



# Le développement de la communication gestuelle chez les grands singes

Marlen Fröhlich <sup>1</sup> - Catherine Hobaiter<sup>2</sup>

Reçu : 12 mars 2018 / Révisé : 21 novembre 2018 / Accepté : 26 novembre 2018 / Publié en ligne : 15 décembre 2018.

© Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2018

## Résumé

Les grands singes déploient des signaux gestuels de manière flexible et ciblée dans un large éventail de contextes sociaux. Malgré les preuves de plus en plus nombreuses des effets profonds de l'expérience développementale sur la cognition sociale, les facteurs socio-écologiques qui déterminent l'utilisation des gestes sont encore mal compris, en particulier chez les grands singes vivant dans leur environnement naturel. Après avoir discuté des ambiguïtés actuelles en matière de terminologie et de méthodes, nous passons en revue les travaux récents mettant en œuvre une approche longitudinale et/ou transversale de l'acquisition des gestes chez les grands singes (origines phylogénétiques et ontogénétiques) et de leur développement (trajectoires ontogénétiques). Pour comprendre si et dans quelle mesure l'environnement socio-écologique influence la communication gestuelle, il est essentiel de distinguer le *répertoire gestuel de l'utilisation des gestes*, qui représentent des niveaux d'analyse différents. Alors que la majorité du répertoire gestuel **des** grands singes semble être inné, des preuves de plus en plus nombreuses montrent que l'utilisation communicative de ces signaux est substantiellement affectée par les expériences d'interaction tout au long de l'ontogenèse. Néanmoins, comme la communication des grands singes est intrinsèquement multi-modale, les futures recherches sur le développement des gestes devraient intégrer d'autres modes de communication.

## Déclaration d'importance

Les grands singes naviguent dans leurs relations sociales différenciées à l'aide d'un répertoire de gestes large et flexible. Cependant, l'ontogenèse gestuelle est encore mal comprise, en particulier chez les primates vivant dans leur environnement naturel. Nous examinons d'abord comment les différentes utilisations du terme "geste" ont conduit à un certain nombre de points de vue apparemment disparates, mais nous soulignons que ces perspectives apportent chacune leur propre contribution et peuvent être réconciliées en les considérant comme des niveaux d'explication différents. Nous passons ensuite en revue les études récentes sur les différents facteurs individuels et sociaux qui façonnent l'utilisation des gestes chez les grands singes tout au long du développement, en soulignant l'impact des facteurs socio-écologiques. Alors que la majorité du *répertoire gestuel des* grands singes semble être inné, *l'utilisation communicative* de ces signaux est substantiellement affectée par les expériences interactionnelles tout au long de l'ontogenèse. Étant donné que les signaux gestuels des grands singes sont intrinsèquement multimodaux et qu'ils sont souvent combinés à d'autres signaux de communication, il est important d'adopter une perspective multimodale large sur les gestes afin d'acquérir une compréhension approfondie des processus de développement qui sous-tendent la communication des grands singes.

**Mots clés** Geste · Communication · Développement · Répertoire · Usage · Grands singes

---

Communiquée par A. Widdig

---

Cet article est une contribution à la collection thématique Une perspective évolutive sur le développement de la socialité chez les primates - Rédacteurs invités : Federica Amici et Anja Widdig

---

✉ Marlen Fröhlich marlen.froehlich@uzh.ch

<sup>1</sup> Département d'anthropologie, Université de Zurich, Winterthurerstrasse 190, 8057 Zurich, Suisse

<sup>2</sup> École de psychologie et de neurosciences, St Marys College, Université de St Andrews, South Street, St Andrews KY16 9JP, Écosse

## Introduction

La communication gestuelle imprègne pratiquement tous les aspects de la vie sociale **des** grands singes. Définis de manière générale comme des mouvements corporels socialement dirigés et mécaniquement inefficaces (e.g., Cartmill et Byrne 2007 ; Pika 2008 ; Hobaiter et Byrne 2011a), les gestes font partie de la communication quotidienne dans toute la gamme des contextes sociaux, du partage de la viande et des rapports sexuels aux voyages et à la toilette en commun, et entre toutes les combinaisons possibles de classes d'âge et de sexe, par exemple : dyades de même sexe pendant l'affiliation, la toilette sociale ou les voyages (Goodall 1986 ; Pika et Mitani 2006 ; Douglas et Moscovic 2015) ; dyades mâle-femelle pendant la cohabitation et l'accouplement (Hobaiter et Byrne 2011a) ; dyades mâle-femelle pendant l'accouplement et la toilette en commun (Hobaiter et Byrne 2007 ; Pika 2008 ; Hobaiter et Byrne 2011a).

et Byrne 2012 ; Genty et Zuberbühler 2014) ou des dyades mère-nourrison dans les déplacements communs, le partage de la nourriture et les jeux sociaux (Plooiij 1978 ; Bard 1992 ; Halina et al. 2013 ; Fröhlich et al. 2017).

Les premières descriptions de l'utilisation des gestes remontent aux années 1930 (par exemple : Ladygina-Kohts et de Waal 2002) et ont été incluses dans les premières études de terrain sur les chimpanzés (van Lawick- Goodall 1968 ; Plooiij 1978, 1979, 1984 ; Goodall 1986) et les gorilles (Schaller 1963, 1965). La recherche comparative sur la gestuelle s'est d'abord concentrée sur les grands singes vivant en captivité (chimpanzés, *Pan troglodytes* : Tomasello et al. 1985, 1989, 1994, 1997 ; gorilles, *Gorilla gorilla* : Tanner et Byrne 1996 ; Pika et al. 2003 ; bonobos, *Pan paniscus* : Pika et al. 2005 ; orangs-outans, *Pongo abelii/pygmaeus* : Liebal et al. 2006 ; Cartmill et Byrne 2007). Ces études ont montré que les grands singes utilisent des gestes dans leur communication intra-spécifique quotidienne et possèdent des répertoires gestuels étendus (pour plus de détails, voir Call et Tomasello 2007). Les gestes des grands singes sont qualifiés de signaux *intentionnels* : indépendamment de l'espèce, des méthodes, du contexte (terrain/captif) ou de l'objectif de la recherche, les chercheurs ont trouvé de nombreuses preuves que les gestes sont régulièrement produits vers des destinataires individuels dans des buts précis dans un large éventail de contextes sociaux (par exemple, Call et Tomasello 2007 ; Perlman et al. 2012 ; Bard et al. 2014b ; Roberts et al. 2014a ; Byrne et al. 2017 ; Fröhlich et al. 2017). Par exemple : les gestes sont ajustés à l'orientation visuelle du destinataire cible (par exemple, Liebal et al. 2004b ; Leavens et al. 2005b ; Cartmill et Byrne 2007 ; Hobaiter et Byrne 2011a) ; les signaleurs persistent dans leurs gestes, et parfois les élaborent, jusqu'à ce que leur objectif soit atteint (par exemple, Leavens et al. 2005b ; Cartmill et Byrne 2007 ; Hobaiter et Byrne 2011b ; Roberts et al. 2014b) ; et les gestes sont caractérisés par une relation flexible entre le signal et le résultat (dissociation moyens-fins), ce qui implique que les signaleurs individuels sont capables d'utiliser différents signaux/gestes pour atteindre le même résultat/but ou un seul geste pour plusieurs résultats (Tomasello et al. 1994 ; Pika et al. 2003 ; Liebal et al. 2006 ; Hobaiter et Byrne 2014 ; Bard et al. 2017 ; Graham et al. 2018).

Si l'utilisation flexible et orientée vers un but des signaux gestuels par les grands singes est bien établie, les mécanismes qui sous-tendent l'acquisition et l'utilisation des gestes au cours de la vie d'un individu ont fait l'objet de moins d'attention. Une compréhension approfondie du développement est essentielle pour comprendre dans quelle mesure la communication dépend de l'environnement social et physico-écologique (Liebal et al. 2013 ; Bard et al. 2014a ; Pika et Fröhlich 2018). Dans une étude pionnière menée sur le premier site d'étude des chimpanzés, Gombe en Tanzanie, Frans Plooiij (1978) a décrit une séquence de développement de la communication chez les bébés chimpanzés. À la suite des premiers travaux de Plooiij (1978, 1979), un certain nombre d'études ont exploré l'acquisition et le développement des gestes en captivité (Savage- Rumbaugh et al. 1977 ; Tomasello et al. 1985, 1989, 1994, 1997 ; Schneider et al. 2012a, b ; Halina et al. 2013 ; Bard

et al. 2014b). Cependant, bien que les études en captivité permettent des analyses plus fines, les variations dans les environnements physiques et sociaux des singes captifs et sauvages peuvent avoir un impact différent sur leur comportement et leur développement (Bard 1992 ; Tanner et Byrne 1996 ; Boesch 2007 ; Hobaiter et Byrne 2011a ; Seyfarth et Cheney 2017). Pour comprendre dans quelle mesure le développement de la communication intègre des éléments provenant de différents environnements socio-écologiques, les résultats obtenus en captivité doivent être complétés par ceux des populations vivant dans leur environnement naturel (Boesch 2007). Heureusement, le nombre d'études sur les gestes et la gestuelle dans les groupes sauvages a également augmenté rapidement ces dernières années (par exemple, Pika et Mitani 2006 ; Genty et al. 2009 ; Hobaiter et Byrne 2011a, b, 2012, 2014 ; Roberts et al. 2012, 2014a ; Douglas et Moscovice 2015 ; Fröhlich et al. 2016a, b, 2017, 2018 ; Graham et al. 2016, 2018).

Cette étude a deux objectifs principaux. Premièrement, nous examinons comment les différentes opérationnalisations du terme "geste" ont conduit à une variation substantielle entre les lignes de recherche sur les gestes. Cette variation rend difficile la comparaison directe entre les études, mais souligne également l'importance de prendre en compte les différentes perspectives pour dresser un tableau complet de l'acquisition des gestes. Deuxièmement, nous passons en revue l'étendue des recherches récentes sur les mécanismes qui façonnent les répertoires gestuels des grands singes (c'est-à-dire les origines ontogénétiques et phylogénétiques) et les facteurs individuels et sociaux qui influencent leur utilisation au cours du développement (c'est-à-dire les trajectoires ontogénétiques). Troisièmement, nous insistons sur le fait que des recherches supplémentaires sur la multimodalité en relation avec le contexte socio-écologique plus large (par exemple : les caractéristiques de l'habitat et la structure sociale) sont nécessaires pour parvenir à une compréhension plus approfondie du développement de la communication chez les grands singes.

