

La latéralité dans la communication gestuelle des chimpanzés sauvages

Catherine Hobaiter et Richard W. Byrne

Centre for Social Learning and Cognitive Evolution et Scottish Primate Research Group, School of Psychology and Neuroscience, Université de St Andrews, St Andrews, Royaume-Uni

Adresse pour la correspondance : R.W. Byrne, School of Psychology and Neuroscience, University of St Andrews, St Andrews, Fife, KY16 9JP, UK. rwb@st-andrews.ac.uk

Nous avons examiné la préférence pour la main dans la communication gestuelle intentionnelle des chimpanzés sauvages dans la forêt de Budongo, en Ouganda. Les individus ont montré une certaine tendance à être latéralisés, bien que moins que ce qui a été rapporté pour les gestes de mendicité et de pointage en captivité ; en moyenne, leur biais absolu était d'environ 0,25 (où 1,0 représente une utilisation complète de la main droite ou de la main gauche et 0,0 représente aucun biais). La latéralisation était incomplète même chez les individus présentant des déficiences manuelles majeures. Lorsque les individus avaient une préférence plus marquée, c'était plus souvent pour la main droite ; en outre, avec l'âge, la direction (mais pas l'étendue) de la préférence pour la main s'est déplacée vers la droite. Alors que le répertoire gestuel dans son ensemble était largement utilisé de manière ambilatérale, les gestes de manipulation d'objets montraient une forte préférence pour la main droite.

Mots clés : chimpanzé ; geste ; main ; latéralité ; communication

Introduction

Les analyses de la préférence pour la main chez les grands singes se sont concentrées de manière disproportionnée sur la manipulation liée à la nourriture : par exemple, ramasser la nourriture,^{1,2} sortir la nourriture des récipients,^{3,4} transformer les aliments naturels,^{5,6} utiliser des outils lors de la recherche de nourriture,^{1,7,8} et mendier de la nourriture.⁹⁻¹² Cependant, voir les références 13 et 14 pour une analyse plus large des fonctions des membres. Chez les chimpanzés, les études menées en captivité ont souvent fait état d'un fort penchant pour la main droite au niveau individuel et au niveau de la population,^{3,9,11,12} alors que les études menées dans les populations sauvages font largement état de préférences ambilatérales dans la plupart des tâches manuelles, à l'exception de l'utilisation d'outils. L'utilisation d'outils semble être fortement latéralisée chez chaque individu, mais la latéralité au sein de la population est contestée.^{8,13} De plus, un débat important a eu lieu sur la méthodologie correcte pour mesurer la préférence pour les mains, en particulier sur les preuves nécessaires pour établir la latéralité au niveau de l'individu ou de la population.¹⁵⁻¹⁸ À la lumière de preuves récentes provenant d'études humaines que la préférence pour les mains peut varier de façon marquée chez les individus en fonction de la tâche à accomplir,¹⁹ il est devenu de plus en plus important d'examiner les préférences pour les mains des grands singes dans des contextes autres que l'alimentation, idéalement dans le cadre de l'étude de l'alimentation des grands singes.

des populations sauvages vivant dans des conditions écologiques pertinentes.

Dans notre espèce, la droitière et la latéralité de l'hémisphère gauche pour le langage ont longtemps été considérées comme liées, ce qui fait des études sur la latéralité manuelle dans la communication des grands singes un point de départ évident. Les grands singes possèdent un répertoire riche et élaboré de gestes qu'ils utilisent de manière intentionnelle pour communiquer des objectifs spécifiques à d'autres individus.²⁰⁻²⁵ Des études récentes sur la communication gestuelle chez les chimpanzés en captivité ont montré que les individus et les populations étaient droitiers,⁹⁻¹² avec une augmentation de la droitisation lorsque les gestes sont produits en même temps que les vocalisations.¹¹ Cependant, jusqu'à présent, les travaux sur l'utilisation des mains dans la communication gestuelle se sont limités aux groupes en captivité, en particulier à l'utilisation de gestes spécifiques pour quémander et pointer de la nourriture (par exemple pointer ou frapper des mains, deux gestes extrêmement rares chez les chimpanzés sauvages) ; en outre, les effets les plus marqués ont été observés chez les individus ayant été élevés par l'homme dans le passé.^{9,11}

Nous avons récemment mené la première étude systématique de la communication gestuelle chez les chimpanzés sauvages, en collaboration avec la communauté de Sonso dans la réserve forestière de Budongo, en Ouganda. La communauté a été

Il est habitué à la recherche depuis plus de 20 ans et se prête bien à la collecte de données par vidéo. Cette étude nous a donné l'occasion d'examiner les préférences de la main dans une très grande base de données de gestes, produits dans une gamme complète de contextes situationnels par tous les âges et tous les sexes, et dans des conditions écologiquement pertinentes.

