Anim Cogn (2017) 20:171-177 DOI
10.1007/s10071-016-1035-9

PAPIER ORIGINAL

# Le répertoire gestuel du bonobo sauvage (Pan paniscus): un système de communication mutuellement compris

Kirsty E. Graham[1] - Takeshi Furuichi[2] - Richard W. Byrne[1]

Reçu : 3 mai 2016 / Révisé : 2 septembre 2016 / Accepté : 6 septembre 2016 / Publié en ligne : 15 septembre 2016
© L'auteur(s) 2016. Cet article est publié en libre accès sur Springerlink.com

Résumé Dans la communication animale, les émetteurs et les récepteurs sont généralement différents : chaque signal est émis par un sous-ensemble d'individus (membres du même âge, du même sexe ou du même rang social) et dirigé vers un autre. Cependant, l'interchangeabilité entre signaleurs et destinataires est possible dans les systèmes où la plupart des signaux sont potentiellement pertinents pour tous les groupes d'âge et de sexe, comme c'est le cas pour la communication gestuelle des grands singes. Dans cette étude sur les bonobos sauvages (*Pan paniscus*), nous avons cherché à découvrir si leur communication gestuelle est effectivement un répertoire communicatif mutuellement compris, dans lequel tous les individus peuvent agir à la fois en tant que signaleurs et destinataires. Alors que les études antérieures n'ont examiné que le répertoire *exprimé*, c'est-à-dire l'ensemble des types de gestes qu'un signaleur déploie, nous avons également examiné le répertoire *compris*, c'est-à-dire l'ensemble des gestes auxquels un destinataire réagit d'une manière qui satisfait le signaleur. Nous avons constaté que la majeure partie du répertoire gestuel était à la fois exprimée et comprise par tous les groupes d'âge et de sexe, à quelques exceptions près, ce qui suggère qu'au cours de leur vie, tous les individus peuvent utiliser et comprendre tous les types de gestes. En effet, plus le nombre d'exemples de gestes augmente, plus la proportion d'individus estimés exprimer et comprendre un type de geste augmente. Nous avons comparé le répertoire communautaire des bonobos à celui des chimpanzés et constaté un chevauchement de 88 %. Les différences observées sont Il est donc possible que le répertoire des types de gestes dont dispose *Pan* soit déterminé biologiquement.

Mots clés Geste - Répertoire compris - Répertoire exprimé - Bonobo - Chimpanzé

Matériel complémentaire électronique La version en ligne de cet article (doi:10.1007/s10071-016-1035-9) contient du matériel complémentaire, qui est disponible pour les utilisateurs autorisés.

✉ Richard W. Byrne
rwb@st-andrews.ac.uk

[1] École de psychologie et de neurosciences, Université de St Andrews, St Andrews, Royaume-Uni

[2] Institut de recherche sur les primates, Université de Kyoto, Kyoto, Japon

## Introduction

La communication animale comprend une vaste gamme de systèmes de signalisation, allant de la coloration d'avertissement des insectes nuisibles à la complexité du langage humain. Le langage est exceptionnel à bien des égards, notamment parce qu'il s'agit d'un système de signaux largement arbitraires qu'une population entière est capable d'utiliser et de comprendre. Dans de nombreux autres systèmes de communication, les signaux qu'un individu peut utiliser sont strictement limités par son âge, son sexe ou sa position sociale. Ainsi, les manifestations visuelles des espèces d'oiseaux en quête de nourriture (Endler et Thery 1996), des araignées paons (Girard et al. 2011), des tritons lisses (Halliday 1974) et des lémuriens à queue annelée (Sauther et al. 1999) ne sont produites que par les mâles adultes et dirigées vers les femelles. Chez d'autres espèces, les femelles dirigent des signaux visuels vers les mâles, par exemple les signaux bioluminescents des lucioles (Lewis et Cratsley 2008) ou les coups d'ailes des vachers (West et King 1988). Chez les vachers, ce signal visuel émis uniquement par les femelles est une réponse à un signal vocal émis uniquement par les mâles (West et King 1988), illustrant le fait que bien que les deux sexes soient signaleurs et destinataires, ils ne sont pas signaleurs et destinataires du même signal.

La communication gestuelle des grands singes pourrait être plus proche du langage, en ce sens qu'aucune restriction de ce type n'a été observée.

interchangeables pour tous les signaux, car les gestes sont des mouvements des membres, de la tête ou du corps, qui peuvent être produits par n'importe quel individu. Des limites à l'interchangeabilité peuvent néanmoins exister, comme dans d'autres espèces. Des exigences physiques évidentes peuvent conditionner l'usage : par exemple, seules les femelles adultes portent les nourrissons et les jeunes enfants et sont donc les seules à déployer des gestes qui signalent "grimpe sur mon dos". De manière moins triviale, les gestes peuvent être limités à des sous-ensembles d'individus en raison de différences subtiles dans les traits adaptés ou l'expérience de développement. L'un des principaux objectifs de la recherche actuelle est de déterminer si la communication gestuelle des grands singes est réellement interchangeable.

