

DOCTORAT Aix-Marseille Université

École Doctorale : Cognition, Langage, Éducation (ED 356)

Délivré par

Aix-Marseille Université

N° attribué par la bibliothèque

Thèse

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR D'AIX-MARSEILLE UNIVERSITÉ

Mention Psychologie

Présentée et soutenue publiquement le 11 Octobre 2012 par

Catherine WALLEZ

Communication chez les primates non humains : étude des asymétries dans la production d'expressions oro-faciales

Directeur de thèse :

Jacques VAUCLAIR

JURY

Alban Lemasson (*rapporteur*), Maître de Conférences, HDR, Laboratoire EthoS, Université de Rennes 1 et Institut Universitaire de France.

Catherine Blois-Heulin (*examinatrice*), Professeure, Laboratoire EthoS, Université de Rennes 1.

Olivier Pascalis (*rapporteur*), Directeur de recherche CNRS, Laboratoire de Psychologie et Neurocognition, Université Pierre Mendès-France, Grenoble.

Jacques Vauclair (*directeur de thèse*), Professeur, Centre PsyCLÉ, Aix-Marseille Université et Institut Universitaire de France.



Je souhaite tout d'abord remercier mon directeur de thèse, le Pr. Jacques Vauclair, pour ses conseils avisés, son art de laisser libre champ à l'autonomie de l'apprentissage qui est dû à la formation de l'étudiant-chercheur tout en sachant être très présent et « encadrant ». La première fois que je l'ai rencontré, j'étais impressionnée car ce n'était pour moi, pas l'homme, mais l'auteur du papier sur lequel j'avais basé toute mon étude durant mon master I : Fagot, J., & **Vauclair, J.** (1991). Manual laterality in nonhuman primates: A distinction between handedness and manual specialization. *Psychological Bulletin*, 109, 76-89 avec qui j'allais avoir un entretien. Quelques minutes avant notre rendez-vous, j'ai bu une grande gorgée de café pour me redonner des forces. Malheureusement, la tasse m'échappa des mains et je n'avais qu'une honte, devoir me présenter devant le Pr Jacques Vauclair toute éclaboussée. Mais ce jour là, j'ai découvert un homme et non un auteur. Un homme qui ne s'attachait pas aux apparences, accessible, bienveillant, compréhensif et mon « directeur de thèse ».

Je voudrais aussi remercier le Pr. Annie Piolat qui, dès mon entrée dans l'univers de la recherche, m'a aussi permis de découvrir l'univers de l'enseignement. Merci pour ses remarques si pointilleuses et tatillonnes qui font que l'on ne peut que s'améliorer.

Je remercie les membres du jury, Mme Catherine Blois-Heulin, Mr. Alban Lemasson, et Mr. Olivier Pascalis de me faire l'honneur d'avoir accepté d'expertiser et d'évaluer mon travail.

Je remercie aussi Mr. Guy Dubreuil pour m'avoir accueillie au sein de la station de Primatologie de Rousset ainsi que toute l'équipe d'animaliers pour m'avoir aidée à réaliser mes observations ; je pense aussi aux bons moments partagés durant ces 5 ans.

Je voudrais remercier La Fondation Pour la Recherche Médicale, bourse Lilly, qui m'a permis de clore ma quatrième année de thèse dans les conditions les plus favorables qui soient.

Je souhaiterais renouveler mes remerciements auprès de Mme Catherine Blois-Heulin, ma première directrice de stage qui m'a permis dès la Licence 3 d'approcher l'univers de la recherche en primatologie et pour m'avoir toujours soutenue pour poursuivre mon cursus dans cette voie. J'ai une pensée toute particulière pour le Pr. Marie-Annick Richard, personne charismatique, qui m'a enseigné l'éthologie comparée avec son savoir-faire subtile en combinant humour et autodérision avec beaucoup de sérieux. Les balbutiements de mon entrée dans la recherche en primatologie tiennent à sa proposition de réaliser un stage à la station de primatologie de Paimpont. Puis, elle m'a dit de réaliser mes véritables envies avec une phrase bateau mais efficace : « quand on veut, on peut ! ». Je suis ainsi passée de la psychologie humaine à la psychologie comparée.

Je souhaiterais à présent remercier ma famille et, pour ne pas en oublier un seul, je voudrais tous vous nommer pour vous indiquer à quel point je suis reconnaissante. Malgré ces 800 km qui nous séparent, j'ai eu tout votre soutien quand j'en avais le plus besoin. A mes parents : Malika et Bernard Wallez, ma sœur et sa petite troupe : Anne, Thomas, Manon, Paul, Charlotte et Juliette Girardeau, mon grand frère et sa famille : François, Anne et Victoire Wallez et enfin the last but not the least, mon frère, Thomas Wallez. Je souhaiterais transmettre un petit message à mes 'petits bouts' que j'ai vu grandir par grandes étapes du développement (oh, mais elle marche !, oh mais elle fait des phrases !). Vous me rassurez quand je vois que vous vous souvenez à chaque fois de votre « kikat ».

Je voudrais faire des clins d'œil et autres petits sous-entendus qui feraient que je ne me contenterais pas de seulement vous remercier d'avoir été présentes, de m'avoir aidée dans mon travail universitaire, de m'avoir si souvent conseillée et écoutée. Mais vous connaissez mes capacités plus que gigantesques de mémoire, alors je ne peux prononcer qu'un modeste mais véritable merci à Marlène Aillaud, Hélène Cochet et Charlotte Gaudin d'avoir été là. MERCI pour tous ces moments partagés durant ces cinq ans.

Je souhaiterais remercier Gregory Desor et Benoît Génin avec qui je vis depuis quatre ans. Je les remercie surtout pour m'avoir écoutée les jours de ras-le-bol et de « .05 » qui ne sont pas sortis dans mes statistiques. Merci, aussi pour leur passion pour les 300 épisodes d'une série dont je ne saurais citer le nom qui me donnait plus l'envie de rester travailler tard à la station plutôt que subir ces moments-là avec eux...

Je souhaite envoyer un petit remerciement à mes vieux amis qui m'ont aussi soutenue et ont prodigué autant de vieux conseils que de nouveaux pour me permettre de travailler. Je les cite dans l'ordre de ma rencontre avec eux : merci Roger, Ginette et Huguette.

Je voudrais remercier aussi les 'filles de Rennes', comme j'aime à le dire : Margot Rové, Mylène Willot et Blandine Poirier, car c'est aussi avec elles que j'ai partagé deux années universitaires des plus mémorables.

Remerciements

Enfin, même si ce n'est pas représentatif de l'importance de ces rencontres à mes yeux, je voudrais remercier toutes les personnes que j'ai pu, par chance, rencontrer à la station de Primatologie de Rousset et qui m'ont beaucoup apporté, tant pour mon travail que dans la vie de tous les jours. Je ne peux simplement que les citer, tellement j'en ai à dire sur elles. Merci à Hélène Meunier, Elsa Batôt, Pauline Gabant, Ameline Bardot, Elodie Bonté, Anaïs Maugard (ma demi-moulagratte), Adrien Meguerditchian, Marie Bourjade, Romain Lacoste, ainsi que mes stagiaires, Julie Gullstrand, Geoffrey Montes, Marion Azaïs, Aïnhua Bellicot et la mémorable Claire Janicot.

Introduction	1
Chapitre 1 - Cadre Théorique	4
1.1. La communication oro-faciale	5
1.1.1. Une universalité des expressions faciales chez l'homme	5
1.1.2. Une continuité phylogénétique des expressions faciales	6
1.1.3. La communication oro-faciale chez le primate non humain	8
1.1.4. Pourquoi étudier les asymétries chez le primate non humain ?	10
1.2. Mesure des asymétries oro-faciales chez l'homme : une méthode adaptée pour étudier l'animal	12
1.2.1. L'inférence d'une latéralité hémisphérique	12
1.2.2. La mesure des asymétries oro-faciales	13
1.2.3. Les visages chimériques	15
1.3. La latéralisation hémisphérique des émotions chez l'homme : les théories majeures	16
1.3.1. Une définition des émotions	17
1.3.2. La dominance hémisphérique droite	17
1.3.3. La théorie de la valence	18
1.3.4. L'hémisphère droit et les émotions négatives	18
1.3.5. Un bilan mitigé	19
1.4. La mesure des asymétries lors de la production d'expressions faciales et de vocalisations chez le primate non humain adulte	20
1.4.1. Etudes chez le macaque	20
1.4.2. Etude chez le marmouset	21
1.4.3. Etudes chez le chimpanzé	22
1.5. Les études chez l'enfant primate humain et non humain	25
1.5.1. La spécialisation hémisphérique des émotions chez l'enfant humain	25
1.5.2. Les asymétries oro-faciales chez l'enfant primate non humain	27
Problématique et Objectifs	29
Chapitre 2 – Méthodologie Générale	34
2.1. Les groupes d'études et les conditions d'élevage	35
2.1.1. Les babouins adultes et subadultes (<i>Papio anubis</i>)	36
2.1.2. Les jeunes babouins (<i>Papio anubis</i>) et macaques (<i>Macaca mulatta</i>)	37
2.1.3. Les chimpanzés	38
2.1.4. Les participants humains	38
2.2. Les comportements observés	39
2.2.1. Le babouin adulte et subadulte (Article I)	39
2.2.2. Les asymétries oro-faciales des babouins évaluées par des participants humains (Article II)	40
2.2.3. Le jeune babouin et le jeune macaque (Article III)	40
2.3. Matériels et Méthodes	44
2.3.1. Procédure de mesure objective des asymétries oro-faciales	44

2.3.1.1. Collecte et sélection des données	44
2.3.1.2. Traitement des images	45
2.3.1.3. Mesures des asymétries oro-faciales	46
2.3.2. Construction des visages chimériques en miroir pour la mesure subjective des asymétries	47
2.3.3. Calcul des indices d'asymétries oro-faciales	48
2.3.3.1. L'Indice d'Action Faciale	49
2.3.3.2. La catégorisation de la latéralité	51
Chapitre 3 - Expression et perception des asymétries oro-faciales chez le babouin olive	53
3.1. Article I - Expression des asymétries oro-faciales chez le babouin	54
3.1.1. Introduction et problématique	54
3.1.2. Méthode	55
3.1.3. Résultats	55
3.1.4. Conclusions	55
3.2. Article II - Expression et perception des asymétries oro-faciales via un jugement humain de visage de babouins	63
3.2.1. Introduction et problématique	63
3.2.2. Méthode	64
3.2.3. Résultats	65
3.2.4. Conclusions	65
3.3. Conclusions générales	82
Chapitre 4 - Latéralisation hémisphérique des émotions chez l'enfant babouin et macaque	85
4.1. Article III – Etude chez le jeune babouin et le jeune macaque	86
4.1.1. Introduction et problématique	86
4.1.2. Méthode	86
4.1.3. Résultats	87
4.1.4. Discussion	88
Chapitre 5 - Etude des asymétries pour les sons atypiques et les vocalisations spécifiques chez le chimpanzé	96
5.1. Article IV – Etude chez le chimpanzé	97
5.1.1. Introduction et problématique	97
5.1.2. Méthode	98
5.1.3. Résultats	99
5.1.4. Discussion	99
Chapitre 6 - Discussion Générale	113
6.1. Un pattern cérébral droit prédominant dans la communication chez les primates non humains	114
6.1.1. Descriptions des résultats	114
6.1.2. Apport de ces résultats au regard de la littérature existante	117

6.2. Un contrôle des processus cognitivo-émotionnels par l'hémisphère droit	117
6.2.1. <i>Un système attentionnel</i>	118
6.2.2. <i>La reconnaissance des visages</i>	119
6.2.3. <i>Un avantage physiologique</i>	121
6.2.4. <i>Un bénéfice pour le développement socio-émotionnel de l'enfant</i>	122
6.3. Une différence d'asymétries oro-faciales entre les sons atypiques vs les vocalisations spécifiques à l'espèce chez le chimpanzé	123
6.3.1. <i>Une implication de l'hémisphère gauche pour les sons atypiques</i>	123
6.3.2. <i>Co-occurrence de la production de sons atypiques et de gestes manuels intentionnels</i>	125
6.3.3. <i>L'« hypothèse d'une origine bimodale du langage »</i>	127
6.4. Perspectives et conclusions	128
6.4.1. <i>Perspectives</i>	128
6.4.2. <i>Conclusions</i>	130
Références Bibliographiques	132
Annexes	148
Annexe 1 : Consignes et matériels pour l'épreuve des visages chimériques	149
Annexe 1 : Feuille de recueil de données pour l'épreuve des chimères	156
Annexes 2 : Article V	157
Laurence, A., Wallez, C., & Blois-Heulin, C. (2011). Task complexity, posture, age, sex: Which is the main factor influencing manual laterality in red-capped mangabeys? <i>Laterality</i>, 16, 586-606	157

Introduction



Le système de « communication » permet à un individu d'émettre un message vers un destinataire ou à un receveur, selon une ou plusieurs modalités. Toutes les espèces animales possèdent un système de communication plus ou moins complexe comprenant des échanges chimiques, des gestes, des postures, des mimiques faciales et des vocalisations. La recherche portant sur la compréhension des mécanismes impliqués dans le système communicatif chez l'animal constitue un domaine dont le champ d'investigation est très vaste, tant du point de vue de l'étude de la nature du signal, de sa perception, de sa production, que des différents contextes dans lesquels ce système est exploité.

Au sein de ce vaste champ de recherche, je me suis tout particulièrement intéressée à la communication chez les primates non humains lorsque ceux-ci communiquent à l'aide de diverses expressions mettant en œuvre la bouche et le visage. Celles-ci correspondent à des signaux communicatifs essentiels au maintien ainsi qu'à la coordination des relations et des échanges inter-individuels. Ces expressions oro-faciales transmettent des indices variés tels que les liens d'affiliation et l'état émotionnel de l'individu (Cheney & Seyfarth, 1990 ; Hauser, 1996). Je me suis également focalisée sur l'étude de la spécialisation fonctionnelle hémisphérique des processus liés à ce phénomène. A ce jour, la littérature scientifique recense un grand nombre d'études qui ont décrit les asymétries lors de la *perception* au cours de vocalisations et d'expressions faciales chez le primate non humain. En revanche, très peu d'études sont disponibles concernant le versant de la *production* de vocalisations et d'expressions faciales. Pourtant, en raison des ressemblances existantes entre les expressions faciales du primate humain et non humain et d'un partage d'émotions de base largement reconnu entre l'homme et l'animal (Darwin, 1872/2002), l'étude des asymétries liées aux expressions oro-faciales au cours des interactions sociales devrait fournir des indices indirects

importants pour comprendre les bases phylogénétiques de la latéralisation hémisphérique des processus associés au traitement des émotions.

Mon intérêt a porté sur la mesure des asymétries oro-faciales se déroulant lors d'interactions socio-émotionnelles chez plusieurs espèces de primates non humains afin de compléter les connaissances actuellement disponibles dans ce domaine. Dans le premier chapitre, j'aborde les expressions faciales humaines, leur origine phylogénétique et leur rôle pour l'adaptation de l'individu. Je présente ensuite l'état actuel des connaissances concernant la spécialisation cérébrale des processus liés au traitement des émotions chez l'homme. J'expose enfin les études concernant les asymétries oro-faciales lors de la communication chez le primate non humain adulte et enfant.

Cette thèse est articulée autour de quatre articles expérimentaux rédigés au cours de mon travail de doctorat. Mon objectif a été, outre le recueil et l'analyse de données expérimentales nouvelles, de proposer des pistes pour appréhender l'évolution phylogénétique de la latéralisation hémisphérique des mécanismes sous-jacents à la communication non verbale grâce à l'étude de singes de l'ancien monde, de pongidés et de participants humains.

Chapitre 1 - Cadre Théorique



1.1. La communication oro-faciale

1.1.1. Une universalité des expressions faciales chez l'homme

Les expressions faciales correspondent à des réponses émotionnelles non verbales qui font partie du répertoire essentiel à la communication sociale chez l'homme et le primate non humain. Depuis l'ouvrage célèbre de Charles Darwin intitulé « L'expression des émotions chez l'homme et l'animal » (1872/2002), de nombreuses études ont été réalisées pour tenter d'identifier et de catégoriser les expressions faciales chez l'être humain. Suite aux descriptions prenant en compte plusieurs espèces animales, l'homme apparaît comme étant capable de produire la gamme la plus large d'expressions faciales (Darwin, 1872/2002 ; Ekman, 1973 ; Fridlund, 1994). Le visage humain est considéré comme le premier indicateur des émotions (Ekman, 1984, 1992). A partir de différentes études interculturelles en éthologie humaine, certains auteurs ont considéré les émotions de joie, de peur, de colère, de dégoût, de tristesse et de surprise comme des émotions de base, innées et universelles (Ekman, 1973). Ces émotions de base auraient été conservées au cours de l'évolution en raison de leur valeur adaptative (Ekman, 1973, 1992 ; Fridlund, 1994). La reconnaissance de cette universalité soulève la question des vestiges ancestraux sauvegardés d'une communication sociale primitive et des continuités potentiellement encore existantes des expressions faciales partagées avec d'autres espèces non humaines.

1.1.2. Une continuité phylogénétique des expressions faciales

Darwin (1872/2002) fut le premier à souligner une continuité dans l'expression des émotions entre les primates humains et non humains. Outre cette continuité phylogénétique, un partage d'expressions faciales a aussi été noté entre les primates non humains (voir Chevalier-Skolnikoff, 1973 ; Schmidt & Cohn, 2001 pour des revues de la littérature). De manière complémentaire, des auteurs se sont focalisés sur la description de deux expressions faciales émotionnelles, le rire et le sourire. Elles présentent de fortes analogies morphologiques dans l'ordre des primates et, à ce titre, constitueraient les expressions faciales les plus représentatives de notre héritage phylogénétique (voir Preuschoft & Van Hooff, 1997 pour une revue de la question). La figure 1.1., proposée par Preuschoft et Van Hooff (1995), illustre l'évolution du sourire et du rire chez l'homme, en partant d'un insectivore et en progressant à travers l'ordre des primates (singes, grands singes et humains). Pour ce qui concerne le sourire, il proviendrait du « silent bared-teeth display », une ouverture de la bouche avec les dents apparentes sans émission de vocalisations (partie gauche de la figure). En revanche, le rire proviendrait du « relaxed open-mouth display », une ouverture de la bouche sans que les dents soient visibles, encore nommée « play face », que l'on peut observer lors de comportements de jeu (partie droite de la figure 1.1.).

Cependant, il est important de noter que ces homologues n'impliquent pas forcément que la même émotion soit transmise au cours de la production de l'expression. En effet, chez le primate non humain, le « silent bared-teeth display » apparaît lors d'une interaction agonistique/négative, alors que le sourire chez l'homme est surtout produit lors de situations et d'interactions positives. En outre, le fait qu'une même expression faciale

transmette des émotions différentes peut être illustré par un exemple chez le babouin. Ainsi, lors du comportement de soumission, l'individu ouvre la bouche en découvrant les dents et produit des vocalisations répétées aigües; cette même expression faciale peut-être apparentée à un sourire de gêne chez l'homme selon Goldenthal, Johnston et Kraust (1981).

