

Pour une large approche comparative entre primates dans les recherches sur les origines de l'Homme : l'exemple de la latéralité manuelle

Applying a broad comparative approach between primate species to investigate the origins of humans: the example of manual laterality

A. Meguerditchian

Reçu le 30 juin 2014; accepté le 8 septembre 2014
© Société d'anthropologie de Paris et Springer-Verlag France 2014

Résumé Au regard de leur proximité phylogénétique avec l'Homme actuel, les primates non-humains sont considérés comme des modèles privilégiés pour rechercher les précurseurs de certaines caractéristiques humaines qui auraient pu exister chez nos ancêtres communs. Dans cet article, je vais essayer de montrer l'intérêt de travailler, non pas sur un « modèle » primate en particulier, mais sur une approche comparative la plus large possible incluant plusieurs espèces de primates. Je prendrai l'exemple des recherches sur les préférences manuelles des primates non-humains, en particulier celles associées à des tâches bimanuelles ou des gestes communicatifs. Je discuterai plus précisément de leurs implications sur la question des origines de la spécialisation hémisphérique cérébrale des fonctions du langage et de la prédominance des droitiers chez l'Homme. Je tenterai de montrer ainsi en quoi seule une large approche comparative entre espèces a pu nous aider à mettre en évidence certains facteurs impliqués dans l'évolution de la latéralisation manuelle et cérébrale chez les primates.

Mots clés Latéralité manuelle · Spécialisation hémisphérique cérébrale · Coordination bimanuelle · Communication gestuelle · Primatologie · Evolution

Abstract Nonhuman primates are phylogenetically very close to modern Humans, and are therefore considered as relevant models to investigate the precursors of certain human traits in our common ancestors. In this paper, I will try to show the considerable value of working not with a single given primate “model”, but through the broadest possible comparative approach between animal species, and

particularly nonhuman primates. I will illustrate this by discussing studies on handedness in nonhuman primates, and particularly the right or left-hand preferences associated with coordinated bimanual tasks and gestural communication. More specifically, I will then discuss the theoretical implications for the origins of brain hemispheric specialization for language and the predominance of right-handedness in Humans. I will then attempt to demonstrate why only a broad comparative approach between primate species can help to understand certain potentially critical factors that have been involved in the evolution of manual and cerebral lateralization among primates.

Keywords Handedness · Brain hemispheric specialization · Bimanual coordination · Gestural communication · Primatology · Evolution

Introduction

Au regard de leur proximité phylogénétique avec l'Homme actuel les primates non-humains sont considérés comme des modèles privilégiés pour rechercher les précurseurs de certaines caractéristiques humaines qui auraient pu exister chez nos ancêtres communs. Par exemple, des traits de caractère similaires démontrées entre un chimpanzé *Pan troglodytes* et un Homme actuel pourraient constituer une homologie et provenir ainsi de leur ancêtre commun il y a 5-7 millions d'années environ [1], tandis que si ces traits de caractères se retrouvent aussi chez un singe de l'Ancien Monde, comme le babouin olive *Papio anubis*, ils pourraient être homologues et remonter à 30-40 millions d'années [2]. Cette approche comparative est notamment développée par des anthropologues, des éthologues, des chercheurs en psychologie comparée et en neurosciences qui s'intéressent aux origines et à l'évolution de certaines particularités comportementales et cognitives de l'Homme, comme le langage par

A. Meguerditchian (✉)
Laboratoire de Psychologie Cognitive, CNRS / Université
Aix-Marseille, UMR 7290 - Brain and Language Research
Institute, Marseille, France ; Adresse postale (lieu de travail) :
CNRS, RD 56, 13790 Rousset France
e-mail : adrien.meguerditchian@univ-amu.fr

exemple [3]. Pour des raisons souvent liées à l'optimisation des moyens de recherche, il est d'usage dans ces équipes de mener des travaux sur un seul modèle animal ; celui qui est le plus approprié pour faire avancer leur question scientifique. Mais dans une approche évolutive des comportements humains, en nous focalisant sur une seule espèce animale, ne risquons-nous pas de passer à côté de facteurs déterminants dans l'évolution ?

