprit, en termes de comportement d'un autre individu, et qu'il travaillera de manière flexible pour atteindre ce résultat. Il n'y a aucune preuve à ce jour que les signaleurs de grands singes ont l'intention de changer les connaissances ou les croyances de leur public. On ne sait pas encore si cette distinction reflète simplement la difficulté d'obtenir des preuves convaincantes d'une intentionnalité de second ordre dans les gestes observés naturellement, ou si elle marque une limite réelle à la mentalisation des grands singes. La preuve, mentionnée plus haut, que les orangs-outans peuvent évaluer le niveau de compréhension de leur auditoire laisse présager la première hypothèse.

### Les répertoires sont vastes et largement partagés entre les espèces de singes.

Les premières études sur les gestes des singes ont fait état de répertoires relativement restreints, sur la base d'études en captivité sur un seul site (par exemple, comptage des gestes : chimpanzé 26 : Tomasello et al. 1985, 1989, 1994, et 31 : Pollick et de Waal 2007 ;

bonobo 21 : De Waal 1988, et 24 : Pika et al. 2005 ; gorille 36 : Tanner 1998, et 33 : Pika et al. 2003 ; orang-outan 29 : Liebal et al. 2006). Au fur et à mesure que des études plus vastes ont été menées, capables d'évaluer un plus grand nombre de circonstances sociales en incluant différents groupes captifs ou en utilisant des études sur le terrain, des répertoires beaucoup plus importants ont émergé (par exemple, chimpanzé 66 : Hobaiter et Byrne 2011a ; bonobo 68 : Graham et al. 2016 ; gorille 102 : Genty et al. 2009 ; orang-outan 64 : Cartmill et Byrne 2010).

En évaluant ces estimations numériques, il faut garder à l'esprit que la définition d'un "geste" peut varier d'un chercheur à l'autre : par exemple, Tanner (1998) a limité son attention principalement aux gestes manuels, alors que Genty et al. (2009) ont inclus de nombreuses postures et mouvements corporels communicatifs. Plus fondamentalement, les chercheurs ont typiquement basé leurs définitions sur la forme physique, ce qui soulève la question de la granularité appropriée de la description : le "bon" niveau de division ou de regroupement (Cartmill et Byrne 2011). Nous pensons que cette question devrait être réglée par les grands singes eux-mêmes, en utilisant les significations des gestes : comme le feraient les grands singes.

Cette procédure est similaire à celle utilisée lors de l'élaboration d'un lexique de mots. En commençant par le niveau de catégorisation le plus bas (le plus fin), les gestes physiquement similaires peuvent être regroupés si les significations prévues par les signaleurs ne diffèrent pas de manière significative ; dans le cas du chimpanzé, cette procédure a entraîné à la fois des scissions et des regroupements par rapport à la classification précédente basée uniquement sur la forme du geste (Hobaiter et Byrne 2017). En outre, une plus grande comparabilité peut être obtenue en travaillant ensemble et en partageant étroitement les critères. Puisque nous avons maintenant travaillé avec *Pongo*, *Gorilla*, *Pan troglodytes* et *Pan paniscus*, en utilisant essentiellement les mêmes critères pour la définition des gestes, nous sommes en position de force pour le faire : Le tableau 1 présente les résultats de ces "études de St Andrews". Au-delà des détails, il est clair que les grands singes ont des répertoires gestuels très étendus.

Les premiers travaux ont fait état d'un degré élevé d'idiosyncrasie. Dans une certaine mesure, cette impression était une question de définition : un geste était considéré comme idiosyncrasique si un seul individu d'un petit groupe l'utilisait pendant une période d'étude relativement courte, même si d'autres l'avaient utilisé pendant d'autres périodes avant ou après (Tomasello et al. 1994). Pourtant, même avec une compréhension plus conventionnelle de l'idiosyncrasie, certains gestes semblaient "particuliers" à certains individus. Une fois de plus, l'image a changé avec l'augmentation des preuves. Chez les gorilles étudiés dans quatre zoos différents et sur un site de terrain, un seul type de geste sur 102 s'est avéré idiosyncrasique, et il a été utilisé spécifiquement pour un gardien humain (Genty et al. 2009). Chez les chimpanzés étudiés à Budongo, en Ouganda, aucun geste idiosyncrasique n'a été enregistré (Hobaiter et Byrne 2011a). De plus, le répertoire de Budongo s'est avéré inclure presque tous les gestes rapportés sur d'autres sites de terrain de chimpanzés ; certes, ces études ne portaient pas spécifiquement sur les gestes, mais elles se sont étendues sur de très longues périodes. En effet, le niveau de chevauchement entre toutes les études sur les chimpanzés - en captivité et sur le terrain - s'est avéré si élevé que, en première approximation, les répertoires pouvaient être décrits comme identiques (il y avait un petit nombre d'exceptions spécifiques au site, mais plusieurs d'entre elles ont depuis été décrites sur d'autres sites : l'approximation devient de plus en plus précise). Les données des chimpanzés de Budongo ont également révélé une bonne raison pour laquelle une impression initiale d'idiosyncrasie a été trouvée (Hobaiter et Byrne 2011a). Lorsque le répertoire estimé est tracé en fonction du temps d'observation, le répertoire de la communauté augmente jusqu'à une asymptote, ce qui donne confiance dans le total final. Cependant, lorsque les chimpanzés individuels sont représentés sur les mêmes axes, tous les individus tombent bien en dessous de cette asymptote, se situant plutôt dans la partie fortement croissante de la courbe (Figure 1 de Hobaiter et Byrne 2011a). En effet, le temps d'observation s'est avéré être un pré-dicteur important du "répertoire" d'un individu. Si le répertoire de chaque sujet a été sérieusement sous-estimé au cours d'une étude de terrain de 18 mois, il n'est pas surprenant qu'une apparence trompeuse d'idiosyncrasie soit observée lorsque les répertoires sont comparés après la fin de l'étude.

Tableau 1 Catalogue St Andrews des gestes des grands singes

Geste	Description	Contient	PTSch	PPan	Gor	Pon
Bras en l'air <sup>a</sup>	Étendre le(s) bras horizontalement à partir de l'épaule			+		
Bras levés	Lever la (les) main(s) ou le(s) bras verticalement au-dessus de l'épaule	Bras levé avec un objet, bras levé, main levée, bras levé	+	+	+	+
Bras de secousse	Petits mouvements répétés de va-et-vient du ou des bras	Le(s) bras s'agite(nt), le(s) bras s'agite(nt) avec l'objet	+	+	+	
Bras oscillant(s)	Grand mouvement de va-et-vient du ou des bras à partir de l'épaule	Le(s) bras se balance(nt) dans la direction, le(s) bras se balance(nt) en dessous, le(s) bras se balance(nt) avec l'objet, vers le bas, vers le haut.	+	+	+	
Vague(s) de bras	Grand mouvement de va-et-vient du (des) bras soulever au-dessus de l'épaule	Le(s) bras salue(nt) l'objet ; la paille salue(nt)	+	+	+	+
poignet.	BeckonHand a effectué un balayage du coude ou du vers le signaleur	Beckoning, boucle du doigt	+	+	(+) +	
Grand bruit gratter	Mouvement de grattage bruyant et exagéré sur le corps du signaleur	Auto-grattage	+	+		+
Bascule bipède <sup>a</sup>	Mouvements latéraux ou d'avant en arrière en position debout/marche bipède (rarement aussi) quadrupèdes)	Swagger	+	+	+	
Position bipède	Debout, bipède, les bras souvent tendus sur le côté le dos voûté		+	+	+	
Morsure	Le corps du destinataire est maintenu entre ou contre lèvres ou dents du signaleur	Baiser, bouche/gnawing, baiser bouche ouverte, baiser de soumission	+	+	(+) +	+
Tambour de corps	Le signaleur gifle le corps avec sa (ses) main(s) pour le faire bouger. contact	Bras croisés, coups sur les côtés de la tête, coups sur le corps, corps battre avec un objet, battre la poitrine, jouer avec la poitrine, Tambour sur le ventre, gifle sur les joues, gifle sur les épaules				+
Rebondir <sup>a</sup>	Mouvement de haut en bas de l'ensemble du corps en flexion les coudes ou les genoux, généralement en quadrupédie		(+)	+	+	
Arc	Le signaleur se penche vers l'avant à partir de la taille tout en bipède	Arc - extension, arc	+	+	+	
Battement de poitrine	Le signaleur se frappe la poitrine avec la (les) main(s) en coupe pour établir un contact sonore fort	1- a remis le battement de la poitrine				+
Claquement de mains	Palmes des deux mains ou des deux pieds jointes avec un contact audible	Tapez des mains, tapez des pieds, tapez des mains	+	(+)	+	+
Pendentif	Le signaleur se suspend à un ou plusieurs bras au-dessus d'un autre, peut secouer les pieds/jambes, ce qui est généralement audible lorsqu'il se déplace dans la canopée	Suspension avec secousses des pieds, rotation de la corde, corde... swing, swing	+	+	+	+
Les bras de la discothèque tremblent	Agiter les bras dans un mouvement de rotation vers soi	Cercle des mains				+
Objet tambour	Contact bref et audible des paumes alternées contre l'objet	Tambour, objet tambour poings/palmes, sol claquant	+			+
Tambour autre	Contact court, dur et audible des paumes alternées contre le bénéficiaire		+			+
	EmbraceSignaller entoure le(s) destinataire(s) d'un bras et maintient le contact physique	Embrace full, embracing, montage	+	+	+	+
Secousses des pieds	Petits mouvements répétés d'avant en arrière des pieds ou des jambes. jambe(s)	Secousses des jambes	+			+
Doigt en bouche <sup>a</sup>	Le(s) doigt(s) est (sont) placé(s) dans l'embouchure du destinataire		(+)			
Galop	Mouvement de course exagéré où le contact des mains et des pieds est délibérément audible	Galop avec objet, galop raide	+	+	+	