## Problèmes de définition: qu'est-ce qu'un "geste"?

Malgré des décennies de recherche, il n'existe toujours pas de consensus strict sur la définition d'un geste. De nombreux chercheurs seraient probablement d'accord pour dire que les gestes comprennent des mouvements des extrémités dirigés socialement et mécaniquement inefficaces (par exemple, Tomasello et al. 1997 ; Pika 2008 ; Cartmill et Byrne 2010 ; Hobaiter et Byrne 2011a ; Bard et al. 2014b ; Fröhlich et al. 2016a). Étant donné que les signaux (par opposition aux indices) sont définis en biologie évolutive comme des traits qui ont été sélectionnés spécifiquement pour leur fonction de communication (Maynard Smith et Harper 2003 ; Ruxton et Schaefer 2011), cette définition a donné lieu à de nombreuses ambiguïtés. Par exemple, les études incluant l'"inefficacité mécanique" dans leur définition précisent rarement s'il s'agit de la forme ou du résultat d'un geste (Perlman et al. 2012). En outre, les études varient selon que les gestes se limitent uniquement aux mouvements de la main et des doigts (Leavens et Hopkins 1998 ; Pollick et De Waal 2007 ; Leavens et al. 2010 ; Roberts et al. 2012, 2014a), qu'ils incluent les postures et les mouvements corporels (par exemple : bobbing,

rocking ; Tanner et Byrne 1996 ; Genty et al. 2009), n'incluent que des actions qualifiées par des critères d'intentionnalité de premier ordre, ou intègrent différentes modalités sensorielles au-delà du canal visuel (voir aussi Liebal et al. 2018).

Traditionnellement, les psychologues comparatistes ont dissocié les gestes anormaux des signaux utilisés dans les manifestations sociales dynamiques, ce qui a entraîné une certaine confusion. Dans la plupart des études récentes sur la communication gestuelle, les "gestes" décrits vont au-delà des mouvements des extrémités pour englober ceux du corps entier ou même des postures corporelles statiques (par exemple, Genty et al. 2009 ; Hobaiter et Byrne 2011a ; Halina et al. 2013 ; Bard et al. 2014b ; Fröhlich et al. 2016a ; mais cf. Pollick et de Waal 2007 ; Roberts et al. 2012). La distinction entre un geste et un "affichage" réside uniquement dans la preuve de son utilisation intentionnelle. Cependant, étant donné que les critères d'utilisation intentionnelle ne sont généralement pas pris en compte ou explorés dans les descriptions éthologiques des démonstrations, la comparaison entre les domaines de recherche et entre les taxons devient problématique. Prenons, par exemple, le geste de la "pince à feuilles" utilisé par les chimpanzés ; en dehors de la recherche gestuelle, il est typiquement catégorisé comme un "affichage" (Nishida 1980 ; Matsumoto-Oda et Tomonaga 2005), mais dans la recherche gestuelle comme un geste manuel avec des preuves claires d'une utilisation intentionnelle (Hobaiter et Byrne 2011a, 2012). Dans le cas contraire, la "poignée de main" (un signal social utilisé par les chimpanzés lors du toilettage) est souvent classée comme un geste en éthologie (Whiten et al. 1999 ; Pollick et de Waal 2007 ; Arbib et al. 2008 ; Bard et al. 2014b), mais sans aucune preuve de son utilisation intentionnelle (ou du moins sans aucune enquête à ce sujet). Comment appelons-nous un mouvement mécaniquement inefficace des extrémités qui fonctionne comme un signal, mais sans preuve qu'il est orienté vers un but ? Un chercheur en vocalisation n'étiquetterait pas un signal vocal "Hoo" de chimpanzé différemment en fonction de l'état mental ou des processus cognitifs internes du signal, mais un chercheur en gestuelle pourrait le faire (Liebal et al. 2013).

L'accent mis sur l'utilisation intentionnelle en tant que critère clé d'un signal gestuel découle de l'enthousiasme suscité par les premières démonstrations selon lesquelles les gestes des grands singes étaient les premiers signaux communicatifs intentionnels décrits en dehors du langage humain (Hewes 1973 ; Plooij 1978 ; Leavens et Hopkins 1998 ; Tomasello 2008). Aujourd'hui, la plupart des chercheurs en gestuelle exigent que chaque signe d'utilisation d'un signal, indépendamment de sa similarité physique avec des cas antérieurs de gestuelle, soit accompagné d'une preuve d'utilisation intentionnelle pour être classé comme un "geste". Ainsi, la distinction entre la catégorisation des actions physiques socialement dirigées et orientées vers un but, qui répondent aux critères du geste intentionnel, et les signaux comportementaux stéréotypés et réflexifs qui n'y répondent pas (tels que les parades nuptiales de nombreux oiseaux), dépend de notre capacité à détecter l'utilisation intentionnelle. Cependant, la détection et la description des signaux intentionnels restent la source d'un débat important (Bar-On 2013 ; Moore 2015 ; Scott-Phillips 2015 ; Townsend et al. 2017). Nous n'avons pas accès aux processus cognitifs internes d'un signal, et nous nous appuyons sur des indications comportementales externes qui, ensemble, nous permettent d'identifier les signaux intentionnels.

suggèrent un comportement intentionnel. Ces critères comportementaux permettant d'établir une utilisation intentionnelle se réfèrent généralement à l'attention visuelle du signalateur et/ou du destinataire, qu'il s'agisse de se déplacer pour produire un signal dans le champ de vision du destinataire ou du suivi visuel du destinataire par le signalateur pendant l'attente de la réponse.

Ici, nous sommes confrontés à un autre problème dans la description d'un signal en tant que modalité "gestuelle". Le geste est encore souvent considéré comme un mode de communication essentiellement visuel, peut-être parce que le geste humain est généralement étudié comme une action dans l'espace visuel (Kendon 2004). Cependant, les gestes peuvent être perçus par trois canaux sensoriels : la vision, l'audition et le toucher. Pour les gestes dont la composante auditive est saillante, voire dominante (par exemple : "gifler un objet" ou "couper une feuille"), il peut être difficile d'établir l'utilisation intentionnelle du signal, car ils peuvent être intentionnellement dirigés vers des destinataires qui ne sont pas présents dans l'espace visuel. Le geste est une forme de communication intrinsèquement multimodale (sensu : faisant appel à plusieurs canaux sensoriels, voir la définition ci-dessous) (Leavens et Hopkins 2005 ; Cartmill et Byrne 2007 ; Pollick et al. 2008 ; Fröhlich 2017 ; Hobaiter et al. 2017), mais à l'heure actuelle, le biais en faveur de l'attention visuelle dans la définition de l'utilisation intentionnelle du signal a probablement un impact à la fois sur la gamme de signaux décrits comme des gestes et sur notre capacité à détecter l'utilisation intentionnelle dans les vocalisations et d'autres types de signaux.

## Problèmes de définition: qu'est-ce qu'un geste ?

Les psychologues comparatistes se sont principalement intéressés à la production de signaux chez les primates humains et non humains - en particulier les grands singes - et se réfèrent à des catégories de signaux telles que la vocalisation, le geste ou l'expression faciale en tant que "modalité" de communication. Les signaux multimodaux sont alors décrits comme l'intégration simultanée ou séquentielle de signaux provenant d'au moins deux des "modalités", par exemple le geste et l'expression faciale (Liebal et al. 2013). Cependant, en dehors de la communication avec les grands singes, le terme "modalité" est généralement utilisé pour se référer à la perception par les canaux sensoriels de la vision, du toucher, de l'audition, de l'olfaction, etc. (Rowe 1999 ; Partan et Marler 2005). (Rowe 1999 ; Partan et Marler 2005). Les écologistes comportementaux, qui travaillent sur une gamme beaucoup plus large d'espèces et de taxons, s'intéressent à la fonction ultime des signaux complexes et se sont généralement concentrés sur les sens utilisés pour percevoir les signaux (Partan et Marler 1999 ; Hebets et Papaj 2005). Ici, les signaux multimodaux sont ceux qui intègrent plusieurs modalités sensorielles.

Un seul geste (par exemple un "ob-jectif de gifle" visuel-audible) contient donc plusieurs "modalités" sensorielles du point de vue d'un écologiste comportemental, mais pas du point de vue d'un psychologue comparatif (Hobaiter et al. 2017 ; Wilke et al. 2017 ; Fröhlich et van Schaik 2018). En revanche, un geste visuel-silencieux tel qu'un "signe de bras" combiné à une expression faciale (visuelle) serait classé comme multimodal par un psychologue comparatif, mais unimodal (visuel) par un écologiste comportemental.

écologiste du comportement (Marler 1961 ; Wilson 1976 ; Partan et Marler 1999). Il s'agit d'une véritable pagaille (à laquelle nous avons contribué). Les différentes approches apportent des éléments distincts et importants au tableau, mais les incohérences de la terminologie rendent problématique la comparaison ultérieure des données sur la communication "multimodale" entre les taxons, ce qui entrave les progrès dans la compréhension des mécanismes sous-jacents à la communication animale. Les chercheurs comparatifs dans le domaine de la communication chez les primates se concentrent souvent sur la phylogénie des composants spécifiques au langage, tels que l'intentionnalité et la référence, et ont mis l'accent sur la combinaison de catégories communicatives, telles que les gestes et les expressions faciales, en soutenant que les types de signaux individuels peuvent avoir différents processus cognitifs sous-jacents (Waller et al. 2013). Cependant, l'impact des nouvelles découvertes dans un domaine peut être renforcé en alignant la terminologie sur celle des domaines de recherche connexes (par exemple, l'écologie comportementale). Des études récentes sur la communication des chimpanzés ont commencé à explorer ces distinctions. La multimodalité dans un signal unique est "fixe" (un chimpanzé ne peut pas produire les éléments audibles d'une vocalisation de panthère sans produire également les mouvements faciaux visibles), tandis que la multimodalité dans les combinaisons de signaux (l'ajout d'une vocalisation visuelle-audible à un geste visuel-silencieux) est facultative et représente une opportunité de communication "flexible" (Davila-Ross et al. 2015 ; Hobaiter et al. 2017 ; Wilke et al. 2017 ; Fröhlich et van Schaik 2018). Les combinaisons de signaux permettent aux émetteurs d'adapter leurs signaux à un environnement physique ou social spécifique (Hobaiter et Byrne 2017 ; Wilke et al. 2017). Cette distinction entre les combinaisons fixes et flexibles d'unités communicatives (c'est-à-dire les catégories de signaux ainsi que les composants sensoriels) présente un nouveau domaine fascinant pour tester la fonction et les prérequis cognitifs pour différents types de communication multimodale et multicomposante chez les grands singes. En outre, l'étude approfondie de la multimodalité exige également que les chercheurs fassent la distinction entre la production et la compréhension des signaux (tels que les gestes individuels, les vocalisations, les expressions faciales) et les combinaisons de signaux.

## Théories de l'acquisition gestuelle

Les mécanismes possibles d'acquisition des gestes sont inextricablement liés aux différentes façons dont les trajectoires développementales de l'utilisation des gestes ont été étudiées. La recherche sur l'acquisition des gestes par les grands singes se poursuit depuis plusieurs décennies (e.g., Plooiij 1978 ; Arbib et al. 2008 ; Pika 2008 ; Liebal et Call 2012), avec un numéro spécial sur le sujet publié l'année dernière (Bard et al. 2017 ; Byrne et al. 2017 ; Leavens et al. 2017 ; Kersken et al. 2018 ; Liebal et al. 2018 ; Pika et Fröhlich 2018 ; Tomasello et Call 2018 ; Arbib et Gasser *sous presse*), et nous n'en donnons donc ici qu'un bref aperçu.