Méthode

Nous définissons les gestes comme des mouvements physiques discrets, mécaniquement inefficaces, de l'ensemble du corps, des membres et/ou de la tête, utilisés dans le cadre d'une communication intentionnelle (c'est-à-dire dirigée vers un public spécifique et vers un objectif spécifique). Les chimpanzés utilisent un répertoire d'au moins 66 types de gestes dans leur communication. Nous avons considéré qu'un geste était intentionnel s'il (ou une séquence de gestes séparés par <1 s) était accompagné d'un ou plusieurs des éléments suivants : vérification de l'état d'attention du destinataire, attente d'une réponse et, en l'absence de réponse, persistance ou élaboration d'un geste ultérieur. (Voir Réf. 25 pour une description complète du répertoire et des critères d'utilisation intentionnelle). Un certain nombre de types de gestes impliquent des actions qui ne révéleraient pas facilement un biais latéral, par exemple : stomp two-feet (la plante des deux pieds entre en contact avec la surface sur laquelle on se tient, normalement en alternance), pirouette (le signaleur tourne sur son axe vertical), et présent-sexuel (le signaleur s'approche vers l'arrière, exposant l'enflure ou l'anus au destinataire). Nous avons exclu ces gestes et limité nos analyses aux gestes de la main et des bras.

Thèmes

Au début de la collecte des données en octobre 2007, la communauté de chimpanzés de l'étude Sonso était composée de 81 individus nommés. Conformément à Reynolds, ²², nous avons défini les groupes d'âge comme suit : nourrissons (0-4 ans, 11 mois), juvéniles (5-9 ans, 11 mois), les subadultes (♀ 10-13 ans, 11 mois/♂ 14 ans, 11 mois), et les adultes (♀ 14 ans/♂ 15 ans et plus). En utilisant ces catégories, le groupe initial était composé de 32 adultes (7 hommes et 25 femmes), 16 subadultes (10 mâles et 6 femelles), 15 juvéniles (6 hommes et 9 femmes) et 18 nourrissons (3 hommes et 15 femmes). Au cours des 22 mois de l'étude, il y a eu 10 décès ou disparitions à long terme, 6 immigrations et 5 naissances, ce qui porte le total final à 82.

Un certain nombre de chimpanzés de Sonso souffrent de blessures causées par des pièges à collet laissés dans la forêt par les bushistes.

les chasseurs de viande des villages locaux. Dans certains cas, les pièges à collet sectionnent les tendons, ce qui entraîne une paralysie et, dans les cas particulièrement graves, une amputation du membre. Les limites de chaque chimpanzé étant bien connues, les données concernant les individus dépourvus de membres ou dont la main ou le pied entier était endommagé ont été examinées séparément.

Procédure

Des observations ont été réalisées sur des chimpanzés de la communauté de Sonso au cours de trois périodes de terrain entre octobre 2007 et août 2009 (octobre 2007-mars 2008 ; juin 2008-janvier 2009 ; mai 2009-août 2009). Nous avons utilisé l'échantillonnage focal du comportement (Altman),²⁶ et filmé tous les cas de communication gestuelle intentionnelle ; dans chaque cas, les données enregistrées comprenaient le signal, le destinataire, le type de geste et le(s) membre(s) utilisé(s) ; pour une méthode et un protocole d'analyse détaillés, voir Ref. 25.

Analyse

Dans toute analyse de la latéralité, il est important de garantir l'indépendance statistique des données, et chaque tumeur doit représenter un choix de membre non affecté par des influences externes provenant de l'environnement physique ou social. Pour plus de détails sur les restrictions appliquées à l'ensemble des données afin de garantir l'indépendance, voir ESM : Indépendance des données.

Pour mesurer la direction de la préférence pour la main, à la fois pour les chimpanzés individuels et au sein de types de gestes particuliers, nous avons utilisé l'indice de préférence pour la main (IPS). L'IH est calculé comme $(R/L)/N$, où R = fréquence d'utilisation de la main droite, L = fréquence d'utilisation de la main gauche, et N = utilisation totale.