Dans cet article, je vais essayer de montrer l'intérêt de travailler, non pas sur un « modèle » primate en particulier, mais sur une approche comparative la plus large possible incluant plusieurs espèces de primates. Je prendrai l'exemple des recherches sur les préférences manuelles des primates non-humains, en particulier celles associées à des tâches bimanuelles ou des gestes communicatifs. Je discuterai alors de leurs implications sur la question des origines de la spécialisation hémisphérique du cerveau pour le langage et de la prédominance des droitiers chez l'Homme actuel. Après avoir présenté l'état des recherches dans ce domaine, je tenterai de montrer ainsi en quoi seule une large approche comparative entre espèces a permis de mettre en évidence des facteurs potentiellement clés dans l'évolution de la latéralisation manuelle et cérébrale, qui seraient passés inaperçus dans une approche comparative Homme/animal classique focalisée sur un seul modèle animal en particulier.

Latéralité manuelle, une spécificité humaine ?

Près de 90% des êtres humains sont droitiers pour des tâches de manipulation d'objet, et ce dans toutes les cultures [4]. Il est largement admis qu'un tel degré d'asymétrie en faveur de l'usage de la main droite est propre à l'Homme actuel [5,6]. Il existe néanmoins une controverse encore vive sur l'existence d'une continuité entre les primates humains et non humain concernant la prédominance des droitiers [5,6].

La majeure partie des recherches sur la latéralité manuelle chez les primates non-humains a concerné des actions motrices unimanuelles assez simples, comme la saisie d'objets avec une main [revues de la littérature : 7,8]. Ces études, qui présentent de larges disparités concernant la taille des échantillons étudiés et le type d'actions unimanuelles, ont mis en évidence des résultats souvent contradictoires pour une espèce donnée. De surcroît, la majorité de ces études ont révélé des préférences manuelles individuelles (soit en faveur des droitiers, soit des gauchers) mais une absence de latéralisation à l'échelle du groupe. Ces travaux ont ainsi été interprétés comme une démonstration solide de l'hypothèse selon laquelle la prédominance des droitiers ainsi que la spécialisation hémisphérique du cerveau sont propres à l'Homme et exclusivement associées à l'émergence de la parole [9,10]. Cette hypothèse a toutefois été mise en défaut par un nombre grandissant de travaux montrant une prédo-

minance de droitiers chez des primates non-humains, particulièrement dans de très larges échantillons de chimpanzés *Pan troglodytes* en captivité [11] ainsi que dans des groupes de gorilles *Gorilla gorilla* et *Gorilla beringei* [11-13, mais voir 14], et plus récemment de babouins *Papio anubis* [15-17]. Ces études se distinguent du reste de la littérature surtout par le type d'actions manuelles étudiées. En effet, les tâches manuelles étaient généralement plus complexes que les tâches de saisie unimanuelle, comme par exemple la manipulation d'objet dite « bimanuelle » (c'est-à-dire avec les deux mains) dans laquelle une main maintient un objet et l'autre (dominante) va chercher des éléments dans cet objet. Il a en effet été démontré que le degré de complexité motrice de la tâche manuelle à effectuer par le sujet avait un effet significatif sur les préférences manuelles individuelles mesurées (e.g., magnitude, robustesse dans le temps ou direction), et ce, chez quasiment toutes les espèces de primates testées, et ce, chez quasiment toutes les espèces de primates testées, des pro-simiens jusqu'à l'Homme en passant par les grands singes ainsi que les singes du Nouveau Monde et de l'Ancien Monde [Revue de littérature : 18].

Coordination bimanuelle et effet du milieu écologique

Depuis, l'effet du type de tâche a davantage été pris en compte dans les travaux comparatifs sur les préférences manuelles des primates et un effort particulier a été mené pour tenter d'homogénéiser les méthodes de mesures de la latéralité manuelle. Par exemple, certains chercheurs se sont focalisés sur des tâches de coordination bimanuelle [18], comme la tâche du tube (qui consiste à saisir un tube dans une main et en retirer la nourriture qu'il contient avec les doigts de l'autre main). En effet, cette tâche bimanuelle présente l'avantage d'être assez complexe pour minimiser les biais posturaux et les biais de position de l'objet qui peuvent affecter le choix des mains utilisées du sujet, tout en étant facilement généralisable à une grande variété d'espèces de primates (à la différence d'autres tâches plus complexes moins accessibles, comme l'utilisation d'outils par exemple). De plus, des analyses d'images cérébrales anatomiques (Imagerie par Résonance Magnétique, IRM) collectées sur des cerveaux de primates ont montré que les préférences manuelles induites par des tâches de coordination bimanuelle uniquement, et non celles associées à des tâches unimanuelles, étaient corrélées à des asymétries neuroanatomiques dans le cortex moteur chez les chimpanzés [19]. Ainsi, une généralisation de ces tâches bimanuelles à de nombreuses espèces de primates permet enfin de proposer une approche comparative solide de la latéralité manuelle entre primates. Dans cette perspective, j'ai ainsi compilé la plupart des études disponibles impliquant des tâches de coordination bimanuelle en sélectionnant celles qui présentent le plus