---

Saisir	La(les) main(s) du signaleur est(sont) fermement refermée(s) sur une partie du corps du destinataire.	Prise à deux mains, prise aérienne, traction des cheveux, mains autour de la tête, prise de la tête, prise du visage, prise en main, saisie, immobilisation	+	+	+	+
Attraper-tirer	Comme la saisie, mais le contact avec la (les) main(s) fermée(s) est maintenu et une force est exercée pour déplacer le destinataire de sa position actuelle.	Attraper et tirer à deux mains, main dans le cou, main en avant, tirer, éloigner, tirer face à face, tirer les cheveux, tirer vers, mener	+	+	+	+

---

Tableau 1 Catalogue de St Andrews des gestes des grands singes

Geste	Description	Contient	PTsch	PPan	Tombe	Livre
Bras tendus <sup>a</sup>	Étendez le(s) bras horizontalement à partir de l'épaule			+		
Bras levé(s)	Lever la ou les mains ou le ou les bras verticalement au-dessus des épaules	Lever le(s) bras avec l'objet, lever le(s) bras, lever la(les) main(s), lever le(s) bras	+	+	+	+
Les bras tremblent	Petit mouvement répété de va-et-vient du ou des bras	Les bras tremblent sur, les bras tremblent avec l'objet	+	+	+	
Balancoire des bras	Grand mouvement de va-et-vient du ou des bras à partir de l'épaule	Direction du balancement du ou des bras, balancement du ou des bras sous l'objet, balancement du ou des bras avec l'objet, vers le bas, vers le haut	+	+	+	
Onde de bras	Grand mouvement de va-et-vient du ou des bras levés au-dessus de l'épaule	Agitez le(s) bras avec l'objet ; Agitez la paille	+	+	+	+
Faire signe	Main déplacée dans un mouvement de balayage du coude ou du poignet vers le signaleur	Faire signe, courber les doigts	+	+	(+)	+
Grosse égratignure bruyante	Mouvement de grattage fort et exagéré sur le corps du signaleur	Auto-rayure	+	+		+
Bascule bipède	Mouvement latéral ou avant-arrière en position debout/en marchant en mode bipède (rarement également quadrupède)	Fanfaronnade	+	+	+	
Position bipède	Debout bipède, les bras souvent tendus sur les côtés avec le dos cambré		+	+	+	
Mordre	Le corps du destinataire est maintenu entre ou contre les lèvres ou les dents du signaleur	Baiser, mordiller, embrasser avec la bouche ouverte + embrasser avec soumission		+	(+)	+
Tambour corporel	Le signaleur frappe le corps avec sa ou ses mains pour établir un contact	Croiser les bras, battre les côtés de la tête, battre le corps, battre le corps avec un objet, jouer avec les battements de la poitrine, tapoter la poitrine, tambouriner sur le ventre, gifler les joues, gifler les épaules			+	
Bouncera	Mouvement de haut en bas de tout le corps en fléchissant les coudes ou les genoux, généralement en position quadrupède		(+)	+	+	
Arc	Le signaleur se penche en avant à partir de la taille tout en étant bipède	Bow-extend, s'incliner	+	+	+	
Battement de poitrine	Le signaleur frappe la poitrine avec ses mains en coupe pour établir un contact sonore fort	Battement de poitrine à une main			+	
Taper	Paumes des deux mains ou pieds rapprochées avec contact audible	Tapez des mains, tapez des pieds, tapez des mains	+	(+)	+	+
Pendre	Le signaleur est suspendu par un ou plusieurs bras au-dessus d'un autre, peut secouer les pieds/jambes, généralement audible avec un mouvement dans la canopée	Se balancer en secouant les pieds, faire tourner la corde, se balancer avec la corde, se balancer	+	+	+	+
Les bras du disco tremblent	Secouer les bras dans un mouvement de rotation vers soi	Cercle de mains			+	
Objet tambour	Contact bref et dur des paumes alternées contre l'objet	Tambour, objet tambour poings/paumes, claque au sol	+		+	
Tambour autre	Contact bref et dur des paumes alternées contre le destinataire		+		+	
Embrasser	Le signaleur enroule son ou ses bras autour du destinataire et maintient le contact physique	Embrasser pleinement, embrasser, monter	+	+	+	+
Les pieds tremblent	Petit mouvement répété de va-et-vient des pieds ou des jambes	Les jambes tremblent	+		+	
Doigt dans la bouche <sup>a</sup>	Les doigts sont placés dans la bouche du receveur		(+)			
Galop	Mouvement de course exagéré où le contact des mains et des pieds est délibérément audible	Galop avec objet, galop raide	+	+	+	
Saisir	La ou les mains du signaleur sont fermement fermées sur une partie du corps du destinataire	Saisir à deux mains, saisir dans les airs, tirer les cheveux, mains autour de la tête, saisir la tête, saisir le visage, saisir-tenir, saisir, immobiliser	+	+	+	+
Saisir-tirer	Comme une saisie mais avec la ou les main(s) fermée(s), le contact est maintenu et une force est exercée pour déplacer le destinataire de sa position actuelle	Saisir-tirer à deux mains, main dans le cou, guider la main, tirer, s'éloigner, tirer face à face, tirer les cheveux, tirer vers, guider	+	+	+	+

---

---

Tableau 1 suite

Geste	Description	Contient	PTSch	PPan	Gor	Pon
Rebondir	Le signaleur se déplace dans l'air pour atterrir en quadrupédie sur le corps du destinataire.		+	+	+	
Partie du corps actuelle	Une partie du corps est déplacée pour exposer délibérément une zone à l'attention du destinataire.	Offre sur le dos, offre sur le ventre, pied en arrière, pied présent, montée présente, toilettage présent, genoux fléchis, flexion des jambes, avancer, se coucher dos à l'autre, baisser/lever la jambe, abaisser le dos, solliciter le toilettage, tourner le visage vers le bas.	+	+	(+)	+
Présence des organes génitaux	Les organes génitaux sont déplacés pour les exposer délibérément à l'attention du destinataire.	Présente, présente les organes génitaux vers l'avant/vers l'arrière, présente l'arrière, présente avec les membres fléchis	+	+	+	+
Poinçonner l'objet/le sol	Mouvement de tout le bras, avec un contact court et audible du poing fermé sur un objet ou le sol.	Revers, coup de poing	+		+	
Poinçonner d'autres	Comme l'objet du coup de poing/le sol, mais le contact se fait avec corps du destinataire	Coup, coup de poignet	+	+	+	
PousséePaume	(s) en contact avec le corps du destinataire et force exercée pour tenter de déplacer le destinataire	Poussée arrière	+	+	+	+
Poussée dirigée	Une poussée légère, courte et non efficace qui indique la direction du mouvement souhaité, suivie immédiatement par le mouvement du destinataire comme indiqué	Main directe, positionnement, rotation de la tête, tactile gestes de proximité	+	+	+	+
Paume de la main	Le bras est tendu vers le destinataire, la main étant ouverte, paume exposée (pas de contact).	Mendier, mendier avec la main, étendre la main, étendre la paume, tenir fermement vers l'autre, atteindre, atteindre la main, étirer la main,	+	+	+	+
Atteindre le poignet <sup>a</sup>	Comme la paume, mais le poignet ou le dos de la main est tendu vers le destinataire, la paume étant placée à l'abri.	Offrir le bras, tendre la main, plier le poignet	+	+	+	+
Bercer <sup>a</sup>	Grand mouvement de va-et-vient du corps tout en assis ou quadrupède		+	+	+	+
Rouler sur le dos	Le signaleur roule sur le dos, exposant ainsi son visage, ventre, peut s'accompagner de mouvements répétés des bras et/ou des jambes	S'allonger sur le dos	+	+	(+)	+
Frottement de la croupe	La zone de la croupe est frottée à l'aide de petites brosses.	Tour de croupion	+	+		
poussée et/ou frottée à l'aide de petites brosses des mouvements répétés de haut en bas contre le corps du destinataire						
Serrer la main	Le signaleur saisit la main/les doigts du destinataire en fait de petits changements répétés. mouvements de va-et-vient du poignet	Tenir/serrer la main, tenir la main	+	+	(+)	+
Afficher	Le bras qui tient l'objet est partiellement déployé vers le destinataire et maintenue					+
Haussement d'épaule	L'épaule est levée rapidement contre le destinataire.					+
Roulade latérale	Le corps est tourné autour de l'axe tête-pieds tandis que allongé sur le sol		+	+	+	
Gifle objet/terrain	Mouvement du bras à partir de l'épaule avec contact bref et dur de la (des) paume(s) avec un objet ou le sol	Frapper le sol, frapper le sol/l'objet, frapper la surface, slap-stomp	+	+	+	+
Gifler un objet avec un autre objet	Comme l'objet de la gifle, mais la ou les mains qui sont mises en contact avec un objet en tiennent un autre.	Banging, club ground	+	+	(+)	
Gifler les autres	Comme l'objet/le terrain de la gifle, mais le contact se fait avec le corps du destinataire	Donner un coup de bâton à l'autre, frapper, frapper, frapper simultanément, gifler l'autre avec un objet, gifler	+	+	+	+
Saut périlleux	Le corps du signaleur est recroquevillé sur lui-même. position au sol et rouler vers l'avant ou vers l'arrière de manière à ce que les pieds soient ramenés au-dessus de la tête	Rouleau arrière	+	+	+	+