Jusqu'à présent, la recherche sur la gestuelle des grands singes s'est concentrée exclusivement sur le répertoire *exprimé*, c'est-à-dire l'ensemble des types de gestes qu'un individu déploie. Des répertoires exprimés ont été décrits pour toutes les espèces de grands singes en captivité (Call et Tomasello 2007 ; Genty et al. 2009 ; Cartmill et Byrne 2010) et pour les chimpanzés sauvages (Hobaiter et Byrne 2011). Ici, nous examinons également le répertoire *compris* - l'ensemble des types de gestes qu'un individu reçoit et comprend par la suite. Les grands singes déploient intentionnellement des gestes (Tomasello et al. 1989 ; Leavens et al. 2005) ; dans la communication intentionnelle de premier ordre, le signaleur utilise des gestes afin de modifier le comportement du destinataire (Dennett 1983), et la signification d'un geste peut être déterminée par son résultat apparemment satisfaisant (ASO), qui est la réaction du destinataire qui satisfait le signaleur, confirmant que l'objectif visé par le signaleur a été atteint (e.g. Cartmill et Byrne 2010 ; Hobaiter et Byrne 2014). Pour déterminer si un geste fait partie du répertoire compris d'un singe, nous adoptons l'approche inverse : si un destinataire réagit à un geste avec un OSA, on peut considérer qu'il a compris ce geste.

L'étude de la communication gestuelle dans la nature permet une meilleure estimation du répertoire qu'en captivité, car l'éventail des circonstances dans lesquelles la communication se produit n'est pas artificiellement limité (par exemple, par l'approvisionnement en nourriture, les interventions vétérinaires, les restrictions de la composition du groupe, la contraception). Une étude de 18 mois sur des chimpanzés sauvages a montré que le répertoire de la communauté était proche de l'asymptote avec 66 types de gestes, une estimation beaucoup plus importante que dans les études précédentes en captivité (Hobaiter et Byrne 2011). Néanmoins, la taille moyenne du répertoire individuel (exprimé) n'était encore que de 10 types de gestes, et les répertoires individuels se sont révélés loin de l'asymptote. Nous proposons donc de maximiser les preuves disponibles en rapportant à la fois les répertoires compris et exprimés des grands singes, afin de dresser un tableau plus précis des répertoires individuels et de détecter d'éventuelles différences d'utilisation entre les espèces. La comparaison de l'utilisation gestuelle exprimée et comprise devrait nous permettre de détecter les limites de l'interchangeabilité entre le signaleur et le destinataire.

Cet article est le premier à répertorier le répertoire communautaire d'une communauté sauvage de bonobos, et offre donc la première occasion de le comparer au répertoire communautaire des chimpanzés sauvages, afin d'étudier le degré de chevauchement entre les deux. Le répertoire des chimpanzés semble être en grande partie typique de l'espèce, dicté par la biologie plutôt qu'acquis sur une base individuelle (Hobaiter et Byrne 2011 ; à noter que certains types de gestes peuvent être appris socialement : Halina et al. 2013), et nous examinons s'il en est de même pour le bonobo. La comparaison avec les autres espèces de *Pan* permet d'explorer la possibilité d'un répertoire *Pan* partagé, et en étudiant nos deux plus proches parents vivants, nous serons peut-être mieux à même de comprendre l'évolution du langage humain.

## Méthodes

### Sites d'étude et sujets

Le travail de terrain a été effectué à Wamba, dans la réserve scientifique de Luo, en République démocratique du Congo (00°10⁰ N, 22°30⁰ E). Nous avons suivi deux communautés voisines de bonobos sauvages : Le groupe E1 ($n$ = 39) est habitué depuis 1974, et le groupe $P$ ($n$ = 30) est habitué depuis 2010. En 2014, la taille totale de l'échantillon était de 63 individus, avec 28 adultes (16 femelles, 12 mâles), 12 adolescents (7 femelles, 5 mâles), 9 juvéniles (6 femelles, 3 mâles), et 14 nourrissons (8 femelles, 6 mâles). En 2015, la taille totale de l'échantillon était de 64 individus, dont 30 adultes (18 femmes, 12 hommes), 8 adolescents (3 femmes, 5 hommes), 10 jeunes (7 femmes, 3 hommes), et 16 nourrissons (10 femmes, 6 hommes).

### Collecte de données

Cette étude a été approuvée par le comité d'éthique de l'école de psychologie et de neurosciences de l'université de St Andrews, et l'autorisation de mener l'étude a été accordée par le ministère de la Recherche scientifique et technologique de la République démocratique du Congo. La collecte des données a eu lieu de février à juin 2014 et de janvier à juin 2015. Nous avons effectué des observations quotidiennes d'environ 05h50 à 12h00, avec un calendrier approximatif de 4 jours de travail et 1 jour de congé, observant les bonobos sur un total de 204 jours, ce qui représente *1159 h de temps d'observation.