large échantillon de sujets pour une espèce de primate donnée. Selon Wundram [20], l'habilité à coordonner les mains de manière asymétrique pour manipuler des objets pourrait constituer un caractère important pour les origines de la latéralité manuelle humaine. Ainsi, la latéralisation en faveur de la main droite aurait été sélectionnée pour des actions bimanuelles et pas uniquement pour l'usage et la fabrication d'outils [21].

Cette dernière hypothèse a été confortée par la mise en évidence d'une prédominance des droitiers pour des actions de coordination bimanuelle auprès de jeunes enfants (i.e., Homme actuel) [22] et de sujets hébergés en captivité dans les travaux comparatifs que moi et mes collaborateurs avons menés sur le gorille [13], le babouin [15] et dans ceux menés par d'autres équipes sur le chimpanzé [11], le bonobo adulte *Pan paniscus* [11,23] et les femelles macaques rhésus *Macaca mulatta* [24].

En revanche, des études similaires menées avec la tâche bimanuelle du tube sur des primates davantage arboricoles ont rapporté une prédominance de gauchers chez l'orang-outang *Pongo pygmaeus* [11], le singe de Brazza *Cercopithecus neglectus* [25] et le singe doré ser-tral *Rhinopithecus roxellanae* [26], et, seulement chez les mâles des trois espèces suivantes : le singe écureuil *Saimiri sciureus* [27], le

mangabey couronné *Cercocebus torquatus* [28] et le capucin moine *Cebus capucinus* [29]. Cette continuité des préférences manuelles en faveur des droitiers pour la tâche bimanuelle ne concerne donc que des primates terrestres voire semi-terrestres (c'est-à-dire pouvant évoluer en milieu terrestre) et ne s'étend pas aux primates uniquement arboricoles. Seuls le macaque de barbarie *Macaca sylvanus* et le macaque de Tonkéan *Macaca tonkeana* (singes de l'Ancien Monde plutôt terrestres) ont montré une tendance contraire, à savoir en faveur de la main gauche (et non la main droite), bien que non significative [30,31].

La mise en perspective que je viens de faire sur les recherches « primates » menées sur les préférences manuelles associées à la coordination bimanuelle montre une dichotomie claire des résultats (Fig. 1) entre primates arboricoles (i.e., préférence manuelle à gauche) et primates terrestres (i.e., préférence manuelle à droite). Dans une large approche comparative entre espèces, une telle dichotomie permet de considérer le milieu de vie d'une espèce (terrestre *versus* arboricole), et les facteurs anatomiques, écologiques et biomécaniques qui y sont associés, comme des facteurs potentiellement déterminants dans l'expression de la latéralité manuelle (droite ou gauche) à l'échelle d'un groupe. Cette hypothèse est d'ailleurs compatible avec la théorie de