13

Tableau 1 suite

Geste	Description du geste		Contient	PTSch	PPan	Gor	Pon
membres antérieurs immobiles	Position raidePosition rigide avec les membres et les serrés, généralement avec une expression faciale de lèvres serrées						+
	Marche raideMarche quadrupède avec un mouvement lent et exagéré.	Jeu de marche, marche raide à 3 pieds	+	+			+
Stomp soulevé.	La plante du pied est soulevée verticalement et le pied est mis en contact court et dur avec la surface sur laquelle il se trouve	Coup de pied, coup de talon, piétinement multiple, piétinement multiple à 2 pieds, tamponner, tamponner à 2 pieds, tamponner l'objet, tamponner, piétinement à 2 pieds, piétinement ritualisé, piétinement	+	+			+
Stomp dos,	autreComme Stomp, mais le contact se fait avec le corps du destinataire	Pieds, sauts, coups de pied dans le piétiner les autres 2 pieds	+	+			+
Caresse <sup>a</sup>	Caresser une autre personne avec un dos doux Mouvement de va-et-vient de la (des) paume(s) ou	Brosse, frappe	+	+			+
des doigts	Marche en tandem Le sujet place son bras au-dessus du corps de la personne qui l'accompagne. Le destinataire et les deux marchent vers l'avant pendant que le maintien de la position	Cou de bras, bras rond, accolade	+	+			+
Corps de robinet	Mouvement du bras à partir du poignet ou du coude avec un contact ferme et court des doigts sur le corps du signaleur (peut inclure une répétition rythmique)	Tapotement du corps avec l'objet, tapotement unique du corps, tapotement du corps, tapotement du côté contralatéral					+
Tapez sur l'objet	Comme le corps du robinet, mais le contact se fait avec l'objet	Objet à tarauder	+	+			+
Tapotez d'autres	Comme le corps du robinet, mais le contact se fait avec le corps du destinataire	Tapoter, tapoter d'autres	+	+			+
Lancer un objet	L'objet est déplacé et relâché de façon à ce qu'il y ait un déplacement dans l'air après le relâchement.	Lancer en visant, déposer une branche, soulever et déposer, lancer sur, lancer une menace	+	+			+
Toucher d'autres	Contact léger de la paume et/ou du corps du destinataire, pendant moins de 2 s	Mains sur les épaules, maintien, toucher léger, toucher, toucher latéral	+	+			+
Éclaboussures d'eau	Les mains ou les pieds sont déplacés vigoureusement dans l'eau de façon à ce que l'on entende le déplacement de l'eau. l'eau	Frapper l'eau	+	+			+

+ indique que le geste est présent avec une preuve vidéo de son utilisation intentionnelle dans notre groupe, (+) indique que le geste est présent mais sans preuve vidéo de son utilisation intentionnelle dans notre groupe, (b) indique que l'action est observée chez cette espèce mais sans observation de son utilisation intentionnelle dans notre groupe. Les gestes de gorilles produits uniquement par des individus captifs uniques ayant une histoire d'interaction humaine proche ont été exclus ici, mais ils comprenaient : essuyage du visage, doigt sur les lèvres, main(s) entre les jambes, mains derrière le dos, bouche/lèvres, dents, regard sur le poignet.

PTSch, *Pan troglodytes schweinfurthii* ; PPan, *Pan paniscus* ; Gor, *Gorilla gorilla* ; Pon, *Pongo*

<sup>a</sup> Un nouveau type de geste par rapport à nos précédents catalogues publiés pour les gorilles (Genty et al. 2009 ; Tanner et Byrne 1999 ; Tanner 1998), les chimpanzés (Hobaiter et Byrne 2011a, b) et les bonobos (Graham et al. 2016).

des périodes beaucoup plus courtes. Les répertoires des grands singes sont si vastes, avec de nombreux gestes utilisés seulement occasionnellement ou à certaines étapes de la vie, qu'une étude intensive et prolongée est nécessaire pour s'approcher du véritable répertoire d'un individu.

Il est encore plus frappant de constater que les répertoires se chevauchent d'une espèce de singe à l'autre, voire d'un genre à l'autre (Fig. 1). Le niveau de chevauchement taxonomique des formes gestuelles est frappant, et plus encore si l'on se souvient que les grands singes diffèrent considérablement dans la structure de leurs mains et dans leur mode de locomotion. *Le gorille* a des doigts courts et un pouce relativement long, comme *Homo*, alors que *Pan* a des doigts longs et un pouce court ; *Pongo* se déplace en grim pant à quatre mains, *Pan* et *Gorilla* en marchant avec les articulations et en s'aidant de la brachiation manuelle. (Il est à noter qu'au fur et à mesure que les preuves s'accumulent, tout

comme dans le cas de l'idiosyncrasie de la vannerie, les différences apparentes entre les espèces sont plus marquées.

et les genres sont susceptibles d'être révélés comme faux, résultant d'un échantillonnage imparfait). Une explication possible du chevauchement de la forme des gestes pourrait être qu'il n'y a pas beaucoup de choix : lorsque l'on fait 70-90 gestes différents qui sont suffisamment distincts les uns des autres, les contraintes naturelles des mains et du corps pourraient forcer des types de gestes similaires chez tous les grands singes. Cependant, d'un point de vue statistique, cette hypothèse est peu probable. En

identifiant les dimensions sur lesquelles les gestes des grands singes diffèrent - leurs "caractéristiques morphologiques", pour ainsi dire - nous avons construit un ensemble de tous les gestes possibles des grands singes (Hobaiter et Byrne 2017). Après avoir exclu tous ceux qui sont physiquement impossibles, il nous restait plus de 1000 gestes entièrement possibles. Le fait que les trois genres aient convergé vers des ensembles de gestes très similaires parmi les plus de 1000 possibilités n'est probablement pas une coïncidence. Une méthode simple et

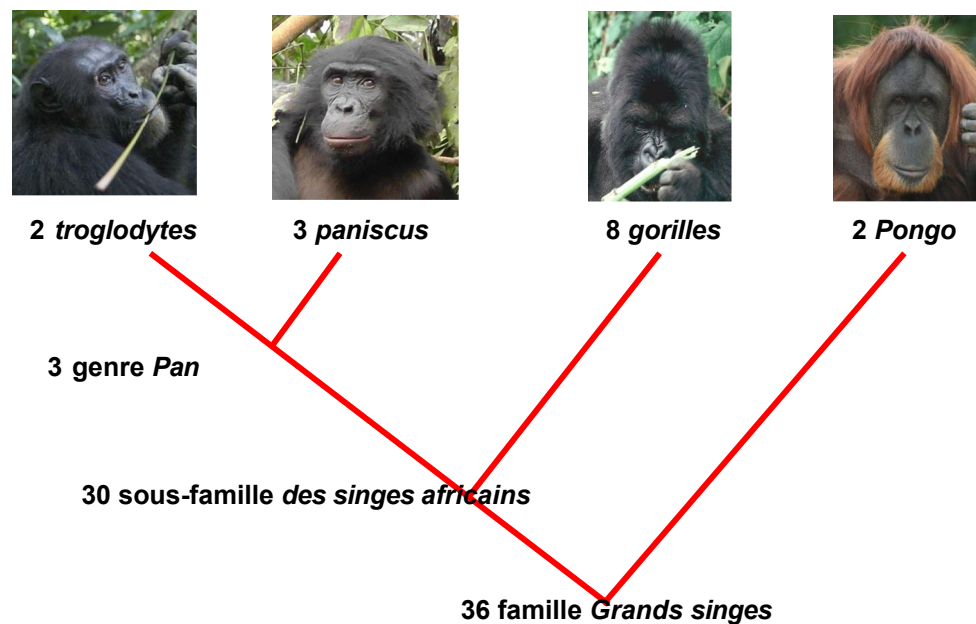


Fig. 1 La distribution des gestes parmi les espèces et les genres de grands singes vivants, sur la base des connaissances actuelles : le nombre de gestes spécifiques à chaque clade est indiqué, révélant un chevauchement important à des niveaux taxonomiques plus élevés. Lorsqu'un geste est présent chez tous les *Pongo*, *Gorilla*

et *Pan*, il a été considéré comme typique des grands singes même s'il n'a pas encore été enregistré à la fois chez *troglodytes* et *paniscus*. Il est à noter qu'un geste, le *grand grattement bruyant*, semble avoir été perdu dans le genre *Gorilla*, bien qu'il soit évidemment difficile de s'assurer de son absence.

L'explication la plus parcimonieuse est celle de la descendance commune : le potentiel de faire les gestes du répertoire de chaque espèce est inné et donc héréditaire. Cette interprétation reste controversée (Halina et al. 2013), mais à l'heure actuelle, nous considérons que la charge de la preuve devrait incomber aux partisans de l'apprentissage individuel, qui doivent fournir des preuves claires en sa faveur.

### L'ontogenèse est (en grande partie) phylogénétique

La première hypothèse d'ontogenèse gestuelle à étudier était celle d'un apprentissage à partir de congénères, comme pour le langage (Tomasello et al. 1994). Cependant, lorsque les repertoires individuels ont été comparés entre et au sein des communautés, le degré de similitude était le même, ce qui est tout à fait contraire aux dialectes locaux que l'on pourrait attendre d'une transmission sociale des types de gestes. L'apprentissage social peut être important de façon limitée, car plusieurs gestes ont été décrits comme faisant partie de la "culture" des chimpanzés sur la base des différences d'occurrence entre les sites (Whiten et al. 1999) ; autrement, bien sûr, ces différences peuvent refléter un échantillonnage inadéquat de gestes qui sont relativement rares dans certains sites de terrain.