Nous avons utilisé l'échantillonnage focal du comportement pour filmer les interactions sociales. L'enregistrement commençait dès que deux individus ou plus se trouvaient à moins de 5 m l'un de l'autre, afin de saisir le début des interactions sociales. Nous avons enregistré des images vidéo à l'aide d'une caméra vidéo Panasonic HDC-SD90, qui dispose d'une fonction de pré-enregistrement qui enregistre continuellement les 3 secondes précédentes.

a importé des séquences et les a classées dans un répertoire de clips à l'aide de FileMaker Pro.

### Codage vidéo

Les gestes ont été définis comme des mouvements physiques discrets et mécaniquement inefficaces du corps observés pendant les périodes de communication intentionnelle, y compris les mouvements du corps entier, des membres et de la tête, mais pas les expressions faciales ou les postures corporelles statiques. Nous avons créé une feuille de codage distincte dans Filemaker Pro pour chaque geste, en enregistrant les informations suivantes : signaleur, destinataire, âge/sexe du signaleur, âge/sexe du destinataire, type de geste, partie de la séquence, partie du combat, vérification de l'auditoire, attente de la réponse, persistance et satisfaction apparente du signaleur. Le *signaleur* est la personne qui fait le geste et le *destinataire* est la personne à qui le geste est destiné. Les groupes d'âge sont tirés de la classification des âges des bonobos établie par Hashimoto (Hashimoto 1997) : nourrisson (<4 ans), juvénile (4-7 ans), adolescent (8-14 ans) et adulte (15+ ans). *Le type de geste* est défini par la forme physique du geste, dans la mesure du possible en suivant les définitions utilisées pour le chimpanzé (Hobaiter et Byrne 2011), mais en ajoutant de nouvelles définitions pour les types de gestes qui n'ont pas été rapportés chez le chimpanzé. Une *séquence* est définie comme une série de gestes donnés par un individu, séparés par des pauses de <1 s. Une série est définie comme une série de gestes ou de séquences donnés par un individu, séparés par des pauses de >1 s. L'*attente de la réponse* est une pause de >1 s après le geste, tout en maintenant le contact visuel. On parle de *persistance* lorsque le signaleur continue à faire des gestes en direction du même destinataire. Chaque geste devait répondre à au moins un critère d'intentionnalité avant d'être accepté pour l'analyse: vérification de l'audience, attente de réponse ou persistance.

Pour le répertoire exprimé, nous avons inclus tous les types de gestes qu'un individu a déployés. Le répertoire compris, cependant, n'était pas simplement les types de gestes qu'un individu recevait, mais les types de gestes qu'il comprenait. Nous avons considéré que le destinataire comprenait une instance de geste si le destinataire réagissait avec un résultat apparemment satisfaisant (ASO) - c'est-à-dire une réaction qui satisfaisait le signaleur, comme le montre l'arrêt des gestes. Le signaleur doit commencer à réagir pendant le geste ou immédiatement après l'arrêt du geste. Notez qu'un ASO doit être un *changement de* comportement : si le destinataire reste dans le même état et que le signaleur arrête de faire des gestes, il n'y a pas eu de changement de comportement de la part du destinataire, et nous avons donc codé "Pas de réponse", et non "ASO". Pour les gestes se produisant dans des séquences, si le destinataire a répondu à la séquence par une OSA, cette OSA a été attribuée à tous les gestes de la séquence.

et pas seulement la dernière instance de geste de la séquence.

### Fiabilité inter-observateurs

Pour corroborer la précision de notre codage vidéo, un second codeur expérimenté, le Dr Catherine Hobaiter, a codé 100 gestes pour les informations suivantes : type de geste, persistance et satisfaction apparente du signaleur. Nous avons calculé la fiabilité inter-observateurs à l'aide du Kappa de Cohen, qui a révélé un accord pour toutes les variables (type de geste $K$ = 0,87, persistance $K$ = 0,70 et signaleur apparemment satisfait $K$ = 0,63).

## Résultats

### Les répertoires communautaires des bonobos et des chimpanzés

Nous avons enregistré 4256 gestes produits intentionnellement et utilisés dans les groupes E1 et P, que nous avons classés en 68 types de gestes (ressource en ligne 1) : le répertoire de la communauté bonobo. Pour les chimpanzés sauvages, 66 types de gestes ont été rapportés (Hobaiter et Byrne 2011), mais dans la présente analyse, nous avons divisé deux des catégories utilisées dans cette étude, *Toucher l'autre*, en *Toucher l'autre* et *Caresser,* et *Présent (sexuel)* en *Présent (organes génitaux vers l'avant)* et *Présent (organes génitaux vers l'arrière),* de sorte que le répertoire comparable des chimpanzés est de 68 types de gestes. Avec cette correction, 60/68 types de gestes des bonobos sont partagés avec les chimpanzés, soit un chevauchement de 88 % (Fig. 1). Comme indiqué dans la légende de la figure 1, plusieurs types de gestes spécifiques aux bonobos ont été découverts chez les chimpanzés après la publication de Hobaiter et Byrne.