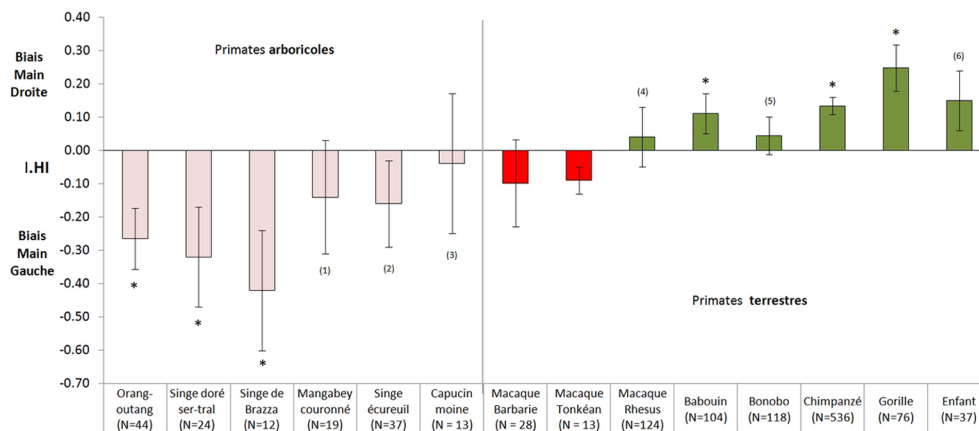


Fig. 1 Degré des biais manuels à l'échelle des groupes (M.HI : Moyenne des indices de latéralité) pour la tâche de coordination bimanuelle du tube dans diverses espèces de primates terrestres ou arboricoles [11, 15, 22, 24-31]. Les indices de latéralité (HI) sont calculés pour chaque individu de la manière suivante : (N réponses main droite - N réponses main gauche) / N total de réponses. Les valeurs oscillent entre -1 et +1 (les valeurs négatives indiquent un biais en faveur de la main gauche, les valeurs positives un biais en faveur de la main droite). La barre d'erreur représente l'erreur standard autour de la moyenne. * $p < 0.05$. (1)(2)(3) Le biais à gauche est significatif seulement chez les mâles [27-29]; (4)(5)(6) Le biais à droite est significatif seulement chez les femelles macaques rhésus [24], les bonobos adultes [23] et pour une tâche bimanuelle associée à de la pince fine « pouce-index » chez les enfants testés (âgés de 12 à 20 mois) [22] / Degree of manual bias within groups (M.HI: Mean Handedness Index) for the bimanual tube coordination task in different ground- and tree-dwelling primate species. The Handedness Index (HI) for each individual is calculated as follows: (N right-hand responses - N left-hand responses) / N total responses. The values range from -1 to +1 (negative values indicate a left-hand bias, positive values a right-hand bias). The error bar shows the standard deviation from the mean. * $p < 0.05$. (1)(2)(3) The left-hand bias is significant only in males [27-29]; (4)(5)(6) The right-hand bias is significant only in female rhesus macaques [24], in adult bonobos [23] and for one particular bimanual task involving accurate pinching between the thumb and index finger in the 12 to 20 month-old children we tested. [22].

l'origine posturale de la latéralité proposée par MacNeilage et al [32]. Selon cette théorie, les espèces arboricoles utiliseraient préférentiellement leur main droite pour supporter le poids du corps dans les arbres, la main gauche se spécialisant pour les fonctions de manipulation. Au contraire, chez les espèces pouvant évoluer en milieu terrestre, la main droite étant libérée de sa fonction posturale nécessaire dans les arbres, se serait alors spécialisée dans la manipulation. Les quelques études portant sur des espèces (e.g., le bonobo et les espèces de macaque, cf. plus haut) qui présentent des résultats plus nuancés montrent que d'autres facteurs complémentaires, comme le sexe mâle/femelle et l'âge, peuvent jouer un rôle dans l'expression de la latéralité manuelle associée à des tâches bimanuelles.

Effet de la communication gestuelle sur les asymétries manuelles

Récemment, les travaux portant sur la latéralité manuelle des primates non-humains se sont orientés vers l'étude des gestes communicatifs dans le cadre des recherches sur les origines de la spécialisation hémisphérique à gauche pour le langage [18]. La production de gestes communicatifs des primates implique-t-elle aussi l'hémisphère gauche comme le langage ? En effet chez l'Homme actuel, la plupart des fonctions langagières sont latéralisées dans l'hémisphère gauche au sein d'un réseau neuronal complexe dans lequel les aires de Broca et de Wernicke notamment jouent un rôle clé [33]. Au regard des travaux montrant des liens très forts entre les gestes et la parole [34] et des structures corticales communes notamment dans les langues des signes [35], il est possible que les asymétries manuelles associées aux gestes communicatifs constituent un meilleur indicateur de la spécialisation hémisphérique du langage que les tâches non communicatives. Plusieurs études ont mis en évidence une prédominance de l'usage de la main droite dans des gestes communicatifs [revue de littérature : 36], que ce soit les mouvements des mains accompagnant la parole, la langue des signes ou encore les gestes de pointage chez le jeune enfant. Ces asymétries en faveur de la main droite sont d'ailleurs plus prononcées que pour des activités de manipulation. L'ensemble de ces résultats suggère que l'émergence de la préférence manuelle pour les gestes communicatifs est liée au développement de la spécialisation hémisphérique pour le langage.