Les chercheurs ont d'abord fait la distinction entre les processus d'apprentissage individuel et social de l'acquisition des gestes (voir

Liebal et Call 2012). S'appuyant sur les premières descriptions de Plooiij (1978) de la "négociation sociale" d'un comportement en un signal (qu'il a appelé "conventionnalisation"), Tomasello et ses collègues ont développé la première hypothèse formelle de l'acquisition gestuelle, appelée "Ritualisation Ontogénétique" (RO). Ils ont adapté le concept éthologique de l'évolution des signaux au cours du temps phylogénétique ("ritualisation") ; dans la RO, les formes que prennent les gestes dérivent directement d'interactions sociales répétées auxquelles les individus participent par un processus d'apprentissage individuel (Tomasello 1990 ; Tomasello et al. 1994). Une série d'études, toutes menées en captivité, ont apporté un soutien indirect à cette hypothèse en signalant la présence de types de gestes idiosyncrasiques (c'est-à-dire des types de gestes propres à un seul individu) et des niveaux de similarité plus élevés au sein des groupes qu'entre les groupes (Pika et al. 2003, 2005 ; Liebal et al. 2006 ; Halina et al. 2013). En revanche, les preuves de l'acquisition de signaux gestuels par imitation ou de types de gestes appris socialement et spécifiques à un groupe sont restées négligeables (Tomasello et al. 1989, 1997 ; Tanner et Byrne 1996 ; Byrne et Tanner 2006). Des recherches menées en captivité ont montré que les bébés chimpanzés et bonobos partagent une part bien plus importante de leur répertoire gestuel avec les individus de leur groupe d'âge qu'avec leur mère, ce qui indique en outre que les gestes des mères ne sont probablement pas imités (Schneider et al. 2012b).

Des études sur la communication gestuelle des grands singes dans la nature (Genty et al. 2009 ; Hobaiter et Byrne 2011a) ont présenté des preuves apparemment contrastées de l'existence de répertoires gestuels génétiquement prédisposés et spécifiques à l'espèce chez les grands singes (Byrne et al. 2017). Constatant une absence de gestes idiosyncrasiques ou spécifiques à un groupe, un chevauchement significatif des répertoires des espèces, et un fort effet du temps d'observation sur la taille du répertoire individuel, ces études ont conclu que le répertoire de signaux disponibles pour les grands singes était phylogénétiquement ritualisé, de manière similaire aux répertoires de signaux prévalant dans la communication animale et humaine (Hobaiter et Byrne 2011a). En plus des mécanismes de RO, d'imitation et de dotation génétique, Perlman et al. (2012) ont proposé que l'adaptation en ligne ("en temps réel") de l'action soit impliquée dans l'acquisition des gestes des grands singes. En étudiant la coordination des déplacements dans une paire mère-enfant de gorille en captivité, les auteurs ont conclu que les "poussées directives" sont "modélées en fonction des possibilités physiques et du contexte social du moment de la communication". Bard et al. (2014b) ont examiné l'ontogenèse gestuelle chez des chimpanzés élevés en pouponnière et ont trouvé des preuves partielles de l'existence d'un apprentissage et d'un patrimoine génétique. Leurs résultats suggèrent qu'il existe différents modes d'acquisition pour différents types de gestes, la plupart des gestes étant co-construits à la suite d'interactions sociales. Cette hypothèse a été explorée plus avant dans les études de Fröhlich et al. (2016b, c, 2017) sur les gestes que les bébés chimpanzés de deux communautés sauvages produisent dans les interactions avec leurs congénères. Les auteurs ont constaté que l'exposition sociale et le contexte jouent un rôle important dans l'utilisation des gestes par les jeunes singes et ont proposé une théorie révisée de "l'exposition sociale".

négociation" (Fröhlich et al. 2016c ; Pika et Fröhlich 2018). L'hypothèse stipule que les gestes ne proviennent pas d'un raccourcissement d'une séquence d'action fonctionnelle (contrairement à l'hypothèse de la ritualisation ontogénétique), mais de l'échange d'un comportement social complet (c'est-à-dire d'une action produite dans sa forme complète et naturelle). Cet échange aboutit à une compréhension mutuelle du fait que certains comportements peuvent avoir une signification distincte liée à des contextes sociaux particuliers et sont produits pour atteindre des objectifs distincts (Fröhlich et al. 2016c ; Pika et Fröhlich 2018).

## Différentes perspectives sur le geste et l'ontogenèse gestuelle

Les études sur l'apparition et le développement des communications gestuelles chez les grands singes ont été fortement influencées par les définitions divergentes du terme "geste" utilisées par les chercheurs respectifs. Au cours de la dernière décennie, le débat sur l'acquisition des gestes chez les grands singes a opposé des hypothèses qui intègrent des mécanismes d'apprentissage et des prédispositions génétiques (Hobaiter et Byrne 2011a ; Liebal et Call 2012). Nous soutenons ici que les différentes théories pourraient potentiellement être réconciliées en reconsidérant les perspectives adoptées sur les gestes et la gestuelle par les différents groupes de chercheurs comme représentant différents niveaux d'explication (voir également Liebal et al. 2018). Par exemple, tous les groupes de chercheurs sur les gestes décrivent un type (ou une catégorie) de geste, le "toucher", commun à tous les individus (et même à toutes les espèces de singes ; Call et Tomasello 2007 ; Hobaiter et Byrne 2011a), qui pourrait être classé comme un geste ritualisé sur le plan phylogénétique. Cependant, dans le même temps, la forme spécifique de ce geste, telle qu'elle est produite par un individu ou dans une interaction spécifique, peut varier considérablement dans l'orientation du mouvement du signal, ou l'emplacement du contact avec le destinataire (Tanner et Byrne 1996 ; Perlman et al. 2012 ; Bard et al. 2017), montrant une "adaptation en temps réel" (Perlman et al. 2012) et/ou une "négociation sociale" (Pika et Fröhlich 2018) de la forme exacte dans une interaction spécifique. De même, les "répertoires" gestuels de deux individus peuvent être mesurés à un moment donné ou à un stade de développement spécifique et se révéler très différents (par exemple, Schneider et al. 2012b ; Fröhlich et al. 2017) ; mais, au cours de la vie, le "répertoire" disponible de gestes exprimés par les deux individus peut être très similaire. Nous pouvons également distinguer la manière dont un singe *produit* le geste, ou la manière dont un geste est *compris* (Hobaiter et Byrne 2017). Par conséquent, selon le niveau d'explication étudié, "un" geste ou "un" répertoire peut renvoyer à quelque chose de fondamentalement différent.

Par conséquent, les différences apparentes dans la nature de l'acquisition des gestes peuvent être dues au fait que l'accent a été mis sur différents niveaux d'explication du système gestuel. De nombreuses espèces disposent d'un répertoire de signaux biologiquement disponibles. De même, nous pouvons poser la question suivante : quels sont les signaux typiques de l'espèce disponibles ?

Le répertoire de gestes des grands singes, ou l'ensemble des gestes typiques de la famille que les membres de toutes les espèces de grands singes peuvent produire ou discriminer (Genty et al. 2009 ; Hobaiter et Byrne 2011a ; Byrne et al. 2017) ? Cependant, chez chaque individu et dans chaque événement communicatif spécifique, l'utilisation et l'expression de ce répertoire disponible varient. Dans le langage humain, avec sa diversité culturelle de sons, de mots et de structures, nos phonèmes sont rapidement canalisés par l'expérience précoce (Ruben 1997 ; Kuhl 2004). Il nous reste un sous-ensemble de sons spécifiques à chaque individu et à chaque culture avec lesquels nous communiquons au quotidien. Au sein de ce sous-ensemble, l'expression de ces sons dans un cas spécifique de communication peut à nouveau varier. Deux exemples d'un même mot simple produit par la même personne peuvent varier en termes de tonalité, de hauteur et d'accentuation (par exemple, Scherer 1995).

Comme dans toute étude du comportement, aucune approche de l'étude du geste n'est "correcte" en fournissant une explication plus précise que les autres - une compréhension complète de la façon dont les signaux gestuels sont acquis et déployés n'est acquise qu'en incorporant différents niveaux d'explication (Tinbergen 1963). Dans l'étude des répertoires gestuels disponibles, l'accent est mis sur l'étude du geste en tant que système (c'est-à-dire au niveau de l'"ensemble d'outils" disponibles) ; dans chaque population de singes, nous observons un large chevauchement des types de gestes utilisés, par exemple : "Présenter", "Tendre la main", "Toucher" ou "Lever le bras". Dans l'étude de la gestuelle, l'accent est mis sur l'*utilisation* de ce système (c'est-à-dire au niveau de l'"utilisation de l'outil") ; ici, chaque individu, en conséquence de ses expériences et de l'environnement socio-écologique, peut utiliser des types de gestes spécifiques un peu différemment. Une mère dont l'enfant est un peu plus loin, ou dont le désir de voyager n'est pas urgent, peut déployer un geste de "Tendre la main" pour solliciter son enfant à s'approcher et à grimper. Une autre mère, ou la même mère dans une situation différente, peut utiliser un "toucher" - qui peut lui-même être déployé avec une force et une durée variables, et sur différents points de contact sur le corps du destinataire. En outre, la production de signaux, l'utilisation communicative et la compréhension peuvent toutes présenter des voies de développement différentes, qui peuvent à leur tour suggérer des conditions cognitives préalables différentes (Liebal et al. 2013). Ici, il est intéressant de noter que la variation de l'environnement physique, écologique et social dans lequel les chimpanzés captifs et sauvages se développent peut avoir contribué à une partie de la variation des résultats d'une étude à l'autre. Si les formes disponibles de types de gestes sont transmises verticalement par le patrimoine génétique, la sélection des types de gestes, l'*utilisation* appropriée et la *réponse* à ces gestes peuvent encore être apprises et affectées par le développement. En d'autres termes, bien que certaines composantes des gestes puissent résister à différents environnements d'élevage, d'autres peuvent varier en fonction des expériences socio-écologiques au cours du développement (Hobaiter et Byrne 2011b ; Liebal et al. 2013 ; Fröhlich et al. 2017). La forme générale du geste "lever le bras" (c'est-à-dire déplacer la main et/ou le bras verticalement au-dessus de l'épaule) sera la même dans tous les contextes sociaux et même chez toutes les espèces de singes (Hobaiter et Byrne 2011a ;

Graham et al. 2018 ; Kersken et al. 2018), mais son utilisation fine et contextuelle (parties spécifiques du corps et leur orientation, ainsi que le contexte dans lequel elles sont utilisées) pourrait différer selon les stades de développement, les groupes sociaux et les environnements (Perlman et al. 2012 ; Bard et al. 2017 ; Pika et Fröhlich 2018).

## Les répertoires gestuels disponibles: innés et familiaux

Dans des études récentes sur la communication gestuelle chez les chimpanzés et les gorilles, Byrne et ses collègues (Genty et al. 2009 ; Hobaiter et Byrne 2011a) ont proposé que les répertoires gestuels disponibles chez les grands singes soient biologiquement " câblés " et proviennent principalement de l'héritage génétique. Un groupe de chercheurs sur les gestes, basé à l'Université de St Andrews, a identifié une série de types de gestes communs aux espèces de singes, prouvant que de larges sections de ces répertoires gestuels sont en fait typiques de la famille (Genty et al. 2009 ; Cartmill et Byrne 2010 ; Hobaiter et Byrne 2011a ; Graham et al. 2016). Ces répertoires de gestes typiques de l'espèce et de la famille sont cohérents dans leur forme de base tout au long du développement (par exemple "lever le bras" ; Genty et al. 2009 ; Hobaiter et Byrne 2011a). Cependant, ils peuvent être exprimés différemment par des individus spécifiques, ou dans différentes instances de communication (par exemple, dans l'orientation du bras et de la main). Bien qu'il soit possible que de vastes répertoires de gestes typiques d'une espèce soient acquis par l'apprentissage social, la ritualisation ontogénétique ou même l'imitation, l'héritage biologique fournit l'explication la plus parcimonieuse, en particulier compte tenu de la prévalence de répertoires de signaux génétiquement canalisés chez d'autres espèces, y compris les humains (Kuhl 2003, 2004 ; Ruben 1997).