### Répertoires exprimés et compris

Le répertoire exprimé moyen pour chaque bonobo était de 14,40 ± SD 7,69 types de gestes, $N$ = 65 (fourchette 1-35) ; le répertoire moyen compris était de 10,48 ± SD 5,86 types de gestes, $N$ = 65 (fourchette 0-30). La combinaison de ces estimations a donné un répertoire global moyen de 18,82 ± SD 9,07 types de gestes, $N$ = 65 (fourchette 1-42). Un test $T$ à sens unique par paires montre que le répertoire global est significativement plus grand que le répertoire exprimé ($t64 = -11{,}29$, $p < 0{,}01$).

Afin d'examiner si certains types de gestes étaient principalement produits par un sous-ensemble d'individus mais compris par un autre, nous avons fait correspondre les instances de gestes dans les répertoires exprimés et compris des individus. Pour cette analyse, nous avons restreint les données aux instances gestuelles (y compris celles des séquences) qui étaient comprises, ce qui donne 2694 instances gestuelles et 60 types de gestes. Dans un premier temps, nous avons

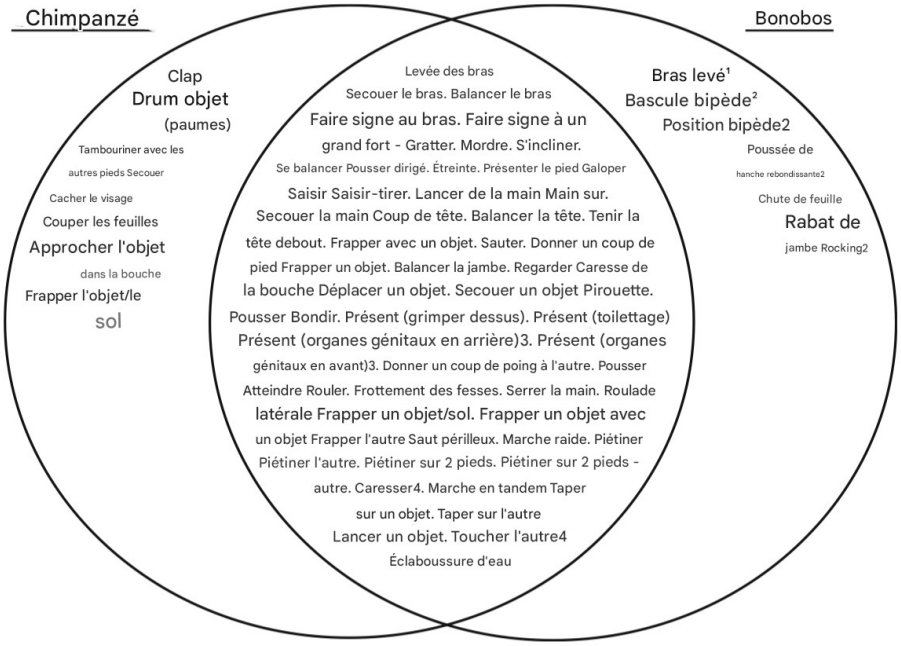


Fig. 1 *Diagramme de Venn* montrant les types de gestes utilisés par les chimpanzés (Hobaiter et Byrne 2011) et les bonobos. Quatre-vingt-huit pour cent des gestes se chevauchent. (1) Observé chez les chimpanzés à Bossou, non rapporté à Budongo (Catherine Hobaiter, communication personnelle). (2) Observé chez les chimpanzés à Budongo, après Hobaiter et Byrne 2011. (Catherine Hobaiter, communication personnelle). (3) Nous avons séparé *Présent (organes génitaux en arrière)* et *Présent (organes génitaux en avant)*, qui ont été combinés en tant que *Présent (sexuel)* dans Hobaiter et Byrne 2011. (4) Nous avons scindé *Stroking* et *Touch other*, qui ont été combinés en tant que *Present (sexual)* dans Hobaiter et Byrne 2011.

a regroupé les individus par sexe (féminin et masculin) et a représenté le nombre d'individus qui expriment, comprennent, ou à la fois expriment et comprennent chaque type de geste (Fig. 2a, b ; Online Resource 2). L'analyse a été limitée aux types de gestes observés plus de trois fois, ce qui donne 47 types de gestes. Tous ont été exprimés et compris par les membres des deux sexes, à l'exception du *battement de jambe*, qui a été exprimé par les mâles mais pas donné à ces derniers.