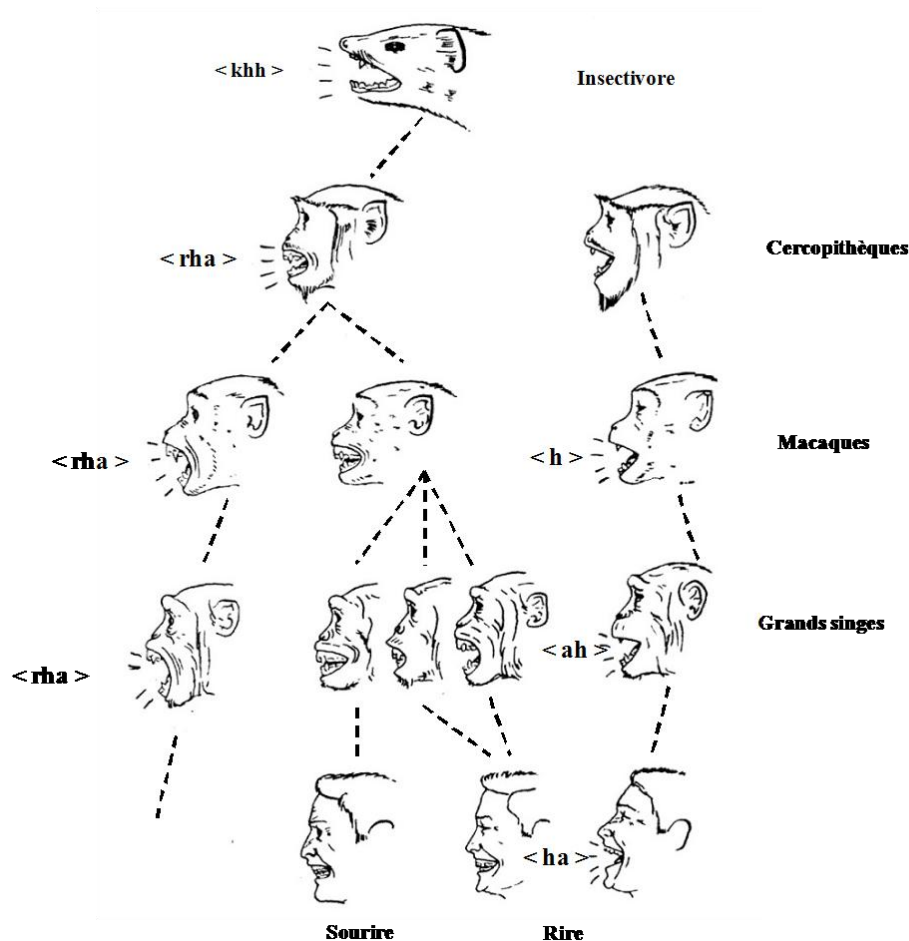


Figure 1.1. Description de l'origine phylogénétique du rire et du sourire chez l'homme selon Preuschoft et Van Hoof (1995).

1.1.3. La communication oro-faciale chez le primate non humain

Chez les primates non humains, et surtout parmi les espèces terrestres, les expressions faciales constituent des signaux communicatifs sociaux peu coûteux énergétiquement et primordiaux pour la coordination des interactions sociales, la facilitation de la cohésion du groupe ainsi que le maintien des relations sociales inter-individuelles. Elles transmettent notamment une variété d'informations sur les futurs comportements de fuite ou d'attaque, les caractéristiques visuelles faciales d'affiliation et les émotions de l'individu (Cheney & Seyfarth, 1990 ; Hauser, 1996 ; Marler, Evans, & Hauser, 1992). Cependant les expressions faciales ne sont pas le seul mode de communication chez le primate non humain. En effet, la posture, les gestes manuels et les vocalisations constituent aussi des modes de communication qui sont vecteurs d'informations lors des échanges interindividuels.

Plus particulièrement, les vocalisations ont fait l'objet de nombreuses investigations dont les résultats ont conduit certains auteurs à suggérer que le langage pouvait provenir de l'évolution du système vocal chez un ancêtre commun aux primates non humains (e.g., Fitch, 2000 ; Zuberbühler, 2005). Cette hypothèse a été étayée par des résultats obtenus à partir d'études neuro-anatomiques et comportementales qui ont montré des similitudes avec les structures sous-jacentes aux processus du langage. Mais cette hypothèse repose aussi sur des recherches qui ont démontré une plasticité dans la structure acoustique des vocalisations. Cette caractéristique est un des premiers critères représentatifs de la complexité du langage humain. Cette plasticité a été observée au niveau populationnel dans des groupes d'individus d'une même espèce éloignés géographiquement (e.g. Fischer,

Hammerschmidt, & Todt, 1998) et, au niveau individuel, comme résultant de modifications de facteurs sociaux au sein du groupe (e.g. Lemasson, Hausberger, & Zuberbühler, 2005). Par exemple, cette plasticité apparaît lors de changements de rang hiérarchique de l'émetteur (Fischer, Kitchen, Seyfarth, & Cheney, 2004) ou de son degré d'implication dans un conflit (Slocombe & Zuberbühler, 2005).

Pour d'autres auteurs en revanche, la production de vocalisations chez le primate non humain a été décrite comme celle de signaux involontaires associés à des états émotionnels (Goodall, 1986), produits en réponse à un stimulus spécifique (Lieberman, 1998) et qui seraient destinés à l'ensemble du groupe social, sans que ces signaux soient dirigés vers un individu receveur en particulier (Arbib, 2005). Ainsi, ces vocalisations auraient bien des propriétés référentielles, mais transmettraient surtout des informations sur l'état émotionnel de l'individu et seraient involontaires (voir Cheney & Seyfarth, 1990 ; Meguerditchian & Vauclair, 2008 ; Seyfarth & Cheney, 2003 ; Vauclair, 2004 pour des revues de la littérature). De plus, des lésions bilatérales des structures sous-corticales incluant le système limbique et le gyrus cingulaire antérieur (zones impliquées dans le contrôle des émotions chez l'homme) affecteraient la production de vocalisations chez le primate non humain (voir Jürgens, 2002 pour une revue de question). Cette conception conforterait la thèse selon laquelle les vocalisations seraient essentiellement de nature émotionnelle.

Pour conclure, une divergence théorique existe sur la signification et sur les implications des vocalisations dans la communication chez le primate non humain pour la compréhension des origines du langage. Cependant, la littérature primatologique et

anthropologique s'accordent à considérer la communication oro-faciale et plus précisément les expressions faciales comme des indicateurs pertinents de l'état émotionnel de l'individu, nécessaires à la communication sociale et à la survie de l'espèce (Parr, Waller, & Fugate, 2005 ; Schmidt & Cohn, 2001).

1.1.4. Pourquoi étudier les asymétries chez le primate non humain ?

Pendant longtemps, la spécialisation hémisphérique concernant les asymétries fonctionnelles a été considérée comme un trait caractéristique propre et unique à l'homme (e.g., Crow, 2004). Pourtant, un nombre croissant d'études comportementales, cognitives et neuro-anatomiques rapportent différents patterns cérébraux spécialisés, parfois semblables à ceux décrits chez l'homme, ainsi que dans de très nombreuses espèces éloignées phylogénétiquement, telles que les amphibiens, les reptiles, les mammifères et les primates non humains (Bisazza, Rogers, & Vallortigara, 1998 ; Hook, 2004 ; Hopkins, 2007 ; MacNeilage, Rogers, & Vallortigara, 2009 ; Rogers & Andrew, 2002). Les conclusions de ces travaux empiriques renforcent l'idée que l'étude d'un modèle phylogénétiquement proche comme le primate non humain pourrait fournir des indices pertinents et nouveaux par la recherche d'un système neural spécialisé au cours de la production de signaux communicatifs.

Cette approche permettrait de mieux comprendre les précurseurs de la latéralisation hémisphérique pour différentes fonctions cognitives et communicatives et, par extension, des émotions chez l'homme (e.g., Hopkins, 2007 ; Hopkins & Vauclair, 2012 ; Vauclair, Fagot, & Dépy, 1999). Comprendre la latéralisation cérébrale des mécanismes fonctionnels

chez l'homme per se ne suffit pas à appréhender toute la complexité que représente l'émergence de la latéralisation des processus sous-jacents aux traitements des émotions. Comme souligné précédemment dans la section 1.1.2., des similitudes morphologiques et une « descendance » phylogénétique dans les expressions faciales chez l'homme ont souvent été décrites dans l'ordre des primates. Ainsi, tenter de déterminer des homologues neuropsychologiques entre certaines espèces de primates non humains et l'homme permettrait de proposer des hypothèses à propos de l'apparition d'une spécialisation hémisphérique des émotions chez un de leur ancêtre commun. En examinant la spécialisation hémisphérique lors de la communication socio-émotionnelle, une homologie relevée entre des espèces de l'ancien monde comme le babouin olive (*Papio anubis*), le macaque rhésus (*Macaca mulatta*) et l'homme suggérerait l'existence d'un pattern latéralisé qui aurait déjà émergé il y a près de 30 à 40 millions d'années (e.g., Boyd & Silk, 1997). Par ailleurs, si cette homologie est observée chez le chimpanzé (*Pan troglodytes*), une espèce proche phylogénétiquement de l'homme, on pourrait alors supposer qu'elle proviendrait d'un ancêtre commun datant seulement de 5 à 7 millions d'années (e.g., Chen & Li, 2001).

1.2. Mesure des asymétries oro-faciales chez l'homme : une méthode adaptée pour étudier l'animal

1.2.1. L'inférence d'une latéralité hémisphérique

Avant toute considération d'ordre méthodologique concernant la mesure des asymétries oro-faciales, il est important de rappeler comment le cerveau contrôle notre corps. Les manifestations asymétriques observées lors de tout mouvement corporel correspondent à un contrôle prédominant de l'hémisphère controlatéral. Ainsi, globalement, la partie gauche du corps est contrôlée par l'hémisphère droit, tandis que la partie droite du corps contrôle l'hémisphère gauche.

En ce qui concerne la spécialisation hémisphérique des émotions, plusieurs méthodologies ont été utilisées pour déterminer le système neural impliqué lors de la production d'expressions faciales. Les observations cliniques, les autopsies, les électro-encéphalogrammes, les imageries à résonance magnétique fonctionnelle et bien d'autres encore, constituent de bons outils pour étudier et déterminer les asymétries lors de l'expression d'émotions. Cependant, quelques méthodes moins lourdes ont été utilisées pour permettre d'inférer une latéralité cérébrale via un indice indirect fiable : la mesure des asymétries oro-faciales.

1.2.2. La mesure des asymétries oro-faciales

Depuis les années 1980, une série d'études ont montré que lors de la production de la parole (par exemple lors d'une tâche de rappel de mots, de description d'une image ou d'un discours spontané), le coin droit de la bouche s'étire ou s'ouvre plus que le gauche (Graves, 1983 ; Graves, Goodglass, & Landis, 1982 ; Graves, Landis, & Simpson, 1985). Ce phénomène apparaît aussi à un moindre degré d'asymétrie chez des patients atteints d'aphasie (Graves, et al., 1985).

Par la suite, Wyler, Graves et Landis (1987) ont tenté de déterminer s'il était possible d'observer des différences d'implication du cortex moteur selon la nature de la tâche demandée. Ces auteurs ont tout d'abord défini deux types de tâche :

- des tâches « verbales » pour lesquelles les participants devaient générer une liste de mots, avec des rimes et des définitions;
- des tâches « émotionnelles/visuelles » durant lesquelles les participants devaient décrire une image et un souvenir personnel.

Pour la tâche « verbale », les individus ont montré une forte asymétrie de l'hémibouche droite (i.e., l'hémisphère gauche) tandis que pour la tâche « émotionnelle/visuelle », une asymétrie droite était toujours présente bien que moins importante. De plus, les auteurs ont demandé aux participants de sourire. Au cours de la production de ce sourire, une asymétrie gauche (i.e., hémisphère droit) a été notée. Une différence d'implication du cortex moteur lors du contrôle des mouvements de la bouche est ainsi observée selon la nature de la tâche. Graves et Landis (1990) ont renouvelé l'étude des asymétries oro-

faciales avec une tâche de production verbale et de production d'un sourire. Ils ont obtenu le même résultat que précédemment.

La pertinence de l'indice indirect de la mesure des asymétries lors du mouvement des muscles de la bouche a été renforcée par la description de la projection des fibres neuromusculaires pour les différentes parties du visage. En effet, la partie basse du visage serait contrôlée de manière prédominante par l'hémisphère controlatéral (Brodal, 1965 ; Rinn, 1984), tandis que la partie supérieure du visage serait innervée de manière bilatérale (Rinn, 1984) (cf. Figure 1.2. pour une perception des muscles du visage et Figure 1.3. pour une représentation de l'innervation des muscles du visage dans chaque hémisphère). Néanmoins, l'implication du système d'innervation de la partie supérieure du visage est controversée. Tandis que Rinn (1984) a rapporté une innervation bilatérale, certains auteurs ont récemment décrit une innervation ipsilatérale droite (Asthana & Mandal, 1997 ; Richardson, Bowers, Bauer, Heilman, & Leonard, 2000 ; Ross, Prodan, & Monnot, 2007). D'autres auteurs ont en revanche rapporté une préférence pour l'hémi-visage gauche (e.g., Pennock, Johnson, Manders, & VanSwearingen, 1999). Ainsi, même si l'idée d'une différence entre l'innervation de la partie haute et de la partie basse du visage ne fait toujours pas aujourd'hui consensus, aucune étude n'a remis en question l'innervation de la partie basse du visage. L'étude des asymétries du visage (essentiellement de la bouche) permet donc d'obtenir un indice indirect fiable dans l'investigation du contrôle hémisphérique lors de l'expression oro-faciale d'émotions.



Figure 1.2. Représentation des muscles du visage.

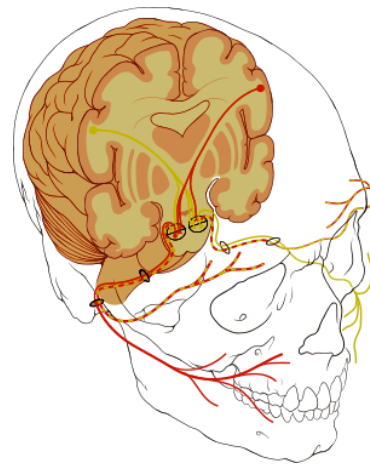


Figure 1.3. Système d'innervation hémisphérique des muscles du visage selon Rinn (1984).

1.2.3. Les visages chimériques

Des stimuli formés de visages chimériques composites ou en miroir ont été traditionnellement utilisés pour étudier la perception des asymétries oro-faciales (une description plus détaillée de cette méthode est présentée dans le Chapitre 3). Deux modalités de visages chimériques existent : celle avec les visages chimériques composés d'un héli-visage « neutre » et d'un héli-visage « sourire » (Campbell, 1982 ; Heller & Levy, 1981) (cf. Figure 1.4.) et celle d'un visage expressif dont un héli-visage est accolé à son miroir inversé horizontalement (Sackeim, Gur, & Saucy, 1978) (cf. Figure 1.5.). Pour chacun de ces deux types de chimères, deux visages sont présentés et on demande au participant d'indiquer sa préférence pour un des deux composites. Les chimères composites, formées d'un côté souriant et d'un côté neutre, permettent de déterminer les asymétries perceptives du participant (Heller & Levy, 1981 ; Levy, Heller, Banich, & Burton, 1983). S'il préfère le visage composite dont l'héli-visage souriant est à droite, ce

choix indique une dominance de l'hémisphère gauche pour le traitement perceptif des émotions et vice-versa. Pour les visages chimériques en miroir, on présente un visage chimérique composé d'hémi-visages gauche/gauche et un second visage composé d'hémi-visages droit/droit. Grâce à cette technique, il est possible de déterminer le côté du visage qui présente une plus grande asymétrie et qui s'avère le plus intense émotionnellement.



Figure 1.4. Exemple de visages chimériques.¹

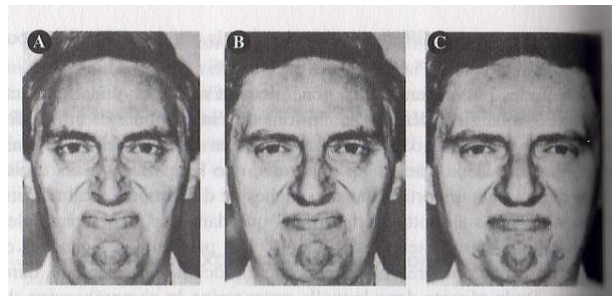


Figure 1.5. Exemple de visages chimériques en miroir².

1.3. La latéralisation hémisphérique des émotions chez l'homme : les théories majeures

Afin de pouvoir interpréter et discuter la littérature primatologique concernant la possibilité d'une latéralisation des mécanismes impliqués dans la communication chez le primate non humain, il est nécessaire d'exposer les différents travaux et théories formulés en rapport avec la latéralisation hémisphérique des émotions chez l'homme.

¹ Le visage chimérique en haut de la figure est composé d'un hémi-visage gauche « neutre » et d'un hémi-visage droit « souriant ». Le visage chimérique situé en bas de la figure est constitué des hémi-visages en position inversée.

² Le visage au centre « B » est le visage original. Le visage à gauche « A » correspond au visage chimérique gauche/gauche et le visage à droite « C » au visage chimérique droit/droit (d'après Springer & Deutsch, 2000).

1.3.1. Une définition des émotions

Il est difficile de trouver dans la littérature scientifique une définition consensuelle de « l'émotion ». Cependant, dans le cadre de mes recherches, les émotions seront définies selon le point de vue des neurobiologistes et des psychologues : ceux-ci ont décrit les émotions comme un phénomène adaptatif, qui provoque des phases de changements multiples du système physiologique, incluant les composantes somatiques et neuronales, en réponse à un stimulus (Damasio, 1999 ; Damasio, 1995 ; Scherer, 2000).

1.3.2. La dominance hémisphérique droite

La plus ancienne théorie indique que l'hémisphère gauche serait associé aux processus cognitifs tandis que l'hémisphère droit serait impliqué dans les mécanismes liés à la perception et à l'expression des émotions. Mills (1912) et Babinski (1914) (cités dans Alves, Fukusima, & Aznar-Casanova, 2008) furent les premiers à rapporter des troubles associés aux émotions suite à des observations de patients souffrant de lésions de l'hémisphère droit. Par la suite, un grand nombre de travaux ont conforté ces résultats en rapportant que le côté gauche du visage était plus asymétrique et plus expressif que le droit, indiquant donc une implication plus importante de l'hémisphère droit dans son contrôle (Asthana & Mandal, 1997 ; Heller & Levy, 1981 ; Indersmitten & Gur, 2003 ; Kowner, 1995 ; Moreno, Borod, Welkowitz, & Alpert, 1990 ; Nicholls & Roberts, 2002 ; Sackeim, et al., 1978). L'ensemble des résultats en faveur de la prédominance de cet hémisphère a permis de formuler l'hypothèse de « la dominance hémisphérique droite ». Cette théorie

indique que toutes les émotions, quelle que soit leur valence (positive ou négative) sont contrôlées par l'hémisphère droit (Borod, Cicero, et al., 1998 ; Borod, Koff, & Caron, 1983 ; Borod, Koff, Yecker, Santschi, & Schmidt, 1998 ; Bryden & Ley, 1983 ; Ross, 1985).

1.3.3. La théorie de la valence

Par contraste, un second modèle nommé « théorie de la valence » propose une différence d'implication hémisphérique selon la valence de l'émotion (Davidson, 1995). Suite à de nombreuses études de mesures par électro-encéphalogramme (EEG) (voir Davidson, 1995 ; Davidson & Tomarken, 1989 pour une revue de la littérature), une activation plus importante a été observée dans l'hémisphère droit lors du traitement des émotions négatives et une dominance de l'hémisphère gauche pour les émotions positives. Selon la liste des émotions de base définies par Ekman (1973), les émotions négatives sont la peur, la colère, le dégoût et la tristesse et les émotions positives, la joie et la surprise.