L'idée d'une ritualisation ontogénétique a été proposée (Tomasello et al. 1985 ; Tomasello et Call 2007), basée sur une hypothèse de Plooi (1978). Selon cette hypothèse, le jeune singe essaie d'abord d'atteindre ses objectifs par la force : pour obtenir de la nourriture, il tend la main pour l'attraper ; pour grimper sur la mère, il

lève les deux mains par le bas et s'accroche ; et ainsi de suite. La mère est capable d'interpréter les "désirs" qui se cachent derrière ces actions, avant l'action complète, et dans la plupart des cas, elle est coopérative avec son enfant ; elle réagit donc par anticipation, n'ayant vu que la première partie de la séquence d'actions de l'enfant (un "mouvement d'intention" en termes éthologiques traditionnels : Smith 1977). À son tour, le nourrisson en vient à se fier à cette réaction d'anticipation, il est donc involontairement tutoré par sa mère, et ne se préoccupe que de commencer la séquence : par exemple, lever les deux mains pour grimper sur sa mère. À ce stade, le nourrisson a acquis un geste qu'il peut utiliser à la place de la séquence d'action physiquement efficace par laquelle il a commencé. Ce geste aura des propriétés très spécifiques. Son utilisation sera intentionnelle, puisque c'est ainsi qu'il est né. Sa forme sera physiquement "semblable" à certains aspects initiaux de l'action énergétique, et la forme exacte peut être différente pour différentes paires de tuteur et d'apprenant. Elle sera "à sens unique", en termes de force communicative. En d'autres termes, si la mère a involontairement entraîné le nourrisson à utiliser une action comme geste communicatif, l'inverse n'a pas eu lieu ; ainsi, le geste ne fait pas partie d'un répertoire partagé, mais fonctionne uniquement du nourrisson à la mère (ou à n'importe quel autre individu concerné). La ritualisation ontogénétique ne reposant que sur le conditionnement classique, il n'y a pas de doute qu'elle puisse se produire : dans des cas spécifiques, un tel apprentissage dyadique a été montré pour modifier la gestuelle des grands singes (Halina et al. 2013). Mais cela rend-il compte de l'acquisition du répertoire gestuel dans son ensemble ? Ce que l'on sait de la gestuelle des grands singes en général

correspondent aux caractéristiques attendues de la ritualisation ontogénétique ?

Tout d'abord, il n'est plus nécessaire d'expliquer l'idiosyncrasie, car les études approfondies ne révèlent que peu d'idiosyncrasie ; en fait, l'absence de gestes idiosyncrasiques devient un problème pour l'idée d'un apprentissage individuel de chaque geste. Comme les répertoires sont généralement typiques de l'espèce et largement partagés, même entre les espèces et les genres, l'explication alternative d'un répertoire hérité - en termes courants, l'idée de gestes "innés" - est possible et biologiquement plus simple. Telle a été l'explication acceptée des répertoires de signaux chez d'autres espèces animales, telle qu'elle a été décrite pour la première fois par Lorenz (1966) : la ritualisation phylogénétique. La ressemblance fréquente entre le geste communicatif et l'action physiquement efficace pour le même résultat est neutre entre ces théories. De même que l'on peut s'attendre à ce que le processus de conditionnement de la ritualisation ontogénétique s'empare d'une partie de l'action efficace, de même le processus évolutif de la ritualisation phylogénétique sera le plus susceptible d'agir sur une variation de ce type : la forme reflétera souvent la fonction, dans les deux cas. La ritualisation ontogénétique a été considérée comme aboutissant à des gestes utilisés intentionnellement ; il a été admis que d'autres gestes de singes seraient innés, mais qu'ils ne seraient pas utilisés intentionnellement (Tomasello et Call 2007). Cependant, lorsque nous avons divisé le répertoire des gorilles, et plus tard des chimpanzés, entre les gestes dont la forme reflétait plausiblement leur fonction et ceux pour lesquels il ne semblait pas y avoir de relation évidente, nous avons constaté que les deux types de gestes étaient utilisés tout aussi intentionnellement (Genty et al. 2009 ; Hobaiter et Byrne 2011a) : il n'y avait pas de distinction à faire. Peu d'attention a été accordée à la prédiction de la ritualisation ontogénétique des gestes à sens unique. Bien sûr, dans certains cas, le processus de ritualisation peut s'être produit de A à B, et aussi de B à A, produisant une symétrie ; mais il devrait au moins y avoir de nombreux cas où il ne s'est pas produit, ou où la forme du geste qui a été ritualisée diffère entre A et B. Ces possibilités ont été examinées explicitement chez le bonobo, mais aucune preuve convaincante de gestes à sens unique n'a été trouvée (Graham et al. 2016). L'utilisation et la compréhension des gestes sont symétriques.

Plus généralement, la quantité de "travail" que chaque singe devrait accomplir pour acquérir un répertoire de 70 à 80 gestes compris par la plupart des membres de son groupe social et, inversement, pour apprendre la signification de chacun de leurs propres gestes lorsqu'ils sont faits envers lui-même, rend l'explication de tous les gestes comme une question d'apprentissage individuel dans des contextes sociaux dyadiques plutôt invraisemblable (Byrne 2016). Dans certains cas, l'historique de renforcement nécessaire est très difficile à imaginer. Par exemple, considérons comment un bébé chimpanzé pourrait apprendre par ritualisation ontogénétique à utiliser le geste de tendre la main avec le dos de la main vers la cible et d'agiter les doigts vers la cible.

(*hand fling*), lorsqu'il veut que la cible s'éloigne (Hobaiter et Byrne 2011a, 2014). Le geste ressemble à l'action physiquement efficace d'une gifle au visage : mais est-il plausible qu'un enfant commence sa vie en giflant des adultes ? En bref, les preuves d'une ritualisation ontogénétique comme mécanisme d'acquisition de la plupart des gestes des grands singes semblent faibles. Récemment, Frohlich et al. (2016) ont proposé une modification de la théorie, dans laquelle un échange de comportements sociaux aboutit à une compréhension partagée qui peut être généralisée entre les individus. Ils soutiennent que la variation des gestes employés pour des objectifs similaires par les individus à la fois au sein et entre les groupes ne peut pas être réalisée par un répertoire de signaux biologiquement hérité. Cependant, cela semble provenir d'une mauvaise compréhension de l'argument phylogénétique. La ritualisation phylogénétique limite le répertoire potentiel des types de gestes disponibles. Au sein de ce vaste ensemble de signaux, le sous-ensemble de gestes employés régulièrement peut être affiné par l'interaction sociale (Hobaiter et Byrne 2011b), comme c'est le cas pour l'accord des phonèmes dans le langage humain (Oyama 1976). Ainsi, des études récentes qui soulignent l'importance des interactions sociales dans le développement de la gestuelle (voir par exemple : Bard et al. 2013 ; Frohlich et al. 2016 ; Hobaiter et Byrne 2011b ; Schneider et al. 2012) ne sont pas incompatibles avec un ensemble phylogénétiquement ritualisé de types de gestes disponibles.

Tanner et al. (2006) ont proposé que les grands singes possèdent un mécanisme puissant, semblable à la "correspondance intermodale" que Meltzoff et ses collègues (Meltzoff et Moore 1977 ; Meltzoff et Prinz 2002) ont suggéré comme étant à la base de l'imitation du nourrisson humain. Ils suggèrent que les singes peuvent représenter mentalement les actions des autres, puis les mettre en œuvre par une sorte de mime. Selon cette hypothèse de "cartographie de l'action", des gestes tels que le *battement de la main* pourraient avoir pour origine la mise en scène du mouvement que le signaleur voudrait que son public suive. Cependant, étant donné les capacités limitées des singes adultes à mimer (Russon et Andrews 2011), des preuves plus solides seraient nécessaires pour accepter un mécanisme aussi puissant pour l'origine des gestes des singes.

En revanche, il est non seulement plus simple de considérer que le répertoire de chaque espèce est largement déterminé par la biologie, mais cela explique également bien les faits disponibles : cela rend compte de la distribution phylogénétique des gestes partagés montrée dans la figure 1. Si les gestes des singes sont en quelque sorte innés, il ne faut pas en déduire qu'ils sont présents à la naissance, rigides et inflexibles, ou à l'abri des effets du développement, pas plus, par exemple, que la marche bipède chez l'homme. Cela n'exclut pas non plus la possibilité que certains gestes puissent être appris : soit socialement, en copiant la forme de geste utilisée par d'autres comme tradition sociale, ce que les chimpanzés au moins sont capables de faire (Byrne et al. 2011 ; Hobaiter et Byrne 2010) ; soit par ritualisation ontogénétique (Halina et al. 2013), un processus qui peut être particulièrement probable en captivité lorsque les grands singes sont capables d'apprendre les gestes de leurs congénères.

ont trop de temps à perdre. Dans l'ensemble, cependant, un singe développe son répertoire de gestes de communication en explorant son propre potentiel inné à faire une large gamme de gestes différents pour une gamme de buts différents. Le résultat est un système de communication dans lequel tout membre d'une communauté de singes peut faire n'importe quel geste typique de son espèce.