Nous avons ensuite regroupé les individus par groupes d'âge (adulte + adolescent et juvénile + nourrisson) et représenté graphiquement le nombre d'individus qui expriment, comprennent ou à la fois expriment et comprennent chaque type de geste (Fig. 2c, d). Une fois encore, l'analyse a été limitée aux 47 types de gestes observés plus de trois fois. La plupart des types de gestes ont été à la fois exprimés et compris par les membres des deux groupes d'âge. Cependant, trois types de gestes, *Mordre*, *Bras en l'air* et *Présenter (grimper)*, ont été exprimés par les adultes et les adolescents, mais n'ont pas été donnés à ces derniers. Trois types de gestes, *Mordre*, *Beckon* et *Présenter (grimper)*, ont été reçus et compris, mais pas exprimés par les jeunes et les enfants ; un type de geste, *Rouler*, a été exprimé par les jeunes et les enfants, mais pas donné à ces derniers.

Enfin, nous avons calculé un indice pour chaque type de geste :

$$¼ \frac{\text{\# individus qui ont à la fois exprimé et compris le geste}}{\text{\# Nombre d'individus ayant exprimé ou compris un geste}}$$

Si les données disponibles sont suffisantes, les valeurs proches de 1 indiquent que la plupart des individus utilisent et comprennent le type de geste, tandis que les valeurs proches de 0 révèlent des types de gestes qui sont généralement utilisés et compris par des individus différents. Les valeurs de l'indice sont comprises entre 0,00 et 0,89 (ressource en ligne 2). Nous avons tracé l'indice (variable dépendante) en fonction du nombre total de gestes (variable indépendante) pour chaque type de geste (Fig. 3). L'indice augmente avec le nombre d'instances de gestes, ce qui suggère que pour la plupart des gestes, l'indice sous-estime fortement l'interchangeabilité entre le signaleur et le destinataire. Toutefois, la figure 3 suggère que lorsque 2000 instances ont été échantillonnées, on peut s'attendre à une asymptote d'environ 90 % de chevauchement entre les signaleurs et les destinataires, c'est-à-dire que 90 % de la communauté utilisera et comprendra tous les gestes.

## Discussion

Lorsque les linguistes et les psychologues du développement étudient le vocabulaire d'un individu, ils s'intéressent non seulement aux mots qu'il utilise (le vocabulaire productif), mais aussi aux mots qu'il comprend (le vocabulaire réceptif). Or, les études antérieures sur la communication gestuelle des primates se sont exclusivement concentrées sur le premier,