L'indice varie entre 1,0, indiquant une utilisation complète de la main gauche, 0,0 (pas de préférence) et +1,0, indiquant une utilisation complète de la main droite. Comme les données sont susceptibles d'inclure un équilibre d'utilisation différent parmi l'ensemble potentiel de types de gestes d'un individu à l'autre, et que certains types de gestes peuvent toujours être plus latéralisés que d'autres, nous avons dû normaliser les données pour éviter de confondre ces effets. Nous avons traité séparément (1) tout effet possible des différences de latéralité entre les gestes sur les estimations de latéralité des chimpanzés et (2) tout effet possible des différences de latéralité entre les individus sur les estimations de latéralité pour les types de gestes. Ainsi, nous avons d'abord calculé l'IH d'un individu pour chaque type de geste, puis nous avons calculé l'IH moyen de l'individu pour l'ensemble des types de gestes. De même, nous avons d'abord calculé l'IH d'un type de geste pour chaque type de geste.

HI pour chaque individu ayant fourni des données, puis a calculé le HI moyen du type de geste pour l'ensemble des individus.

Pour mesurer la force de la préférence manuelle, les ir - En ce qui concerne la direction, nous avons utilisé l'indice de préférence absolue pour la main (ABS HI), calculé comme suit : $ABS\ HI = \sqrt{(HI2)}$. Cette valeur varie de 0,0 (aucune préférence) à +1,0. (préférence complète pour la main dans un sens ou dans l'autre). Comme pour la direction de la préférence pour la main, nous avons calculé l'IH de l'APA pour un individu après avoir fait la moyenne entre les types de gestes, et pour les types de gestes après avoir fait la moyenne entre les individus.

Afin de vérifier si les individus ou les types de gestes individuels étaient significativement latéralisés dans l'une ou l'autre direction, nous avons utilisé des tests de qualité de l'ajustement. Cela nous a obligés à regrouper les données d'un individu pour tous les types de gestes (ou pour tous les individus dans le cas des types de gestes), ce qui risque de fausser les résultats par une pseudo-réplication ; les résultats sont discutés en gardant cela à l'esprit. Les tests d'adéquation n'ont été appliqués qu'aux individus ou aux types de gestes qui répondaient à l'exigence d'un minimum de cinq cas attendus dans chaque cellule. En pratique, l'hypothèse nulle étant une distribution 50/50 entre l'utilisation de la main gauche et de la main droite, les analyses ont été limitées aux individus ou aux types de gestes individuels présentant au moins 10 instances de gestes. Ensuite, lorsque les données étaient suffisamment homogènes, un test d'adéquation a été utilisé pour vérifier si les généralisations qui semblaient possibles à partir d'analyses de chimpanzés individuels ou de types de gestes individuels étaient significatives lorsqu'elles étaient examinées à un niveau d'analyse plus large. Par exemple, nous avons comparé tous les gestes de manipulation d'objets avec tous les gestes de manipulation de non-objets, et les chimpanzés mâles avec les chimpanzés femelles. Toutes les moyennes sont indiquées avec l'écart-type ; SPSS Statistics a été utilisé pour calculer les statistiques paramétriques ; la normalité des données testées avec une ANOVA a été vérifiée à l'aide de Kolmogorov-Smirnov Z. Les statistiques non paramétriques ont été calculées à la main. Tous les tests statistiques sont bilatéraux.

Résultats

Nous avons enregistré un total de 5 026 instances de gestes produites avec des preuves concomitantes d'utilisation intentionnelle, réparties sur 66 types de gestes. Lorsque nous nous limitons aux gestes permettant d'examiner les effets de latéralité, ce nombre se réduit à 1 274 instances réparties sur 20 types de gestes : nos analyses sont toutes basées sur cet échantillon, auquel 54 personnes ont contribué.

(gamme individuelle = 1-191 gestes, 1-15 types de gestes).

Certains chimpanzés montrent-ils une préférence pour la main lorsqu'ils font des gestes ?

Les forces absolues de préférence pour les mains (ABS HI) allaient de 0,0 à 1,0 : de l'absence de biais à la préférence totale pour les mains. (Pour éviter les pseudo-réplifications, nous avons fait la moyenne des scores de préférence manuelle pour chacun des types de gestes utilisés par un chimpanzé). Pour la population, l'IH moyen de l'APA était de $0,38$ ($\bar{n} = 54$). Cependant, comme on peut le voir sur la figure 1, les seuls individus qui ont montré une préférence pour la main nulle ou complète étaient ceux qui avaient moins de quatre gestes, et la variation individuelle de la préférence pour la main semblait très élevée avec de petits échantillons. Lorsque nous avons exclu les individus ayant moins de 20 gestes, l'éventail des préférences individuelles a diminué, passant à 0,02-0,67 ($n = 21$), et la moyenne de l'APA IH de la population est devenue 0,25 0,15. Une autre façon d'estimer le degré réel de biais latéral dans cette population est la moyenne, pondérée par le nombre de cas de gestes par individu, qui donne un IH d'APA de 0,26.