L'une des critiques de l'hypothèse de l'héritage biologique est que, compte tenu des contraintes anatomiques naturelles, les répertoires gestuels des espèces de singes seront inévitablement similaires, quel que soit le mécanisme d'acquisition présumé. Toutes les espèces de singes partagent le même plan corporel de base et les possibilités de mouvement d'un corps de ce type sont limitées. Cependant, une exploration récente des gestes des chimpanzés a montré qu'environ 12 % seulement des formes de gestes physiquement possibles étaient exprimées dans le répertoire des chimpanzés (Hobaiter et Byrne 2017). Byrne et ses collègues ont donc bien défendu l'idée que la majorité des types de gestes du répertoire des grands singes disponibles sont hérités biologiquement et, avec un chevauchement important du répertoire dans tous les genres de grands singes, leur origine phylo-génétique serait relativement ancienne (Byrne et al. 2017).

Lors de la description du répertoire disponible, il est difficile de distinguer les différents types de gestes. Par exemple, le geste "toucher", utilisé comme étiquette dans de nombreuses études, peut ou non inclure les types de gestes suivants : toucher, toucher léger, etc.

(Hobaiter et Byrne 2011a). Une étude récente a distingué 36 formes de ce seul "geste" (Bard et al. 2017). Devrions-nous distinguer une "poignée de main" d'une "poignée de bras", un "balancement de bras" d'un "balancement de jambe" ? Là encore, il n'y a pas d'approche "correcte". Le niveau de discrimination approprié dépend de la question posée. Une approche employée par Hobaiter et Byrne (2017) consiste à utiliser le comportement des grands singes pour guider le processus. Si les singes emploient deux " types " de gestes pour atteindre le même objectif de manière cohérente, nous pouvons affirmer que - du point de vue des singes - il s'agit d'un seul et même " type " de geste. Après avoir divisé les formes de gestes à un niveau très détaillé (ce qui donne 1005 types de gestes possibles), les gestes ont été regroupés en "types" sur la base de la cohérence des réponses comportementales des destinataires, ce qui donne un répertoire de 81 types de gestes chez les chimpanzés. Une autre approche pour discriminer les types de gestes, qui utilise également le comportement des singes, consiste à classer directement la signification des signaux individuels, comme l'ont fait Bard et al. (2017). Ici, plutôt que d'explorer des patrons d'utilisation cohérents, la signification du geste est déchiffrée pour chaque cas d'utilisation du geste.

## L'usage gestuel: façonné par les expériences d'interaction

Les preuves que les répertoires gestuels disponibles des grands singes sont largement innés (Byrne et al. 2017) n'empêchent pas une modification considérable et une flexibilité dans l'utilisation des gestes tout au long de la vie d'un individu (Hobaiter et Byrne 2011b ; Pika et Fröhlich 2018). Des études antérieures dans des environnements captifs (Tomasello et al. 1989, 1994, 1997 ; Schneider et al. 2012a, b ; Bard et al. 2014b, 2017) et sauvages (van Lawick-Goodall 1968 ; Plooi 1978 ; Hobaiter et Byrne 2011b ; Fröhlich et al. 2016b, c, 2017) ont suggéré que le développement de l'utilisation des gestes chez les bébés chimpanzés est lié à l'entrée dans leur monde social et aux opportunités qu'il offre d'interagir avec des congénères. Étant donné que la communication a lieu dans un large éventail d'environnements sociaux et physiques (écologiques), dans de nombreux contextes comportementaux et tout au long de la vie d'un individu, il est probable que les individus s'appuient sur l'apport de leur environnement social avant que les compétences de communication ne se manifestent pleinement (Liebal et al. 2013). Par exemple, Bard et al. (2014b) ont examiné l'ontogenèse gestuelle chez des chimpanzés élevés en nurserie et ont suggéré que la majorité des gestes utilisés par les individus émergent par Bco-construction^, c'est-à-dire par des interactions sociales basées sur une signification communicative partagée, qui peut différer en fonction du contexte. Dans une étude menée dans deux communautés de chimpanzés sauvages, Fröhlich et al. (2016c) ont trouvé des preuves d'une variation interindividuelle considérable dans les répertoires gestuels des mères utilisés pour initier des déplacements conjoints avec leur progéniture. Une autre étude portant sur trois contextes de communication différents - partage de nourriture, déplacement conjoint et jeu social - a examiné le rôle de l'exposition sociale,

Le contexte comportemental, les taux d'interaction et la proximité de la mère sont des facteurs qui influencent la production gestuelle des nourrissons (Fröhlich et al. 2017). De manière intéressante, le taux d'interaction préalable avec les conspécifiques, mais pas avec leurs mères, a eu un effet positif sur la fréquence et le répertoire gestuel. En effet, le nombre de types de gestes utilisés par les nourrissons (âgés de 9 à 69 mois) augmentait avec le nombre de partenaires d'interaction au cours du mois précédent. Le lien empirique entre l'exposition sociale et la performance gestuelle suggère que l'apprentissage via des interactions sociales répétées façonne le développement communicatif de la gestuelle chez les jeunes singes (voir aussi Bard et al. 2014b). Alors que la relation mère-enfant est essentielle pour un développement social normal (Maestriperi 2009), une socialisation précoce dans un environnement social plus large semble être essentielle pour développer des compétences sociales plus tard dans la vie (Parker et Asher 1987 ; Hamilton 2010). En résumé, l'accumulation de preuves provenant de différentes études et de différents sites suggère que le développement de la communication dépend de l'environnement social précoce des nourrissons (par exemple, van Lawick-Goodall 1968 ; Hobaiter et Byrne 2011b ; Fröhlich et al. 2017).

## La trajectoire de développement de la communication gestuelle

Contrairement aux mécanismes d'acquisition des gestes chez les grands singes, l'âge d'émergence et la trajectoire de développement des gestes ont reçu moins d'attention jusqu'à présent. Les études longitudinales des trajectoires ontogénétiques sont encore rares, en particulier pour les grands singes vivant dans leur environnement naturel. Dans la première étude longitudinale sur les chimpanzés de Gombe, Lawick-Goodall (1967) (Goodall 1986) a noté que les signaux non vocaux au cours des premiers mois de la vie se limitent à des variations dans le contact corporel pour la coordination mère-enfant. Plooiij (1978), se concentrant plus tard sur le développement de la communication dans la même communauté, a observé une transition graduelle vers une communication volontaire et orientée vers un but ("illocutionnaire") chez les chimpanzés entre 9 et 12 mois, d'une manière similaire aux nourrissons humains (Bates et al. 1975, 1979). Au cours de cette transition, les bébés chimpanzés ont progressivement commencé à déployer des gestes communicatifs intentionnels pour influencer le comportement de leurs congénères et pour initier des interactions telles que le jeu et le toilettage.

En captivité, Schneider et al. (2012a) ont étudié l'apparition des gestes et l'émergence des gestes tactiles, visuels et auditifs chez les grands singes (*Gorilla*, *Pan*, *Pongo*). Comme chez les chimpanzés sauvages, les bébés des trois espèces de singes africains (chimpanzé, bonobo et gorille des plaines) ont commencé à faire des gestes vers la fin de leur première année. Les bébés orangs-outans ont commencé à faire des gestes plus tardivement, vers l'âge de 15 mois, ce qui reflète peut-être leur histoire de vie plus lente (Wich et al. 2004 ; van Noordwijk et van Schaik 2005). Alors que les gestes tactiles et visuels sont apparus à peu près au même moment et ont été utilisés dans des proportions similaires au cours des premiers mois, les gestes tactiles et visuels sont apparus à peu près en même temps.

En ce qui concerne la gestuelle, les gestes auditifs sont apparus beaucoup plus tard dans les genres de singes africains et n'ont pas été observés chez les bébés orangs-outans étudiés (Schneider et al. 2012a). Une étude sur des bébés chimpanzés élevés par des soignants humains dans une crèche avec des pairs a montré que dans les interactions avec les soignants, certains gestes apparaissaient même avant l'âge de 9 mois et à des âges différents selon les contextes, ce qui suggère que des mécanismes cognitifs spécifiques ne jouent pas de rôle majeur (Bard et al. 2014b). En prenant des instantanés du développement à différents stades de l'ontogenèse, Tomasello et al. (1997) ont constaté que le répertoire gestuel augmentait jusqu'à l'âge de 5-6 ans et diminuait à nouveau par la suite, avec des variations dans l'utilisation des gestes dans différents contextes comportementaux. Par exemple, les demandes gestuelles pour la toilette et la nourriture ont été utilisées tout au long du développement, l'utilisation de gestes dans certains contextes a disparu après la petite enfance (par exemple, l'allaitement), et d'autres ont typiquement émergé chez les nourrissons plus âgés (par exemple, les gestes pour l'agression et le sexe ont été principalement utilisés après avoir atteint l'âge de 3-4 ans ; Tomasello et al. 1997). Certains résultats obtenus en captivité ont été complétés par des études sur différentes communautés de chimpanzés dans la nature, montrant que les jeunes chimpanzés passent des actions et des gestes tactiles à la communication visuelle (Plooiij 1978 ; Fröhlich et al. 2016c), et que la communication auditive augmente avec l'âge du nourrisson (Fröhlich et al. 2016b). Cette intégration de signaux visuels et auditifs peut refléter l'indépendance physique et sociale croissante des bébés singes par rapport à leur mère. Lorsque les jeunes singes commencent à passer du temps sans contact physique avec leur mère, les opportunités de communication sans contact sont plus nombreuses.

Les bébés singes combinent leurs gestes en séquences à la fois sous forme de séries rapides de gestes (sans attente de réponse et parfois en se chevauchant) et sous forme de chaînes de gestes qui incluent une attente de réponse suivie d'une nouvelle persistance gestuelle. Près de la moitié des signaux gestuels produits par les bébés singes sont des séries rapides de gestes multiples, mais leur utilisation diminue au cours du développement (Hobaiter et Byrne 2011b). En revanche, l'utilisation de chaînes de gestes pour maintenir la communication atteint un pic chez les individus juvéniles, avant de diminuer à nouveau avec la maturité (Liebal et al. 2004a ; Hobaiter et Byrne 2011b). Hobaiter et Byrne ont suggéré que la série rapide de gestes pourrait être un mécanisme par lequel les jeunes singes peuvent explorer leur large répertoire, en apprenant à utiliser les signaux les plus efficaces (Brepertoire tuning<sup>^</sup>). Un domaine qui reste à explorer est de savoir si et comment le développement gestuel interagit avec le développement vocal et l'ontogenèse d'autres modes de communication (par exemple, les expressions faciales, le regard, les signaux sexuels spécifiques à l'espèce). Les grands singes enculturés élevés dans des environnements humains et à qui l'on a appris à utiliser des signes de la langue des signes américaine continuent à utiliser leurs gestes naturalistes (p. ex. McCarthy et al. 2013). Des recherches plus approfondies sur les grands singes vivant dans des groupes sociaux et des environnements différents, mettant en œuvre une étude transversale et longitudinale

(par exemple, Fröhlich et al. 2018), aidera à faire la lumière sur le développement du geste dans le cadre d'un système multimodal.