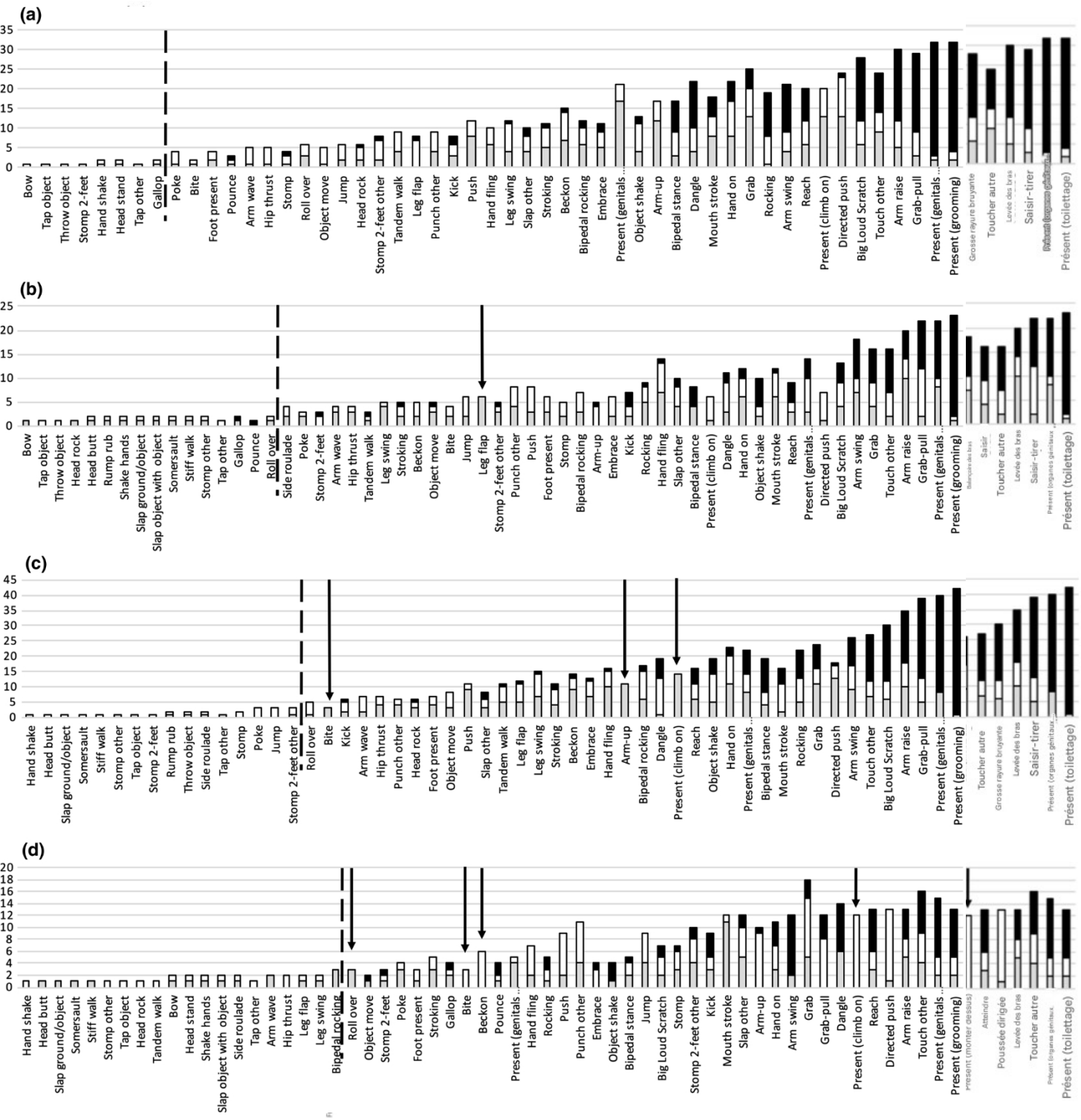


Fig. 2 Histogrammes empilés avec le nombre d'individus en *ordonnée*, montrant pour chaque type de geste le nombre d'individus qui expriment un geste (*en gris)*, comprennent un geste (*en blanc*), ou à la fois expriment et comprennent un geste (*en noir)*. Les histogrammes sont divisés par sexe : a femme, b homme ; et par âge : c adulte et adolescent, d enfant et adolescent. nourrisson. Les types de gestes sont disposés sur l'*axe des x*, de *gauche* à *droite*, par nombre croissant d'instances de gestes. Les types de gestes situés à *gauche* de la *ligne noire en pointillés* ont \3 instances de gestes ; ceux situés à *droite* ont [3 instances de gestes]. *Les flèches noires* indiquent les types de gestes qui sont exclusivement exprimés ou compris.

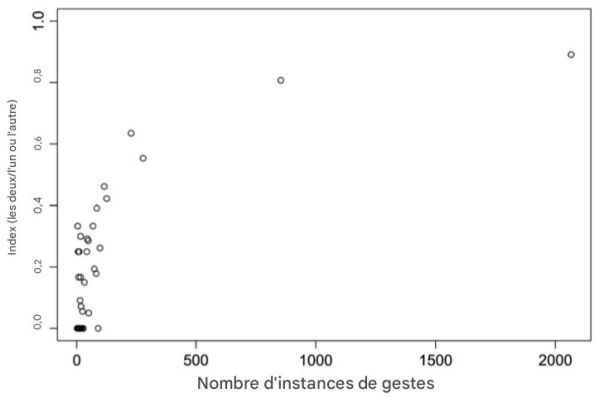


Fig. 3 Indice (nombre d'individus qui expriment et comprennent nombre d'individus qui expriment ou comprennent) exprimé en fonction du nombre d'instances de gestes pour chaque type de geste

ce que l'on appelle le répertoire exprimé. Afin d'examiner le rôle d'un individu en tant que signaleur *et* destinataire, nous devons également examiner les gestes qu'il reçoit et qu'il comprend. Ici, nous avons utilisé la réponse avec un ASO comme mesure de la compréhension d'un geste et nous avons donc é t é en mesure de tracer les répertoires compris de chaque bonobo.

La comparaison des femmes et des hommes a révélé que les membres des deux sexes ont exprimé et compris tous les types de gestes observés trois fois ou plus, à l'exception d'un geste qui n'a jamais été adressé à un homme. Les groupes d'âge ont montré des types de gestes légèrement plus exclusifs : trois qui ont été exprimés par des adultes ou des adolescents mais pas dirigés vers eux ; trois qui ont été reçus et compris mais pas exprimés par des jeunes ou des nourrissons ; et un qui a été exprimé par des jeunes ou des nourrissons mais pas dirigé vers eux. En d'autres termes, sur les 47 types de gestes exprimés et compris plus de trois fois, 42 ont été à la fois exprimés et compris par tous les groupes d'âge. Une explication possible pour les quelques types de gestes apparemment exclusifs peut être le manque de données, et les différences peuvent disparaître avec plus d'occurrences de gestes ; conformément à cette hypothèse, relativement peu d'occurrences ont été enregistrées au total pour *Roll over* (10), *Bite* (12), ou *Beckon* (26), alors que cela semble une explication moins probable pour *Arm up* (50 occurrences) et *Present (climb on)* (90). Par ailleurs, les différences entre les signaleurs et les destinataires entre les groupes d'âge peuvent refléter les différentes exigences au cours de ces étapes de la vie : le répertoire actif d'un individu peut évoluer au cours de l'ontogenèse, pour finalement inclure tous les gestes du répertoire de la communauté. L'interchangeabilité du signaleur et du destinataire entre les sexes soutient cette conjecture : au cours de leur vie, les mâles et les femelles auront tous deux l'occasion d'utiliser chaque type de geste.