Chez les primates non-humains, la mesure des asymétries manuelles associées à la production de gestes communicatifs a révélé systématiquement une prédominance significative de droitiers dans toutes les espèces étudiées (Fig. 2) [18]. Dans les travaux que j'ai réalisés avec mes collaborateurs chez le babouin [16] et le chimpanzé [37-39], nous avons montré que différents types de gestes communicatifs (intra-

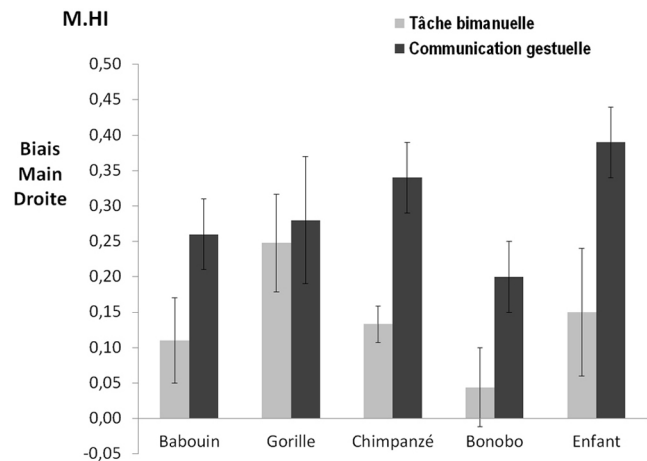


Fig. 2 Degré de prédominance de l'usage de la main droite (M.HI) à l'échelle des groupes. Echantillon pour les gestes communicatifs : 162 babouins [17], 18 gorilles [44], 70 chimpanzés [37], 51 bonobos [40] et 37 enfants [36]. Echantillon pour la tâche du tube : 104 babouins [15], 76 gorilles, 536 chimpanzés et 118 bonobos [11] ainsi que 41 enfants pour une tâche de coordination bimanuelle similaire [22]. La barre d'erreur représente l'erreur standard autour de la moyenne des HI / *Degree of right-handed predominance (M. HI) within groups. Sample for gestural communication: 162 baboons [17], 18 gorillas [44], 70 chimpanzees [37], 51 bonobos [40] and 37 children [36]. Sample for the tube handling task: 104 baboons [15], 76 gorillas, 536 chimpanzees, 118 bonobos [11], and 41 children for a similar bimanual coordination task [22]. The error bar shows the standard deviation from the mean HI.*

pécifiques : « taper au sol » pour menacer ou jouer, « étendre le bras » pour saluer, e.g., Fig. 3, ou dirigés exclusivement vers l'Homme comme les gestes de pointage pour quémander de la nourriture) induisent une prédominance de droitiers plus prononcée à l'échelle des groupes que celle rapportée dans les tâches bimanuelles. Ces résultats, en accord avec ceux rapportés chez l'Homme [36] et le bonobo [40], pourraient refléter une mobilisation plus conséquente de l'hémisphère gauche pour la communication gestuelle.

Pour finir, il a été montré que les asymétries en faveur de la main droite pour les gestes communicatifs sont très robustes et stables dans le temps chez les babouins et les chimpanzés [17,38] et qu'elles résistent mieux à l'influence de la position de l'objet pointé que les préférences manuelles associées à la saisie de l'objet chez l'enfant humain, le babouin olive, le macaque de tonkéan, le mone de campbell *Cercopithecus campbelli* et le mangabey couronné [revue de littérature : 41,42].