## Les effets du contexte et du sexe sur la communication gestuelle précoce

Des recherches antérieures sur le développement gestuel suggèrent que le jeu social est le principal contexte d'utilisation des gestes chez les jeunes grands singes africains (Tomasello et al. 1997 ; Genty et al. 2009 ; Hobaiter et Byrne 2011a ; Schneider et al. 2012a). Les interactions ludiques avec des pairs et d'autres individus " non maternels " peuvent servir de plateforme d'expérimentation essentielle, sur laquelle les grands singes peuvent explorer l'efficacité des gestes intentionnels qui acquièrent une importance fondamentale dans leur vie adulte (Fröhlich et al. 2016b). L'alimentation représente un autre contexte important du développement gestuel, les jeunes grands singes utilisant régulièrement leurs gestes pour solliciter des transferts de nourriture (Pika et al. 2003, 2005 ; Fröhlich et al. 2017), en particulier chez les orangs-outans (Bard 1992 ; Schneider et al. 2012a). Les contextes de jeu et d'alimentation peuvent intégrer des échanges communicatifs liés à des objets désirables (par exemple, Pika et Zuberbühler 2008 ; Hobaiter et al. 2014). Il s'agit d'interactions "triadiques", impliquant un signal, un destinataire et une troisième entité, conditions préalables au développement de la communication référentielle (c'est-à-dire des actes de communication faisant référence à des entités ou des événements externes ; Leavens et al. 2005a ; Pika 2012).

Des études récentes sur le développement des chimpanzés ont mis en évidence des différences entre les sexes quant à l'importance de la socialisation précoce chez les chimpanzés (Murray et al. 2014). Dans la structure sociale de fission-fusion caractéristique des chimpanzés sauvages (Nishida 1968 ; Aureli et al. 2008), la mère peut influencer activement l'environnement social du petit par le biais de sous-groupes sélectifs (Lonsdorf et al. 2014a). Dès le plus jeune âge, les bébés chimpanzés mâles semblent exploiter ces opportunités sociales : le nombre de partenaires sociaux des mâles augmente avec l'âge et la distance à la mère (Lonsdorf et al. 2014a, b). Ces différences sociales se reflètent dans les différences sexuelles dans les gestes des bébés chimpanzés. Par exemple, les bébés mâles ont déployé plus de gestes de contact que les femelles pour solliciter le jeu (Fröhlich et al. 2016b) et demander des transferts de nourriture (MF et al. données non publiées) et, après contrôle de l'âge, ont utilisé une plus grande variété de types de gestes (Fröhlich et al. 2017).

## Questions en suspens: la multimodalité dans l'ontogenèse de la communication des grands singes

Dans le domaine de la communication animale, les travaux sur le développement ont eu tendance à se concentrer sur la modalité vocale ou gestuelle indépendamment, la majeure partie des travaux sur l'acquisition ayant porté sur l'apprentissage des chants chez les oiseaux chanteurs (par exemple, Marler 1997 ; Brainard et Doupe 2002 ; Beecher et Brenowitz 2005). Les études sur l'apprentissage des

Les recherches sur le développement vocal chez les oiseaux et les mammifères ont démontré que les expériences individuelles accumulées par les interactions sociales (par exemple, les réponses des congénères) peuvent jouer un rôle substantiel en introduisant de nouveaux sons dans les répertoires des individus et en encourageant l'improvisation (Snowdon et Hausberger 1997). Comme nous l'avons vu plus haut, des recherches antérieures ont exploré les trajectoires de développement des différentes modalités sensorielles dans la gestuelle des grands singes (Schneider et al. 2012a ; Fröhlich et al. 2016b, c). Cependant, il est crucial de garder à l'esprit que les gestes représentent une partie du répertoire plus large de signaux de communication des grands singes, qui comprend les vocalisations et les expressions faciales (Liebal et al. 2013). Pour une compréhension plus approfondie, il est essentiel d'étudier le développement de la communication de manière holistique, à travers les modes de production et les modalités sensorielles (Liebal et al. 2013 ; Hobaiter et al. 2017 ; Fröhlich et van Schaik 2018).

Chez les primates, on sait peu de choses sur la question de savoir si et comment les trajectoires développementales des signaux multimodaux (dans lesquels deux ou plusieurs composants de différentes modalités sensorielles doivent être produits ensemble afin de produire un signal individuel) et des combinaisons de signaux multimodaux (dans lesquels deux signaux distincts, qui intègrent différentes modalités sensorielles, sont couplés de manière flexible) diffèrent de la signalisation unimodale (Liebal et al. 2013 ; Bard et al. 2014b ; Gillespie-Lynch et al. 2014). Certaines recherches sur le développement de l'intégration multimodale se sont concentrées sur la *perception* audiovisuelle chez les primates humains et non humains, alors que la *production* multimodale reste peu étudiée (revue dans Partan 2013). On en sait encore moins sur le développement de combinaisons de signaux multimodaux (Fröhlich et van Schaik 2018). Les premières explorations d'une approche multimodale ou multi-signaux de la communication des chimpanzés ont révélé de forts effets de l'âge sur le choix des signaux (Hobaiter et al. 2017 ; Wilke et al. 2017), avec un biais en faveur de la communication gestuelle dans la petite enfance (par exemple, Gillespie-Lynch et al. 2013 ; Hobaiter et al. 2017 ; Fröhlich et al. 2018). À la lumière d'un nombre croissant de travaux qui démontrent un impact substantiel de l'expérience sociale sur le développement sociocognitif et communicatif (Snowdon et Hausberger 1997 ; Laporte et Zuberbühler 2011 ; Bard et al. 2014b ; Fröhlich et al. 2017 ; Katsu et al. 2017), nous devrions nous efforcer de comprendre le rôle de l'apprentissage et de l'expérience sociale dans la production de signaux à la fois unimodaux et multimodaux (voir également Higham et Hebets 2013).

L'hypothèse du "signal de secours", initialement invoquée par les écologistes du comportement, implique que les différents composants des signaux multimodaux sont redondants, c'est-à-dire qu'ils provoquent individuellement la même réponse chez le récepteur (Møller et Pomiankowski 1993 ; Partan et Marler 1999). De même, les combinaisons de signaux multimodaux pourraient faire partie d'un processus d'apprentissage dans le développement communicatif dans lequel le singe immature apprend à déployer des tactiques de communication appropriées au contexte en utilisant d'abord des signaux redondants de manière séquentielle et/ou simultanée (Liebal et al. 2013 ; Fröhlich et van Schaik 2018). Certains



Cette explication est étayée par des études sur les chimpanzés. Comme décrit ci-dessus, Hobaiter et Byrne (2011b) ont constaté que les chimpanzés passent progressivement de séquences gestuelles initialement longues et largement redondantes à la sélection de gestes uniques plus efficaces à l'âge adulte. Une étude récente sur l'initiation des déplacements conjoints dans les paires mère-nourrisson a suggéré un changement développemental de la signalisation multimodale (vocalisations audibles " hoo whimper " combinées à des gestes visuels-silencieux) à la signalisation unimodale (gestes visuels-silencieux uniquement) chez les bébés chimpanzés (Fröhlich et al. 2016c). Il semble y avoir beaucoup plus de gestes dans les répertoires des grands singes que de significations pour lesquels ils sont utilisés (Hobaiter et Byrne 2014 ; Graham et al. 2018) ; cette redondance peut offrir aux signaleurs la possibilité de sélectionner différentes modalités sensorielles pour communiquer des informations similaires. Cependant, la gamme restreinte de significations décrites pourrait également résulter de la façon dont les observateurs classent actuellement la "signification" (par exemple : nécessitant un changement de comportement visible de la part du destinataire) plutôt que d'un ensemble de significations naturellement contraint (Hobaiter et Byrne 2014 ; Bard et al. 2017). Outre la modalité sensorielle dans laquelle l'information est transmise, le type d'information est également un élément clé ; par exemple, les bonobos utilisent des signaux gestuels pour différencier le contexte dans lequel un signal vocal ambigu est utilisé (Genty et al. 2014). Chez les chimpanzés, alors que toutes les vocalisations et certains gestes transmettent des informations dans la modalité auditive, les vocalisations (et peut-être les gestes de tambourinage ; Arcadi et al. 1998) codent également l'identité du signal. La flexibilité dans le choix du signal ou de la modalité du signal permet aux signaleurs d'être sélectifs dans leur utilisation en fonction du risque potentiel (ou des avantages) que des "oreilles indiscretes" acquièrent l'information transmise (Hobaiter et Byrne 2012 ; Hobaiter et al. 2017).

Une autre explication de la combinaison des signaux et des modalités est proposée par les théories du raffinement et de la complémentarité (par exemple, Partan et Marler 2005 ; Jacob et al. 2011 ; Genty et al. 2014 ; Hobaiter et al. 2017 ; Fröhlich et van Schaik 2018). Des études récentes sur la communication des chimpanzés et des bonobos suggèrent que les signaux vocaux et gestuels ne sont pas utilisés de manière interchangeable. Les combinaisons de signaux gestuels et vocaux des chimpanzés étaient plus susceptibles de susciter une réponse comportementale que les signaux vocaux produits seuls, mais pas par rapport aux signaux gestuels produits seuls (Wilke et al. 2017). De même, les chimpanzés étaient plus susceptibles de passer à des combinaisons geste-voix après l'échec d'un signal vocal, mais pas d'un signal gestuel (Hobaiter et al. 2017).

Si les différents types de signaux ou composants de signaux de la communication multimodale sont combinés afin d'affiner ou de compléter un message central, nous pourrions alors prédire que les composants et signaux uniques précèdent l'utilisation d'une communication plus complexe au cours du développement. Cependant, des travaux comparatifs importants portant sur l'ontogenèse de la production multimodale chez les primates non humains sont nécessaires pour révéler le rôle que jouent les combinaisons de signaux multimodaux tout au long du développement.

et les rôles sociaux, qui changent également au cours de la vie des grands singes.