1.3.4. L'hémisphère droit et les émotions négatives

Si l'on résume les deux théories présentées ci-dessus, on remarque que l'hémisphère droit est toujours décrit comme dominant dans le traitement des émotions négatives. Cependant, il est important de noter que dans le traitement de toutes les fonctions émotionnelles et cognitives, nous parlons de dominance ou d'implication plus importante d'un hémisphère par rapport à l'autre et non d'un traitement exclusif par un seul

hémisphère. En effet, les deux hémisphères traiteront les informations perçues ou produites, mais un hémisphère traitera plus tôt et/ou plus efficacement l'information. Cette précision est importante car on a pu noter dans la littérature que cette asymétrie en faveur de l'hémisphère droit se trouverait encore plus évidente lors de la comparaison des moyennes d'asymétrie entre les émotions positives et négatives. En effet, l'hémisphère droit serait davantage impliqué lors de la perception et lors de l'expression faciale d'émotions négatives (e.g., Adolphs, 2002 ; Adolphs, Jansari, & Tranel, 2001 ; Nicholls, Ellis, Clement, & Yoshino, 2004).

1.3.5. Un bilan mitigé

Même si une revue de la littérature permet de suggérer que l'hémisphère droit est dominant dans le traitement de nombreux mécanismes associés aux processus émotionnels des signaux non verbaux affectifs tels que le ton de la voix, la prosodie et les expressions faciales (Adolphs, 2002 ; Bowers, Bauer, & Heilman, 1993), il est difficile de concilier les deux théories majeures concernant la spécialisation cérébrale propre au phénomène de perception et d'expression faciale des émotions. En effet, l'ensemble des résultats synthétisés montre une différence d'organisation cérébrale pour les émotions selon des caractéristiques telles que par exemple leur nature, leur valence et leur intensité (Alves, et al., 2008 ; Demaree, Everhart, Youngstrom, & Harrison, 2005 ; Killgore & Yurgelun-Todd, 2007 ; Natale, Gur, & Gur, 1983 ; Rodway, Wright, & Hardie, 2003 ; Sander & Koenig, 2002). Cette conclusion renforce l'idée de la nécessité d'une recherche de corrélats neuropsychologiques entre l'être humain et le primate non humain pour définir les

continuités et discontinuités phylogénétiques permettant d'apporter des connaissances nouvelles et visant à combler ces limites théoriques. Cependant, si des études sur les asymétries oro-faciales lors d'expressions faciales d'émotions chez l'homme ont été menées depuis les années 1970 (Borod & Koff, 1984 ; Campbell, 1982 ; Rinn, 1984 ; Sackeim, et al., 1978), celles réalisées chez le primate non humain sont beaucoup plus récentes (voir Hauser, 1996 ; Hiscock & Kinsbourne, 1995 pour une revue de la littérature).

1.4. La mesure des asymétries lors de la production d'expressions faciales et de vocalisations chez le primate non humain adulte

1.4.1. Etudes chez le macaque

Hauser (1993) est le premier auteur à avoir étudié les asymétries oro-faciales chez des macaques rhésus à propos de quatre comportements émotionnels : le « fear grimace », le « copulation grimace », l' « open mouth threat » et l' « ear flap threat ». L'échantillon d'individus était de 4 à 19 individus selon les catégories émotionnelles. Les expressions faciales étaient enregistrées en séquences vidéo. Puis, image par image, l'expérimentateur observait le côté de la bouche qui s'étirait ou s'ouvrait en premier par rapport à l'autre et il comptait le nombre de plis sur les joues de l'animal. Un biais pour le côté gauche du visage a été rapporté pour les quatre comportements. Hauser (1993) réalisa aussi une étude pour déterminer le pattern d'asymétrie oro-faciale avec la procédure des visages chimériques en miroir pour trois macaques rhésus concernant la « fear grimace ». Dans ce but, il a demandé à 43 participants humains de juger trois paires de visages chimériques provenant de trois

singes différents. Les participants devaient indiquer pour chaque paire de visages laquelle était la plus expressive. Quarante-et-un participants ont choisi le visage composite gauche/gauche comme étant le plus expressif. Ce résultat suggère que l'hémisphère droit est donc prédominant dans ce type de traitement.

Dans une autre recherche, Hauser et Akre (2001) ont examiné dans cette même espèce d'autres comportements émotionnels, positifs et négatifs, avec la même méthodologie. Dans leur étude, ces auteurs ont introduit une distinction entre productions vocales et expressions faciales. Une latéralisation hémisphérique droite prédominante a été observée pour toutes les expressions faciales étudiées. Toutefois, les macaques ont manifesté une asymétrie en faveur de l'hémi-bouche gauche au niveau populationnel pour quelques comportements émotionnels pour lesquels des statistiques étaient réalisables et un biais à gauche au niveau individuel pour les autres comportements étudiés. En résumé, cette étude démontre une préférence significative pour l'hémi-visage gauche (i.e., hémisphère droit) indépendamment à la fois de la modalité des signaux communicatifs (vocaux et faciaux) et de la valence émotionnelle des comportements.

1.4.2. Etude chez le marmouset

Hook-Costigan et Rogers (1998) ont observé trois comportements émotionnels chez les singes marmousets en utilisant une méthodologie dite « objective ». Ces auteurs ont mesuré lors de la production des comportements sélectionnés les caractéristiques faciales au moment du pic de l'émotion (i.e., lorsque la bouche est à son maximum d'ouverture), l'aire de chaque hémi-bouche et la distance à partir du coin des commissures des lèvres jusqu'à

une ligne médiane préalablement définie pour découper le visage en deux parties parfaitement égales. Deux des trois comportements observés étaient à valence négative : le « tsik » et le « silent fear ». Le premier comportement était accompagné d'une vocalisation, tandis que le second était silencieux. Le troisième comportement nommé « twitter » était un signal dit positif de contact social. Les résultats ont montré une spécialisation hémisphérique droite pour les deux comportements de peur, sans distinction de degré d'asymétrie avec production de vocalisations (pour le « tsik ») ou sans (pour le « silent fear »). Par contraste, pour le comportement de contact social, le « twitter », un biais significatif à droite (i.e., hémisphère gauche) a été noté. Plusieurs interprétations ont été données par les auteurs pour expliquer ce phénomène, notamment une implication hémisphérique différente selon la valence du comportement produit.

1.4.3. Etudes chez le chimpanzé

Différentes études ont été réalisées avec des chimpanzés (Fernández-Carriba, Loeches, Morcillo, & Hopkins, 2002a ; Fernández-Carriba, Loeches, Morcillo, & Hopkins, 2002b) en utilisant la méthodologie proposée par Hook-Costigan et Rogers (1998). Les comportements observés étaient le « pant-hooting », le « play face », le « silent pout », le « silent bared-teeth display » et le « staring bared-teeth » et le « scream face ». Ces différentes productions vocales et faciales comprenaient des comportements positifs et négatifs. De plus, les auteurs ont examiné des visages neutres afin de déterminer si une asymétrie morphologique était déjà présente et pouvait influencer les mesures des biais observés lors de l'expression des émotions. Une asymétrie en faveur de l'hémi-visage

gauche a été notée pour le « pant-hooting », le « silent bared-teeth » et le « scream face ». Aucun biais n'a été relevé pour les autres comportements. Les résultats ont donc montré une spécialisation hémisphérique droite sans distinction de valence émotionnelle des différentes expressions oro-faciales.

Aussi, Fernández-Carriba et ses collaborateurs (2002a ; 2002b ; 2004) ont utilisé la méthode des visages chimériques en miroir pour mesurer les asymétries oro-faciales. Ils ont réalisé, dans un premier temps, une étude avec 36 participants naïfs seuls afin de déterminer si l'homme pouvait discriminer les asymétries oro-faciales du chimpanzé (Fernández-Carriba, et al., 2002b). Puis, ils ont utilisé la même procédure avec les mêmes stimuli auprès de 25 participants dont les activités (travail ou recherche) étaient en relation avec le comportement des chimpanzés afin de comparer les capacités de discrimination d'expressivité émotionnelle des chimpanzés par des participants dits « experts » et des participants « naïfs » (Fernández-Carriba, et al., 2002a ; Fernández-Carriba, et al., 2004). Les auteurs ont constaté que les deux groupes de participants avaient sélectionné les visages chimériques gauche/gauche du « play face », du « silent bared teeth » et des visages neutres comme étant plus expressifs que les visages chimériques droit/droit. Les participants dits « experts » ont considéré de plus que les visages gauche/gauche du « scream face » étaient plus expressifs. L'ensemble de ces résultats conforte l'idée que l'hémisphère droit serait dominant dans le contrôle des expressions faciales chez le chimpanzé.

Une dernière étude a été réalisée avec des chimpanzés captifs par Losin, Russel, Freeman, Meguerditchian et Hopkins (2008). Les auteurs ont examiné deux types de vocalisations et d'expressions faciales qui se distinguaient par leur fonction communicative. Ils ont étudié des vocalisations émotionnelles spécifiques propres au répertoire du

chimpanzé : le « food-bark » et le « pant-hoot » et des sons atypiques produits intentionnellement par les individus pour attirer l'attention d'un expérimentateur inattentif, le « raspberry » et l' « extended food grunt » (Hopkins, Taglialatela, & Leavens, 2007 ; Leavens, Hostetter, Wesley, & Hopkins, 2004). Une asymétrie en faveur de l'hémi-bouche gauche (i.e., hémisphère droit) a été observée pour les vocalisations spécifiques à l'espèce et un biais pour le côté droit du visage (i.e., hémisphère gauche) pour les sons atypiques. Ces résultats mettent en relief l'existence de structures neuropsychologiques spécifiques à la production de signaux communicatifs émotionnels ; ces derniers sont considérés comme étant distincts de ceux liés à la production de signaux intentionnels et référentiels (voir le chapitre 5).

Au vu de ces données empiriques, il est important de noter que peu d'études ont porté sur les asymétries oro-faciales lors de la production de signaux communicatifs chez l'adulte primate non humain. Seuls trois espèces ont été étudiées : le macaque rhésus, le marmouset et le chimpanzé. De plus, même si l'ensemble des comportements émotionnels examinés permet de conclure en une dominance en faveur de l'hémisphère droit (voir Hook, 2004 ; Hopkins & Vauclair, 2012 ; Taglialatela, 2007 pour des revues de la littérature), les contradictions apparaissant dans ces études nous ont incitée à entreprendre de nouvelles recherches pour mieux comprendre la latéralisation cérébrale des processus émotionnels, en diversifiant les espèces étudiées et les signaux communicatifs examinés.

1.5. Les études chez l'enfant primate humain et non humain

L'enfant humain est capable très tôt de produire des expressions faciales possédant des caractéristiques semblables à celles de l'adulte, comme le sourire (Trevvarthen, 1979) ; cette précocité permet de penser que certains mouvements faciaux sont probablement innés (e.g., Meltzoff, 1996). Le nourrisson possède des capacités d'imitation précoce comme celle de l'ouverture de la bouche ou de la protrusion de la langue (Meltzoff & Moore, 1977 ; Zazzo, 1957). Ces capacités d'imitation contribueront à l'extension du répertoire d'expressions faciales au cours de son développement. Cette compétence d'imitation précoce a aussi été relevée chez des jeunes macaques rhésus et des jeunes chimpanzés (Ferrari, et al., 2006 ; Myowa-Yamakoshi, Tomonaga, Tanaka, & Matsuzawa, 2004). Les expériences émotionnelles et la nature des interactions sociales vécues par l'être humain durant sa prime enfance par la production et la perception d'expressions faciales participeront à la construction de ses capacités d'adaptation sociale, de ses aptitudes à réguler ses émotions ainsi qu'au développement de ses capacités cognitives (Panksepp, 2001 ; Thompson, 1990). De plus, selon Schore (2000, 2001) une prise en charge des processus émotionnels par l'hémisphère droit lors de cette période cruciale serait bénéfique pour le développement socio-émotionnel.

1.5.1. La spécialisation hémisphérique des émotions chez l'enfant humain

De nombreux chercheurs se sont attachés à déterminer les changements des capacités de l'enfant à percevoir et reconnaître les émotions véhiculées au cours de la

production d'expressions faciales (voir Watling, Workman, & Bourne, 2012 pour plus de détails). Il semblerait d'ailleurs que l'hémisphère droit ait une prévalence dans le traitement de ces processus perceptifs chez l'enfant (e.g., Aljuhanay, Milne, Burt, & Pascalis, 2010 ; Bava, Ballantyne, May, & Trauner, 2005 ; Chiang, Ballantyne, & Trauner, 2000). Les modifications des compétences dans la reconnaissance des émotions lors d'expressions faciales chez l'enfant s'étendent graduellement jusque vers l'âge de 4 ans, âge auquel l'enfant parvient à reconnaître certaines expressions faciales avec précision. Vers l'âge de 10 ans, ses capacités de discrimination correspondent à celles d'un adulte. L'enfant perçoit d'abord la joie, puis la tristesse et la colère, enfin la surprise et la peur (Herba & Phillips, 2004). Cependant, si l'on ne prend en compte que les travaux concernant les asymétries lors d'expressions faciales chez l'enfant, on remarque que 1) peu d'études ont été entreprises et que 2) les résultats de ces études sont inconsistants. En effet, les premières études avec des enfants âgés entre 6 mois et demi et 13 mois et demi ont montré une implication de l'hémisphère gauche lors de l'expression d'émotions positives et négatives (Best & Queen, 1989 ; Rothbart, Taylor, & Tucker, 1989). Plus récemment, une étude conduite avec des enfants âgés entre 12 et 24 mois a rapporté une implication hémisphérique droite pour des expressions négatives, tandis qu'aucune asymétrie n'a été observée pour l'expression d'émotions positives (Schuetze & Reid, 2005). Pourtant, Holowka et Petitto (2002) ont observé que lorsque des enfants âgés entre 5 à 12 mois souriaient, l'hémisphère droit était majoritairement impliqué. Ce dernier résultat démontre que des études complémentaires sont nécessaires pour comprendre le développement des asymétries lors de la production d'expressions faciales émotionnelles chez l'enfant.

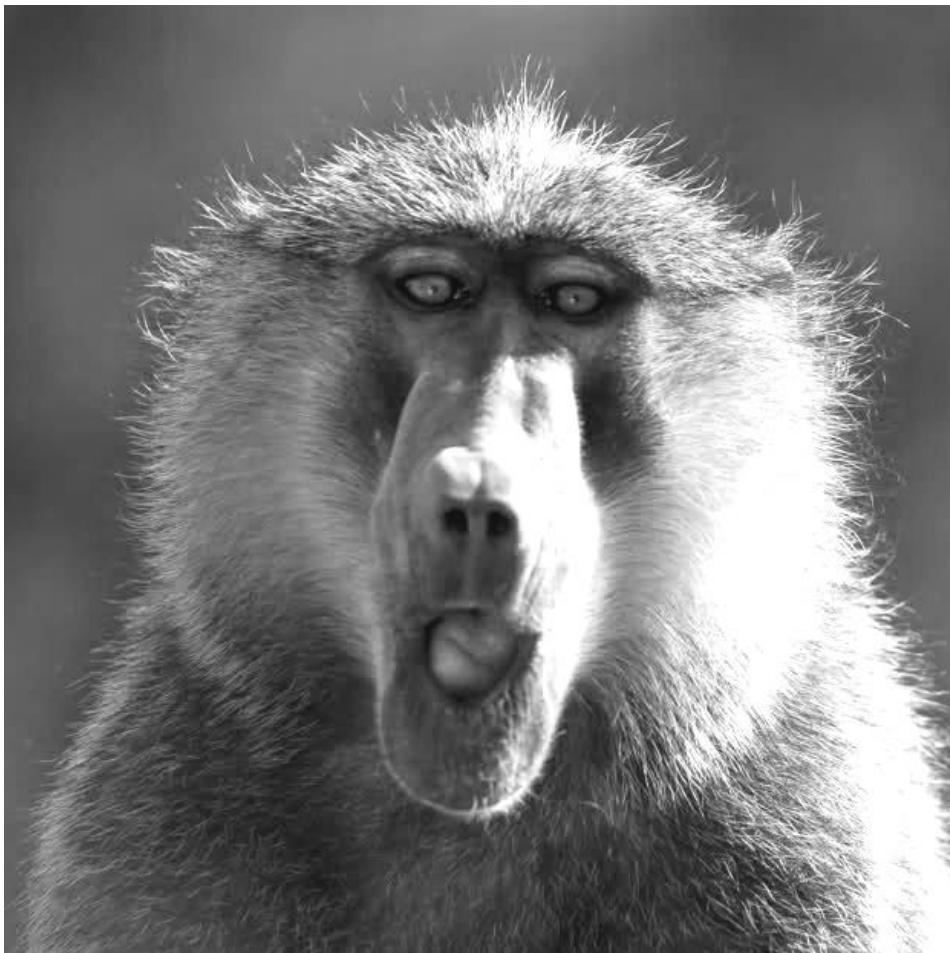
1.5.2. Les asymétries oro-faciales chez l'enfant primate non humain

La littérature primatologique s'est très peu intéressée à la latéralisation fonctionnelle chez le primate non humain enfant. MacNeilage, Studdert-Kennedy et Lindblom (1987) ont indiqué dans leur revue de la littérature que plusieurs d'entre elles avaient rapporté des résultats non significatifs au niveau populationnel en raison de l'intégration des enfants et des juvéniles dans l'échantillon d'individus étudiés. Pour certains auteurs, une absence ou un degré d'asymétrie moins important que celui rapporté pour les individus adultes seraient dus à un développement incomplet du système nerveux nécessaire pour le contrôle des processus fonctionnels (Hook & Rogers, 2000 ; Hopkins & Fernández-Carriba, 2000 ; Ward, Milliken, Dodson, Stafford, & Wallace, 1990). A notre connaissance, seules deux études ont tenté de déterminer s'il existait une latéralisation hémisphérique lors de la production de signaux vocaux ou faciaux chez le primate non humain enfant et juvénile. Ainsi, Hauser (1999) a rapporté de manière anecdotique une asymétrie en faveur de l'hémi-bouche droite pour un comportement positif (le « play face ») chez des macaques juvéniles âgés de 1 à 2 ans, tandis que des enfants (âgés de moins de 1 an) n'ont montré aucune asymétrie. Ensuite, Hauser et Akre (2001) ont mené une étude dans laquelle un plus grand échantillon d'individus enfants et juvéniles était observé et en examinant plusieurs comportements. Les auteurs ont observé, après enregistrement vidéo, image par image, qu'une hémi-bouche s'ouvrait plus rapidement ou plus amplement par rapport à l'autre. Quatre comportements avec production de vocalisations ont été examinés : le « coo », le « scream », le « grunt » et le « gecker », ainsi que quatre comportements sans production de vocalisations : le « fear grimace », le « lipsmack », le « play face » et l' « open-mouth

threat ». Les enfants n'ont montré aucune asymétrie pour les expressions faciales alors qu'un biais individuel pour l'hémi-visage gauche apparaissait chez certains individus pour la production de vocalisations. Au vu de ces résultats, les auteurs ont indiqué que la spécialisation hémisphérique des mécanismes associés à la production des vocalisations chez l'enfant macaque se développait plus tôt que celle concernant le système lié à l'expression des expressions faciales. Une absence de spécialisation hémisphérique populationnelle a été aussi rapportée pour les juvéniles et pour tous les comportements observés.

Considérant le faible nombre d'études réalisées chez l'enfant primate non humain et les résultats mitigés constatés, notamment la présence d'une asymétrie hémisphérique au niveau individuel chez l'enfant qui semble disparaître chez le juvénile, il m'a paru nécessaire d'entreprendre des études supplémentaires. J'ai aussi décidé d'utiliser une autre méthodologie que celle de Hauser et Akre (2001) afin de mieux comprendre les mécanismes associés à l'émergence d'une spécialisation cérébrale des processus liés aux traitements des émotions.