### La signification des gestes est partagée

La "signification" est un terme lourd de sens lorsqu'il s'agit de communication animale. Normalement, afin d'éviter l'imputation injustifiée de buts aux signaleurs, les biologistes décrivent les signaux par leur fonction : les effets qu'ils produisent sur les audiences et les bénéfices de ces effets pour le signaleur (Evans et al. 1993 ; Gaunet et Deputte 2011). Mais puisque l'intentionnalité des gestes des grands singes a été solidement établie, il convient de se demander ce que les signaleurs *veulent dire* : quels effets *veulent-ils* produire ? Dans le jeu, bien sûr, les gestes ne sont pas nécessairement utilisés avec la même signification (Fagen 1981 ; et voir Tanner et Perlman 2016, pour une analyse récente de l'utilisation des gestes dans le jeu). En effet, la plupart des gestes ont, parmi leurs significations, une fonction spécifique à la modulation du jeu : initier le jeu, escalader ou tempérer son intensité (Cartmill et Byrne 2010 ; Genty et al. 2009 ; Hobaiter et Byrne 2014). Il est donc important, lorsque l'on cherche à trouver la signification normale d'un geste, de n'utiliser que des données provenant de contextes non ludiques. En pratique, les données provenant d'animaux sauvages sont donc susceptibles d'avoir la plus grande valeur, car la vie des grands singes captifs en bonne santé risque d'être dominée par le jeu ou le repos.

Pour étudier le sens voulu, il ne suffit pas de mesurer les effets, dont certains peuvent être des conséquences inattendues ou même des rebuffades délibérées du signal. Afin d'exclure ces réponses potentiellement déroutantes, nous ne sélectionnons pour l'analyse que les cas où la réponse du public cible a été acceptée comme apparemment satisfaisante par le signaleur : quelque chose que nous pouvons juger par l'arrêt de la signalisation (Cartmill et Byrne 2010 ; Genty et al. 2009 ; Hobaiter et Byrne 2014). L'accumulation de telles réponses est traitée comme le "Résultat Apparemment Satisfaisant" (ASO) d'un geste, une version opérationnalisée de la signification du geste (notez qu'il y aura certainement des cas où le signaleur abandonnera tout simplement sa tentative. Ces cas donneront lieu à de fausses indications vers un ASO. Il faut donc s'attendre à ce que des "ASO" parasites et de faible fréquence se produisent comme bruit de fond et que seuls les modèles récurrents soient fiables).

En principe, il serait possible pour une communauté de singes d'avoir des gestes avec des significations individuelles spécifiques, de sorte qu'un public devrait savoir qui fait un geste pour en discerner la signification. Dans la pratique, les

Les données disponibles vont à l'encontre de cette possibilité : l'identité individuelle n'interagit pas avec la signification des gestes (chimpanzés : Hobaiter et Byrne 2014 ; bonobos : Graham et al. 2016). Il est plus réaliste de penser que certains signaux peuvent être émis par une classe d'âge et de sexe et dirigés vers une autre, ce qui est d'ailleurs le cas dans de nombreux systèmes de communication animale. La capacité à faire un geste spécifique pourrait se retrouver chez certains individus, et la capacité à le comprendre chez d'autres. Ce schéma peut être considéré comme un cas particulier d'utilisation de gestes "à sens unique", déjà mentionné, et nos preuves chez les bonobos sont pertinentes (Graham et al. 2016). Pour chaque type de geste, nous avons enregistré les cas où les individus l'ont utilisé ou ont réagi de manière appropriée. Ensuite, nous avons catégorisé les individus en tant que mâle ou femelle, et adulte ou juvénile. Lorsque moins de 3 cas ont été enregistrés au total, les données ont été écartées ; dans presque tous les cas restants, on a constaté que les gestes étaient à *la fois* utilisés *et* compris par chaque groupe social. Il y a donc toutes les raisons de penser que les gestes des grands singes forment un système de communication mutuellement compris : tous les membres d'une communauté ont le potentiel de faire et de comprendre tous les nombreux gestes typiques de l'espèce dans des circonstances appropriées.

Même si les formes physiques des gestes sont largement partagées entre les espèces de singes, il se peut que leur signification diffère d'une espèce à l'autre. Pour étudier cette possibilité, nous avons comparé la signification des gestes utilisés par les chimpanzés et les bonobos (Graham et al. en prép-b). Pour chaque type de geste, nous avons noté, parmi toutes les issues possibles, celles qui semblaient satisfaire les signaleurs et celles qui ne les satisfaisaient pas : le degré de similitude de ces issues dans les deux espèces a donné un indice de similarité dans l'utilisation. Nous avons ensuite généré 10 000 assignations aléatoires de gestes à des significations, avec la contrainte que chacune devait avoir le même nombre de significations par geste et le même nombre de gestes par signification que les données réelles. Les chimpanzés et les bonobos étaient significativement plus similaires que ce qui était attendu de ce test de randomisation dans la façon dont ils assignaient les gestes aux OSA : en effet, pas une seule paire d'assignations aléatoires n'a donné une valeur aussi élevée que la similarité réelle entre les deux espèces. Cela implique que le système de communication gestuelle est commun à ces singes étroitement apparentés. Etant donné que les formes physiques des gestes sont largement partagées avec d'autres genres, chez *Gorilla* et même chez *Pongo*, qui est relativement peu apparenté, il semble probable que les attributions de signification aux formes gestuelles seront également partagées par l'ensemble des grands singes.

### Comment les gestes transmettent-ils le sens ?

Pour toutes les espèces de singes, le répertoire de gestes est beaucoup plus important que le nombre de significations (ASO) qui ont été identifiées (ASO non ludiques : orang-outan 5 : Cartmill and

Byrne 2010 ; gorille 10 : Genty et al. 2009 ; chimpanzé 15 : Hobaiter et Byrne 2014 ; bonobo 14 : Graham et al. in prep-b). Ainsi, soit nous n'avons tout simplement pas réussi à différencier le sens à un niveau suffisamment fin, et en réalité il y a beaucoup plus de nuances de sens, chacune étant con- veillée sans ambiguïté par un geste particulier ; soit certains gestes sont redondants. Le fait que les singes, lorsqu'ils sont confrontés à des difficultés pour atteindre le sens qu'ils veulent donner (par exemple, un gardien qui " échoue " délibérément à comprendre les intentions d'un singe, dans le cadre d'une expérience planifiée), peut être considéré comme une preuve de la capacité des singes à comprendre les intentions d'un singe : Cartmill et Byrne 2007), substituent facilement différents types de gestes, ce qui suggère que le lexique des gestes est réellement redondant. Le degré de redondance varie : chez les chimpanzés, certains objectifs sont régulièrement atteints avec un seul type de geste, tandis que d'autres nécessitent apparemment plusieurs types. Hobaiter et Byrne (2014) ont noté que ces derniers semblaient souvent être dans des cas où il n'y avait pas de réponse canonique (par exemple, lors d'une demande d'affiliation), alors que dans les cas où la réponse appropriée était évidente (par exemple, lors de l'initiation au toilettage), un seul type de geste était employé. Ils suggèrent que la redondance des gestes pourrait être utile dans les situations nécessitant une négociation. On ne sait pas encore si cette conjecture résistera à une analyse plus poussée et si elle s'appliquera à d'autres espèces.

Dans de nombreux cas, un seul geste semble avoir plus d'une signification : même lorsque les données de jeu sont exclues, il est typique de trouver deux ou plusieurs ASO associés à un seul geste (Cartmill et Byrne 2010 ; Genty et al. 2009 ; Graham et al. in prep-b ; Hobaiter et Byrne 2014). Étant donné que nous avons identifié plus de gestes que d'OSA, cette ambiguïté apparente nous laisse perplexes. Cependant, il se peut que l'ambiguïté ne soit pas apparente pour les grands singes eux-mêmes, tout comme nous remarquons rarement l'ambiguïté d'un mot dans un discours normal. Prenons le mot parlé /ba.rk/. Si nous avons emmené notre chien chez le vétérinaire, nous entendons le mot pour signifier une vocalisation ; si nous envisageons les dommages causés à un arbre précieux par un conducteur imprudent, nous entendons le mot pour signifier l'épithélium de l'arbre ; en discutant de l'histoire de la marine marchande, le même mot peut être entendu pour désigner un navire (barque). Nous n'avons pas conscience de déterminer lequel des sens ambigus est visé : en effet, la plupart des gens ignorent que tant de mots de la vie quotidienne sont lexicalement ambigus (Vitello et Rodd 2015). Le contexte pourrait-il également aider à la désambiguïté des gestes des grands singes ? Pour les types de gestes des bonobos présentant plusieurs ASO, nous avons examiné la distribution des ASO dans différents contextes interpersonnels et comportementaux. Pour chaque geste, la distribution des OSA était significativement différente dans différents contextes, l'ambiguïté de la signification voulue étant presque complètement levée dans le contexte (Graham et al. in prep-a). Si nous devions comparer le lexique gestuel d'un singe avec les mots d'un utilisateur de la langue, ces données impliqueraient que chacun des OSA non ludiques reflète des homonymes de gestes, augmentant ainsi considérablement la taille du répertoire gestuel des singes.