Les préférences latéralisées de la main sont-elles orientées dans une direction particulière ?

Français Les scores de préférence manuelle (HI) vont de -1,0 à 1,0 (pour éviter la pseudo-réplication, nous avons fait la moyenne des scores de préférence manuelle pour chacun des types de gestes utilisés par un chimpanzé). Pour la population, l'HI ABS moyen était de $0,15 \pm 0,48$ ($n = 54$). Cependant, une fois de plus, les individus avec un très faible nombre de gestes produisent des scores de préférence manuelle faussement extrêmes (voir la figure 2). Si nous considérons uniquement les individus avec plus de 20 occurrences d'utilisation de gestes contribuant à leur indice de préférence manuelle individuel ($n = 21$), 9 avaient une préférence pour la main gauche et 12 une préférence pour la main droite (plage de préférence individuelle -0,31- 0,67 ; moyenne de la population $0,10 \pm 0,28$). Français Parmi ceux-ci, seulement cinq étaient significativement latéralisés, quatre à droite (Janet : $n = 28$, $g = 5,31$, $df = 1$, $P = 0,02$; Hawa : $n = 29$, $g = 6,04$, $df = 1$, $P = 0,01$; Zefa : $n = 47$, $g = 7,91$, $df = 1$, $P = 0,005$; Nick : $n = 85$, $g = 20,63$, $df = 1$, $P < 0,0001$) et un à gauche (Zed : $n = 66$, $g = 4,97$, $df = 1$, $P = 0,04$) ; le groupe dans son ensemble était trop hétérogène pour être combiné (hétérogénéité, qualité d'ajustement $G : g = 55,55$, $df = 20$, $P = 0,00003$). Dix des individus ayant utilisé des gestes à 20 reprises ou plus avaient des indices de la main de $> 0,25$ ou $< -0,25$, c'est-à-dire qu'ils présentaient une latéralisation claire.

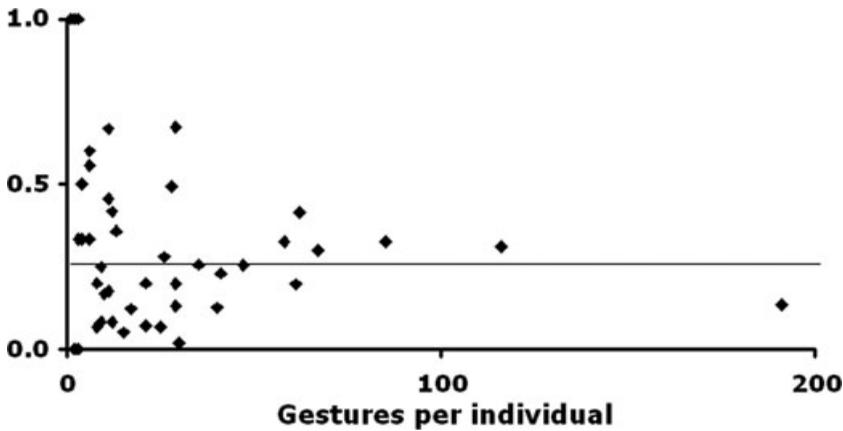


Figure 1. Indice absolu de préférence pour la main (ABS HI) pour les chimpanzés de Sonso ($n = 54$) rapporté au nombre total de gestes de chaque individu, sur les 20 types de gestes codés pour la latéralité. La moyenne des individus, pondérée par le nombre de cas de gestes, est indiquée par une seule ligne.

Parmi ce groupe plus latéralisé, deux individus ont montré une préférence pour la main gauche (HI de $-0,3$ à $0,36$) et huit ont montré une préférence pour la main droite (HI de $0,26$ à $0,67$) ; cette différence n'était pas significative (test binomial exact à deux extrémités, $n = 10$, $P = 0,109$).

Y a-t-il un effet de l'âge sur la préférence individuelle pour les mains ?