## Questions en suspens: l'impact de l'environnement socio-écologique

Récemment, il a été souligné que les cadres conceptuels doivent commencer à prendre en compte l'impact de l'efficacité du signal et de la perception du récepteur sur la communication multimodale animale (Higham et Hebets 2013), y compris l'expérience sociale antérieure (Hebets et Vink 2007) et les facteurs écologiques (Munoz et Blumstein 2012). Malgré les preuves de plus en plus nombreuses de l'impact de l'exposition sociale sur le développement socio-cognitif et communicatif (Snowdon et Hausberger 1997 ; Laporte et Zuberbühler 2011 ; Leavens et Bard 2011 ; Bard et al. 2014b ; Fröhlich et al. 2017 ; Katsu et al. 2017), le rôle des expériences interactionnelles antérieures non seulement pour la signalisation gestuelle, mais aussi pour la communication animale en général reste mal compris (voir aussi Higham et Hebets 2013). On pense que la socialité favorise la communication via de multiples canaux, car les individus qui interagissent sont suffisamment proches dans l'espace pour se voir, s'entendre, se sentir et/ou se toucher (Partan et Marler 2005). La multimodalité peut donc être particulièrement adaptée à la communication à relativement courte distance typique de nombreuses espèces de primates vivant en groupe (Marler 1965). Fröhlich et al. (2018) ont exploré les trajectoires développementales des marqueurs comportementaux établis de la communication intentionnelle chez les grands singes sur la base d'une étude des gestes, des actions, des vocalisations et des " combinaisons bimodales " (un geste plus une vocalisation) des nourrissons. Les auteurs ont constaté que l'utilisation de la vérification de l'auditoire, de la persistance du but et de la sensibilité à l'orientation visuelle du destinataire augmentait avec l'âge de l'enfant. Cependant, le contexte, le partenaire d'interaction et l'appartenance à un groupe (site d'étude) ont également eu un impact sur la sélection des types de signaux, ainsi que sur les marqueurs comportementaux de la communication intentionnelle, ce qui suggère fortement que l'environnement social doit être pris en compte dans les études sur le développement de la communication (Fröhlich et al. 2018).

Un autre facteur, souvent négligé, dans les études sur la fonctionnalité de la communication des grands singes est l'environnement physique et écologique dans lequel elle se produit. L'environnement physique a un impact profond sur la production, la transmission et la réception des différents modes d'information (qu'ils soient visuels, auditifs ou olfactifs). Néanmoins, alors que les pressions de sélection environnementale sur l'efficacité des signaux ont été principalement discutées dans la communication des non-primates (Partan 2013 ; Halfwerk et al. 2014 ; Halfwerk et Slabbekoorn 2015), un certain nombre d'études suggèrent que l'environnement physique devrait être pris en compte plus souvent dans la communication des primates. Certains aspects de l'environnement de signalisation peuvent être évidents : une végétation dense, comme celle que l'on trouve dans les habitats de forêt tropicale, constitue un obstacle important à la transmission d'informations visuelles. Mais plutôt qu'un coût, ces obstacles à la transmission de l'information peuvent constituer une opportunité. En effet, pour

Par exemple, comme ci-dessus, les chimpanzés ajustent leur utilisation des gestes pour limiter la transmission d'informations à un public spécifique (Hobaiter et Byrne 2012 ; Byrne et al. 2017). L'impact de l'environnement sur les signaux acoustiques à longue distance, tels que les panthères des chimpanzés, a été suggéré comme une explication possible de certaines différences de groupe dans la structure acoustique des vocalisations (Mitani et al. 1999). Inversement, la variation de l'acoustique de l'habitat a été exclue comme explication possible de la variation du volume des cris forts des singes hurleurs (*Alouatta* spp.) (Dunn et al. 2015). D'autres aspects de la variation de l'habitat peuvent être plus subtils. Par exemple, le tambourinage des contreforts par les chimpanzés sauvages est un signal multimodal frappant, dans lequel on pense que les composantes auditives codent l'identité individuelle (Arcadi et al. 1998), qui peut être transmis sur plus d'un kilomètre, même dans une forêt tropicale dense. Cependant, leur production (et peut-être la mesure dans laquelle des informations détaillées peuvent être encodées) dépend de la présence et de la distribution d'espèces d'arbres à gros contreforts, typiquement présents dans la forêt tropicale primaire, mais qui peuvent être peu distribués ou même absents dans les habitats secondaires ou les forêts de montagne. Une étude de la latéralité des membres dans la gestuelle des chimpanzés n'a révélé aucun impact de la gestuelle dans un habitat terrestre ou arboricole (Hobaiter et Byrne 2013), une comparaison du choix des membres dans la production des mêmes types de gestes a révélé une plus grande flexibilité dans le choix des membres par l'orang-outan plus arboricole que par le chimpanzé plus terrestre (A. Knox et al. données non publiées).

Une caractéristique propre à la communication gestuelle, par opposition à la communication vocale ou faciale, est la possibilité pour les individus de déployer avec souplesse un signal alternatif d'une modalité différente, à l'intérieur de la même catégorie de signal. Par exemple, toutes les vocalisations contiennent des informations audibles et visuelles, les expressions faciales contactent des informations visuelles-silencieuses, mais un signal peut choisir de déployer sélectivement un geste visuel-silencieux (BArm raise^), ou un geste visuel-audible (BKnock object^), ou même un geste visuel-audible-tactile (BSlap other^). Étant donné les très vastes répertoires de signaux et l'apparente redondance des significations pour lesquelles ils sont déployés (Hobaiter et Byrne 2014 ; Graham et al. 2018), les gestes offrent aux signaleurs l'opportunité d'ajuster leurs signaux pour s'adapter aux variations momentanées de l'environnement physique-écologique (ainsi qu'à leur environnement social).

Un défi majeur est d'attribuer avec précision les différences dans les modèles de communication entre les individus, les groupes sociaux et les espèces de grands singes à des facteurs génétiques, sociaux ou physico-écologiques. Récemment, Fröhlich et van Schaik (2018) ont proposé que les effets sociaux et physiques de l'environnement sur la communication multimodale des grands singes puissent être distingués en observant les grands singes vivant dans différents contextes de recherche. Par exemple, les orangs-outans, en tant qu'espèces arboricoles, sont supposés s'appuyer sur des signaux tactiles et auditifs plutôt que visuels, en raison de la vision restreinte dans leur habitat par rapport aux espèces terrestres (Marler 1965 ; Liebal et al. 2006). Généralement considérés comme semi-solitaires, les singes de Bornéo (*P. pygmaeus*) et les singes de Sumatra (*P. pygmaeus*) sont des espèces qui vivent dans la nature.

(*P. abelii*) sont considérées comme très différentes en termes de sociabilité et de variantes comportementales (van Schaik et al. 1999, 2009). En revanche, en captivité, les orangs-outans sont exposés à un mode de vie très social et (semi-) terrestre similaire à celui des chimpanzés et des bonobos. Ces différents contextes permettent d'examiner dans quelle mesure l'environnement socio-écologique est lié à l'utilisation des signaux chez les grands singes non humains. Une étape clé pour atteindre cet objectif est d'accroître la collaboration entre les chercheurs travaillant sur la communication des grands singes, en particulier lorsque nous sommes en mesure de concilier les différences de terminologie et d'approche.

## Conclusion

Dans cette revue, nous présentons une vue d'ensemble des travaux récents sur l'ontogenèse gestuelle chez les grands singes. Nous suggérons que des points de vue apparemment disparates sur la nature fixe ou flexible des repertoires des grands singes peuvent être largement réconciliés en les considérant comme des niveaux d'explication différents et que des différences subtiles dans l'utilisation de la terminologie d'une étude à l'autre et d'un domaine à l'autre peuvent être à l'origine de résultats apparemment contradictoires. Un type de geste peut être typique d'une espèce, mais son expression spécifique dans la gestuelle quotidienne peut être très flexible. Le "répertoire" de deux individus peut différer considérablement lorsqu'il est mesuré sur un mois, voire une année, mais peut correspondre lorsqu'il est mesuré sur toute une vie. Alors que les répertoires disponibles semblent largement innés et typiques de l'espèce, les différences interindividuelles dans l'utilisation des gestes suggèrent un rôle important pour l'apprentissage, reflétant l'état actuel des connaissances sur les vocalisations des primates (Cheney et Seyfarth 2018). Pour tout geste particulier, des variables individuelles et sociales (comprenant au moins : l'identité du partenaire, l'âge, le sexe, le rang, l'emplacement physique, l'attention visuelle, la relation sociale et biologique, et la présence de spectateurs), ainsi que le contexte comportemental, déterminent quels gestes sont sélectionnés dans l'ensemble des outils de communication, et comment ils sont déployés. Les preuves de plus en plus nombreuses de l'impact de l'environnement social sur la gestuelle et le besoin de preuves supplémentaires de l'impact de l'environnement physique et écologique sur la communication représentent à la fois un défi et une opportunité pour les études comparatives du comportement et de la cognition.

Pour développer une compréhension plus approfondie des facteurs socio-écologiques impliqués dans l'utilisation des gestes, nous pouvons utiliser une approche explicitement multimodale et multicomposante. Des travaux comparatifs, plus complexes, axés sur l'ontogenèse de la communication chez les primates sont nécessaires pour révéler le rôle que jouent les combinaisons signales multimodales dans le développement. Ces travaux pourraient à leur tour jeter un nouvel éclairage sur les processus cognitifs qui sous-tendent la communication chez les singes, ce qui nous permettrait de mieux comprendre la continuité évolutive entre la communication multimodale non humaine et la communication multimodale humaine.

**Remerciements** Nous sommes reconnaissants à Federica Amici et Anja Widdig pour leur invitation à la collection thématique "Une perspective évolutionniste sur le développement de la socialité des primates". Nous remercions Simone Pika, Carel van Schaik, Richard Byrne, ainsi que le groupe St Andrews Gesture et l'ancien groupe de recherche Humboldt pour leurs nombreuses discussions sur les gestes des grands singes. Nous remercions également Anja Widdig, Jaap van Schaik et deux évaluateurs anonymes pour leurs commentaires utiles sur des versions antérieures de ce manuscrit.

**Financement** MF a été soutenue par le Forschungskredit de l'Université de Zurich (subvention n° FK-17-106) et par la Fondation allemande pour la recherche (subvention n° FR 3986/1-1).

## Respect des normes éthiques

**Conflit d'intérêts** Les auteurs déclarent ne pas avoir de conflit d'intérêts.

**Approbation éthique** Cet article ne contient aucune étude réalisée par l'un des auteurs sur des participants humains ou des animaux.

**Note de l'éditeur** Springer Nature reste neutre en ce qui concerne les revendications juridiques dans les cartes publiées et les affiliations institutionnelles.