Les significations intentionnelles que les gestes signalent sont, dans l'ensemble, assez prosaïques (Cartmill et Byrne 2010 ; Genty et al. 2009 ; Graham et al. in prep-b ; Hobaiter et Byrne 2014). Nos étiquettes pour les OSA donnent l'idée : "acquérir un objet" fait que l'objet est donné ; "me suivre" fait que le signaleur est suivi ; "grimper sur moi" fait qu'un enfant grimpe sur le corps d'un adulte qui s'occupe de lui ; "attention sexuelle (au mâle)" fait qu'une femelle répond sexuellement au signaleur ; "arrêter ça" fait cesser ou changer le comportement actuel, et ainsi de suite (tous les exemples sont tirés du lexique des chimpanzés : Hobaiter et Byrne 2014). Quelques significations intentionnelles impliquent des résultats spécifiques à des lieux : "repositionner le corps" amène la cible à se mettre dans la position indiquée et à la maintenir ; "s'occuper d'un endroit spécifique" amène l'attention de la cible à se concentrer sur l'endroit indiqué. Ces gestes ont plusieurs fois été considérés comme référentiels ou iconiques (Genty et Zuberbuehler 2015 ; Pika et Mitani 2006 ; Tanner et Byrne 1996), mais il convient d'être prudent avec ces étiquettes. Aucun des gestes ne peut être compris sans l'information supplémentaire de l'endroit où ils sont effectués ou vers lequel ils sont effectués : le terme déictique serait donc plus approprié que le terme référentiel. De plus, ces gestes n'impliquent pas de pointage distal, il n'est donc pas évident que les grands singes aient besoin de comprendre la relation déictique entre le geste et l'intention. Par exemple, il est rapporté que les chimpanzés de la communauté de Ngogo, en Ouganda, répondent au *grattage dirigé* d'une partie du corps en toilettant le signaleur à cet endroit (Pika et Mitani 2006) : mais l'observateur comprend-il l'action comme une sorte de pointage, ou son attention a-t-elle simplement été attirée sur le site ? La forme du geste peut physiquement ressembler au modèle de mouvement que le gestateur veut que la cible fasse : par exemple, le *mouvement des bras* d'un gorille suit la trajectoire du mouvement prévu vers l'accouplement par le partenaire (Tanner et Byrne 1996), et le geste de faire signe d'un bonobo, comme le geste humain équivalent, suit le vecteur de mouvement désiré de la cible (Genty et Zuber-Buhler 2015). Mais ces gestes sont-ils correctement interprétés par les grands singes parce qu'ils comprennent l'aspect mimétique des mouvements (Russon et Andrews 2011) - réalisant qu'ils dépeignent le mouvement désiré - ou savent-ils simplement ce qu'ils signifient ? Le cas des nombreux mots anglais d'origine onomatopéique peut être analogue. La plupart des locuteurs et des auditeurs ne connaissent pas l'origine onomatopéique des mots et savent simplement ce qu'ils signifient ; il en va de même pour les gestes iconiques chez les grands singes. En d'autres termes, l'origine phylogénétique du geste peut en effet être basée sur une ressemblance physique avec l'intention du signaleur de guider le partenaire d'accouplement dans une trajectoire souhaitée (Lorenz 1966), mais cette ressemblance peut être opaque pour les utilisateurs actuels.

## Séquences de gestes

Toutes les espèces de singes produisent parfois des gestes en série, ainsi que des gestes isolés ; plusieurs études ont examiné si les conjonctions structurées de gestes modifient ou changent la signification des gestes individuels (Genty et Byrne 2010 ; Hobaiter et Byrne 2011b ; Liebal et al. 2004a). Les résultats ont été uniformément négatifs. Aucun rapport convaincant n'a été fait sur un changement syntaxique de signification basé sur la cooccurrence avec un autre geste, et les gestes donnés dans une série ont la même signification individuelle. Deux explications différentes ont été proposées pour les séries de gestes, et toutes deux peuvent être correctes pour des séries de composition différente. Comme les gestes sont utilisés intentionnellement, mais que le public cible peut être peu réceptif ou réticent, il faut s'attendre à des gestes persistants. Si un singe fait un geste, attend une réponse et, lorsqu'il n'y en a pas, fait un nouveau geste, les chercheurs peuvent enregistrer une série de gestes, bien espacés dans le temps (Liebal et al. 2004a). Du point de vue des grands singes, chaque geste est une tentative distincte d'atteindre un objectif unique : une série de ce type est mieux considérée comme un combat. Cependant, les grands singes font souvent plusieurs gestes en succession rapide vers le même public cible, trop rapidement pour que le suivi de la réponse ait eu lieu (Genty et Byrne 2010 ; Hobaiter et Byrne 2011b). La preuve que ce type de gestuelle est véritablement différent de la simple persistance provient d'une étude qui a divisé des séries de gestes selon que les éléments étaient séparés par [ I s, ou par B1 s (Hobaiter et Byrne 2011b). Dans les séries de gestes bien espacés, le type de geste était généralement le même, répété. En revanche, dans les "séquences" de gestes rapides, la variation du type de geste est beaucoup plus importante : les séquences sont généralement composées de plusieurs synonymes. Quel est l'objectif d'une telle rotation rapide entre des types de gestes de même signification ?

Chez les chimpanzés, les séquences de gestes sont davantage données par les jeunes individus : l'utilisation de séquences diminue régulièrement avec l'âge (Hobaiter et Byrne 2011b). Une possibilité évidente d'expliquer ce schéma serait que les séquences soient données pour mettre l'accent : les jeunes individus pourraient avoir besoin d'insister davantage sur leurs intentions que les plus âgés. Cependant, rien ne prouve que les séquences sont plus efficaces pour évoquer une réponse satisfaisante, toutes choses étant égales par ailleurs ; en effet, les gestes isolés sont plus efficaces. Il semble plutôt que certains gestes spécifiques soient plus efficaces que d'autres, quel que soit l'âge du signaleur. De plus, lorsque les gestes sont catégorisés comme " efficaces " ou " moins efficaces " pour une communauté spécifique de chimpanzés, la probabilité de choisir un geste efficace augmente avec l'âge du signaleur (Hobaiter et Byrne 2011b). Ces faits ont conduit à une hypothèse développementale pour expliquer l'existence de la gestuelle séquentielle. Les jeunes individus, explorant leur

Le répertoire naturel de l'homme est très large et il dispose généralement de plusieurs gestes pour chaque usage : peut-être ne savent-ils pas au départ lequel sera le plus efficace dans leur communauté (*ibid.*). La possibilité d'enchaîner plusieurs de ces synonymes, produisant une séquence de composition variée, rend au moins probable que l'un des gestes s'avérera efficace. Au fur et à mesure qu'ils apprennent quels sont les meilleurs gestes à utiliser, le besoin d'utiliser une séquence diminue. Cette hypothèse permet de prédire que, dans un contexte situationnel entièrement nouveau, la même approche "éparpillée" serait attendue même chez un chimpanzé adolescent ou adulte. L'une des stratégies d'accouplement des chimpanzés, appelée "consortship", constitue justement un test de ce type (Tutin et McGrew 1973). Dans cette stratégie, une femelle adulte sexuellement gonflée quitte la zone centrale de sa communauté avec un seul mâle adulte, restant séparée pendant plusieurs jours au plus fort de sa période de fertilité. Le mâle n'a pas eu l'occasion, en tant que juvénile, de vivre cette situation et, comme prévu, sa communication gestuelle revient à des séquences, dans ses efforts pour persuader la femelle de rester avec lui dans une relation d'affiliation (Hobaiter et Byrne 2012).

Le répertoire actif enregistré des adultes est beaucoup plus faible que celui des juvéniles, qui à son tour est plus grand que celui des nourrissons (Call et Tomasello 2007a ; Genty et al. 2009 ; Tanner et Byrne 1999 ; Tomasello et al. 1989) ; l'hypothèse selon laquelle les jeunes singes expérimentent avec leur répertoire spécifique de manière innée explique ces différences (Hobaiter et Byrne 2011b). Le singe en développement explore d'abord son propre répertoire (potentiel), en utilisant activement de plus en plus de gestes - souvent en séquences, car il n'est pas sûr de savoir quel geste fonctionnerait le mieux. Au fur et à mesure qu'il acquiert ces connaissances supplémentaires, l'utilisation de séquences diminue et de nombreux gestes ne sont plus utilisés du tout, de sorte que les répertoires des adultes donnent l'impression erronée d'être appauvris. L'acquisition est une question d'élagage d'un répertoire inné, plutôt que d'accrétion de nouveaux gestes.

Mais les singes adultes ont-ils oublié les gestes qu'ils avaient l'habitude d'utiliser ? Les données de ce que l'on appelle généralement l'"imitation gestuelle" suggèrent que non. Dans ce paradigme, les sujets apprennent d'abord l'ordre " fais ceci " en utilisant des récompenses alimentaires avec un ensemble d'actions d'entraînement ; ensuite, de nouvelles actions sont introduites et le comportement du sujet est enregistré sur vidéo (Call 2001 ; Cusance et al. 1994 ; Hayes et Hayes 1952). Des codeurs naïfs, à qui l'on montre l'enregistrement, sont facilement capables d'identifier l'action nouvelle que les sujets ont vue ; cependant, bien que les copies correspondent aux démonstrations, elles sont souvent plutôt médiocres : par exemple, une action de se couvrir les oreilles à deux mains peut être copiée avec une seule main. Ces données sont généralement interprétées comme la preuve que les grands singes peuvent imiter des actions arbitraires et nouvelles, mais il existe une autre possibilité. Avec les vastes répertoires de gestes dont les grands singes sont naturellement dotés de par leur biologie, les démonstrations peuvent