Problématique et Objectifs



Problématique

Les résultats des travaux réalisés jusqu'ici portant sur la latéralisation hémisphérique des émotions chez l'homme et le primate non humain mettent en évidence des connaissances lacunaires et des incohérences. Un chemin important reste donc à parcourir pour saisir l'évolution de la spécialisation cérébrale des processus neuropsychologiques impliqués dans la communication socio-émotionnelle du primate et les grandes étapes de ses modifications, tant du point de vue ontogénétique que phylogénétique. Des données sont néanmoins disponibles à propos des patterns neuronaux spécifiques aux fonctions et aux processus émotionnels. Elles fournissent des indications utiles à propos des origines de la spécialisation cérébrale chez l'homme et le primate non humain. Elles doivent toutefois être étoffées pour aboutir à une vision claire des racines phylogénétiques de cette forme de communication non verbale.

L'utilisation par les chercheurs des mesures des asymétries oro-faciales lors de la communication faciale et vocale chez les primates non humains est peu fréquente, alors que ce type de mesures apparaît particulièrement intéressant pour déceler des asymétries cérébrales éventuelles et relever les continuités potentielles avec la latéralisation hémisphérique chez l'homme. Cette approche offre ainsi une voie d'exploration privilégiée (sans qu'il y ait nécessité d'une intervention humaine) pour étudier la communication chez les primates au cours de leurs interactions sociales spontanées. C'est pourquoi, ces mesures sont au centre des quatre recherches entreprises dans le cadre de cette thèse.

Objectifs

Quatre objectifs principaux ont été fixés dans les différentes recherches conduites dans le cadre de ma thèse.

Premier objectif

En premier lieu, je me suis attachée à déterminer dans une population de primates non humains, les babouins (*Papio anubis*), l'existence ou non d'une latéralisation hémisphérique au cours de la production de signaux communicatifs socio-émotionnels. Cette latéralisation a été examinée pour des comportements spécifiques essentiels au maintien et à l'équilibre du groupe social (Chapitre 3).

Second objectif

Puis, grâce aux résultats obtenus dans cette première étude, j'ai eu recours à une seconde méthodologie, à savoir la méthode des chimères, qui est classiquement utilisée pour étudier la latéralisation hémisphérique (perception et expression) des émotions chez l'homme. Cette méthode a permis d'aborder simultanément deux questions théoriques et une question méthodologique importante liées à l'étude de la latéralisation hémisphérique des émotions. Premièrement, cette recherche permet en effet d'obtenir des données nouvelles concernant l'existence d'une latéralisation hémisphérique des émotions chez le babouin et donc de renforcer les résultats obtenus dans la précédente étude. Deuxièmement, l'implication

d'individus humains dans le jugement d'asymétries oro-faciales de babouins permet d'évaluer les capacités humaines à distinguer le visage exprimant l'émotion la plus intense et donc celui qui est le plus communicatif sur le plan socio-émotionnel. Enfin, grâce à l'utilisation de cette procédure de mesure via des images chimériques, j'ai pu aborder les problèmes méthodologiques qui sont soulevés dans la littérature humaine et dans la littérature comparée concernant le contrôle cérébral des émotions de la sphère oro-faciale (Chapitre 3).

Troisième objectif

Ensuite, en raison de l'absence d'études systématiques réalisées sur la latéralisation des processus émotionnels chez le jeune primate non humain, j'ai entrepris l'étude d'individus âgés de moins de un an dans deux espèces de primates, le macaque (*Macaca mulatta*) et le babouin (*Papio anubis*), afin de déceler l'existence d'une latéralisation hémisphérique précoce dans ces deux espèces. Etant donné l'importance d'une spécialisation neurale lors des interactions émotionnelles mère-enfant (voir chapitre 1), j'ai centré mon étude sur la recherche d'une latéralisation potentielle dans l'expression de comportements émotionnels primordiaux au cours du développement socio-émotionnel de l'enfant, à savoir les « appels de détresse » qui expriment un stress important et qui apparaissent au moment du sevrage, lors du rejet de la mère. De tels appels sont produits par les jeunes primates pour solliciter l'entourage social et maternel (Chapitre 4).

Quatrième objectif

Enfin, j'ai réalisé une dernière étude portant sur le chimpanzé. L'objectif a consisté à tester la solidité des résultats obtenus par Losin et collègues (2008, voir Chapitre 1). Cette étude a eu également comme but d'évaluer l'hypothèse du rôle d'un signal communicatif oro-facial chez le chimpanzé dont l'existence pourrait fournir une étape intéressante dans la phylogenèse qui a conduit au contrôle de la production de la parole chez l'homme. De plus, considérant les différentes formes de production de signaux communicatifs intentionnels (oro-faciaux et gestuels) répertoriés chez le chimpanzé, j'ai analysé les liens, sur le plan neuropsychologique, entre ces deux modalités de signaux communicatifs. Cette comparaison vise à déterminer si ces différents signaux renvoient aux mêmes processus cognitifs et neurophysiologiques, ce qui renforcerait, si c'était le cas, l'hypothèse de l'origine bimodale du langage (Chapitre 5 et Chapitre 6).

Chapitre 2 – Méthodologie Générale



Nous présentons dans ce chapitre tous les aspects populationnels et socio-comportementaux que nous avons considérés comme cruciaux dans le système de communication socio-émotionnelle chez le primate non humain et l'intérêt pour l'approche phylogénétique qui peut en résulter. De plus, nous exposons les différentes étapes des processus d'analyses informatiques et d'outils de mesure qui ont été nécessaires pour tenter de mettre en évidence la spécialisation hémisphérique des processus cognitivo-émotionnels dans nos études expérimentales. Enfin, nous indiquons dans la dernière partie, les indices de latéralité que nous avons empruntés à la littérature se rapportant à la latéralisation cérébrale des émotions chez l'homme et l'animal.

2.1. Les groupes d'études et les conditions d'élevage

L'ensemble des individus impliqués dans les différentes études expérimentales présentées dans cette thèse correspond, par espèce, à 86 babouins, 14 macaques, 111 chimpanzés et 52 participants humains (cf. Figure 2.1.).

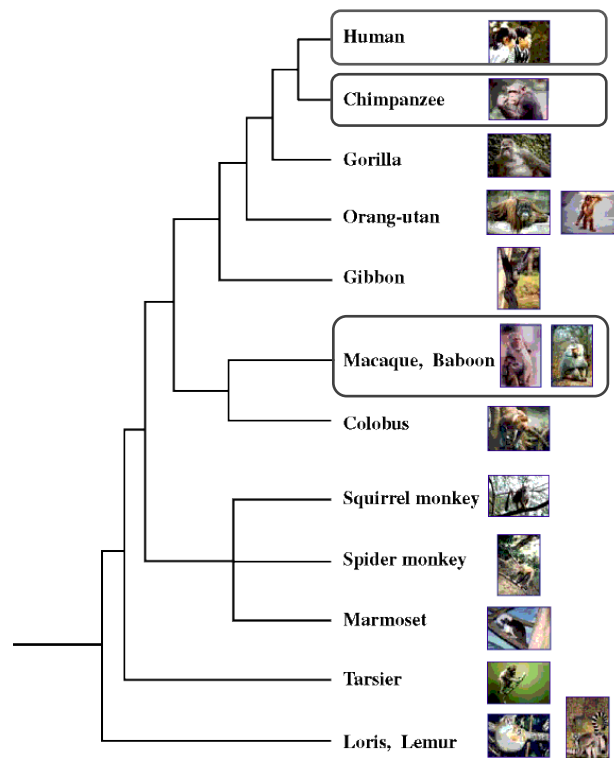


Figure 2.1. Arbre phylogénétique des primates.

2.1.1. Les babouins adultes et subadultes (*Papio anubis*)



Les babouins sont élevés au Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) à la Station de Primatologie (UPS 846) de Rousset-sur-Arc (France). Ils sont issus de plusieurs groupes sociaux multimâles et multifemelles. Les individus comprenaient 55 adultes, dont 46 femelles, 9 mâles et 14 subadultes (10 femelles et 4 mâles). L'âge moyen de la population étudiée était de 10 ans ($SE = 1$). Les groupes sociaux sont installés dans différents espaces qui peuvent être constitués de parcs ou de grandes loges comme parties extérieures qui

communiquent par des tunnels à des parties intérieures. Les surfaces varient de 15 à 650 m² selon les animaleries. Des bouchons et des fruits sont distribués trois fois par jour et l'eau est accessible ad libitum.

*2.1.2. Les jeunes babouins (*Papio anubis*) et macaques (*Macaca mulatta*)*



Les jeunes babouins et macaques sont élevés au Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) à la Station de Primatologie (UPS 846) de Rousset-sur-Arc (France). Ils sont issus de plusieurs groupes sociaux multimâles et multifemelles. Le groupe de babouins observé était constitué de 17 individus (9 femelles et 8 mâles) et le groupe de macaques de 14 individus (10 femelles et 4 mâles). Les individus des deux espèces étaient âgés entre 5 et 12 mois ($M = 8.86$; $SE = 0.55$). Les conditions d'élevage pour les jeunes babouins sont les mêmes que pour la population de babouins présentée ci-dessus. Pour les macaques, les observations se sont déroulées dans une animalerie au sein de laquelle nous nous sommes focalisée sur 6 volières sélectionnées où des groupes sociaux dits « reproducteurs » étaient installés. La surface des volières extérieures est de 18 m² et donne accès par des tunnels à des volières intérieures de 11 m². Le régime alimentaire est le même que pour la population de babouins.

2.1.3. Les chimpanzés



Une étude sur deux colonies de chimpanzés est incluse dans cette thèse. La première colonie vit au Michale E. Keeling Center for Comparative Medicine and Research (KCCMR) de l'Université du Texas, MD Anderson Cancer Center (USA). Ce groupe d'individus était composé de 42 chimpanzés. Une seconde colonie qui avait déjà fait l'objet d'une précédente étude (Losin et al., 2008) a été ajoutée à la première cohorte. Ce second groupe comprenait 69 individus élevés au Yerkes National Primate Research Center (YNPRC) à Atlanta (USA). Le groupe total d'individus étudiés dans cette thèse était donc constitué de 111 chimpanzés, à savoir 58 femelles et 53 mâles. L'âge moyen du groupe était de 20.7 ans ($SD = 9.8$).

2.1.4. Les participants humains

Les participants étaient des étudiants en licence I de psychologie à l'Université de Provence (Aix-Marseille I). Le groupe était constitué de 52 participants dont 32 femmes et 20 hommes âgés en moyenne de 19.73 ans ($SD = 1.19$).

2.2. Les comportements observés

2.2.1. Le babouin adulte et subadulte (Article I)

Les comportements sélectionnés pour la première étude portant sur les asymétries oro-faciales lors de la production de vocalisations et d'expression faciales sont résumés dans le tableau 2.1.

Tableau 2.1. Description des comportements étudiés chez le babouin.

Expressions	Valence	Description	Contexte	Références
Soumission	Négative	Les lèvres sont rétractées et la bouche ouverte. Les dents sont entièrement visibles. Des cris répétitifs et aigus sont émis.	Un individu dominé produit ce comportement lorsqu'un individu dominant l'attaque.	Estes (1991).
Menace		Les paupières sont soulevées de manière répétitive. La partie blanche de la paupière est visible. L'émetteur fixe le receveur du regard de manière persistante.	Un individu dominant produit ce comportement pour prévenir qu'il va attaquer ou il est en train de le faire envers un individu dominé.	Estes (1991).
Appel de copulation	Positive	La femelle produit un son grave et répétitif. Les lèvres sont pincées. La bouche est en forme de « O ».	Produit par une femelle adulte, suite à la copulation.	Dixon (1998) ; Maestripieri, Leoni, Raza, Hirsh, & Whithman (2005).
Lipsmack		La bouche est ouverte et fermée de manière rapide et répétitive provoquant un son (bruit de bulle qui éclate).	L'individu produit ce comportement pour améliorer les relations sociales ou afin d'apaiser une tension.	Estes (1991).

*2.2.2. Les asymétries oro-faciales des babouins évaluées par des participants humains
(Article II)*

Les comportements sélectionnés pour déterminer les asymétries des visages de babouins qui sont évaluées par des participants humains sont la soumission et la menace (cf. tableau 3.1). De plus, les participants ont évalué des visages chimériques non émotionnels de babouins ainsi que des visages d’humains.

2.2.3. Le jeune babouin et le jeune macaque (Article III)

Les comportements sélectionnés dans l’étude des asymétries oro-faciales chez le jeune babouin et le jeune macaque sont décrits dans le tableau 2.2.

Tableau 2.2. Description des comportements étudiés chez le jeune babouin et le jeune macaque.

Espèce	Expressions	Valence	Description	Contexte	Références
Macaque	Coo*	Négative	Les lèvres sont rétractées. La bouche est en forme de « O ». Une vocalisation faible et grave est produite de manière répétitive avec différents harmoniques.	Période de sevrage. La mère rejette l'enfant	Partan (2002) ; Maestripieri, Jovanovic, & Gouzoules (2000) ; Kalin, Shelton, & Snowdon (1992).
	Scream*		La bouche est ouverte sans rétraction des lèvres. Une vocalisation aiguë et répétitive est produite.		Maestripieri et al. (2000) ; Jovanovic & Gouzoules (2001).
Babouin	Moan*	Négative	Les lèvres sont rétractées. La bouche est en forme de « O ». Une vocalisation faible et grave est produite de manière répétitive avec différents harmoniques.		Nash (1978) ; Byrne (1981).
	Gecker*		La bouche est ouverte sans rétraction des lèvres. Une vocalisation aiguë et répétitive est produite.		Nash (1978) ; Byrne (1981).

Note. * aucune équivalence de dénomination en français de ces comportements n'a été trouvée

2.2.4. Le chimpanzé (Article IV)

Les comportements sélectionnés dans l'étude des asymétries oro-faciales lors des vocalisations apprises et les vocalisations spécifiques à l'espèce chez le chimpanzé sont décrits dans le tableau 2.3.

Tableau 2.3. Description des comportements observés chez le chimpanzé.

Expressions	Catégorie de l'expression	Valence	Description	Contexte	Références
Raspberry*	Vocalisation atypique	Positive	Pincement des lèvres et expiration d'air provoquant un son ressemblant à un crépitement.	Les vocalisations sont produites pour attirer l'attention d'un expérimentateur inattentif afin d'obtenir de la nourriture hors de portée du singe.	Hopkins, Taglialatela, & Leavens (2007).
Kiss*		Positive	Pincement des lèvres avec inspiration d'air provoquant un son analogue à celui d'un bisou humain.		Hopkins et al. (2007).
Extended grunt*		Positive	Son guttural de fréquence basse à large bande.		Hopkins et al. (2007) ; Marshall, Wrangham, & Arcadi (1999).
Food-bark*	Vocalisation spécifique à l'espèce	Positive	Aboiements répétitifs et parfois aigus produits en expirant de l'air. La bouche est entrouverte et les lèvres rétractées.	Arrivé de nourriture ou excitation lors de la vue d'une nourriture préférée.	Goodall (1986).
Pant-hoot*		Négative	Production en inspirant de l'air de vocalisations répétées ressemblant à des « hoo » ; les lèvres sont protubérantes avec la bouche ouverte.	Arrivé de nourriture, salutation ou comportement de « bluff ».	Goodall (1986).

Note. * aucune équivalence de dénomination en français de ces comportements n'a été trouvée

2.3. Matériels et Méthodes

2.3.1. Procédure de mesure objective des asymétries oro-faciales

Nous appelons « mesure objective » l'utilisation d'une procédure dont toutes les étapes de la procédure de mesure ont été assistées par ordinateur.

2.3.1.1. Collecte et sélection des données

En raison de leurs déplacements extrêmement rapides dans l'espace et de la vitesse d'exécution des mimiques faciales des babouins et des macaques, les enregistrements vidéo des comportements socio-émotionnels ont été réalisés à l'aide d'une caméra SANYO Xacti VPC-FH1 dual caméra (60 images secondes) en qualité haute résolution (h264). Les enregistrements vidéo démarraient peu avant le début d'une interaction sociale spontanée. L'expérimentateur filmait lors de situations d'interactions naturelles inter-individuelles et de manière opportuniste.

Les séquences vidéo ont ensuite été visionnées avec les logiciels de lecture Media Player Classic (Copyright Gabest et al., 2002-2009 ; v. 6.4.9.1) ou Nero 8 (Essentials) selon les capacités de prise en charge vidéo de l'ordinateur utilisé. Ensuite, lorsqu'un comportement intéressant apparaissait, nous avons utilisé le logiciel de lecture Avidemux (v. 2.5.1) qui nous permettait de lire image par image la partie de la séquence concernée.

Trois critères de sélection d'images d'expressions faciales devaient être respectés afin d'extraire la photo du visage expressif dont l'asymétrie oro-faciale serait mesurée. La photo

du visage devait 1) être nette et aucune partie du grillage ne devait cacher un point morphologique indispensable à la mesure des asymétries, 2) le visage devait être orienté en direction de l'expérimentateur et face à la caméra, et enfin, 3), la photo du visage sélectionné devait correspondre au pic de l'émotion, c'est-à-dire lorsque la bouche était la plus ouverte.

La méthodologie appliquée pour la mesure des asymétries oro-faciales des visages assistée par ordinateur présentée ci-dessous a été élaborée par Hook-Costigan et Rogers (1998).

2.3.1.2. Traitement des images

Nous avons ensuite utilisé le logiciel Adobe Photoshop CS2 pour réaliser un premier traitement des données images. Un trait est dessiné entre les deux coins intérieurs des yeux. À l'aide de ce trait, nous avons utilisé l'outil « règle » pour déterminer la longueur de ce premier trait. Puis, nous avons utilisé l'outil « rotation de la zone de travail » qui permet de définir automatiquement l'orientation, en termes de degrés de rotation, nécessaire à appliquer pour que le visage de l'individu soit parfaitement vertical. Ensuite, à l'aide d'une grille, nous vérifions que le trait est parfaitement parallèle à l'une des lignes de celle-ci. En se basant toujours sur cette première ligne dessinée, nous réalisons la mesure de sa longueur et divisons le résultat obtenu par deux pour obtenir son point central. Ensuite, nous dessinons un trait parfaitement perpendiculaire à notre premier trait qui passe par son point central. Le trait perpendiculaire découpe alors le visage en deux parties parfaitement égales. Après avoir achevé ces différentes étapes, nous pouvons mesurer les aires et les distances des commissures de la bouche pour chaque hém-visage. Nous utilisons la ligne perpendiculaire

pour délimiter la zone d'arrêt des mesures pour chaque côté du visage à l'intérieur de la bouche. Les images ainsi manipulées sont exportées en format TIFF.

2.3.1.3. Mesures des asymétries oro-faciales

Deux logiciels ont été utilisés pour mesurer les asymétries oro-faciales lors de l'expression d'émotions pour les études réalisées chez les babouins (Articles I et II), les macaques (Article III) et les chimpanzés (Article IV). Nous avons d'abord utilisé Scion Image Software (Scion Corporation, Frederick, MS, USA; version Beta 4.0.2) puis Image J 1.43u (Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA). Les deux logiciels permettent d'accéder aux mêmes fonctionnalités avec les mêmes outils de mesure de surface et de distance en pixels pour l'aboutissement de nos études. Cependant, le premier logiciel, Scion Image, était une version Beta non aboutie qui utilisait trop de ressources de l'Unité Centrale (UC) de l'ordinateur et détériorait le matériel informatique.

Trois mesures en pixels pour chaque héli-visage sont relevées. Nous mesurons à l'aide de l'outil nommé « mesure » les distances entre les coins extérieurs des yeux et les coins extérieurs de la bouche jusqu'à la ligne médiane du visage. Puis, à l'aide de l'outil « crayon », nous avons délimité à main levée la surface des aires de chaque héli-bouche en suivant la ligne intérieure des lèvres. Cela nous a permis d'obtenir la mesure de la surface en pixels de la zone délimitée.

En conclusion, nous avons retenu 3 mesures en pixels pour chaque héli-visage : la distance pour les yeux, les commissures et les aires de la bouche pour le côté droit et le côté gauche du visage de chaque image obtenue pour chaque individu.