Pour cette analyse, les individus ont été répartis en quatre groupes d'âge : nourrissons, juvéniles, subadultes et adultes. Comme l'étude a été menée sur trois ans, les individus ont souvent fourni des données à plus d'un groupe d'âge, de sorte que le nombre total d'individus inclus dans les statistiques liées à l'âge ($n = 114$) était supérieur au nombre réel de chimpanzés dans la population ($n = 54$), et la taille de l'échantillon pour chaque individu était plus petite que dans d'autres analyses. Dans ce cas, l'utilisation de notre restriction précédente aux individus avec 20 gestes ou plus éliminerait la majorité des individus (de $n = 114$ à $n = 15$), nous avons donc assoupli le critère pour inclure les individus avec au moins 10 gestes ($n = 38$).

Nous avons constaté un effet significatif de l'âge sur la direction de la préférence manuelle (ANOVA à un facteur : $F = 3,16$, $df = 3,34$, $P = 0,037$), les individus devenant de plus en plus droitiers avec l'âge (Fig. 3). L'âge n'a eu aucun effet sur la force de la préférence manuelle (ANOVA à un facteur : $F = 1,34$, $df = 3,34$, $P = 0,261$).

Les blessures causées par les collets déterminent-elles le choix de la main ?

Nous avons examiné les gestes de huit individus ayant subi des blessures importantes au collet (main amputée ou paralysée).

Français Six des chimpanzés blessés par un piège préféraient leur main saine ; un préférait la main piégée, mais seulement deux cas d'utilisation de gestes ont été enregistrés ; et un individu avait de graves blessures par piège aux deux mains. En tant que groupe, les individus blessés par un piège étaient plus latéralisés que les chimpanzés sains (groupe sain : $n = 21$, ABS HI moyen = $0,25 \pm 0,15$, groupe blessé par un piège : $n = 8$, ABS HI moyen = $0,68 \pm 0,32$, test $t : t = 5,07$, $df = 27$, $P < 0,0001$). Cependant, les individus blessés variaient considérablement dans leur degré de préférence de main (ABS HI individus piégés : intervalle = $0,12-1,0$). Seuls deux des quatre individus aptes au test statistique avec un test binomial (cas de gestes $n > 10$, données individuelles regroupées sur plusieurs types de gestes) étaient significativement latéralisés (Zig : $n = 35$, $P = 0,04$; Kana : $n = 20$, $P < 0,0001$), tous deux dans la direction de la main la moins blessée.

La latéralisation varie-t-elle selon les types de gestes ?

Français Parmi les 20 types de gestes adaptés à l'analyse de la latéralisation, les scores de préférence pour la force de la main (ABS HI) pour chaque type allaient de $0,0$ à $1,0$, avec une moyenne de $0,38 \pm 0,32$. (Pour éviter une pseudo-réplication, nous avons fait la moyenne, pour chaque type de geste, des scores de chaque chimpanzé ayant contribué à l'indice.) Cependant, comme pour les scores ABS HI pour les chimpanzés individuels (Fig. 1), la variation des scores ABS HI des types de gestes diminuait avec une augmentation du nombre d'instances de gestes. Si l'analyse est limitée aux types de gestes avec 20 instances ou plus du type de geste ($n = 8$), la plage ABS HI est de $0,01$ à $0,32$ et la moyenne ABS HI est de $0,20 \pm 0,11$.

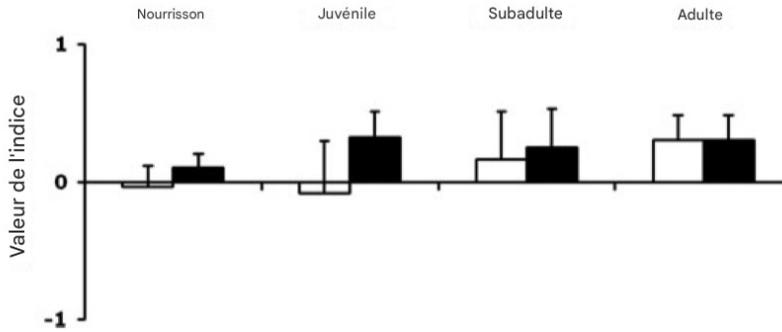


Figure 3. Les barres noires représentent l'indice absolu moyen de préférence pour la main (ABS HI) pour chaque groupe d'âge, sur une échelle de 0 à 1 ; les barres blanches représentent l'indice moyen de préférence pour la main (HI), sur une échelle de -1 à +1. Seuls les individus ayant effectué 10 gestes ou plus ont contribué à la moyenne du groupe.