## Références

- Arbib M, Gasser B (sous presse) A dyadic brain model of ape gestural learning, production and representation. *Anim Cogn*
- Arbib MA, Liebal K, Pika S (2008) Primate vocalization, gesture, and the evolution of human language. *Curr Anthropol* 49:1053-1063
- Arcadi AC, Robert D, Boesch C (1998) Buttress drumming by wild chimpanzees : temporal patterning, phrase integration into loud calls, and preliminary evidence for individual distinctiveness. *Primates* 39:505-518
- Aureli F, Schaffner CM, Boesch C et al (2008) Fission-fusion dynamics. *Curr Anthropol* 49:627-654
- Bard KA (1992) Intentional behavior and intentional communication in young free-ranging orangutans. *Child Dev* 63:1186-1197
- Bard KA, Bakeman R, Boysen ST, Leavens DA (2014a) Emotional engagements predict and enhance social cognition in young chimpanzees. *Dev Sci* 17:682-696
- Bard KA, Dunbar S, Maguire-Herring V, Veira Y, Hayes KG, McDonald K (2014b) Gestures and social-emotional communicative development in chimpanzee infants. *Am J Primatol* 76:14-29
- Bard KA, Maguire-Herring V, Tomonaga M, Matsuzawa T (2017) The gesture 'Touch' : La construction de sens se développe-t-elle dans l'utilisation par les chimpanzés d'un geste très flexible ? *Anim Cogn*. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1136-0>
- Bar-On D (2013) Origins of meaning : must we 'go Gricean' ? *Mind Lang* 28:342-375
- Bates E, Camaioni L, Volterra V (1975) The acquisition of performatives prior to speech. *Merrill Palmer Q* 21:205-226
- Bates E, Benigni L, Bretherton I, Camaioni L, Volterra V (1979) The emergence of symbols : cognition and communication in infancy. Academic Press, New York
- Beecher MD, Brenowitz EA (2005) Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends Ecol Evol* 20:143-149
- Boesch C (2007) Qu'est-ce qui fait de nous des êtres humains (*Homo sapiens*) ? The challenge of cognitive cross-species comparison. *J Comp Psychol* 3:227-240
- Brainard MS, Doupe AJ (2002) What songbirds teach us about learning. *Nature* 417:351-358
- Byrne RW, Tanner JE (2006) Gestural imitation by a gorilla : evidence and nature of the capacity. *Int J Psychol Psychol Ther* 6:215-231
- Byrne RW, Cartmill E, Genty E, Graham KE, Hobaiter C, Tanner J (2017) Great ape gestures : intentional communication with a rich set of innate signals. *Anim Cogn* 20:755-769
- Call J, Tomasello M (2007) The gestural communication of apes and monkeys. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah
- Cartmill EA, Byrne RW (2007) Orangutans modify their gestural signal- ing according to their audience's comprehension. *Curr Biol* 17 : 1345-1348
- Cartmill EA, Byrne RW (2010) Semantics of primate gestures : intentional meanings of orangutan gestures. *Anim Cogn* 13:793-804
- Cheney DL, Seyfarth RM (2018) Usage flexible et fonction sociale dans les vocalisations des primates. *Proc Natl Acad Sci U S A* 115:1974-1979
- Davila-Ross M, Jesus G, Osborne J, Bard KA (2015) Les chimpanzés (*Pan troglodytes*) produisent les mêmes types de "visages rieurs" lorsqu'ils émettent des rires et lorsqu'ils sont silencieux. *PLoS One* 10:e0127337
- Douglas PH, Moscovice LR (2015) Pointing and pantomime in wild apes ? Les femelles bonobos utilisent des gestes référentiels et iconiques pour demander un frottement génito-génital. *Sci Rep* 5:13999
- Dunn JC, Halenar LB, Davies TG, Cristobal-Azkarate J, Reby D, Sykes D, Degg S, Fitch WT, Knapp LA (2015) Evolutionary trade-off between vocal tract and testes dimensions in howler monkeys. *Curr Biol* 25:2839-2844
- Fröhlich M (2017) Taking turns across channels : conversation-analytic tools in animal communication. *Neurosci Biobehav Rev* 80:201- 209
- Fröhlich M, van Schaik CP (2018) La fonction de la communication multimodale des primates. *Anim Cogn* 21:619-629
- Fröhlich M, Kuchenbuch P, Müller G, Fruth B, Furuichi T, Wittig RM, Pika S (2016a) Unpeeling the layers of language : bonobos and chimpanzees engage in cooperative turn-taking sequences. *Sci Rep* 6:25887
- Fröhlich M, Wittig RM, Pika S (2016b) Play-solicitation gestures in chimpanzees in the wild : flexible adjustment to social circumstances and individual matrices. *R Soc Open sci* 3:160278
- Fröhlich M, Wittig RM, Pika S (2016c) Should I stay or should I go ? Initiation du voyage commun dans les dyades mère-nourrisson de deux communautés de chimpanzés dans la nature. *Anim Cogn* 19:483-500
- Fröhlich M, Müller G, Zeiträg C, Wittig RW, Pika S (2017) Gestural development of chimpanzees in the wild : the impact of interactional experience. *Anim Behav* 134:271-282
- Fröhlich M, Wittig RM, Pika S (2018) L'ontogenèse de la communication intentionnelle chez les chimpanzés sauvages. *Dev Sci* 29:e12716
- Genty E, Zuberbühler K (2014) Spatial reference in a bonobo gesture. *Curr Biol* 24:1601-1605
- 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
- Genty E, Clay Z, Hobaiter C, Zuberbühler K (2014) Multi-modal use of a socially directed call in bonobos. *PLoS One* 9:e84738
- Gillespie-Lynch K, Greenfield P, Feng Y, Savage-Rumbaugh S, Lyn H (2013) A cross-species study of gesture and its role in symbolic development : implications for the gestural theory of language evolution. *Front Psychol* 4:160
- Gillespie-Lynch K, Greenfield PM, Lyn H, Savage-Rumbaugh S (2014) Gestural and symbolic development among apes and humans : support for a multimodal theory of language evolution. *Front Psychol* 5 : 1228
- Goodall J (1986) The chimpanzees of Gombe : patterns of behaviour. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Graham KE, Furuichi T, Byrne RW (2016) Le répertoire gestuel du bonobo sauvage (*Pan paniscus*) : un système de communication mutuellement compris. *Anim Cogn* 20:171-177
- Graham K, Hobaiter C, Oumsley J, Furuichi T, Byrne RW (2018) Les gestes des bonobos et des chimpanzés se chevauchent largement en termes de signification. *PLoS Biol* 16:e2004825

- Halfwerk W, Slabbekoorn H (2015) Pollution going multimodal : the complex impact of the human-altered sensory environment on animal perception and performance. *Biol Lett* 11:20141051
- Halfwerk W, Page RA, Taylor RC, Wilson PS, Ryan MJ (2014) Crossmodal comparisons of signal components allow for relative-distance assessment. *Curr Biol* 24:1751-1755
- Halina M, Rossano F, Tomasello M (2013) The ontogenetic ritualization of bonobo gestures. *Anim Cogn* 16:653-666
- Hamilton SF (2010) Apprenticeship for adulthood (Apprentissage de l'âge adulte). Simon and Schuster, New York
- Hebets EA, Papaj DR (2005) Complex signal function : developing a framework of testable hypotheses. *Behav Ecol Sociobiol* 57:197-214
- Hebets EA, Vink CJ (2007) Experience leads to preference : experienced females prefer brush-legged males in a population of syntopic wolf spiders. *Behav Ecol* 18:1010-1020
- Hewes GW (1973) Primate communication and the gestural origin of language. *Curr Anthropol* 12:5-24
- Higham JP, Hebets EA (2013) Une introduction à la communication multimodale. *Behav Ecol Sociobiol* 67:1381-1388
- Hobaiter C, Byrne R (2011a) Le répertoire gestuel du chimpanzé sauvage. *Anim Cogn* 14:745-767
- Hobaiter C, Byrne RW (2011b) Serial gesturing by wild chimpanzees : its nature and function for communication. *Anim Cogn* 14:827-838
- Hobaiter C, Byrne RW (2012) Gesture use in consortship : wild chimpanzees' use of gesture for an evolutionarily urgent purpose. In : Pika S, Liebal K (eds) *Developments in primate gesture research*. John Benjamins Publishing Company, Amsterdam, pp 129-146.
- Hobaiter C, Byrne RW (2013) Latéralité dans la communication gestuelle des chimpanzés sauvages. *Ann N Y Acad Sci* 1288:9-16
- Hobaiter C, Byrne RW (2014) The meanings of chimpanzee gestures. *Curr Biol* 24:1596-1600
- Hobaiter C, Byrne RW (2017) Qu'est-ce qu'un geste ? Une approche basée sur le sens pour définir les répertoires gestuels. *Neurosci Biobehav Rev* 82 : 3-12
- Hobaiter C, Leavens DA, Byrne RW (2014) Deictic gesturing in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) ? Some possible cases. *J Comp Psychol* 128:82-87
- Hobaiter C, Byrne RW, Zuberbühler K (2017) Wild chimpanzees' use of single and combined vocal and gestural signals. *Behav Ecol Sociobiol* 71:96
- Jacob S, Rieucau G, Heeb P (2011) Multimodal begging signals reflect independent indices of nestling condition in European starlings. *Behav Ecol* 22:1249-1255
- Katsu N, Yamada K, Nakamichi M (2017) Influence des interactions sociales avec des femelles non maternelles sur le développement de l'utilisation de l'appel chez les macaques japonais. *Anim Behav* 123:267-276
- Kendon A (2004) *Gesture : visible action as utterance*. Cambridge University Press, Cambridge
- Kersken V, Gómez J, Liszkowski U, Soldati A, Hobaiter C (2018) Un répertoire gestuel des enfants humains de 1-2 ans : à la recherche des gestes simiesques. *Anim Cogn*. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1213-z>
- Kuhl PK (2003) Human speech and birdsong : communication and the social brain. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100:9645-9646
- Kuhl PK (2004) Early language acquisition : cracking the speech code. *Nat Rev Neurosci* 5:831-843
- Ladygina-Kohts NN, de Waal FBM (2002) *Infant chimpanzee and human child : a classic 1935 comparative study of ape emotions and intelligence*. Oxford University Press, New York
- Laporte MNC, Zuberbühler K (2011) Le développement d'un signal de salutation chez les chimpanzés sauvages. *Dev Sci* 14:1220-1234
- Leavens DA, Bard KA (2011) Environmental influences on joint attention in great apes : implications for human cognition. *J Cogn Educ Psychol* 10:9-31
- Leavens DA, Hopkins WD (1998) Intentional communication by chimpanzees : a cross-sectional study of the use of referential gestures. *Dev Psychol* 34:813-822
- Leavens DA, Hopkins WD (2005) Multimodal concomitants of manual gesture by chimpanzees : influence of food size and distance. *Gesture* 5:73-88
- Leavens DA, Hopkins WD, Bard KA (2005a) Understanding the point of chimpanzee pointing : epigenesis and ecological validity. *Curr Dir Psychol Sci* 14:185-189
- Leavens DA, Russell JL, Hopkins WD (2005b) Intentionality as measured in the persistence and elaboration of communication by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Child Dev* 76:291-306
- Leavens DA, Russell J, Hopkins W (2010) Multimodal communication by captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Anim Cogn* 13:33-40
- Leavens DA, Bard KA, Hopkins WD (2017) The mismeasure of ape social cognition. *Anim Cogn*. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1119-1>
- Liebal K, Call J (2012) The origins of non-human primates' manual gestures. *Phil Trans R Soc B* 367:118-128
- Liebal K, Call J, Tomasello M (2004a) Use of gesture sequences in chimpanzees. *Am J Primatol* 64:377-396
- Liebal K, Pika S, Call J, Tomasello M (2004b) To move or not to move. Comment les singes s'adaptent à l'état attentionnel des autres. *Interact Stud* 5 : 199-219
- Liebal K, Pika S, Tomasello M (2006) Gestural communication of orang-utans (*Pongo pygmaeus*). *Gesture* 6:1-38
- Liebal K, Waller BM, Burrows AM, Slocombe KE (2013) *Primate communication : a multimodal approach*. Cambridge University Press, Cambridge
- Liebal K, Schneider C, Errson-Lembeck M (2018) Comment les primates acquièrent leurs gestes : évaluation des théories et des preuves actuelles. *Anim Cogn*. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1187-x>
- Lonsdorf EV, Anderson KE, Stanton MA, Shender M, Heintz MR, Goodall J, Murray CM (2014a) Boys will be boys : sex differences in wild infant chimpanzee social interactions. *Anim Behav* 88:79-83
- Lonsdorf EV, Markham AC, Heintz MR, Anderson KE, Ciuk DJ, Goodall J, Murray CM (2014b) Sex differences in wild chimpanzee behavior emerge during infancy. *PLoS One* 9:e99099
- Maestriperi D (2009) Maternal influences on offspring growth, reproduction, and behavior in primates. In : Maestriperi D, Mateo JM (eds) *Maternal effects in mammals*. Chicago University Press, Chicago, pp 256-291
- Marler P (1961) L'analyse logique de la communication animale. *J Theor Biol* 1:295-317
- Marler P (1965) Communication in monkeys and apes. In : DeVore I (ed) *Primate behaviour. Field studies of monkeys and apes*. Holt, Rinehart and Winston, New York, pp 544-584.
- Marler P (1997) Three models of song learning : evidence from behavior. *Dev Neurobiol* 33:501-516
- Matsumoto-Oda A, Tomonaga M (2005) "intentional" control of sound production found in leaf-clipping display of Mahale chimpanzees. *J Ethol* 23:109-112
- Maynard Smith J, Harper D (2003) *Animal signals*. Oxford University Press, Oxford
- McCarthy MS, Jensvold MLA, Fouts DH (2013) Use of gesture sequences in captive chimpanzee (*Pan troglodytes*) play. *Anim Cogn* 16:471-481
- Mitani JC, Hunley KL, Murdoch ME (1999) Geographic variation in the calls of wild chimpanzees : a reassessment. *Am J Primatol* 47:133-151
- Møller AP, Pomiankowski A (1993) Pourquoi les oiseaux ont-ils des ornements sexuels multiples ? *Behav Ecol Sociobiol* 32:167-176
- Moore R (2015) Meaning and ostension in great ape gestural communication. *Anim Cogn* 19:223-231