Pour l'étude réalisée sur les jeunes babouins et les jeunes macaques, la procédure de mesure des asymétries a été renouvelée entièrement trois fois pour chaque donnée image.

2.3.2. Construction des visages chimériques en miroir pour la mesure subjective des asymétries

Nous appelons « mesure subjective » l'évaluation des asymétries oro-faciales d'un visage expressif via un jugement humain.

Les premières étapes de la construction des stimuli de visages en miroir correspondent à celles décrites dans le paragraphe « 2.3.1.2. Traitement des images ». Plus exactement, après avoir dessiné le trait entre les coins intérieurs des yeux qui permet de réaliser une rotation du visage pour qu'il soit parfaitement vertical à l'aide d'une grille, nous avons calculé la ligne perpendiculaire qui passe par le milieu de la première ligne entre les deux yeux. Nous obtenons ainsi la ligne médiane définie qui servira à découper le visage en deux héli-visages parfaitement égaux. La suite des différentes étapes pour construire les visages en miroir a été exécutée avec le logiciel Adobe Photoshop CS2.

Nous avons utilisé cette ligne médiane pour découper le visage en deux parties, permettant ainsi d'obtenir deux héli-visages détachés l'un par rapport à l'autre. Nous avons alors pu manipuler chaque héli-visage de manière indépendante. Nous sélectionnons un premier héli-visage, par exemple l'héli-visage droit. Nous faisons une copie de cet héli-visage droit, puis procédons à une rotation horizontale de celui-ci. Nous obtenons alors un héli-visage d'origine puis un héli-visage qui correspond à son miroir inversé. Enfin, nous

réunissons les deux héli-visages de manière parfaitement ajustée pour obtenir une chimère en miroir droite/droite. La même procédure est exécutée pour construire la chimère gauche/gauche (cf. Figure 2.2. et Figure 2.3.).



Figure 2.2. Visage chimérique d'une expression de menace. La chimère en haut de la figure est un visage composite G/G et celui du bas un visage D/D.



Figure 2.3. Visage chimérique d'une expression de soumission. Le visage du haut de la figure est un visage G/G et celui du bas un visage D/D.

2.3.3. Calcul des indices d'asymétries oro-faciales

Nous nommons indices d'asymétries oro-faciales le score obtenu qui permet de déterminer l'existence et la direction du biais de latéralité : droite, gauche ou absence d'asymétrie. Plusieurs calculs d'indices de latéralité des asymétries oro-faciales ont été utilisés.

2.3.3.1. L'Indice d'Action Faciale

Le calcul de l'indice de latéralité très fréquemment utilisé pour les différentes études présentées dans cette thèse est dérivé d'une formule utilisée dans la littérature concernant la latéralité manuelle et comportementale chez le primate non humain (Hopkins, 1999). Cette formule correspond à la soustraction des mesures gauches des mesures droites divisée par la somme des mesures droites plus gauches $((D-G) / (D+G))$. Le résultat obtenu varie sur un continuum de -1 à +1. Les scores négatifs correspondent à un biais en faveur de la gauche et les scores positifs, à un biais en faveur de la droite. Nous avons calculé à l'aide de cette formule un Indice d'Action Faciale (FAI = Facial Action Index ; Hook-Costigan & Rogers, 1998) pour les 3 mesures effectuées au préalable (cf. 2.1.3.) pour chacune des données images. Nous avons appliqué la formule du FAI pour la mesure des yeux (eFAI), la mesure des commissures (length-FAI) et la mesure des aires (area-FAI). Enfin, trois étapes étaient encore nécessaires pour déterminer la validité de nos données et pouvoir réaliser des calculs statistiques avec des résultats concernant les asymétries oro-faciales observées et qui soient robustes.

En premier lieu, nous avons recouru à une méthode inter-juges pour vérifier qu'il n'y avait aucune influence de l'expérimentateur sur la mesure des asymétries. Le second juge était naïf à propos des comportements sociaux du babouin et ne connaissait pas les théories existantes concernant la latéralisation hémisphérique des émotions. Après une formation aux outils de manipulation des images et de mesure des asymétries, nous lui avons fourni entre 10 et 20% de l'ensemble des données images. Celles-ci avaient préalablement été sélectionnées au hasard, et la moitié d'entre elles avaient subi une rotation horizontale. Puis, un test de

corrélation inter-juges (Coefficient de corrélation de Pearson) était effectué et le résultat devait être non significatif pour pouvoir continuer l'étude.

Ensuite, nous avons effectué un contrôle statistique à l'aide d'un t de Student sur l'ensemble des FAI des yeux pour chaque image mesurée. Cela nous permettait de vérifier si aucune asymétrie préexistante, due à l'orientation du visage par rapport à la caméra, n'aurait pu influencer nos résultats. Ici aussi, le résultat devait être non significatif pour pouvoir poursuivre l'étude.

En dernier lieu, même si aucune asymétrie significative n'était notée dans la précédente étape, nous prenions en compte le résultat obtenu pour la mesure du FAI des yeux et nous réalisions une soustraction de celle-ci pour chaque mesure des FAI des aires brutes et des commissures brutes relevées pour chacune des images ($\text{area-FAI brute} - \text{eFAI} = \text{area-FAI}$ et $\text{length-FAI brute} - \text{eFAI} = \text{length-FAI}$). C'est ce dernier résultat pour chaque FAI des aires et des commissures qui était utilisé.

Enfin, si nous avons obtenu plusieurs images d'un même individu pour une même catégorie émotionnelle, nous faisons la moyenne des FAIs des aires et des FAIs commissures dans le but d'établir le résultat du biais de latéralité oro-facial final de l'individu.

En complément, nous avons aussi calculé la force de la latéralisation hémisphérique de nos individus à l'aide d'un score nommé ABSFAI (Absolute value). Ce score correspond aux scores des FAIs, mais sans les valeurs négatives ou positives, ce qui permet de déterminer si les individus sont très latéralisés ou non pour les différents comportements observés.

2.3.3.2. La catégorisation de la latéralité

Nous avons utilisé deux méthodes pour catégoriser nos individus comme ayant une préférence d'asymétrie à droite, à gauche ou sans biais de latéralité observée.

Pour l'étude des asymétries oro-faciales, en utilisant la méthode objective, nous avons utilisé un critère dit « libre » pour établir la latéralisation hémisphérique des émotions de nos participants humains (Article II). Nous avons d'abord calculé un score de SFAI (Subjective Facial Action Indice, Fernández-Carriba et al., 2002b) qui correspond à la même formule utilisée pour le score de FAI. Puis, nous avons établi de façon arbitraire que le score 0.2 serait notre critère de décision. Les individus dont le score était égal ou en dessous de -0.2 étaient considérés comme ayant une latéralisation hémisphérique gauche et ceux avec un score égal ou supérieur à $+0.2$, une latéralisation hémisphérique droite. Enfin, les individus dont le score se situait entre -0.2 et $+0.2$ étaient définis comme n'ayant pas de biais de latéralisation.

Concernant l'étude réalisée avec des chimpanzés (Article IV), nous avons eu recours à une formule appelée Quotient d'Asymétrie (AQ) utilisée dans la littérature concernant les études neuro-anatomiques chez l'homme et chez les grands singes (Cantalupo, Pilcher, Hopkins, 2003). La formule du FAI a été tout d'abord appliquée $(D-G)/(D+G)$; ensuite, un critère de décision de .025 (cf. Cantalupo et al., 2003) a été utilisé pour catégoriser les individus comme ayant une préférence de latéralité en faveur de l'hémi-bouche droite ou gauche. Les individus avec un score de $< -.025$ étaient considérés comme ayant une préférence d'asymétrie en faveur de l'hémi-bouche gauche. Les individus avec un score de $> +.025$ sont considérés comme manifestant un biais de latéralité oro-faciale à droite, alors que

ceux avec une score entre $.025 < 0 < +.025$ ont été considérés comme ne montrant pas de biais observable.

Chapitre 3 - Expression et perception des asymétries oro-faciales chez le babouin olive



Afin de répondre aux premières attentes théoriques de cette thèse, nous aborderons dans ce chapitre les deux aspects fonctionnels principaux concernant la spécialisation hémisphérique pour le traitement des émotions dans une population nouvelle de primates non humains. Autrement dit, nous nous intéresserons à la latéralisation cérébrale des processus impliqués dans l'expression des asymétries oro-faciales lors de la production de vocalisations et d'expressions faciales émotionnelles chez le babouin.

3.1. Article I - Expression des asymétries oro-faciales chez le babouin

3.1.1. Introduction et problématique

L'étude présentée dans l'article I correspond à une première approche expérimentale des asymétries oro-faciales lors d'expressions d'émotions chez le babouin olive. Deux démarches ont été adoptées pour réaliser cette première étude. La première a consisté à détecter et à sélectionner des comportements émotionnels pertinents permettant de tester les deux théories majeures proposées dans la littérature humaine à propos de la spécialisation hémisphérique des émotions (cf. Chapitre 1). La seconde a été d'apporter des connaissances supplémentaires concernant l'existence d'une latéralisation cérébrale chez le babouin au cours de la production d'expressions faciales et de productions vocales.

3.1.2. Méthode

Quatre comportements d'interactions socio-émotionnelles apparaissant de manière récurrente ont été sélectionnés et observés dans une population de 69 individus. Le groupe d'individus était constitué de 56 femelles et de 13 mâles âgés en moyenne de 10 ans (SE = 1). Deux comportements dits agonistiques traduisant une émotion négative ont été retenus : le comportement de soumission et celui de menace ainsi que deux comportements affiliatifs/positifs : le lipsmack et l'appel de copulation. Les données (images) des visages expressifs ont été extraites suite à des enregistrements vidéo lors d'échanges inter-individuels spontanés. La procédure utilisée pour mesurer les asymétries oro-faciales pour les différents comportements correspond à la méthodologie élaborée par Hook-Costigan et Rogers (1998).

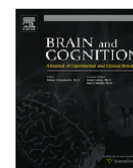
3.1.3. Résultats

Les principaux résultats indiquent que parmi les quatre comportements observés, une asymétrie en faveur de l'hémi-bouche gauche a été notée pour le comportement de soumission, tandis qu'aucune latéralisation oro-faciale n'a été décelée pour la menace, le lipsmack et l'appel de copulation.

3.1.4. Conclusions

Les résultats obtenus dans cette première étude démontrent la présence d'une spécialisation hémisphérique droite pour le comportement agonistique/négatif de soumission

chez le babouin. Ce premier résultat conforte l'hypothèse selon laquelle une dominance hémisphérique droite pour le traitement des émotions décrite dans la littérature humaine est également présente chez le babouin adulte.



Right hemisphere dominance for emotion processing in baboons

Catherine Wallez^a, Jacques Vauclair^{a,b,*}

^a University of Provence, Center of Research in the Psychology of Cognition, Language & Emotion, Department of Psychology, 29 Ave. Robert Schuman, 13621 Aix-en-Provence Cedex 1, France

^b Institut Universitaire de France, Center of Research in the Psychology of Cognition, Language & Emotion, Department of Psychology, 29 Ave. Robert Schuman, 13621 Aix-en-Provence Cedex 1, France

ARTICLE INFO

Article history:

Accepted 10 November 2010

Available online 4 December 2010

Keywords:

Hemispheric specialization

Oro-facial asymmetries

Emotions

Olive baboons

Laterality

Social interactions

Screeching

Lip-smacking

Eyebrow-raising

Copulation call

ABSTRACT

Asymmetries of emotional facial expressions in humans offer reliable indexes to infer brain lateralization and mostly revealed right hemisphere dominance. Studies concerned with oro-facial asymmetries in nonhuman primates largely showed a left-sided asymmetry in chimpanzees, marmosets and macaques. The presence of asymmetrical oro-facial productions was assessed in Olive baboons in order to determine the functional cerebral asymmetries. Two affiliative behaviors (lipsmack, copulation call) and two agonistic ones (screeching, eyebrow-raising) were recorded. For screeching, a strong and significant left hemimouth bias was found, but no significant bias was observed for the other behaviors. These results are discussed in the light of the available literature concerning asymmetrical oro-facial productions in non-human primates. In addition, these findings suggest that human hemispheric specialization for emotions has precursors in primate evolution.

© 2010 Elsevier Inc. All rights reserved.

1. Introduction

Cerebral and behavioral asymmetries have long been regarded as exclusive features of human beings. However, studies of fish, reptiles, amphibians, nonprimate mammals and nonhuman primates have revealed evidence of behavioral asymmetries, such as handedness and whole-body turning (Andrews & Rogers, 2002; Bisazza, Rogers, & Vallortigara, 1998; Hook, 2004). Because of their anatomical, physiological and motor action likeness to humans, many investigations have been conducted on nonhuman primates in order to investigate the possible existence of hemispheric specialization for cognitive processing and motor patterns, and thus elucidate the phylogenesis of human cerebral asymmetries (for reviews, see Hopkins, 2007; Vauclair, Fagot, & Dépy, 1999).

In human and nonhuman primates, faces and voices are the primary means of transmitting social signals. Authors interested in nonhuman primates' communication have claimed that the vocal system of nonhuman primates conveys mostly emotional information (e.g., Meguerditchian, Cochet, & Vauclair, in press; Seyfarth & Cheney, 2003; Vauclair, 2003). This idea has been reinforced by the demonstration that nonhuman primates' vocalizations are

controlled by subcortical and limbic structures that also regulate emotions in humans (for a review, see Jürgens (2002)).

It is commonly accepted, and has been since Darwin (1872), that animals and humans share basic emotions and have common motor patterns. For example, facial expressions are regarded as an index of emotional behavior. Brain laterality in the production and perception of emotional facial expressions in humans has been a subject of discussion since the 1970s (e.g., Borod & Koff, 1984; Campbell, 1978; Rinn, 1984; Sackeim, Gur, & Saucy, 1978), whereas the study of other behavioral asymmetries in nonhuman primate species is relatively recent (for reviews, see Hauser, 1997; Hiscock & Kinsbourne, 1995). Studies of hemispheric specialization for emotion have led authors to develop two distinct conceptual models. According to the most widely held view, the perception and expression of emotions would appear to be controlled by the right hemisphere, whether the emotional valence is negative or positive. Although research on the cerebral lateralization of emotion has highlighted a greater involvement of the right hemisphere in negative emotions (Borod, 1993; Borod, Haywood, & Koff, 1997; Campbell, 1982). Davidson, Saron, Senulis, Ekman, and Friesen (1990), on the other hand, champion an emotional valence theory based on EEG measures, indicating a differential involvement of the two hemispheres in emotion processing. The right hemisphere would appear to be involved in negative/withdrawal emotions (e.g., fear) and the left in positive/approach ones (e.g., happiness).

* Corresponding author at: University of Provence, Center of Research in the Psychology of Cognition, Language & Emotion, Department of Psychology, 29 Ave. Robert Schuman, 13621 Aix-en-Provence Cedex 1, France. Fax: +33 4 42 38 91 70.
E-mail address: Jacques.Vauclair@univ-provence.fr (J. Vauclair).

To infer whether functional cerebral asymmetries do exist in humans, some studies have used mouth asymmetry measurements. In adult humans, Graves and Landis (1990) observed the mouth movements of participants during laughing and speaking. Results indicated an asymmetrical bias correlated with the participants' activity. During smiling, a left hemimouth bias appeared (i.e., right hemisphere), while during speaking, a right bias was noticed (i.e., left hemisphere). These findings were replicated by Holowka and Petitto (2002) in babies (age range: 5–12 months). A left bias was found during smiling and a right one during babbling. Given the noninvasive nature of this reliable technique, it appears to be a suitable index for surmising the hemispheric lateralization of vocal and facial emotion production in nonhuman primates.

The handful of studies that have investigated oro-facial asymmetries in nonhuman primates during the production of vocal and facial expressions have highlighted a left hemiface bias, suggesting the involvement of the right hemisphere in emotion processing (for reviews, see Hook, 2004; Hopkins & Vauclair, in press; Tagliabata, 2007). These findings are consistent with the view that these expressions represent emotional signals, rather than a form of linguistic information. Hauser (1993) found that the left side of a rhesus macaque's face begins to move first and is more expressive (as reflected in the number of skin folds and the height of the corner of the mouth) than the right side. This author observed four different facial expressions: the fear grimace, the copulation grimace, the open-mouth threat and the ear flap, in 4–19 rhesus macaques. Hook-Costigan and Rogers (1998) found slightly different results when they assessed oro-facial asymmetries in a sample of 11 marmosets. The authors videotaped two facial expressions accompanied by vocalizations, which were referred to as the tsik (characterized as fearful, induced by the experimenter) and the twitter (defined as a social contact call). A third expression was described as a silent fear expression. Hook-Costigan and Rogers (1998) noticed a larger left hemimouth during the production of fear expressions, whether or not they were produced with vocalizations, and a right-sided asymmetry for the twitter expression. Hauser and Akre (2001) studied the onset of mouth opening asymmetries in rhesus macaques during the production of several types of expression, classified as either vocal or facial. Results revealed a general bias toward the left side of the face, without any difference between vocal and facial productions. Chimpanzees manifest significant left-sided oro-facial asymmetry for several vocal and facial expressions, including hooting, play, silent-bared-teeth and scream face (Fernández-Carriba, Loeches, Morcillo, & Hopkins, 2002a, 2002b). Losin, Freeman, Russel, Meguerditchian, and Hopkins (2008) based their assessment on a comparison of two oro-facial production categories: species-typical sounds tallying with food-barks and pant-hoots, and learned sounds corresponding to "raspberry" and "extended food grunts". The latter have been shown in previous studies to be learned vocal signals directed toward humans (Hopkins, Tagliabata, & Leavens, 2007; Leavens, Hostetter, Wesley, & Hopkins, 2004). The authors found that food-barks and pant-hoots (species-typical sounds) were expressed more intensely on the left side of the face, whereas extended food grunts and raspberries (atypical-species sounds) showed a rightward asymmetry.

A review of the available literature on oro-facial asymmetry in nonhuman primates led us to examine spontaneous instances of this phenomenon in the production of vocal and facial expressions in order to address the issue of emotional cortical lateralization in baboons. Facial asymmetries had never been explored in this species before, although there is a relatively large body of literature on behavioral asymmetries in baboons, providing strong evidence of hemispheric lateralization of motor action patterns. Many investigations have demonstrated a significant group-level hand prefer-

ence for different manipulation tasks and manual gestural communication, as well as perceptual asymmetries (Fagot & Vauclair, 1988; Meguerditchian & Vauclair, 2006; Vauclair & Meguerditchian, 2006; Vauclair, Meguerditchian, & Hopkins, 2005; for a review, see Vauclair & Meguerditchian, 2007). Moreover, Casper and Dunbar (1996) analyzed the orientational asymmetries of male gelada baboons during agonistic interactions. These authors discovered that both opponents used their left visual field significantly more frequently than their right. Furthermore, left visual field preferences increased with the level of negative emotion, pointing to the strong involvement of the right hemisphere in negative emotions. In the light of these studies, baboons appeared to present an interesting and promising model for understanding the evolution of human hemispheric lateralization of emotion. Based on previous findings in human and nonhuman primates, and in accordance with the hemispheric dominance theory, we expected the left side of the baboon's face—and hence the right hemisphere – to be more involved in the production of vocal and facial expressions, whatever their emotional valence. However, in line with the valence theory, we also expected to observe different patterns of hemispheric specialization, depending on the emotional valence of the expressions. According to this theory, the right hemisphere is involved in negative emotion production, whereas the production of positive emotions is controlled by the left hemisphere.