Une latéralisation incomplète est observée dans le groupe de chimpanzés blessés par un collet : bien qu'ils aient des préférences plus prononcées pour la main que les chimpanzés sains, les individus ont continué à faire des gestes avec leur main blessée, même en cas de difformité physique importante (par exemple, l'amputation complète d'une main).

Une explication possible de cette flexibilité frappante est qu'il existe un avantage environnemental à l'ambilatéralité dans la communication gestuelle des chimpanzés ; en d'autres termes, le fait de pouvoir utiliser l'une ou l'autre main confère un certain avantage à l'individu qui communique. Dans la pêche aux termites, on a constaté que la latéralisation complète conférerait un avantage faible mais significatif, les individus à 100% de main étant plus efficaces dans la récolte des termites ;²⁷ cela pourrait expliquer la tendance à la latéralisation dans l'utilisation d'outils par les chimpanzés. Les circonstances sont toutefois différentes pour les gestes. Les chimpanzés qui se nourrissent sont rarement engagés dans d'autres activités, ce qui contraste fortement avec les chimpanzés qui font des gestes et qui peuvent très bien se toiletter, se déplacer ou jouer en même temps. En outre, l'utilisation d'outils se fait généralement au sol, dans des zones ouvertes, alors que la communication peut avoir lieu n'importe où : en se suspendant à un grimpeur ou en se déplaçant dans une forêt dense. Dans ces conditions, il se peut que la capacité de communiquer avec l'une ou l'autre main - et, ce faisant, d'éviter d'avoir à interrompre toute activité ou locomotion concomitante - représente un avantage suffisant pour conserver l'usage flexible de l'une ou l'autre main, même face à des pressions physiques massives telles qu'une blessure permanente. Les prédictions testables de cette théorie comprennent (1) la latéralisation manuelle d'un individu devrait diminuer lorsqu'il est contraint d'opérer dans des environnements plus dif- férents.

(2) la latéralisation gestuelle d'un individu devrait augmenter dans des environnements moins complexes sans autres activités simultanées, par exemple en captivité.

Malgré les preuves solides de l'utilisation ambilatérale de la main dans la communication gestuelle chez les chimpanzés sauvages de Sonso, il est difficile d'écarter complètement le modèle de biais droitiers faibles mais constants que nous avons trouvé. Plus d'individus ont favorisé leur main droite dans une certaine mesure, que l'on considère tous les individus, seulement les individus avec plus de 20 cas d'utilisation de gestes, ou seulement les individus avec des préférences de main plus fortes. La préférence moyenne de la population pour la main, après correction de tout biais dû aux individus ou aux types de gestes, était la main droite. Les individus deviennent plus droitiers avec l'âge. La seule classe de gestes qui a montré une latéralisation significative, les gestes de manipulation d'objets, était latéralisée vers la droite.

Notre constatation que l'utilisation de la main droite augmente avec l'âge confirme les résultats similaires obtenus en captivité^{9,28} et suggère qu'il ne s'agit pas, comme on l'a suggéré,¹⁵ d'un simple effet de l'enculturation humaine ou de l'exposition à un environnement conçu par l'homme.

Notre résultat le plus intéressant est peut-être le biais frappant de la main droite dans le sous-ensemble de gestes qui impliquent la manipulation active d'objets, ce qui met en évidence la spécificité potentielle des préférences de la main par rapport à la tâche. Bien que plusieurs gestes (moins latéralisés) impliquent l'utilisation d'un objet ou du sol *comme substrat* (par exemple, les gifles ou les coups de pied), dans le cas des gestes (latéralisés) de secouer ou de déplacer un objet, l'objet est *activement manipulé*.

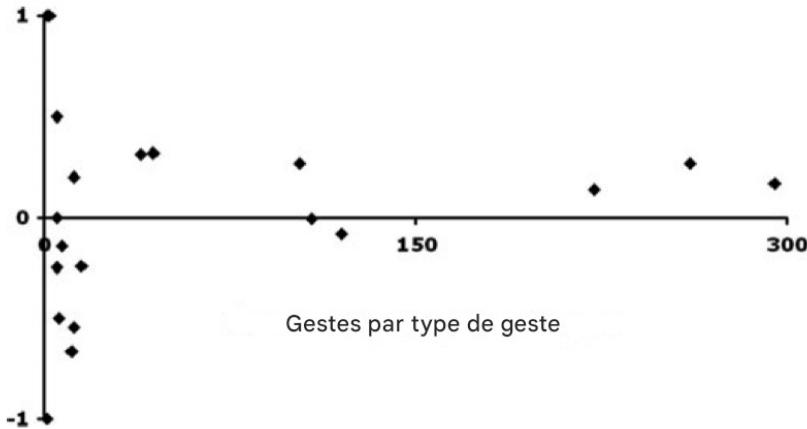


Figure 4. Indice de préférence pour les mains (IPS) des différents types de gestes ($n = 20$), en fonction de la fréquence des cas observés.