ne faire qu'amorcer des gestes déjà présents dans le répertoire potentiel, mais qui ne sont plus utilisés à l'âge adulte (Byrne et Tanner 2006). Cette hypothèse peut expliquer pourquoi les "copies" n'étaient souvent pas très précises : parce qu'il ne s'agissait pas de copies d'actions nouvelles, mais plutôt de gestes du sujet individuel qui n'avaient pas été utilisés au cours des dernières années, mis en évidence par la facilitation de voir une action physiquement similaire effectuée par l'expérimentateur. Pour tester cette hypothèse, il faudrait que le sujet expérimental dispose d'un répertoire presque complet, basé sur des années d'observation minutieuse : or, c'est exactement ce qui s'est passé pour le gorille Zura, qui a fait partie d'une étude de 11 ans sur les gestes (Tanner 1998). Zura a commencé à "imiter" spontanément les actions humaines effectuées par la chercheuse, Joanne Tanner. Tanner a choisi de démontrer des actions spécifiques qu'elle jugeait nouvelles pour Zura ; mais lorsque les "imitations" de Zura ont été comparées à la base de données à long terme de ses gestes, il s'est avéré que chacun d'entre eux avait déjà été utilisé auparavant (Byrne et Tanner 2006). Les gestes que Zura avait exécutés spontanément il y a longtemps étaient ceux qu'elle produisait en réponse aux démonstrations, et non des copies imitées de ce qu'on lui montrait : ils étaient donc souvent légèrement différents, comme c'est le cas dans d'autres rapports d'imitation gestuelle. L'amorçage d'éléments rarement utilisés dans un répertoire très étendu peut donc expliquer le comportement de tous les grands singes qui ont montré une "imitation gestuelle", ce qui implique que les gestes explorés et rejetés par les singes au cours du processus de croissance ne sont pas perdus, mais restent dans leur répertoire gestuel passif. On peut supposer que les grands singes restent conscients de la signification des gestes et qu'ils les reconnaîtraient s'ils étaient utilisés par d'autres, même s'ils ne les utilisent plus eux-mêmes.

## Conclusions

Il reste sans doute beaucoup à découvrir sur la gestuelle des grands singes, mais ce que nous savons aujourd'hui nous laisse perplexes. Les singes font des gestes délibérément et volontairement, afin d'influencer des publics cibles spécifiques, dont ils apprécient clairement la direction de l'attention et dont ils tiennent compte pour choisir le type de geste à utiliser. Par rapport aux mots humains, les significations qu'un signaleur entend transmettre en utilisant des gestes sont relativement peu nombreuses et simples. Cependant, comme dans le cas des mots, les gestes des grands singes ont souvent plusieurs significations distinctes, qui sont largement désambiguïsées par le contexte situationnel. Ainsi, la taille réelle du répertoire d'un singe doit être largement sous-estimée en comptant les formes de gestes, comme c'est le cas actuellement. En raison de la taille importante du répertoire et du nombre relativement faible de significations intentionnelles qu'il permet d'atteindre, les gestes des grands singes sont redondants. Le plus surprenant est peut-être l'ontogenèse des gestes. Il ne fait aucun doute qu'à l'occasion, les grands singes ajoutent des modèles d'action idiosyncrasiques à leur répertoire gestuel par le conditionnement mutuel au sein d'une dyade régulière que l'on peut observer chez les grands singes.

On a parlé de ritualisation ontogénétique, mais ce phénomène est apparemment beaucoup plus rare qu'on ne le pensait autrefois, et des études approfondies sur le terrain des gestes chez les chimpanzés et les bonobos n'ont fourni aucune preuve à cet égard. Sans doute, occasionnellement, une tradition locale d'utilisation d'un geste peut se développer, propre à une seule population, mais cela aussi semble relativement peu fréquent. La grande majorité des gestes du répertoire des grands singes - et c'est un grand nombre, comparé à celui de la plupart des autres animaux - sont innés, en ce sens que le potentiel de développer une forme gestuelle particulière et de l'utiliser pour une gamme particulière et restreinte d'objectifs fait partie de l'héritage biologique de l'espèce. De plus, l'origine phylogénétique de nombreux gestes est relativement ancienne, puisque les formes gestuelles sont largement partagées entre les différents genres de la famille des grands singes (et que leur signification est la même d'une espèce à l'autre, du moins au sein de *Pan*). Les jeunes individus, apparemment incertains des gestes les plus efficaces pour leur objectif, utilisent plusieurs gestes équivalents et génèrent ainsi des séquences de gestes rapides. Au fur et à mesure qu'ils acquièrent de l'expérience, ils choisissent de plus en plus les gestes uniques les plus efficaces : l'apprentissage de l'utilisation se fait par élagage, comme dans le cas du développement phonémique chez l'homme. Par conséquent, les adultes utilisent moins de types de gestes que les jeunes animaux et s'appuient moins sur des séquences. L'acquisition d'un répertoire adulte est un processus qui consiste d'abord à explorer le potentiel inné de l'espèce à utiliser un grand nombre de gestes, puis à se restreindre progressivement à un répertoire final (actif) beaucoup plus petit. Les adultes n'ont apparemment pas oublié leur répertoire complet de gestes, car leur répertoire latent peut être révélé expérimentalement. Dans l'"imitation gestuelle", les gestes de ce vaste répertoire latent sont facilités. Comme les copies font en fait partie du propre répertoire de l'individu, la correspondance avec les démonstrations n'est souvent pas parfaite.

Nous nous trouvons face à une énigme. Nous savons que les grands singes peuvent facilement apprendre de nouveaux gestes manuels, comme le montrent les études sur le " langage des singes " des singes élevés à la maison (Fouts et al. 1989 ; Gardner et Gardner 1969 ; Gardner et al. 1989 ; Miles 1990 ; Patterson et Linden 1981). Alors pourquoi n'utilisent-ils pas cette capacité pour augmenter leurs répertoires gestuels naturels de manière appropriée à leur écologie individuelle et aux circonstances sociales ? Il semble possible que le répertoire inné des grands singes soit si étendu qu'ils n'atteignent jamais le point où ils ont besoin de communiquer quelque chose de plus : les gestes sont en effet redondants, de sorte que si une différenciation plus poussée du sens était nécessaire, les formes gestuelles sont déjà disponibles pour être coopérées. Cette explication suggère un manque d'imagination surprenant. Nous pourrions faire une analogie avec une situation familière à de nombreux enseignants de maternelle : deux enfants qui apprennent à lire et à écrire. L'un, dyslexique mais brillant et très motivé, a du mal à maîtriser les mécanismes du processus, mais profite réellement de la lecture et de l'écriture qu'il peut réaliser ; l'autre apprend rapidement les techniques, mais ne voit pas vraiment l'intérêt de la lecture, et encore moins de l'écriture,

par manque d'imagination. Peut-être la communication restreinte des grands singes provient-elle d'une limitation générale de leur imagination, plutôt que d'un blocage spécifique de l'utilisation des gestes pour communiquer ?

Respect des normes éthiques

Conflit d'intérêts Tous les auteurs déclarent ne pas avoir de conflit d'intérêts.

Droits de l'homme et de l'animal Cet article de synthèse ne contient aucune nouvelle étude réalisée par l'un des auteurs avec des participants humains ou des animaux.

Libre accès Cet article est distribué selon les termes de la licence internationale Creative Commons Attribution 4.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), qui permet l'utilisation, la distribution et la reproduction sans restriction sur n'importe quel support, à condition de mentionner les auteurs originaux et la source, de fournir un lien vers la licence Creative Commons et d'indiquer si des changements ont été apportés.