Ces travaux suggèrent l'existence d'un système gestuel latéralisé dans l'hémisphère gauche spécifique à la communication qui pourrait être différent du système impliqué dans les fonctions purement motrices de la main. L'hémisphère

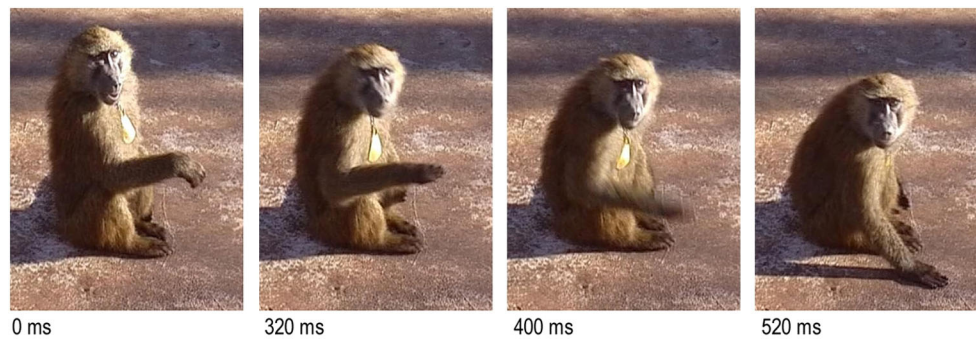


Fig. 3 Geste communicatif de menace qui consiste à menacer un individu (un congénère ou un humain) en frottant ou tapant rapidement une main contre le sol. Ici, un jeune babouin mâle (temps indiqué en millisecondes : ms). © Adrien Meguerditchian / Threat gesture, in this case from a young male baboon, which involves threatening an individual (congeneric or human) by rubbing or hitting the ground with fast hand movements (time shown in milliseconds: ms)

gauche étant aussi l'hémisphère dominant pour le langage chez l'Homme, le système gestuel des primates non-humains pourrait constituer une continuité directe avec la spécialisation hémisphérique du langage de l'Homme. Cette dernière hypothèse est d'ailleurs renforcée par de récentes études en imagerie cérébrale (IRM) conduites sur des chimpanzés. A la différence des tâches non communicatives de manipulation d'objet [19], seules les préférences manuelles associées à la communication gestuelle sont corrélées à des asymétries neuroanatomiques entre l'hémisphère droit et l'hémisphère gauche concernant deux zones cérébrales connues pour être impliquées dans le langage chez l'Homme, à savoir l'aire de Broca et l'aire de Wernicke [38,43]. Autrement dit, les chimpanzés droitiers pour les gestes ont des zones homologues du langage plus larges dans l'hémisphère gauche que les chimpanzés gauchers.

Ces derniers travaux suggèrent que ce système gestuel latéralisé pourrait avoir caractérisé l'ancêtre commun à l'Homme et aux chimpanzés il y a 5-7 millions d'années. Néanmoins, une approche comparative élargie aux babouins portant sur la question des asymétries gestuelles nous a conduit à penser que cette caractéristique pourrait également s'appliquer à l'ancêtre commun aux grands singes et aux singes de l'Ancien Monde, ce dernier étant estimé à 30-40 millions d'années environ [2].

Conclusion

Bien que le degré de prédominance de la main droite de l'Homme (près de 90% des Hommes actuels sont droitiers [4]) surpasse largement ceux rapportés dans la littérature des primates non-humains (le pourcentage de droitiers oscillant chez le babouin et le chimpanzé entre 60-65% pour les tâches bimanuelles et 70-80% pour les gestes communicatifs : [16,37]), l'ensemble de ces travaux comparatifs suggère une certaine similarité des prédominances de la main droite

entre les primates terrestres comme l'Homme, le gorille, le chimpanzé, le bonobo, le babouin et le macaque pour les actions bimanuelles et des gestes communicatifs. Seule une telle approche comparative entre primate nous a permis de mettre en évidence l'importance potentielle de facteurs comme la complexité de la tâche (unimanuelle *versus* bimanuelle), des contraintes biomécaniques et écologiques du milieu de vie (arboricole *versus* terrestre) et de l'effet de la communication (gestes *versus* manipulation) dans l'expression de la latéralité manuelle des primates, qui auraient pu jouer un rôle dans la sélection en faveur de l'usage de la main droite chez les primates terrestres, l'Homme inclus. Ces facteurs n'auraient pu être détectés si les recherches comparatives sur la latéralité s'étaient limitées à quelques espèces de primates seulement. A travers cet exemple sur la latéralité manuelle, il paraît clair que les recherches sur les origines et l'évolution de certaines particularités comportementales et cognitives de l'Homme ne peuvent se passer d'études menées dans une approche comparative la plus large possible ; incluant le plus grand nombre d'espèces animales, et de primates non-humains en particulier.