En examinant si les individus exprimaient, comprenaient ou à la fois exprimaient et comprenaient chaque type de geste, nous avons constaté que plus le nombre d'instances de gestes augmentait, plus le nombre de gestes était élevé, Il en va de même pour le ratio des individus qui expriment et comprennent à la fois un type de geste. Notre graphique semble atteindre l'asymptote à 90 % avec [2000 instances de geste par type de geste]. Le fait que cette estimation puisse être raisonnable est illustré par le cas du type de geste *Présent (grimper)*. Le geste *Present (Climb on)* est la façon dont une mère bonobo fait s'accrocher un enfant à son corps pour voyager, mais même ce type de geste, qui semble spécifiquement utile pour les mères et leur progéniture, s'est avéré ne pas être utilisé par les femelles adultes seules. Un mâle adulte a porté un mâle juvénile de façon consistante pour

*Pendant un mois (par intermittence pendant trois mois), il a utilisé *Present (climb on)* pour encourager le juvénile à s'accrocher à son corps pour se déplacer. Il semblerait que l'absence dans le répertoire exprimé puisse normalement représenter une opportunité limitée d'utiliser un type de geste, plutôt qu'une absence dans le répertoire réel.

Toutes ces preuves indiquent un système de communication mutuellement compris qui, contrairement à de nombreux autres affichages visuels, n'est pas contraint par le sexe ou l'âge, et dans lequel tous les individus sont potentiellement des signaleurs et des destinataires pour tous les gestes. Bien qu'une petite minorité de types de gestes puisse être apprise socialement ou par ritualisation (Halina et al. 2013), l'interchangeabilité générale du signaleur et du destinataire est difficile à concilier avec les gestes à sens unique prédits par la " ritualisation ontogénétique ". La compréhension mutuelle est une caractéristique vitale du langage humain : tous les utilisateurs d'une langue partagée connaissent les mêmes signaux et la même signification de ces signaux. Nous avons montré ici que, comme pour le langage, tous les individus sont capables d'utiliser et de comprendre les mêmes signaux. Les recherches futures devraient examiner si ces signaux ont la même signification pour tous les individus.

La communication gestuelle des bonobos est donc un système de communication intentionnel, flexible et mutuellement compris : une conclusion d'autant plus frappante q u e 88 % de leur répertoire se chevauche avec celui du chimpanzé. En fait, le chevauchement gestuel bonobo-chimpanzé pourrait être encore plus important. Plusieurs types de gestes non rapportés par Hobaiter et Byrne (*Bipedal rocking, Bipedal stance, Hip thrust, Rocking, Swat*) ont depuis été observés chez des chimpanzés à Budongo, en Ouganda, et un type de geste (*Arm up*) a été observé à Bossou, en Guinée (Catherine Hobaiter, communication personnelle). En incluant ces types de gestes, nous arrivons à un total de 64 types de gestes partagés avec les chimpanzés, soit un chevauchement de 96 %. Il reste donc 3 types de gestes (*rebondir, laisser tomber une feuille, battre des jambes*) qui sont apparemment des types de gestes bonobo-ex- clusifs. Ces trois types de gestes sont utilisés dans un contexte sexuel. Les bonobos et les chimpanzés ont des comportements sociaux très différents, ce qui pourrait vraisemblablement se refléter dans leur communication gestuelle, avec un plus grand répertoire de signaux socio-sexuels. Les femelles bonobos ont des comportements sexuels entre femmes, des frottements génito-génitaux (Idani 1991 ; Hohmann et Fruth 2000) et sont également plus au centre du groupe (Furuichi 2011). Cela signifie que les

Les bonobos, en particulier les femelles, peuvent avoir plus d'occasions d'utiliser des gestes de sollicitation sexuelle, ce qui soulève une autre possibilité : les différences entre les répertoires gestuels des bonobos et des chimpanzés peuvent simplement être un artefact du manque de données plutôt que l'absence totale d'un type de geste. De même, plusieurs des types de gestes du chimpanzé qui sont absents du répertoire du bonobo sont liés à l'exhibition et à la dominance des mâles, comportement qui est beaucoup moins répandu chez le bonobo.

Le répertoire du bonobo et du chimpanzé semble donc, dans une très large mesure, être *pan-typique*. Mais la question reste posée : Les gestes des bonobos et des chimpanzés ont-ils la même signification ? Malgré les différences de comportement social entre les bonobos et les chimpanzés, les différences dans le répertoire gestuel sont mineures et peut-être artefactuelles : mais si la forme du geste peut être biologiquement fixée, la signification ne l'est peut-être pas et reste une source potentielle de différences inter-espèces. Les études futures devront comparer les significations des gestes entre les bonobos et les chimpanzés, afin de découvrir à quel point leur répertoire est profondément biologique. La comparaison de nos deux plus proches parents vivants est également importante pour comprendre l'évolution du langage, dont elle présente de nombreuses caractéristiques, par exemple, la compréhension mutuelle et l'intentionnalité, la présence dans leur communication gestuelle.