Chez les gorilles en captivité, on a constaté que les préférences de la main pour les actions unimanuelles étaient affectées par l'animalité de la cible, les cibles inanimées entraînant une utilisation accrue de la main droite.^{29,30} Ces auteurs ont suggéré que les structures cérébrales des singes impliquées dans la manipulation d'objets, comme l'utilisation d'outils, ont pu servir de précurseur à celles impliquées dans le traitement du langage, de sorte qu'un biais préexistant en faveur du traitement cérébral gauche a conduit à la latéralisation gauche du langage. Les données obtenues chez les gorilles sauvages vont dans le sens de cette suggestion. Les capacités de traitement des aliments des gorilles sauvages, organisées de façon hiérarchique, ont été notées comme étant syntaxiquement structurées, comme une grammaire à structure de phrase.⁶ Et plusieurs de ces routines de traitement des aliments ont montré une droitisation significative.⁵ Nos résultats sur les gestes des chimpanzés suggèrent que ce biais droitier affecte déjà la communication intentionnelle dans les gestes des grands singes, qui impliquent la manipulation d'objets : cela confirme l'hypothèse selon laquelle les deux activités indépendantes que sont la transformation des aliments et la communication gestuelle peuvent emprunter l'une à l'autre dans les processus sous-jacents.

Remerciements

Nous tenons particulièrement à remercier A. Meguerditchian et W.D. Hopkins pour leurs encouragements enthousiastiques à considérer la question de la préférence de la main dans notre ensemble de données. Nous remercions tout le personnel du Budongo Conservation Field Station, le fondateur du projet BCFS Vernon Reynolds, et son directeur scientifique actuel Klaus Zuberbühler pour nous avoir permis de travailler sur le site. Pour l'autorisation

Pour les travaux effectués en Ouganda, nous remercions le Conseil national ougandais pour la science et la technologie, le Bureau du Président, l'Autorité ougandaise de la faune et l'Autorité forestière nationale. Le travail de terrain de CH a été généreusement soutenu par des subventions de la Fondation Wenner-Gren et du Russell Trust.

Informations complémentaires

Des informations complémentaires peuvent être trouvées dans la version en ligne de cet article.

Conflits d'intérêts

Les auteurs ne déclarent aucun conflit d'intérêt.

Références

1. Sugiyama, Y., T. Fushimi, O. Sakura & T. Matsuzawa. 1993. Hand preference and tool use in wild chimpanzees. *Primates* **34** : 151-159.
2. Peters, H.H. & L.J. Rogers. 2008. Limb use and preferences in wild orang-utans during feeding and locomotor behavior. *Am. J. Primatol.* **70** : 261-270.
3. Hopkins, W.D. 1995. Hand preferences for a coordinated bimanual task in 110 chimpanzees (*Pan troglodytes*) : cross-sectional analysis. *J. Comp. Psychol.* **109** : 291-297.
4. Braccini, S., S. Lambeth, S. Schapiro & W.T. Fitch. 2010. Bipedal tool use strengthens chimpanzee hand preferences. *J. Hum. Evol.* **58** : 234-241.
5. Byrne, R.W. & J.M. Byrne. 1991. Hand preferences in the skilled gathering tasks of mountain gorillas (*Gorilla g. beringei*). *Cortex* **27** : 521-546.
6. Byrne, R.W. & J.M. Byrne. 1993. Complex leaf-gathering skills of mountain gorillas (*Gorilla g. beringei*) : variability and standardization. *Am. J. Primatol.* **31** : 241-261.
7. Boesch, C. 1991. Handedness in wild chimpanzees. *Int. J. Primatol.* **12** : 541-558.