Remerciements Je tiens à remercier Anaïs Maugard pour ses relectures et ses corrections, Gilles Berillon et Guillaume Daver pour leur invitation, Jacques Vauclair et William D. Hopkins qui ont travaillé avec moi et m'ont lancé dans cette thématique. Un grand merci à toute l'équipe de la station de primatologie du CNRS de Rousset, en particulier les soigneurs animaliers et techniciens. Ces recherches sont financées par l'Agence National de la Recherche ANR-12-PDOC-0014_1 (Projet LangPrimate)

Références

1. Chen F-C, Li W-H (2001) Genomic Divergences between Humans and Other Hominoids and the Effective Population

- Size of the Common Ancestor of Humans and Chimpanzees. *Am J Hum Genet* 68(2):444–56
2. Boyd R, Silk JB (2000) *How humans evolved*, 2, New York, WW Norton
 3. Smith ADM, Smith K, Ferrer i Cancho R (2008) *The evolution of language*, Singapore, World Scientific Press
 4. Annett M (1985) *Left, right, hand and brain: The right shift theory*, New Jersey, Lawrence Erlbaum
 5. Uomini NT (2009) The prehistory of handedness: Archaeological data and comparative ethology. *J Hum Evol* 57(4):411–19
 6. Hopkins WD (2013) Comparing human and nonhuman primate handedness: Challenges and a modest proposal for consensus. *Dev Psychobiol* 55(6):621–36
 7. McGrew WC, Marchant LF (1997) *On the other hand: current issues in and meta-analysis of the behavioral laterality of hand function in non-human primates*. *Yearb Phys Anthropol* 40:201–32
 8. Papademetriou E, Sheu C, Michel G (2005) A meta-analysis of primate hand preferences, particularly for reaching. *J Comp Psychol* 119:33–48
 9. Crow TJ (2002) *The speciation of modern Homo sapiens*, Oxford, Oxford University Press
 10. Warren JM (1980) Handedness and laterality in humans and other animals. *Physiol Psychol* 8(3):351–59
 11. Hopkins WD, Phillips KA, Bania A, et al (2011) Hand preferences for coordinated bimanual actions in 777 great apes: Implications for the evolution of handedness in Hominins. *J Hum Evol* 60(5):605–11
 12. Byrne RW, Byrne JM (1991) Hand preferences in the skilled gathering tasks of mountain gorillas (*Gorilla g. beringei*). *Cortex* 27(4):521–46
 13. Meguerditchian A, Calcutt SE, Lonsdorf EV, et al (2010) Captive Gorillas Are Right-Handed for Bimanual Feeding. *Am J Phys Anthropol* 141(4):638–45
 14. Lambert M (2012) Brief communication: Hand preference for bimanual and unimanual feeding in captive gorillas: Extension in a second colony of apes. *Am J Phys Anthropol* 148(4):641–47
 15. Vauclair J, Meguerditchian A, Hopkins WD (2005) Hand preferences for unimanual and coordinated bimanual tasks in baboons (*Papio anubis*). *Cognitive Brain Res* 25(1):210–16
 16. Meguerditchian A, Vauclair J (2006) Baboons communicate with their right hand. *Behav Brain Res* 171(1):170–74
 17. Meguerditchian A, Molesti S, Vauclair J (2011) Right-handedness predominance in 162 baboons (*Papio anubis*) for gestural communication: Consistency across time and groups. *Behav Neurosci* 125(4):653–60
 18. Meguerditchian A, Vauclair J, Hopkins WD (2013) On the origins of human handedness and language: A comparative review of hand preferences for bimanual coordinated actions and gestural communication in nonhuman primates. *Dev Psychobiol* 55(6):637–50
 19. Hopkins WD, Cantalupo C (2004) Handedness in chimpanzees (Pan troglodytes) is associated with asymmetries of the primary motor cortex but not with homologous language areas. *Behav Neurosci* 118(6):1176–83
 20. Wundram IJ (1986) Cortical motor asymmetry and hominid feeding strategies. *Hum Evol* 1(2):183–87
 21. Bradshaw JL, Rogers LJ (1993) *The evolution of lateral asymmetries, language, tool use, and intellect*, San Diego, CA, Academic Press
 22. Potier C, Meguerditchian A, Fagard J (2013) Handedness for bimanual coordinated actions in infants as a function of grip morphology. *Laterality* 18(5):576–93