2. Method

2.1. Subjects and housing

The study was conducted from May 2009 to January 2010 at the primate field station of the CNRS Primatology Center in Rousset sur Arc (France), with a sample of 69 captive olive baboons (*Papio anubis*) living in social groups in parks or large cages. We recorded the facial expressions of 55 adults aged more than 5 years (46 females and 9 males) and 14 adolescents aged less than 4 years (10 females and 4 males). The age range of the sample was 3–22 years ($M = 10$, $SE = 1$). The baboons were housed in outdoor compounds (15–650 m²) connected to indoor quarters. They could move freely between the two structures, except during the observation periods, when they were locked in their outdoor compounds. The baboons had access to water ad libitum, vegetables and fruits were distributed twice a day, after the observation periods. Observations were made in accordance with CNRS guidelines on animal care.

2.2. Procedure

The first part of the study consisted in defining and recognizing facial expressions and vocal productions when subjects expressed emotions. After performing scan sampling behaviors on individuals, we decided to observe frequent salient social interactions considered to be essential for the coordination of social activities. We selected three behaviors based on the ethogram devised by Estes (1991): screeching, eyebrow-raising and lip-smacking. We also included the copulation calling described by Dixon (1998). Screeching is an agonistic/negative behavior, characterized by repeated high-pitched scream calls. Often accompanied by a fear grimace, it is produced in response to aggression, especially from a dominant individual, and serves to inhibit this aggression. Eyebrow-raising is another agonistic/negative behavior, during which the gaze is fixed on a subordinate. The eyebrows are raised and the scalp is retracted. The facial skin is also stretched by moving the ears back. This display is used as a threat display. Lip-smacking is an affiliative/positive behavior, defined as the

rapid, repetitive opening and closing of the lips. It is a greeting gesture that conveys reassurance and affiliative intent, and serves to facilitate positive social relationships between individuals. Sometimes, it may also serve as an appeasement or submissive display. Finally, copulation calling is also an affiliative/positive behavior, characterized by low-pitched rhythmic vocalizations during and following copulation. The lips are usually pursed. The function of copulation calling is not entirely clear, but the most accepted interpretation is that it allows the female to indicate her postcopulatory choice and stimulate mating with multiple males, thus increasing sperm competition, confusing paternity and reducing the risk of infanticide (Maestriperi, Leoní, Raza, Hirsh, & Whithman, 2005).

Most of the data were collected from two multimale-multifemale social groups living in parks housing around 50 individuals, allowing us to maximize the number of observations of social interactions. Sample sizes varied across selected behaviors, as we could not control when and which individual would produce a behavior of interest, or whether it would be looking straight at the observer's camera. Moreover, the video data were recorded in a naturalistic and opportunistic way. Altogether, we collected 288 images of 69 baboons: 116 pictures of 39 individuals for screeching, 70 of 19 subjects for lip-smacking, 24 of 11 females for copulation calling and 78 of 27 individuals for eyebrow-raising (see Fig. 1). In order to increase the number of individuals per expression category, we decided to take into account the individuals' still images of which we only had one (12%) or two (6%) pictures for each expression.

Videos were recorded on a SANYO Xacti VPC-FH1 dual camera (60fps, HD). The still images of full expressions from the videos were captured using the Avidemux 2.5.1 video editor. The methodology applied to scoring the lateralization of vocal and facial emotional productions was borrowed from Hook-Costigan and Rogers (1998). This procedure has been widely used in the literature on oro-facial asymmetries (e.g., Fernández-Carriba et al., 2002a, 2002b; Losin et al., 2008). Adobe Photoshop CS2 was used to analyze still pictures: a line was drawn between the inner corners of the eyes and compared with the horizontal lines on a fixed grid in order to rotate the face into a vertical position. Measurements were then made with Scion Image software (Scion Corporation, Frederick, MD, USA). We drew a perpendicular vertical line passing through the midpoint of the line between the inner corners of the eyes to split the face into two halves. To measure the hemimouth area, we traced around the inner side of each hemimouth freehand and calculated the surface (in pixels) for both hemimouths. Lines were also drawn between the outer corners of the mouth to the midline for each half of the face, to measure hemimouth length. For each image, a separate facial asymmetry index (FAI) was calculated for area and length, based on the method used in studies of lateralization (e.g., handedness) in nonhuman primates (Hopkins, 1999). Thus, the FAI was computed by subtracting the left hemimouth measure from the right hemimouth measure, then dividing the result by the sum of the right and left measures ($FAI = (right - left) / (right + left)$). Next, a line was drawn between the

outer corners of the eyes and the distance from these to the midpoint was measured in order to compute an index for the eyes (eFAI). Finally, the eFAI obtained for each picture of each individual in the four emotions categories was subtracted from the area and length FAIs in order to adjust for possible asymmetries due to the rotation of the face in relation to the camera. If more than one picture of an individual was digitized for a given category, we averaged the FAIs.

In accordance with the literature on oro-facial asymmetries (Fernández-Carriba et al., 2002a; Hook-Costigan & Rogers, 1998; Losin et al., 2008), we decided to calculate an interrater agreement. To that purpose, two different procedures have been used: one for classifying the behaviors at the beginning of the study and another one for oro-facial measures when the experimenter had completed the measures of the whole data set. Firstly, a rater, naïve to baboons' behaviors, was asked to identify and classify the behaviors. For this reliability test, video sequences were randomly selected, representing 20% of the data sets for each expression category. A Pearson product-moment correlation coefficient calculated for the behavior classifications by the two raters was positive and significant, $r(92) = 0.84$, $p < .01$, indicating a high level of agreement between them. Secondly, a rater who was blind to the topic of asymmetrical vocal and facial productions in baboons and to our hypotheses was trained to use the software and analyze the still images. We randomly selected 15% of the data sets for each expression category, and flipped half the pictures horizontally. A Pearson correlation coefficient was then calculated for the two raters, yielding scores of 0.70 ($df = 47$, $p < .01$) for area FAI and 0.73 ($df = 35$, $p < .01$) for length FAI. These values indicate a high consistency between the two raters' measures.

3. Results

A one-sample *t*-test was performed on the eFAIs to check that there was no influence of the orientation of the baboons' faces toward the camera (greater exposure of one side of the face or the other) which might compromise the measures. Results showed that there was no main effect of orientation, indicating that the baboons' faces were filmed head-on, $t(96) = -0.23$, $p = .81$. The eFAIs were nonetheless taken into consideration when analyzing hemimouth asymmetries and interpreting the data sets. Mean area FAIs for each vocal and facial expression showed a strong and significant left asymmetry at the group level during screeching, $t(39) = -4.56$, $p < .001$, but not during lip-smacking, $t(19) = 0.05$, $p = .95$, copulation calling, $t(11) = -0.66$, $p = .52$ or eyebrow-raising, $t(27) = -0.90$, $p = .38$ (see Table 1). Regarding mean length FAIs, results were similar to those for area FAIs, in that a left bias was found for screeching, $t(39) = -2.2$, $p = .03$, but there was no bias at the group level for the other two behaviors ($t(19) = 0.69$, $p = .5$ for lip-smacking and $t(11) = -0.39$, $p = .71$ for copulation calling; see Table 1). The correlation between the two hemimouth measures (length and area) computed for each image was positive

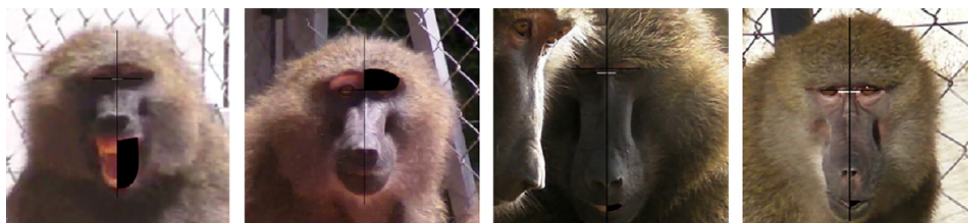


Fig. 1. Examples of FAI-areas' measures during baboons' expressions. From left to right: screeching, eyebrow-raising, lipsmack and copulation call.

Table 1
Mean area and length FAIs for each oro-facial expression.

	n	Mean FAI	SE	t
<i>Mean area FAIs</i>				
Screeching	39	−0.1109	0.0242	−4.5652**
Eyebrow-raising	27	−0.0153	0.0153	−0.9023
Lip-smacking	19	0.0037	0.0646	0.0578
Copulation calling	11	−0.0515	0.0777	−0.6634
<i>Mean length FAIs</i>				
Screeching	39	−0.0437	0.0199	−2.1957*
Lip-smacking	19	0.0316	0.0455	0.6946
Copulation calling	11	−0.0323	0.0830	−0.3894

* $p < .05$.

** $p < .01$.

and significant ($r(70) = 0.88$, $p < .01$). This result indicates that both hemimouth measures are reliable indices for inferring hemispheric lateralization in vocal and facial productions.

An ANOVA was performed in order to assess the influence of expression category on absolute values (ABS.FAIs) for oro-facial asymmetry. There was a significant main effect of expression on area ABS.FAIs, $F(3, 92) = 8.56$, $p < .001$, and length ABS.FAIs, $F(2, 66) = 9.92$, $p < .001$. These positive results led us to conduct a Post hoc comparison using Tukey's HSD test to compare expressions by pairs in order to understand more precisely the effect of each emotion on ABS.FAIs. The results revealed that there was no difference between area ABS.FAIs for screeching ($M = 0.14$, $SD = 0.13$), lip-smacking ($M = 0.21$, $SD = 0.18$) and copulation calling ($M = 0.23$, $SD = 0.12$). However, these three behaviors all had a greater effect on the strength of laterality than eyebrow-raising ($M = 0.05$, $SD = 0.06$). As for differences in the effect of expression category on length ABS.FAIs, results indicated that lip-smacking ($M = 0.15$, $SD = 0.13$) and screeching ($M = 0.1$, $SD = 0.09$) had similar effects, but that copulation calling ($M = 0.25$, $SD = 0.09$) had a greater effect.

Whenever we obtained several images of an individual for the same expression category, we applied repeated-measures ANOVA on the facial asymmetry indices in order to assess consistency of bias. Subjects displayed high consistency in all four asymmetrical facial and vocal expressions, both in the different data sets and in area and length FAIs (see Table 2 for details).

Finally, we analyzed the influence of social hierarchy, sex and age on our results. We evaluated hierarchy by recording agonistic behaviors in dyadic interactions (biting, hitting, slapping, chasing and threatening) and designed a linear matrix to identify the rank of each individual within the sample (Furuichi, 1997; Kano, 1996). The effects of hierarchy and sex were assessed using an ANOVA, with the FAIs and their absolute values serving as the dependent variable. There was no significant difference in group-level vocal and facial asymmetry between hierarchy and sex on any measure. Age was taken as a continuous variable. A Pearson correlation coefficient revealed only a positive and significant influence of age on length FAIs, $r(19) = 0.50$, $p = .02$ for lip-smacking, and a negative

one for copulation calling, $r(11) = -0.61$, $p = .04$. These results could be due to the high age variability between subjects, small amount of data collected and small sample size for these two behaviors (lip-smacking: mean age = 8 years; $SE = 1.18$, 70 pictures of 19 individuals; copulation calling: mean age = 11.27; $SE = 1.74$, 24 pictures of 11 females).

4. Discussion

The aim of this study was to assess whether baboons display evidence of directional asymmetries in the production of vocal and facial emotional expressions. According to our results, a strong and significant left hemimouth asymmetry was observed during screeching, highlighting a functional right hemisphere lateralization in the production of this behavior. No bias, however, was detected for either copulation calling, lip-smacking or eyebrow-raising (based on both area and length measures). This result is in line with the right dominance theory (Borod, 1993; Borod et al., 1997; Campbell, 1982). Given that we performed our measures in relation to the distance between the outer corners of the eyes and the facial midline, these findings cannot be attributed to greater exposure of one or other side of the baboons' faces in the still images we recorded. The observation of a left bias in screeching behavior therefore indicates the predominant involvement of the right hemisphere in the production of this vocal and facial emotion. This result is in agreement with a number of studies reporting the involvement of the right hemisphere in negative/agonistic behaviors. It has been widely reported not only in humans (Borod, 1993; Borod et al., 1997; Campbell, 1992) but also in nonhuman primates, notably in rhesus macaques (Hauser, 1993), marmosets (Hook-Costigan & Rogers, 1998) and chimpanzees (Fernández-Carriba, Loeches, Morcillo, & Hopkins, 2002a, 2002b). Furthermore, similar results have been found in species other than primates, such as lizards (Deckel, 1995), toads (Robins, Lippolis, Bisazza, Vallortigara, & Rogers, 1998), rats (Carbonati et al., 1983) and chicks (Bullock & Rogers, 1986). The right hemisphere specialization for vocal and facial emotional expressions in baboons, an Old World monkey species, attests to the existence of a homologous cortical area among primates which appeared very early in evolution, at least 30–40 million years ago (see, for example, Boyed & Silk, 2000), and was retained in species that evolved later.

The absence of oro-facial asymmetry in eyebrow-raising, the second negative/agonistic behavior, could be explained by a lower intensity of negative emotion compared with the screeching behavior, as reported by Casper and Dunbar (1996) for agonistic behaviors in gelada baboons. Other studies have demonstrated a visual preference for the eye region in baboons (Kyes & Candland, 1987) and rhesus macaques (Ghazanfar, Nielsen, & Logothetis, 2006; Guo, Robertson, Mahmoodi, Tadmor, & Young, 2003). The authors found that this preference existed even when they presented facial stimuli with a frozen open mouth or a video that featured vocalizations. The strong role of this species-typical

Table 2
Repeated-measures ANOVA on area and length FAIs per expression.

Behaviors	FAIs	MS	df1	df2	F	p	η^2
Screeching	Area FAI	0.0204	9	68	0.4115	0.9248	0.0517
	Length FAI	0.0116	9	68	0.3313	0.9616	0.0420
Lip-smacking	Area FAI	0.0620	9	42	0.7617	0.6515	0.1403
	Length FAI	0.0412	9	42	1.1651	0.3416	0.1998
Copulation calling	Area FAI	0.1445	4	8	1.1604	0.3959	0.3672
	Length FAI	0.0926	4	8	1.6873	0.2450	0.4576
Eyebrow-raising	Area FAI	0.0067	10	38	0.9740	0.4813	0.2040

expression as an emotional communicative signal has led researchers to put forward a second hypothesis to explain the lack of asymmetry in eyebrow-raising. Morecraft, Louie, Herrick, and Stilwell-Morecraft (2001) studied cortical innervation of the facial nucleus in nonhuman primates and reported neurological differences in motor cortex specialization for the upper and lower parts of the face. The lower part of the face is predominantly innervated by the contralateral hemisphere, while the upper part is bilaterally innervated. Similar findings have been described for humans (Borod & Koff, 1984; Dejong, 1979, cited in Borod, 1993; Rinn, 1984). However, recent research has revealed ipsilateral innervation of the upper part of the face (i.e., right hemisphere control; Asthana & Mandal, 1997; Richardson, Bowers, Bauer, Heilman, & Leonard, 2000; Ross, Prodan, & Monnot, 2007). With regard to our results, we can make the assumption that the eyebrow-raising movement in baboons is bilaterally innervated. Thus, while this communicative signal is still emotionally controlled, in contrast to linguistic information, the measurement of the upper part of baboons' faces would appear not to be a reliable index for inferring hemispheric specialization for emotion processing.

Furthermore, we failed to find a significant hemiface bias for the two positive/affiliative behaviors, namely lip-smacking and copulation calling. These results appear at first sight to invalidate the valence theory (Davidson et al., 1990), as no left hemisphere specialization was found for the control of positive emotions. However, the limited number of samples for both copulation calling ($n = 11$) and lip-smacking ($n = 19$) probably accounts for the lack of significance for each of these two categories. One consequence of this relatively limited sample was a major disparity in measures within the population. The standard errors for lip-smacking and copulation calling were relatively high (see Table 1 for details). While the repeated-measures ANOVA indicated a high consistency of asymmetrical facial and vocal expressions across the different data sets, coherent with the significant asymmetries observed at an individual level, the fact that there was a directional asymmetry at the individual level does not imply that there was a similar degree of asymmetry each time. Facial expressions rarely last for more than 5 s, and form part of the complex dynamics of interaction, in which the magnitude of the facial asymmetry varies throughout the whole sequence, whether it is observed in humans (Richardson et al., 2000) or in nonhuman primates (Hook-Costigan & Rogers, 1998). Thus, in the still images we collected, the intensity of the emotion peak varied hugely from one picture to another within the same expression category, depending on the emotional intensity of the behavior, whether or not the emotional peak had been reached and which image was extracted from the sequence.

A marginally nonsignificant right asymmetry in length FAI was found for lip-smacking. We consider that this behavior deserves particular attention and should be taken into account in further investigations. Many studies have demonstrated the usefulness of focusing on lip-smacking because of the complexity of this communicative signal in different social interactions and the neurophysiological control of this oro-facial movement. However, researchers attempting to clarify its meaning and function have so far failed to reach a consensus. Lip-smacking is widely performed by many Old World monkey species (Van Hoof, 1967). In baboons, it is thought to convey reassurance and affiliative intent, and may also serve as an appeasement or submissive display (Pelaez, 1982; Redican, 1975; Van Hoof, 1967). An early study of olive baboons in captivity indicated that lip-smacking is displayed more often by dominant individuals toward their subordinates (Rowell, 1966). By contrast, Easley and Coelho (1991) found that lip-smacking was independent of social status, but positively associated with affiliative behaviors. To our knowledge, authors interested in the study of communicative signaling in nonhuman

primates have never reported lip-smacking toward humans, even though it is routinely performed by baboons. Most primate vocalizations are directed toward the whole population rather than to one specific individual (Arbib, 2005), whereas lip-smacking is essentially directed toward individuals, making it an interesting communicative signal because of its singularity. Furthermore, a study of rhesus macaques highlighted the bilateral activation of mirror neurons in Area F5 of the ventral premotor cortex (homologous to Broca's area) during observation of lip-smacking by an experimenter (Ferrari, Gallese, Rizzolatti, & Fogassi, 2003). The authors named these neurons "communicative mirror neurons", regarding them as an evolutionary precursor of social communication mediated by facial gestures. The firing of mirror neurons in Area F5 during the observation of ingestive gestures and communicative signals in monkeys (e.g., lip-smacking) may well have supported the emergence of human abilities such as language (e.g., Arbib, 2005; Rizzolatti & Arbib, 1998). Thus, this finding raises questions about the function of lip-smacking and its potential phylogenetic consequences for the evolution of speech. Given the variety of social interactions in which lip-smacking occurs, we believe that future investigations should identify the context of production and take it into account when examining the lateralization of this communicative signal.

The asymmetrical facial and vocal productions we observed in this study do not seem to have been influenced by sociodemographic factors. The interaction of the hierarchy and sex variables had no influence on the results, but the limited number of older subjects prevented us from interpreting the greater facial asymmetry for the lip-smacking and copulation calling categories among older subjects. These conclusions are in agreement with the results of several studies in humans showing that age (Moreno, Borod, Welkowitz, & Alpert, 1990) and sex (Borod, Koff, Yecker, Santschi, & Schmidt, 1998) do not affect the lateralization of motor patterns in the control of emotions.

In conclusion, this study provides some evidence of right hemisphere specialization in the production of vocal and facial expressions in nonhuman primates. Our findings point to neurophysiological and neuroanatomical homologies between baboons and humans in the cortical control of emotional vocal and facial expressions. The growing interest in emotion in the animal literature has increased our understanding of the continuities and discontinuities in the mechanisms behind emotional communicative signals in human and nonhuman primates. However, further investigations are needed to elucidate the phylogenetic paths leading to human hemispheric specialization for emotion.

Acknowledgments

The authors would like to thank Julie Gullstrand and Geoffrey Montes for their help in collecting some of the data, the caretakers at the CNRS primate field station in Rousset, and Meriem Kasdarli for her help with the English language. This research was supported by a French National Research Agency (ANR) Grant, reference ANR-08-BLAN-0011_01.