- Munoz NE, Blumstein DT (2012) Multisensory perception in uncertain environments. *Behav Ecol* 23:457-462
- Murray CM, Lonsdorf EV, Stanton MA, Wellens KR, Miller JA, Goodall J, Pusey AE (2014) Early social exposure in wild chimpanzees : mothers with sons are more gregarious than mothers with daughters. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111:18189-18194
- Nishida T (1968) The social group of wild chimpanzees in the Mahali Mountains. *Primates* 9:167-224
- Nishida T (1980) The leaf-clipping display : a newly-discovered expressive gesture in wild chimpanzees. *J Hum Evol* 9:117-128
- Parker JG, Asher SR (1987) Peer relations and later personal adjustment : are low-accepted children at risk ? *Psychol Bull* 102:357-389
- Partan SR (2013) Ten unanswered questions in multimodal communication. *Behav Ecol Sociobiol* 67:1523-1539
- Partan SR, Marler P (1999) La communication devient multimodale. *Science* 283:1272-1273
- Partan SR, Marler P (2005) Issues in the classification of multimodal communication signals. *Am Nat* 166:231-245
- Perlman M, Tanner JE, King BJ (2012) A mother gorilla's variable use of touch to guide her infant. In : Pika S, Liebal K (eds) *Developments in primate gesture research*. John Benjamins Publishing Company, Amsterdam, pp 55-72.
- Pika S (2008) Gestures of apes and pre-linguistic human children : similar or different ? *First Lang* 28:116-140
- Pika S (2012) The case of referential gestural signaling : where next ? *Commun Integr Biol* 5:578-582
- Pika S, Fröhlich M (2018) Acquisition gestuelle chez les grands singes : l'hypothèse de la négociation sociale. *Anim Cogn*. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1159-6>
- Pika S, Mitani J (2006) Referential gestural communication in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Curr Biol* 16:R191-R192
- Pika S, Zuberbühler K (2008) Social games between bonobos and humans : evidence for shared intentionality ? *Am J Primatol* 70 : 207-210
- Pika S, Liebal K, Tomasello M (2003) Gestural communication in young gorillas (*Gorilla gorilla*) : gestural repertoire, learning, and use. *Am J Primatol* 60:95-111
- Pika S, Liebal K, Tomasello M (2005) Gestural communication in sub-adult bonobos (*Pan paniscus*) : repertoire and use. *Am J Primatol* 65 : 39-61
- Plooij 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
- Plooij FX (1979) How wild chimpanzee babies trigger the onset of mother-infant play. In : Bullock M (ed) *Before speech*. University Press, Cambridge, pp 223-243
- Plooij FX (1984) The behavioral development of free-living chimpanzee babies and infants. In : Praeger publishers Inc. USA, Westport
- Pollick AS, de Waal FBM (2007) Ape gestures and language evolution. *P Natl Acad Sci USA* 104:8184-8189
- Pollick AS, Jenson A, de Waal FBM (2008) Gestures and multimodal signaling in bonobos. In : Furuichi T, Thompson J (eds) *The bonobos*. *Developments in primatology : Progress and prospects*. Springer, New York, pp 75-94
- Roberts AI, Vick S-J, Buchanan-Smith HM (2012) Usage and comprehension of manual gestures in wild chimpanzees. *Anim Behav* 84 : 459-470
- Roberts AI, Roberts SGB, Vick S-J (2014a) Le répertoire et l'intentionnalité de la communication gestuelle chez les chimpanzés sauvages. *Anim Cogn* 17:317-336
- Roberts AI, Vick S-J, Roberts SGB, Menzel CR (2014b) Chimpanzés modifier les gestes intentionnels pour coordonner une recherche de nourriture cachée. *Nat Commun* 5:3088
- Rowe C (1999) Receiver psychology and the evolution of multicomponent signals. *Anim Behav* 58:921-931
- Ruben RJ (1997) Un cadre temporel des périodes critiques/sensibles du développement du langage. *Acta Otolaryngol* 117:202-205
- Ruxton GD, Schaefer HM (2011) Résoudre les désaccords et les ambiguïtés actuels dans la terminologie de la communication animale. *J Evol Biol* 24:2574-2585
- Savage-Rumbaugh ES, Wilkerson BJ, Bakeman R (1977) Spontaneous gestural communication among conspecifics in the pygmy chimpanzee (*Pan paniscus*). In : Bourne GH (ed) *Progress in ape research*. Academic Press, New York, pp 97-116
- Schaller GB (1963) *Le gorille de montagne : écologie et comportement*. Presses de l'Université de Chicago, Chicago
- Schaller GB (1965) The behaviour of the mountain gorilla. In : de Vore I (ed) *Primate behaviour : field studies of monkeys and apes*. Holt, Rinehart and Winston, New York, pp 324-367.
- Scherer KR (1995) Expression of emotion in voice and music. *J Voice* 9 : 235-248
- Schneider C, Call J, Liebal K (2012a) Onset and early use of gestural communication in nonhuman great apes. *Am J Primatol* 74:102-113
- Schneider C, Call J, Liebal K (2012b) What role do mothers play in the gestural acquisition of bonobos (*Pan paniscus*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*) ? *Int J Primatol* 33:246-262
- Scott-Phillips TC (2015) Meaning in animal and human communication. *Anim Cogn* 18:801-805
- Seyfarth RM, Cheney DL (2017) L'origine du sens dans les signaux animaux. *Anim Behav* 124:339-346
- Snowdon CT, Hausberger M (eds) (1997) *Social influences on vocal development*. Cambridge University Press, Cambridge
- Tanner JE, Byrne R (1996) Representation of action through iconic gesture in a captive lowland gorilla. *Curr Anthropol* 37:162-173
- Tinbergen N (1963) Sur les objectifs et les méthodes de l'éthologie. *Z Tierpsychol* 20 : 410-433
- Tomasello M (1990) Cultural transmission in the tool use and communicatory signalling of chimpanzees. In : Parker ST, Gibson KR (eds) *Language and intelligence in monkeys and apes : comparative developmental perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 274-311
- Tomasello M (2008) *Origins of human communication* vol 2008. MIT press, Cambridge, MA
- Tomasello M, Call J (2018) Trente ans de gestes de grands singes. *Anim Cogn*. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1167-1>
- Tomasello M, George BL, Kruger AC, Jeffrey M, Farrar EA (1985) The development of gestural communication in young chimpanzees. *J Hum Evol* 14:175-186
- Tomasello M, Gust D, Frost GT (1989) A longitudinal investigation of gestural communication in young chimpanzees. *Primates* 30:35-50
- Tomasello M, Call J, Nagell K, Olguin R, Carpenter M (1994) The learning and use of gestural signals by young chimpanzees : a trans-générationnelle. *Primates* 35:137-154
- Tomasello M, Call J, Warren J, Frost GT, Carpenter M, Nagell K (1997) The ontogeny of chimpanzee gestural signals : a comparison across groups and generations. *Evol Commun* 1:223-259
- Townsend SW, Koski SE, Byrne RW, Slocum KE, Bickel B, Boeckle M, Braga Goncalves I, Burkart JM, Flower T, Gaunet F, Glock HJ, Gruber T, Jansen DAWAM, Liebal K, Linke A, Miklósi Á, Moore R, van Schaik CP, Stoll S, Vail A, Waller BM, Wild M, Zuberbühler K, Manser MB (2017) Exorcising Grice's ghost : an empirical approach to studying intentional communication in animals. *Biol Rev* 92:1427-1433
- van Lawick-Goodall J (1967) Mother-offspring relationships in free-ranging chimpanzees. In : Morris D (ed) *Primate ethology*. Weidenfeld et Nicolson, Londres, p. 287-346.
- van Lawick-Goodall J (1968) The behavior of free-ranging chimpanzees in the Gombe stream reserve. *Anim Behav Monogr* 1:161-311
- van Noordwijk MA, van Schaik CP (2005) Development of ecological competence in Sumatran orangutans. *Am J Phys Anthropol* 127:79-94

- van Schaik CP, Deaner RO, Merrill MY (1999) The conditions for tool use in primates : implications for the evolution of material culture. *J Hum Evol* 36:719-741
- van Schaik CP, Marshall AJ, Wich SA (2009) Geographic variation in orangutan behavior and biology. In : Wich S, Utami-Atmoko S, Setia T, van Schaik C (eds) *Orangutans : geographic variation in behavioral ecology and conservation*. Oxford University Press, Oxford, pp 351-361
- Waller BM, Liebal K, Burrows AM, Slocombe KE (2013) Comment une approche multimodale de la communication des primates peut-elle nous aider à comprendre l'évolution de la communication ? *Evol Psychol* 11:538-549
- Whiten A, Goodall J, McGrew C, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CES, Wrangham R, Boesch C (1999) Cultures in chimpanzees. *Nature* 399:682-685
- Wich SA, Utami-Atmoko SS, Setia TM, Rijksen HD, Schürmann C, van Hooff JARAM, van Schaik CP (2004) Life history of wild Sumatran orangutans (*Pongo abelii*). *J Hum Evol* 47:385-398
- Wilke C, Kavanagh E, Donnellan E, Waller BM, Machanda ZP, Slocombe KE (2017) Production et réponses aux signaux unimodaux et multimodaux chez les chimpanzés sauvages, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *Anim Behav* 123:305-316
- Wilson EO (1976) *Sociobiologie*. Cambridge, Belknap