Remerciements Un grand merci à tous les talentueux assistants de terrain de Wamba ; au WCBR, à Tetsuya Sakamaki et au CREF pour m'avoir permis de travailler à Wamba et pour avoir soutenu mes recherches ; à Heungjin Ryu et Nahoko Tokuyama pour des séquences vidéo supplémentaires ; et à Catherine Hobaiter en tant que deuxième codeur pour la fiabilité inter-observateurs et pour avoir aidé KG à apprendre à coder. Le financement a été assuré par la Wenner-Gren Foundation Dissertation Fieldwork Grant, la Japan Society for the Promotion of Science (JSPS) Grant in Aid for Sci- entific Research, le JSPS Core-to-Core Program et la University of St Andrews 600th Anniversary Scholarship. Cette recherche a été menée dans le cadre du "Permis de Recherche No MIN.ESURS/SG-RST/ 002.2014" et du "Permis de Recherche No 002/MIN.RST/SG/180/002/ 2015", accordés par le Ministère de la Recherche Scientifique et Technologie (anciennement le Ministère de l'Enseignement Supérieur, Universitaire et Recherche Scientifique), République Démocratique du Congo (RDC).

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

Call J, Tomasello M (2007) The gestural communication of apes and monkeys. Lawrence Erlbaum Associates, Publishers, Manhaw, NJ

Cartmill EA, Byrne RW (2010) Semantics of primate gestures : intentional meanings of orangutan gestures. Anim Cogn 13:793-804. doi:10.1007/s10071-010-0328-7

Dennett DC (1983) Intentional systems in cognitive ethology : the "panglossian paradigm" defended. Behav Brain Sci 6:343-390. doi:10.1017/S0140525X00016393

Endler JA, Thery M (1996) Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three neotropical forest-dwelling birds. Am Nat 148:421-452

Furuichi T (2011) Female contributions to the peaceful nature of bonobo society. Evol Anthropol 20:131-142. doi:10.1002/evan. 20308

Genty E, Breuer T, Hobaiter C, Byrne RW (2009) Gestural communication of the gorilla (Gorilla gorilla) : repertoire, intentionality and possible origins. Anim Cogn 12:527-546. doi:10.1007/s10071-009-0213-4

Girard MB, Kasumovic MM, Elias DO (2011) Multi-modal courthip in the peacock spider, *Maratus volans* (O.P.-Cambridge, 1874). PLoS One 6:e25390. doi:10.1371/journal.pone.0025390

Halina M, Rossano F, Tomasello M (2013) The ontogenetic ritualization of bonobo gestures. Anim Cogn 16:653-666. doi:10.1007/s10071-013-0601-7

Halliday TR (1974) Sexual behaviour of the smooth newt, Triturus vulgaris (Urodela, Salamandridae). J Herpetol 8:277-292. doi:10.2307/1562896

Hashimoto C (1997) Contexte et développement du comportement sexuel des bonobos sauvages (*Pan paniscus*) à Wamba, Zaïre. Int J Primatol 18:1-21

Hobaiter C, Byrne RW (2011) Le répertoire gestuel du chimpanzé sauvage. Anim Cogn 14:745-767. doi:10.1007/s10071-011- 0409-2

Hobaiter C, Byrne RW (2014) The meanings of chimpanzee gestures. Curr Biol 24:1-5. doi:10.1016/j.cub.2014.05.066

Hohmann G, Fruth B (2000) Use and function of genital contacts among female bonobos. Anim Behav 60:107-120. doi:10.1006/ anbe.2000.1451

Idani G (1991) Social relationships between immigrant and resident bonobo (*Pan paniscus*) femelles at Wamba. Folia Primatol 57:83-95

Leavens DA, Russell JL, Hopkins WD (2005) Intentionality as measured in the persistence and elaboration of communication by chimpanzees (*Pan troglodytes*). Child Dev 76:291-306. doi:10.1016/j.micinf.2011.07.011.Innate

Lewis SM, Cratsley CK (2008) Flash signal evolution, mate choice, and predation in fireflies. Annu Rev Entomol 53:293-321. doi:10.1146/annurev.ento.53.103106.093346

Sauther ML, Sussman RW, Gould L (1999) The socioecology of the Ringtailed Lemur : 35 years of research. Evol Anthropol Issues News Rev 8:120-132. doi:10.1002/(SICI)1520-6505(1999)8 : 4\120:AID-EVAN3[3.0.CO;2-O

Tomasello M, Gust D, Frost GT (1989) A longitudinal investigation of gestural communication in young chimpanzees. Primates 30:35-50. doi:10.1007/BF02381209

West MJ, King AP (1988) Female visual displays affect the development of male song in the cowbird. Nature 334:244-246. doi:10.1038/334244a0