References

- Andrews, R. J., & Rogers, L. J. (2002). The nature of lateralization in tetrapods. In L. J. Rogers & R. J. Andrew (Eds.), *Comparative vertebrate lateralization* (pp. 94–125). Cambridge, MA: MIT Press.
- Arbib, M. (2005). From monkey-like action recognition to human language: An evolutionary framework for neurolinguistics. *Behavioral and Brain Sciences*, 28, 105–167.
- Asthana, H. S., & Mandal, M. K. (1997). Hemiregional variations in facial expression of emotions. *British Journal of Psychology*, 88, 519–525.
- Bisazza, A., Rogers, L. J., & Vallortigara, G. (1998). The origins of cerebral asymmetry: A review of evidence of behavioural and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians. *Neuroscience and Behavioral Reviews*, 22, 411–426.

- Borod, J. C. (1993). Cerebral mechanisms underlying facial, prosodic, and lexical emotional expression: A review of neuropsychological studies and methodological issues. *Neuropsychology*, 7, 445–463.
- Borod, J. C., Haywood, C. S., & Koff, E. (1997). Neuropsychological aspects of facial asymmetry during emotional expression: A review of the normal adult literature. *Neuropsychology Review*, 7, 41–60.
- Borod, J. C., & Koff, E. (1984). Asymmetries in affective facial expression: Behavior and anatomy. In N. A. Fox & R. J. Davidson (Eds.), *Psychobiology of affective development* (pp. 293–323). Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates.
- Borod, J. C., Koff, E., Yecker, S., Santschi, C., & Schmidt, J. M. (1998). Facial asymmetry during emotional expression: Gender, valence, and measurement technique. *Neuropsychologia*, 36, 1209–1215.
- Boyd, R., & Silk, J. B. (2000). *How humans evolved*. New York: WW Norton.
- Bullock, S. P., & Rogers, L. J. (1986). Glutamate-induced asymmetry in the sexual and aggressive behavior of young chickens. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 24, 549–554.
- Campbell, R. (1978). Asymmetries in interpreting and expressing a posed facial expression. *Cortex*, 14, 327–342.
- Campbell, R. (1982). The lateralization of emotion: A critical review. *International Journal of Psychology*, 17, 211–229.
- Casper, J. M., & Dunbar, R. I. M. (1996). Asymmetries in the visual processing of emotional cues during agonistic interactions by gelada baboons. *Behavioural Processes*, 37, 57–65.
- Darwin, C. (1872). *The expression of emotion in man and animals*. London: John Murray.
- Davidson, R. J., Saron, C. D., Senulis, J. A., Ekman, P., & Friesen, W. V. (1990). Approach-withdrawal and cerebral asymmetry: Emotional expression and brain physiology I. *Journal of Personality and Social Psychology*, 58, 330–341.
- Deckel, A. W. (1995). Laterality of aggressive responses in *Anolis*. *Journal of Experimental Zoology*, 272, 194–200.
- Dejong, R. (1979). *The neurologic examination*. New York: Harper & Row.
- Dixon, A. F. (1998). *Primate sexuality: Comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and human being*. Oxford: Oxford University Press.
- Easley, S. P., & Coelho, A. M. (1991). Is lipsmacking an indicator of social status in baboons? *Folia Primatologica*, 56, 190–201.
- Estes, R. (1991). *The behavior guide to African mammals*. Berkeley: University of California Press.
- Fagot, J., & Vauclair, J. (1988). Handedness and manual specialization in the baboon. *Neuropsychologia*, 26, 795–804.
- Fernández-Carriba, S., Loeches, A., Morcillo, A., & Hopkins, W. D. (2002a). Asymmetry in facial expression of emotions by chimpanzees. *Neuropsychologia*, 40, 1523–1533.
- Fernández-Carriba, S., Loeches, A., Morcillo, A., & Hopkins, W. D. (2002b). Functional asymmetry of emotions in primates: New findings in chimpanzees. *Brain Research Bulletin*, 57, 561–564.
- Ferrari, P. F., Gallese, V., Rizzolatti, G., & Fogassi, L. (2003). Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex. *European Journal of Neuroscience*, 17, 1703–1714.
- Furuichi, T. (1997). Agonistic interactions and matrilineal dominance rank of bonobos (*Pan paniscus*). *International Journal of Primatology*, 18, 855–875.
- Garbonati, J. A., Sherman, G. F., Rosen, G. D., Hoffman, M., Yutzy, D. A., & Denenberg, V. H. (1983). Handling in infancy, brain laterality and muricide in rats. *Behavioural Brain Research*, 7, 351–359.
- Ghazanfar, A. A., Nielsen, K., & Logothetis, N. K. (2006). Eye movements of monkey observers viewing vocalizing conspecifics. *Cognition*, 101, 515–529.
- Graves, R., & Landis, T. (1990). Asymmetry in mouth opening during different speech tasks. *International Journal of Psychology*, 25, 179–189.
- Guo, K., Robertson, R. G., Mahmoodi, S., Tadmor, Y., & Young, M. P. (2003). How do monkeys view faces? – A study of eye movements. *Experimental Brain Research*, 150, 363–374.
- Hauser, M. (1993). Right hemisphere dominance for the production of facial expression in monkeys. *Science*, 261, 475–477.
- Hauser, M. (1997). *The evolution of communication*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Hauser, M., & Akre, K. (2001). Asymmetries in the timing of facial and vocal expressions by rhesus monkeys: Implications for hemispheric specialization. *Animal Behaviour*, 61, 391–400.
- Hiscock, M., & Kinsbourne, M. (1995). Phylogeny and ontogeny of cerebral lateralization. In R. J. Davidson & K. Hugdahl (Eds.), *Brain asymmetry* (pp. 535–578). Cambridge, MA: MIT Press.
- Holowka, S., & Petito, L. A. (2002). Left hemispheric cerebral specialization for babies while babbling. *Science*, 197, 1515.
- Hook, M. A. (2004). The evolution of lateralized motor functions. In L. J. Rogers & G. T. Kaplan (Eds.), *Comparative vertebrate cognition: Are primates superior to non-primates?* (pp. 325–370). Chicago: University of Chicago Press.
- Hook-Costigan, M. A., & Rogers, L. J. (1998). Lateralized use of the mouth in production of vocalizations by marmosets. *Neuropsychologia*, 36, 1265–1273.
- Hopkins, W. D. (1999). On the other hand: Statistical issues in the assessment and interpretation of hand preference data in nonhuman primates. *International Journal of Primatology*, 20, 851–866.
- Hopkins, W. D. (Ed.). (2007). *The evolution of hemispheric specialization in primates* (Vol. 5). New York: Academic Press (special topics in primatology).
- Hopkins, W. D., Tagliabata, J. P., & Leavens, D. A. (2007). Chimpanzees differentially produce novel vocalizations to capture the attention of a human. *Animal Behaviour*, 73, 281–286.
- Hopkins, W. D., & Vauclair, J. (in press). Evolution of behavioral and brain asymmetries in primates. In M. Tallerman & K. Gibson (Eds.), *Handbook of language evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Jürgens, U. (2002). Neural pathways underlying vocal control. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 26, 235–258.
- Kano, T. (1996). Male rank order and copulation rate in a unit-group of bonobos at Wamba, Zaire. In W. C. McGrew, L. F. Marchant, & T. Nishida (Eds.), *Great ape societies* (pp. 135–155). Cambridge: Cambridge University Press.
- Kyes, R. C., & Candland, D. K. (1987). Baboon (*Papio hamadryas*) visual preferences for regions of the face. *Journal of Comparative Psychology*, 101, 345–348.
- Leavens, D. A., Hostetter, A. B., Wesley, M. J., & Hopkins, W. D. (2004). Tactical use of unimodal and bimodal communication by chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*, 67, 467–476.
- Losin, E. R., Freeman, H., Russel, J. L., Meguerditchian, A., & Hopkins, W. D. (2008). Left hemisphere specialization for oro-facial movements of learned vocal signals by captive chimpanzees. *PLoS ONE*, 3, 1–7.
- Maestripietri, D., Leoni, M., Raza, S. S., Hirsh, E. J., & Whithman, J. C. (2005). Female copulation calls in guinea baboons: Evidence for postcopulatory female choice? *International Journal of Primatology*, 26, 737–758.
- Meguerditchian, A., Cochet, H., & Vauclair, J. (in press). From gesture to language: Ontogenetic and phylogenetic perspectives on gestural communication and its cerebral lateralization. In A. Vilain, J. L. Schwartz, C. Abry, & J. Vauclair (Eds.), *From primate communication to human language: Vocalisation, gestures, imitation and deixis in humans and non-humans*. Amsterdam: John Benjamins.
- Meguerditchian, A., & Vauclair, J. (2006). Baboons communicate with their right hand. *Behavioural Brain Research*, 171, 170–174.
- Morecraft, R. J., Louie, J. L., Herrick, J. L., & Stilwell-Morecraft, K. S. (2001). Cortical innervations of the facial nucleus in the non-human primate. A new interpretation of the effects of stroke and related subtotal brain trauma on the muscles of facial expression. *Brain*, 124, 176–208.
- Moreno, C. R., Borod, J. C., Welkowitz, J., & Alpert, M. (1990). Lateralization for the expression and perception of facial emotion as a function of age. *Neuropsychologia*, 7, 127–138.
- Pelaez, F. (1982). Greeting movements among adult males in a colony of baboons: *Papio hamadryas*, *P. cynocephalus*, and their hybrids. *Primates*, 23, 233–244.
- Redican, W. K. (1975). Facial expression in nonhuman primates. In L. A. Rosenblum (Ed.), *Primate behavior: Development in field and laboratory research* (pp. 103–194). New York: Academic Press.
- Richardson, C. K., Bowers, D., Bauer, R. M., Heilman, K. M., & Leonard, C. M. (2000). Digitizing the moving face during dynamic displays of emotion. *Neuropsychologia*, 38, 1028–1039.
- Rinn, W. B. (1984). The neuropsychology of facial expression: A review of the neurological and psychological mechanisms for producing facial expressions. *Psychological Bulletin*, 95, 52–77.
- Rizzolatti, G., & Arbib, M. A. (1998). Language within our grasp. *Trends in Neuroscience*, 21, 188–194.
- Robins, A., Lippolis, G., Bisazza, A., Vallortigara, G., & Rogers, L. J. (1998). Lateralized agonistic responses and hind-limb use in toads. *Animal Behaviour*, 56, 875–881.
- Ross, E. D., Prodan, C. I., & Monnot, M. (2007). Human facial expressions are organized functionally across the upper-lower facial axis. *The Neuroscientist*, 13, 433–446.
- Rowell, T. E. (1966). Hierarchy in the organization of a captive baboon group. *Animal Behaviour*, 14, 430–443.
- Sackeim, H. A., Gur, R. C., & Saucy, M. C. (1978). Emotions are expressed more intensely on the left side of the face. *Science*, 202, 434–436.
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2003). Meaning and emotion in animal vocalizations. *Annals New York Academy of Sciences*, 1000, 32–55.
- Tagliabata, J. P. (2007). Functional and structural asymmetries for auditory perception and vocal production in nonhuman primates. In W. D. Hopkins (Ed.), *The evolution of hemispheric specialization in primates* (pp. 121–145). London: Elsevier/Academic Press.
- Van Hoof, J. A. R. A. M. (1967). The facial displays of the catarrhine monkeys and apes. In D. Morris (Ed.), *Primate ethology* (pp. 7–68). Chicago: Aldine.
- Vauclair, J. (2003). Would humans without language be apes? In J. Valsiner (Series Ed.) & A. Toomela (Vol. Ed.), *Cultural guidance in the development of the human mind: Vol. 7. Advances in child development within culturally structured environments* (pp. 9–26). Greenwich, CT: Ablex Publishing Corporation.
- Vauclair, J., Fagot, J., & Dépy, D. (1999). Nonhuman primates as models of hemispheric specialization. In M. Haug & R. E. Whalen (Eds.), *Animal models of human emotion and cognition* (pp. 247–256). New York: APA Books.
- Vauclair, J., & Meguerditchian, A. (2006). Lateralization of intentional gestures in nonhuman primates: Baboons communicate with their right hand. In A. Cangelosi, A. D. M. Smith, & K. Smith (Eds.), *The evolution of language* (pp. 455–456). Singapore: World Scientific.
- Vauclair, J., & Meguerditchian, A. (2007). Perceptual and motor lateralization in two species of baboons. In W. D. Hopkins (Ed.), *The evolution of hemispheric specialization in primates* (Vol. 5, pp. 177–198). Oxford: Academic Press (special topics in primatology).
- Vauclair, J., Meguerditchian, A., & Hopkins, W. D. (2005). Hand preferences for unimanual and coordinated bimanual tasks in baboons (*Papio anubis*). *Cognitive Brain Research*, 25, 210–216.

3.2. Article II - Expression et perception des asymétries oro-faciales via un jugement humain de visage de babouins

3.2.1. Introduction et problématique

Les résultats obtenus dans l'étude précédente (Article I) indiquent un pattern de latéralisation hémisphérique droit lors de la production du comportement agonistique/négatif de soumission chez le babouin olive. Toutefois, la méthodologie utilisée pour cette première étude exploratrice ne prend en compte que les caractéristiques intrinsèques aux mouvements musculaires faciaux. La mesure d'un nombre limité de mouvements musculaires pour chaque héli-visage pourrait restreindre les possibilités de compréhension de l'implication hémisphérique lors de la production d'un signal communicatif émotionnel intense chez le primate non humain et, par extension, son évolution chez l'homme. Nous présenterons ici une étude développée dans l'article II qui a pour principal objectif de déterminer les capacités humaines à déceler le visage chimérique de babouin exprimant le signal communicatif émotionnel le plus intense. Ce travail permet aussi, à l'aide d'une méthodologie traditionnelle utilisée abondamment dans la littérature humaine, d'étudier, dans un premier temps, la mesure des asymétries oro-faciales lors de l'expression de comportements émotionnels. Puis, dans un second temps, les résultats obtenus grâce à cette méthodologie pourront être comparés à ceux recueillis dans la précédente étude (cf. Article I).

3.2.2. Méthode

Cinquante-deux étudiants de psychologie de l'université de Provence (Aix-Marseille I) ont participé à cette étude. Ils n'avaient aucune connaissance concernant les comportements socio-émotionnels du babouin olive ni de la littérature scientifique portant sur les processus sous-jacents au traitement des émotions et à sa spécialisation hémisphérique. Le groupe de participants était composé de 32 femmes et de 20 hommes âgés en moyenne de 19.73 ans ($SD = 1.19$). Les images des visages des individus utilisées pour cette recherche ont été sélectionnées dans le jeu de données collectées pour la première étude. Les asymétries oro-faciales de 10 visages chimériques (en miroir) provenant de 10 individus babouins différents pour deux comportements émotionnels agonistiques/négatifs (soumission et menace) ont été examinées. De plus, 10 chimères de visages neutres de babouins ont été créées. Enfin, 10 visages chimériques humains (Levy et al, 1983) étaient proposés afin de mesurer la spécialisation hémisphérique pour le traitement des émotions des participants. Différentes consignes ajustées à la catégorie de visages présentées ont été données. Ces consignes sont les suivantes : a) concernant les visages émotionnels de babouins : « Quel visage, selon vous, exprime la plus forte émotion ? » ; b) concernant les visages non émotionnels : « Quel visage, selon vous, est le plus expressif ? » et enfin c) pour les visages chimériques humains : « Quel visage, selon vous, est le plus souriant ? ». Quatre épreuves de présentation des visages chimériques ont été conçues et une sélection de présentation aléatoire a été préalablement établie pour chaque participant.

3.2.3. Résultats

Tout d'abord, les participants ont montré une forte préférence pour les chimères gauches/gauches (GG) pour les deux catégories émotionnelles de soumission et de menace chez le babouin. Aucune asymétrie n'a été observée pour les visages neutres des babouins. La comparaison des résultats obtenus en utilisant les deux procédures de mesure des asymétries oro-faciales pour ces deux comportements émotionnels révèle une différence notable pour le biais de latéralité de menace. Alors que, dans la première étude, aucune asymétrie n'a été trouvée, dans la seconde étude, l'hémi-visage gauche apparaît plus latéralisé que l'hémi-visage droit. Concernant les participants humains, ils ont manifesté une forte latéralité hémisphérique droite pour le traitement des émotions. Enfin, ceux qui ont manifesté une spécialisation hémisphérique gauche pour le traitement des émotions ont sélectionné significativement plus souvent les visages exprimant la plus forte émotion (chimères GG).

3.2.4. Conclusions

La mesure des asymétries oro-faciales via un jugement humain de visages chimériques de babouins a permis de formuler différentes conclusions majeures. L'utilisation de cette procédure, pour examiner les asymétries oro-faciales lors de comportements émotionnels chez le babouin a ainsi mis en évidence une spécialisation hémisphérique droite pour le contrôle de l'expression de menace et de soumission chez le babouin. L'absence de latéralité notée pour les visages chimériques neutres permet de supposer qu'aucune asymétrie faciale n'était déjà présente morphologiquement. Ainsi, aucun biais préalable en faveur d'une hémi-bouche

n'aurait influencé les résultats de la mesure des asymétries lors de la production d'expressions faciales chez les babouins. La préférence pour les chimères GG chez les participants humains indique qu'ils ont une capacité spontanée pour juger les asymétries oro-faciales des babouins. De plus, les participants ayant une latéralisation hémisphérique gauche pour le traitement des émotions montrent une aptitude plus importante pour discriminer la latéralisation oro-faciale des visages de singes. Enfin, nous observons une différence de mise en évidence d'asymétries oro-faciales pour la menace entre les deux procédures, ce qui suggère une influence de la méthodologie utilisée pour déterminer la spécialisation hémisphérique des émotions.

Human and baboon chimeric face processing: right-hemisphere involvement

Catherine WALLEZ and Jacques VAUCLAIR

Center for Research in the Psychology of Cognition, Language & Emotion

Department of Psychology - Aix-Marseille University

Abstract

The perception and production of facial expressions have traditionally been used to infer hemispheric specialization for emotions in both human and nonhuman primates. We examined oro-facial asymmetries in Olive baboons using two methodologies. First, objective measures were used to assess hemimouth length and area for screeching and eyebrow-raising. Right-hemisphere specialization was only found for screeching. Second, subjective measures were conducted via a human judgment of the emotional intensity of baboons' chimeric faces for the two previous emotional behaviors plus a neutral expression. We also addressed the question of hemispheric lateralization for emotions in human judges by using a chimeric task with human faces. The left-composite chimeric faces of baboons and the human chimeric faces were judged to be emotionally stronger than the right ones for the emotional behaviors, and no preference was found for the neutral non emotional category. Human participants, especially those who displayed a left-hemisphere specialization for processing emotions, demonstrated higher ability to distinguish the most emotionally communicative signals in baboons' facial expressions than right-hemispheric dominant participants. These results are discussed within the theoretical framework of the human and the nonhuman primate literature on hemispheric specialization for perception and production of facial expressions of emotion.

Keywords: hemispheric specialization; oro-facial asymmetry; emotions; Olive baboons; chimeric stimuli; facial expression

1. Introduction

In the primate order, facial expressions and vocal productions are the primary means of communicating emotions. The recent finding that humans and chimpanzees share an almost identical facial musculature (Burrows, Waller, Parr, & Bonar, 2006) points to an evolutionary continuity in facial mimetics and raise the interest to examine oro-facial asymmetries during vocal and facial productions in nonhuman primates to understand the phylogenetic roots of hemispheric implication for emotional processing in human beings. In order to understand the neurological basis of emotions, facial movements have been widely investigated in relation to brain asymmetries, in terms of both the production and the perception of emotions (for a review, see Borod, 1993; Borod, Haywood, & Koff, 1997). Graves and Landis (1990) reported that during speech, the right-side of the mouth (i.e., left-hemisphere dominance) opens wider or moves first, while during smiling, the right-hemisphere is more implicated. The measurement of mouth movements appears to be a suitable index for inferring cerebral lateralization, particularly since each side of the lower part of the face is supposedly more innervated by the contralateral hemisphere than by the ipsilateral one (Rinn, 1984). However, there are two distinct conceptual models of cerebral specialization for emotional facial and vocal expressions. The first one, called the right dominance theory, states that the right-hemisphere controls the processing of both the perception and the expression of all emotions whatever their valence, be it positive or negative (for reviews, see Borod et al., 1997; Gainotti, 2012). A second theory, named the valence theory, argues that hemispheric control depends on the nature of the emotion (e.g., Davidson, Shackman, & Maxwell, 2004). Negative emotions are said to be controlled by the right-hemisphere and positive emotions by the left-hemisphere.