## Références

- Bard KA, Dunbar S, Maguire-Herring V, Hayes KG, McDonald K (2013) Gestures and social-emotional communicative development in chimpanzee infants. *Am J Primatol* 76:14-29
- Byrne RW (2016) *Evolving insight*. Oxford University Press, Oxford
- Byrne RW, Tanner JE (2006) Gestural imitation by a gorilla : evidence and nature of the phenomenon. *Int J Psychol Psychol Ther* 6:215-231
- Byrne RW, Hobaite C, Klailova M (2011) Local traditions in gorilla manual skill : evidence for observational learning of behavioral organization. *Anim Cogn* 14(5):683-693
- Call J (2001) Body imitation in an enculturated orangutan (*Pongo pygmaeus*). *Cybern Syst* 32:97-119
- Call J, Tomasello M (2007a) The gestural communication of apes and monkeys. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale
- Call J, Tomasello M (2007b) Le répertoire gestuel des chimpanzés (*Pan troglodytes*). In : Call J, Tomasello M (eds) The gestural communication of apes and monkeys. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, pp 17-39.
- Cartmill EA, Byrne RW (2007) Orangutans modify their gestural signaling according to their audience's comprehension. *Curr Biol* 17(15):1345-1348
- Cartmill EA, Byrne RW (2010) Semantics of primate gestures : intentional meanings of orangutan gestures. *Anim Cogn* 13:793-804
- Cartmill EA, Byrne RW (2011) Addressing the problems of intentionality and granularity in non-human primate gesture. In : Gale S, Ishino M (eds) Integrating gestures. The interdisciplinary nature of gesture. John Benjamin, Amsterdam, pp 15-26
- Crockford C, Wittig RM, Mundry R, Zuberbuehler K (2012) Wild chimpanzees informational ignorant group members of danger. *Curr Biol* 22(2):142-146
- Custance DM, Whiten A, Bard KA (1994) The development of gestural imitation and self-recognition in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and children. In : Roeder JJ et al (eds) Current primatology. Social development, learning and behaviour, vol 2. Université Louis Pasteur, Strasbourg, pp 381-387
- Darwin C (1872) L'expression des émotions chez l'homme et les animaux. John Murray, Londres
- Dawkins R (1986) L'horloger aveugle. Longman, Londres
- De Waal FBM (1988) The communicative repertoires of captive bonobos (*Pan paniscus*) compared to that chimpanzees. *Behaviour* 106:183-251
- Evans CS, Evans L, Marler P (1993) On the meaning of alarm calls : functional reference in an avian vocal system. *Anim Behav* 46(1):23-38
- Fagen R (1981) *Animal play behaviour*. Oxford University Press, Oxford
- Fitch WT (2010) L'évolution du langage. Cambridge University Press, Cambridge
- 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.
- Froehlich M, Wittig RM, Pika S (2016) Should I stay or should I go ? Initiation du voyage conjoint dans les dyades mère-nourrison de deux communautés de chimpanzés à l'état sauvage. *Anim Cogn* 19(3):483-500
- 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
- Gaunet F, Deputte BL (2011) Functionally referential and intentional communication in the domestic dog : effects of spatial and social contexts. *Anim Cogn* 14(6):849-860
- Genty E, Byrne RW (2010) Pourquoi les gorilles font-ils des séquences de gestes ? *Anim Cogn* 13:287-301
- Genty E, Zuberbuehler K (2015) Iconic gesturing in bonobos. *Commun Integr Biol* 8(1):e992742
- Genty E, Breuer T, Hobaite C, Byrne RW (2009) Gestural communication of the gorilla (*Gorilla gorilla*) : repertoire, intentionality and possible origins. *Anim Cogn* 12:527-546
- Graham KE, Furuichi T, Byrne RW (in prep-a) Bonobo gestures have different meanings in different contexts
- Graham KE, Hobaite C, Ounsley J, Furuichi T, Byrne RW (in prep- b) Defining the meanings of bonobo gestures : bonobo and chimpanzee gestures share the same meanings (Définir la signification des gestes des bonobos : les gestes des bonobos et des chimpanzés ont la même signification).
- Graham KE, Furuichi T, Byrne RW (2016) The gestural repertoire of the wild bonobo (*Pan paniscus*) : a mutually understood communication system. *Anim Cogn* 20(2):171-177
- Halina M, Rossano F, Tomasello M (2013) The ontogenetic ritualization of bonobo gestures. *Anim Cogn* 16(4):653-666
- Hayes KJ, Hayes C (1952) Imitation in a home-raised chimpanzee. *J Comp Physiol Psychol* 45:450-459
- Hobaite C, Byrne RW (2010) Able-bodied wild chimpanzees imitate a motor procedure used by a disabled individual to overcome handicap. *Public Libr Sci One* 5(8):e11959
- Hobaite C, Byrne RW (2011a) Le répertoire gestuel du chimpanzé sauvage. *Anim Cogn* 14:745-767
- Hobaite C, Byrne RW (2011b) Serial gesturing by wild chimpanzees : its nature and function for communication. *Anim Cogn* 14:827-838
- Hobaite C, Byrne RW (2012) Gesture use in consortship : wild chimpanzees' use of gesture for an 'evolutionary urgent' purpose. In : Pika S, Liebal K (eds) Developments in primate gesture research. John Benjamins Publishing Company, Amsterdam, pp 129-146.
- Hobaite C, Byrne RW (2014) The meanings of chimpanzee gestures. *Curr Biol* 24:1596-1600
- Hobaite C, Byrne RW (2017) Qu'est-ce qu'un geste ? Une approche basée sur le sens pour définir les répertoires gestuels. *Neurosci Biobehav Rev*. doi:10.1016/j.neubiorev.2017.03.008
- Leavens DA, Hopkins WD (1998) Intentional communication by chimpanzees : a cross-sectional study of the use of referential gestures. *Dev Psychol* 34(5):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(1):291-306
- Liebal K, Call J, Tomasello M (2004a) Use of gesture sequences in chimpanzees. *Am J Primatol* 64(4):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
- Lorenz KZ (1966) Evolution of ritualization in the biological and cultural spheres. *Philos Trans R Soc B* 251:273-284
- Marler P, Tenaza R (1977) Signalling behaviour of apes with special reference to vocalization. In : Sebeok T (ed) *How animals communicate*. Indiana University Press, Bloomington, pp 965-1033
- Meltzoff AN, Moore MK (1977) Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science* 198:75-78
- Meltzoff AN, Prinz W (eds) (2002) *The imitative mind : development, evolution, and brain bases*. Cambridge University Press, Cambridge
- Miles HLW (1990) The cognitive foundations for reference in a signing orangutan. In : Parker ST, Gibson KR (eds) "Language" and intelligence in monkeys and apes. Cambridge University Press, Cambridge, pp 511-539.
- Oyama S (1976) Sensitive period for acquisition of a non-native phonological system. *J Psycholinguist Res* 5(3):261-283
- Patterson F, Linden E (1981) *L'éducation de Koko*. Holt, Rinehart et Linden, New York.
- Pika S (2007) Gestures in subadult bonobos (*Pan paniscus*). In : Call J, Tomasello M (eds) *The gestural communication of apes and monkeys*. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, pp 41-67.
- Pika S, Mitani J (2006) Referential gestural communication in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Curr Biol* 16(6):R191-R192
- Pika S, Liebal K, Tomasello M (2003) Gestural communication in young gorillas (*Gorilla gorilla*) : gestural repertoire, learning, and use. *Am J Primatol* 60(3):95-111
- Pika S, Liebal K, Tomasello M (2005) Gestural communication in subadult bonobos (*Pan paniscus*) : repertoire and use. *Am J Primatol* 65(1):39-61
- Plooi FX (1978) Quelques traits fondamentaux du langage chez les chimpanzés sauvages ? In : Lock A (ed) *Action, gesture and symbol*. Academic Press, Londres, pp 111-131
- Pollick AS, de Waal FBM (2007) Ape gestures and language evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 104(19):8184-8189
- Porter S, Brinke LT, Wallace B (2012) Secrets et mensonges : fuite involontaire dans les expressions faciales trompeuses en fonction de l'intensité émotionnelle. *J Nonverbal Behav* 36:23-37
- Russon AE, Andrews K (2011) Orangutan pantomime : elaborating the message. *Biol Lett* 7(4):627-630
- Schel AM, Machanda Zarin, Townsend Simon W, Zuberbühler K, Slocombe Katie E (2013a) Chimpanzee food calls are directed at specific individuals. *Anim Behav* 86(5):955-965
- Schel AM, Townsend SW, Machanda Zarin, Zuberbuehler K, Slocombe KE (2013b) Chimpanzee alarm call production meets key criteria for intentionality. *PLoS ONE* 8(10):e76674
- Schneider C, Call C, Liebal K (2012) What role do mothers play in the gestural acquisition of bonobos (*Pan paniscus*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Int J Primatol* 33:246-262
- Seyfarth RM, Cheney DL (2003) Signalers and receivers in animal communication. *Annu Rev Psychol* 54:145-173
- Seyfarth RM, Cheney DL, Marler P (1980) Vervet monkey alarm calls : semantic communication in a free-ranging primate. *Anim Behav* 28:1070-1094
- Smith WJ (1977) *Le comportement de communication. Une approche éthologique*. President and Fellows of Harvard College, Harvard
- Tanner JE (1998) *Gestural communication in a group of zoo-living lowland gorillas*. Thèse de doctorat non publiée, Université de St Andrews.
- Tanner JE, Byrne RW (1993) Concealing facial evidence of mood : evidence for perspective-taking in a captive gorilla ? *Primates* 34:451-456
- Tanner JE, Byrne RW (1996) Representation of action through iconic gesture in a captive lowland gorilla. *Curr Anthropol* 37:162-173
- Tanner JE, Byrne RW (1999) The development of spontaneous gestural communication in a group of zoo-living lowland gorillas. In : Parker ST, Mitchell RW, Miles HL (eds) *The mentalities of gorillas and orangutans. Comparative perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 211-239
- Tanner JE, Perlman M (2016) Moving beyond 'meaning' : gorillas combiner des gestes en séquences pour un affichage créatif. *Lang Commun*. doi:10.1016/j.langcom.2016.10.006
- Tanner JE, Patterson FG, Byrne RW (2006) The development of spontaneous gestures in zoo-living gorillas and sign-taught gorillas : from action and location to object representation. *J Dev Process* 1:69-102
- Tomasello M (1995) Le langage n'est pas un instinct. *Cogn Dev* 10:131-156
- 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
- Townsend SW, Koski SE, Byrne RW, Slocombe KE, Bickel B, Boeckle M, Braga Goncalves I, Burkart JM, Flower T, Gaunet F, Glock HJ, Gruber T, Jansen DA, Liebal K, Linke A, Miklosi A, Moore R, van Schaik CP, Stoll S, Vail A, Waller BM, Wild M, Zuberbuehler K, Manser MB (2016) Exorciser le fantôme de Grice : une approche empirique pour étudier la communication intentionnelle chez les animaux. *Biol Rev Camb Philos Soc*. doi:10.1111/brv.12289
- Tutin CEG, McGrew WC (1973) Chimpanzee copulatory behavior. *Folia Primatol* 19:237-256
- Vitello S, Rodd Jennifer (2015) Resolving semantic ambiguities in sentences : cognitive processes and brain mechanisms. *Lang Linguist Compass* 9(10):391-405
- Waller BM, Caeiro CC, Davila-Ross M (2015) Orangutans modify facial displays depending on recipient attention. *PeerJ* 3:e827
- Wallman J (1990) *Aping language*. Cambridge University Press, Cambridge
- Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CEG, Wrangham RW, Boesch C (1999) Cultures in chimpanzees. *Nature* 399:682-685
- Wich SA, de Vries H (2006) Les singes mâles se souviennent des membres du groupe qui ont émis des cris d'alarme. *Proc Biol Sci* 273(1587):735-740