8. Lonsdorf, E.V. & W.D. Hopkins. 2005. Wild chimpanzees show population-level handedness for tool use. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102** : 12634-12638.
9. Hopkins, W.D. & D.A. Leavens. 1998. Hand use and gestural communication in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *J. Comp. Psychol.* **112** : 95-99.
10. Hopkins, W.D. & M.J. Wesley. 2002. Gestural communication in chimpanzees (*Pan troglodytes*) : the influence of experimenter position on gesture type and hand preference. *Laterality* **7** : 19-30.
11. Hopkins, W.D. & M. Cantero. 2003. From hand to mouth in the evolution of language : the influence of vocal behavior on lateralized hand use in manual gestures by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Develop. Sci.* **6** : 55-61.
12. Meguerditchian, A., M.J. Gardner, S.J. Schapiro & W.D. Hopkins. 2012. The sound of one-hand clapping : handedness and perisylvian neural correlates of a communicative gesture in chimpanzees. *Proc. R. Soc. B.* **279** : 1956-1966.
13. Marchant, L.F. & W.C. McGrew. 1996. Laterality of limb function in wild chimpanzees of Gombe National Park : comprehensive study of spontaneous activities. *J. Hum. Evol.* **30** : 427-443.
14. McGrew, W.C. & L.F. Marchant. 2001. Ethological study of manual laterality in the chimpanzees of the Mahale mountains, Tanzania (Étude éthologique de la latéralité manuelle chez les chimpanzés des montagnes de Mahale, Tanzanie). *Behaviour* **138** : 329-358.
15. McGrew, W.C. & L.F. Marchant. 1997. On the other hand : current issues in and meta-analysis of the behavioural laterality of hand function in nonhuman primates. *Yearb. Phys. Anthropol.* **40** : 201-232.
16. Hopkins, W.D. 1999. On the other hand : statistical issues in the assessment and interpretation of hand preference data in nonhuman primates. *Int. J. Primatol.* **20** : 851-866.
17. Palmer, A.R. 2002. Chimpanzee right-handedness reconsidered : evaluating the evidence with funnel plots. *Am. J. Phys. Anthropol.* **118** : 191-199.
18. Palmer, A.R. 2003. Réponse à Hopkins et Cantalupo : chimpanzee right-handedness reconsidered-sampling questions et présentation des données. *Am. J. Phys. Anthropol.* **121** : 382-384.
19. Rigal, R.A. 1992. Which handedness : preference or performance ? *Percept. Motor Skill.* **75** : 851-866.
20. Tomasello, M., B. George, A. Kruger, et al. 1985. The development of gestural communication in young chimpanzees. *J. Hum. Evol.* **14** : 175-186.
21. Tomasello, M. et J. Call. 2007. Intentional communication in nonhuman primates. Dans *The Gestural Communication of Apes and Monkeys*. Call, J. Tomasello, M., Eds : 1-15. Lawrence Erlbaum Associates. Mahwah, NJ.
22. Pika, S., K. Liebal & M. Tomasello. 2003. Gestural communication in young gorillas (*Gorilla gorilla*) : gestural repertoire, learning, and use. *Am. J. Primatol.* **60** : 95-111.
23. Cartmill, E.A. & R.W. Byrne. 2007. Les orangs-outans modifient leur signalisation gestuelle en fonction de la compréhension de leur public. *Anim. Cogn.* **13** : 793-804.
24. Genty, E., T. Breuer, C. Hobaïter & R.W. Byrne. 2009. Gestural communication of the gorilla (*Gorilla gorilla*) : repertoire, intentionality and possible origins. *Anim. Cogn.* **12** : 527-546.
25. Hobaïter, C. & R.W. Byrne. 2011. Le répertoire gestuel du chimpanzé sauvage. *Anim. Cogn.* **14** : 745-767.
26. Altmann, J. 1974. Observational study of behavior : sampling methods (étude observationnelle du comportement : méthodes d'échantillonnage). *Behaviour* **49** : 227-266.
27. McGrew, W.C. & L.F. Marchant. 1999. Laterality of hand use pays off in foraging success for wild chimpanzees (La latéralité de l'utilisation des mains est payante dans la recherche de nourriture pour les chimpanzés sauvages). *Primates* **40** : 509-513.
28. Meguerditchian, A., J. Vauclair & W.D. Hopkins. 2010. Captive chimpanzees use their right hand to communicate with each other : implications for the origin of the cerebral substrate for language. *Cortex* **46** : 40-48.
29. Forrester, G.S., D.A. Leavens, C. Quaresmini & G. Vallortigara. 2011. Target animacy influences gorilla handedness. *Anim. Cogn.* **14** : 903-907.
30. Forrester, G.S., C. Quaresmini, D.A. Leavens, et al. 2012. Target animacy influences chimpanzee handedness. *Anim. Cogn.* **15** : 1121-1127.