 23. Chapelain AS, Hogervorst E, Mbonzo P, et al (2011) Hand Preferences for Bimanual Coordination in 77 Bonobos (*Pan paniscus*): Replication and Extension. *Int J Primatol* 32(2):491–510
 24. Bennett AJ, Suomi SJ, Hopkins WD (2008) Effects of early adverse experiences on behavioural lateralisation in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Laterality* 13(3):282–92
 25. Schweitzer C, Bec P, Blois-Heulin C (2007) Does the complexity of the task influence manual laterality in de Brazzas's monkeys (*Cercopithecus neglectus*)? *Ethology* 10:983–94
 26. Zhao D, Hopkins WD, Li B (2012) Handedness in nature: First evidence on manual laterality on bimanual coordinated tube task in wild primates. *Am J Phys Anthropol* 148(1):36–44
 27. Meguerditchian A, Donnot J, Molesti S, et al (2012) Sex difference in squirrel monkeys' handedness for unimanual and bimanual coordinated tasks. *Anim Behav* 83(3):635–43
 28. Laurence A, Wallez C, Blois-Heulin C (2011) Task complexity, posture, age, sex: Which is the main factor influencing manual laterality in captive *Cercocebus torquatus torquatus*? *Laterality* 16(5):586–606
 29. Meunier H, Vauclair J (2007) Hand preferences on unimanual and bimanual tasks in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Am J Primatol* 69(9):1064–69
 30. Schmitt V, Melchisedech S, Hammerschmidt K, et al (2008) Hand preferences in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Laterality* 13(2):143–57
 31. Canteloup C, Vauclair J, Meunier H (2013) Hand preferences on unimanual and bimanual tasks in Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *Am J Phys Anthropol* 152(3):315–21
 32. MacNeilage P, Studdert-Kennedy M, Lindblom B (1987) Primate handedness reconsidered. *Behav Brain Sci* 10(2):247–303
 33. Cooper DL (2006) Broca's arrow: Evolution, prediction, and language in the brain. *Anat Rec* 289B(1):9–24
 34. Bernardis P, Gentilucci M (2006) Speech and gesture share the same communication system. *Neuropsychologia* 44(2):178–90
 35. Emmorey K, Mehta S, Grabowski TJ (2007) The neural correlates of sign versus word production. *NeuroImage* 36(1):202–08
 36. Cochet H, Vauclair J (2010) Pointing gesture in young children: Hand preference and language development. *Gesture* 10(2-1):129–49
 37. Meguerditchian A, Vauclair J, Hopkins WD (2010) Captive chimpanzees use their right hand to communicate with each other: Implications for the origin of the cerebral substrate for language. *Cortex* 46(1):40–48
 38. Meguerditchian A, Gardner MJ, Schapiro SJ, et al (2012) The sound of one-hand clapping: handedness and perisylvian neural correlates of a communicative gesture in chimpanzees. *P Roy Soc Lond B Bio* 279(1735):1959–66
 39. Hopkins W, Russell J, Freeman H, et al (2005) The distribution and development of handedness for manual gestures in captive chimpanzees (Pan troglodytes). *Psychol Sci* 16(6):487
 40. Hopkins WD, Vauclair J (2012) Evolution of behavioral and brain asymmetries in primates. In Tallerman MGibson K (ed) *Handbook of language evolution*. Oxford University Press, Oxford, pp 184–97
 41. Meunier H, Fagard J, Maugard A, et al (2013) Patterns of hemispheric specialization for a communicative gesture in different primate species. *Dev Psychobiol* 55(6):662–71
 42. Maille A, Chapelain A, Déruti L, et al (2013) Manual laterality for pointing gestures compared to grasping actions in guenons and mangabeys. *Anim Behav* 86(4):705–16
 43. Tagliatalata JP, Cantalupo C, Hopkins WD (2006) Gesture handedness predicts asymmetry in the chimpanzee inferior frontal gyrus. *NeuroReport* 17(9):923–27
 44. Shafer DD (1987) *Patterns of hand preference among captive gorillas*, M.A. Thesis, San Francisco State University