Although it has long been commonly accepted that animals and humans share some basic emotions (Darwin, 1872/1998), the study

of hemispheric specialization for emotions in nonhuman primates is recent, compared to human studies (Hiscock & Kinsbourne, 1995). Few studies have been made on oro-facial asymmetries to assess hemispheric lateralization for emotions in nonhuman primates and there are discrepancies between their results. Researches in macaques (Hauser, 1993, Hauser & Akre, 2001), in baboons (Wallez & Vauclair, 2011) and in chimpanzees (Fernández-Carriba, Loeches, Morcillo and Hopkins, 2002a, 2002b) reported a right hemispheric specialization for different facial and vocal productions whatever their emotional valence. However, Hook-Costigan & Rogers (1998) studied marmosets and found a difference of hemispheric specialization for facial and vocal production according to their emotional valence. Furthermore, Losin, Freeman, Russel, Meguerditchian and Hopkins (2008) reported a different hemispheric involvement according to the type of the vocalization in chimpanzees. Namely, the authors noticed a left hemispheric specialization for attention-getting sounds (i.e., voluntary produced vocalizations, for details, see Leavens, Hostetter, Wesley, & Hopkins, 2004) and a right hemisphere lateralization for species-typical vocalizations.

Some studies exploring hemispheric specialization for emotions in nonhuman primates have used a subjective method for measuring oro-facial asymmetries (Fernández-Carriba et al., 2002a; 2002b, 2004; Hauser, 1993). These subjective measures take the form of human judgments of the intensity of each half of the monkey face during the display of an emotional expression. The judgment of chimeric faces is a suitable index used in human studies on the perception of facial asymmetries (e.g., Bourne 2008). The traditional procedure consists in splitting full faces into two halves and then pairing each hemiface with its mirror-reversed image (e.g., Levy, Heller, Banich, & Burton, 1983), resulting in two composite faces: a left-left composite (LL) and a right-right one (RR). The participants were asked to indicate which composite appeared to express the most intense

emotion. A LL composite choice indicated a right hemispheric specialization for emotion processing; by contrast, a RR composite choice indicated a left one. Hauser (1993) was the first author to use human judgment of chimeric pairs in three macaques and noticed a LL composite preference choice (i.e. right hemisphere) of the participants. Fernández-Carriba and colleagues (2002a, 2002b, 2004) performed three successive studies using chimeras of emotional chimpanzees' faces with two groups of participants. The first category of participants were unfamiliar with chimpanzees' behaviors (Fernández-Carriba et al., 2002a, 2002b) and the second category of participants had spent at least 12 months studying or taking care of chimpanzees (Fernández-Carriba et al., 2002b, 2004). Results revealed that both categories of participants deemed that the LL composite was more emotionally intense than the RR composite for play, silent bared-teeth and for a neutral category. The authors concluded not only that the right-hemisphere is more involved than the left in the production of emotional facial expressions in chimpanzees, but also that humans are naturally skilled at processing chimpanzees' faces. However, as the authors pointed out, clear homologous counterparts have been described between the repertoire of chimpanzees and humans (Chevalier-Skolnikoff, 1973; Preuschoft, 2000) and this homology could have facilitate the choice of the most communicative facial expressions, namely the most emotionally intense composites. The study of a species, e.g., the baboon, with a facial repertoire sharing fewer features with humans than chimpanzees can offer an additional contribution to the manner human participants can process oro-facial asymmetries of nonhuman primates.

The aim of the present study was to address the issue of brain lateralization for emotions in olive baboons by examining facial asymmetries during emotional vocal and facial productions by using subjective measures. This methodology has never been used before with this species. Because of the morphological and

emotional discrepancies in facial expressions between humans and baboons, we decided to compare these subjective measures relying on human judgment with the results of a previous study of baboons (Study 1; see below, section 2.1.) in which we used objective measures (Wallez & Vauclair, 2011). Firstly, we wanted to test the ability of our human observers to process facial asymmetries in baboons' faces. Secondly, in the light of our previous findings, we wanted to verify if a consistency existed in the results between the two studies and by extension between the two methodologies (Study 2; see below, section 2.2.). Finally, if our participants demonstrated some abilities to process baboons' faces, we predicted that they would display a left hemifacial preference, and hence a right cerebral hemispheric involvement consistent with the major theories arguing that negative emotions are controlled by this hemisphere (e.g., Borod et al., 1997; Davidson et al., 2004; Adolphs, Jansari, & Tranel, 2001).

2. Study 1: Objective measures

2.1. Experimental procedure

The study was performed with a sample of 69 captive olive baboons between May 2009 and January 2010 (Wallez & Vauclair, 2011). For the purpose of the present study, we focused on screeching and eyebrow-raising, characterized as two negative/agonistic behaviors (Estes, 1991; see Wallez & Vauclair, 2011, for details about the other behaviors studied). Screeching is characterized by high-pitched scream calls, accompanied by a fear grimace, emitted by a subordinate during an attack by a dominant individual. Eyebrow-raising is a threat made by a dominant individual with a direct gaze toward a subordinate, either to prevent an attack or in the midst of one. The first part of the study consisted in videotaping each of the behaviors during natural interactions. Still pictures of emotional facial expressions were then extracted. The selection of still faces for the assessment was based on two criteria: the

facial and vocal expression had to be at the peak of its emotional intensity (i.e., mouth opens the widest) and had to be directed straight at the camera. To measure oro-facial asymmetries, we applied the procedure designed by Hook-Costigan and Rogers (1998). A line was drawn between the inner corners of the eyes and compared with the horizontal lines of a fixed grid in order to rotate the face into a vertical position using Adobe Photoshop CS2 (Adobe Systems Incorporated, San Jose, CA). A perfectly perpendicular line was then drawn through the midpoint of the first line to divide the face into two halves. The next stage was to physically measure the asymmetry of the baboons' faces. We took area (outline) and length (distance from the outer corner) measurements of each hemimouth. For eyebrow-raising, only area measures were assessed. Finally, we calculated a Facial Action Indice (FAI: Hook-Costigan & Rogers, 1998) for these area and length measures to obtain the direction of the oro-facial asymmetry for each individual in each category. The FAI was based on the formula $(R - L) / (R + L)$, where R corresponded to the right measures and L to the left ones. The FAI

values lay on a continuum from -1.0 to 1.0. Positive values indicated a right asymmetry and negative ones a left asymmetry.

2.2. Results

The mean area and length FAIs (see Table 1) indicated a strong leftward bias (i.e., right-hemisphere) for screeching. No significant asymmetry was observed for eyebrow-raising (see Table 1 for area FAI results). An ANOVA with the absolute FAI values (ABS.FAIs) as the dependent variable and behaviors as the factor indicated an effect of emotional category on the strength of lateralization, $R^2 = .15$, $F(1, 64) = 11.31$, $p < 0.001$. More specifically, screeching was the behavior which had the strongest effect on lateralization (ABS.FAI: $Mean \pm SD = 0.14 \pm 0.13$, $N = 39$), in contrast to eyebrow-raising which had the weakest effect (ABS.FAI: $Mean \pm SD = 0.05 \pm 0.06$, $N = 27$). No sex or age effects were found for screeching and eyebrow-raising (see Wallez & Vauclair, 2011, for further details).

Table 1

Oro-facial asymmetry results for objective measures of screeching and eyebrow-raising

	FAIs	<i>n</i>	<i>M (SD)</i>	95% CI	<i>t</i>
Screeching	AreaFAI	39	-.11 (.15)	[-.16, -.07]	-4.57**
	LengthFAI	39	-.04 (.12)	[-.08, -.003]	-2.2*
Eyebrow-raising	AreaFAI	27	-.02 (.08)	[-.05, .02]	-0.9

Notes. CI = confidence interval; *t* = one-sample *t*-test value. Mean area and length FAIs for screeching and eyebrow-raising reported in Wallez and Vauclair (2011). * $p < .05$. ** $p < .01$.

3. Study 2: Subjective measures

3.1. Participants

The human judgment test was performed by 52 undergraduate students from

Aix-Marseille University. The sample was composed of 32 women and 20 men with a mean age of 19.73 years ($SD = 1.19$). We made sure that the participants had no prior experience with baboons and had never studied the behavior of nonhuman primates. We also

verified that the participants had no expertise related to hemispheric specialization for emotions. In addition, they were not informed about the hypotheses tested in the study.

3.2. Stimuli

Participants were shown three baboon chimeric faces expressing two negative emotional expressions and a neutral non emotional expression. They were also tested with a human chimeric face task. The two negative emotions for the baboons concerned screeching and eyebrow-raising. The subset of images we used was drawn from the “objective measures” experiment (see Study 1 above, section 2.1.). We randomly selected ten baboon individuals per category and one image per individual in the sample (each image therefore appeared only once within a given category). The sample for eyebrow-raising comprised nine adult baboons over 5 years of age (8 females and 1 male, $Mean \pm SD = 11.7 \pm 5.44$) and one adolescent male under 5 years of age. For screeching, four of the ten individuals were adults (3 females and 1 male) and six were adolescents (5 females and 1 male). The mean age of the sample was 4.5 years ($SD = 1.4$). Seven adults were selected for the neutral non emotional expression (4 females and 3 males) and three adolescents (3 females). The mean age was 8.1 years ($SD = 4.34$). Moreover, we measured hemispheric lateralization for emotion in each of our human participants, by means of the human chimeric

face task designed by Levy et al. (1983). Altogether, the human participants were tested with 10 different faces for each expression.

The human chimeric stimuli designed by Levy et al. (1983) were composed from 10 male faces. Chimeras were produced by vertically splitting two faces, one smiling and one neutral. They were then formed where one half was neutral and the other smiling. If a left hemivisual field preference was recorded and corresponded to the smiling hemiface, it would indicate right-hemisphere lateralization for emotion. By contrast, a right-hemivisual field preference for the smiling half would suggest left-brain dominance. To generate the baboons’ chimeric faces, we applied the first steps of the methodology designed by Hook-Costigan and Rogers (1998) in order to split the face into two halves. Each half was then duplicated and paired with its mirror-reversed half. Thus, two chimeric stimuli were obtained, one made up of the two left-halves of the original image (LL) and one made up of the two right halves (RR). To avoid the possible effect of environmental features close to the faces, we extracted and presented the two chimeras in ovals delimited by the forehead and chin. In order to homogenize the size of the stimuli, each oval was normalized to 317 pixels in length and 223 in width (see Fig. 1). Finally, the baboons’ chimeras were positioned directly above and below the screen’s horizontal axis according to the procedure used in the human chimeric task designed by Levy et al. (1983).

Figure 1

Examples of chimeras for each category



Notes. From left to right: Human composite chimeric faces and baboons' neutral, eyebrow-raising and screeching chimeric faces. LL chimeric faces are at the top and RR ones at the bottom.

3.3. Procedure

The stimuli were displayed on a 15" color computer monitor using Microsoft Office PowerPoint 2007 (Microsoft Corporation). First, the participants were requested to sit in front of the computer. They were then given verbal and written instructions. They were informed that they would have to assess 40 human and baboon face pairs. The participants were asked to press the spacebar of the keyboard to start the slideshow. The position of the chimeric pairs on the vertical axis was randomly-reversed across each of the four expression categories. Four different stimuli presentations were generated and were randomly counterbalanced across participants. Each chimeric dyad was displayed only once. Depending on the category of expression, three specific instructions were provided to the participants. Thus, each chimeric dyad was preceded by a slide containing the relevant instruction for that particular expression, which remained on the screen for 4 seconds. For the negative emotions, the participant was asked to decide "Which face, according to you, expresses the strongest emotion?" For the neutral non emotional category, the instruction was "Which face, according to you, is the most expressive?". Finally, for the human chimeric face, the participants were requested to indicate "Which face, according to you, looks the happiest?" (Levy et al., 1983). Each of the baboon chimeric pairs was displayed for 10 seconds, in order to ensure that the participants gave a well balanced judgment instead of answering at random as a result of not having enough time to look at the baboons' faces properly. In line with the literature on the human chimeric face task, we decided to adopt a 6-s duration for the human chimeras (Indersmitten & Gur, 2003). After the participants had freely viewed each dyad for

the allotted time, a slide was displayed for 6 seconds with the instruction "You can write your answer on the sheet of paper". The participants had to write the letter corresponding to the chimeric face they considered to be the most expressive or emotionally intense (A for the upper face and B for the lower face) in a scoring grid printed on a sheet of paper. The whole experiment lasted 10 minutes.

3.4. Data analyses

In accordance with the literature on oro-facial asymmetries, we calculated a "Subjective" FAI (SFAI; Fernández-Carriba et al., 2002b) to measure the emotional intensity of each chimeric category assessed by the human judges. The SFAI was based on the number of participants who chose the RR chimeras minus the number who chose the LL ones, divided by the sum of the participants' LL and RR choices for each face in each category ($SFAI = (RR - LL) / (RR + LL)$). The SFAI values lay on a continuum from -1.0 to 1.0. Positive values indicated RR chimeric choices and negative ones LL chimeric faces. Statistics results were considered significant at $p < .05$.

3.5. Results

A one-sample *t*-test was used to find out whether the mean SFAIs pointed to an LL chimeric preference or an RR one. A significant leftward preference was found for the human composite faces, indicating that participants had clear right-hemisphere dominance for emotion processing. For screeching and eyebrow-raising, participants considered the LL chimeric faces to be the

most intense facial expression. However, for the neutral non emotional category, no significant difference appeared (see Table 2). The effect of each expression category on the ABS.SFAIs was measured with an ANOVA in order to estimate whether some emotional categories affected the strength of oro-facial asymmetries more than others. Neither the emotional or neutral stimuli, nor the human chimeric faces, had any effect on assessments of the most emotional face, $R^2 = .12$, $F(3, 36) = 1.71$, $p = .18$.

The results of our measurement of participants' hemispheric specialization for emotions allowed us to control for the possible effect of this specialization on their judgments of the chimeras. First, we classified participants according to their hemispheric specialization for emotions as left-preferent, right-preferent or with no preference. To this end, we observed that whatever the direction of the participants' hemispheric specialization, the first observable FAI value was 0.2. We therefore used this score as a liberal criterion for determining the hemispheric categorization of our sample. Participants with a mean SFAI value less than - 0.2 or greater than 0.2 were considered respectively as left- (26.9%) or right-hemisphere preferent (63.5%). Individuals with a score of $-0.2 < 0 < 0.2$ were classified as exhibiting no bias (9.6%). An ANOVA with the SFAI of each baboon chimera as a dependent variable and participants' hemispheric specialization for emotions as the factor showed an effect of hemispheric specialization for emotion on participants' judgments for eyebrow-raising $R^2 = .16$, $F(2, 49) = 4.83$, $p = .01$, and for screeching $R^2 = .15$, $F(2, 49) = 4.22$, $p = .02$, but not for the neutral non emotional category $R^2 < .001$, $F(2, 49) = 0.01$, $p = .99$. A post hoc pairwise comparison using Tukey's HSD test revealed that left-preferent participants

($M.SFAI = -0.32$, $SD = .31$) found the LL baboon chimeric faces for eyebrow-raising more emotionally intense than the right-preferent ones did ($M.SFAI = -0.1$, $SD = .26$). The same effect was observed for screeching between left-preferent participants ($M.SFAI = -0.36$, $SD = .35$) and right-preferent ones ($M.SFAI = -.07$, $SD = .3$).

We recorded all the right and left expressiveness choices for each individual face in order to define the consistency of the participants' judgments for each baboon. This approach allowed us to test for the possible influence of the baboons' and human participants' demographic characteristics (age and sex) on emotional chimeric preferences. A one-sample *t*-test failed to reveal any significant differences in asymmetry for each baboon's face for either the eyebrow-raising and screeching expressions, $t(9) = -1.35$, $p = .19$, $d = -0.6$, 95% CI [-.45, .11] and $t(9) = -1.15$, $p = .27$, $d = -0.51$, 95% CI [-.47, .15] or the neutral non emotional category, $t(9) = 0.74$, $p = .47$, $d = 0.33$, 95% CI [-.18, .35]. A Pearson product moment correlation coefficient similarly failed to reveal any effect of the baboons' age on the assessment of asymmetries for eyebrow-raising, $r(8) = -0.58$, $p = .08$, screeching, $r(8) = -0.35$, $p = .33$, or the neutral category, $r(8) = -0.1$, $p = .77$. An ANOVA where the FAIs for each face served as the dependent measure and the sex variable as the factor, failed to reveal any effect of sex on oro-facial asymmetries in baboons for either the emotional or the neutral categories (screeching: $R^2 = .35$, $F(1, 8) = 1.11$, $p = .07$; eyebrow-raising: $R^2 < .001$, $F(1, 8) = 1.4$, $p = .96$; and neutral: $R^2 = .06$, $F(1, 8) = 1.11$, $p = .48$). For the human participants, a Pearson correlation revealed no link between SFAIs and age for human chimeras, $r(50) = -0.16$, $p = .26$, screeching, $r(50) = -0.25$, $p = .08$, eyebrow-raising, $r(50) = 0.1$, $p = .46$) or the

neutral condition, $r(50) = 0.09$, $p = .09$. Furthermore, we controlled for the gender factor for the human participants. The results showed no effect of gender on the chimera assessments, $R^2 = .03$, $F(1, 50) = 1.8$, $p = .19$. Finally, no gender effect appeared during the assessment of either of the emotional

conditions (screeching: $R^2 < .05$, $F(1, 50) = 0.40$, $p = .53$, and eyebrow-raising: $R^2 = .01$, $F(1, 50) = 0.69$, $p = .41$) or the neutral condition, $R^2 = .02$, $F(1, 50) = 1.27$, $p = .27$.

Table 2

Asymmetry results for subjective (human judgment) assessments of baboon and human composite chimeric faces

	<i>n</i>	Mean (<i>SD</i>)	95% CI	<i>t</i>
Human	52	-.2 (.53)	[-.34, -.05]	-2.67***
Screeching	52	-.16 (.33)	[-.25, -.07]	-3.4***
Eyebrow-raising	52	-.17 (.26)	[-.24, -.1]	-4.67***
Neutral	52	.08 (.38)	[-.02, -.19]	1.6

Notes. CI = Confidence interval; *t* = one-sample *t*-test value. Mean SFAIs for each category of chimeric expression. * $p < .05$. ** $p < .01$. *** $p < .001$.

4. Comparison of the results of the objective and subjective measures

A one-sample *t*-test was performed on the area and length FAIs of all the images selected to create the baboons' chimeras in order to determine whether the objective measures revealed a population bias in the data set. No such bias was found for either side for screeching (area FAI: $t(9) = -1.54$, $p = .14$, $d = -0.74$, 95% CI [-0.17, 0.03] and length FAI: $t(9) = 0.84$, $p = .41$, $d = 0.4$, 95% CI [-0.04, 0.09]) or eyebrow-raising, $t(9) = -0.47$, $p = .64$, $d = -0.21$, 95% CI [-0.05, 0.03]. A Pearson product moment correlation was used to determine whether the measures covaried. For the two emotional categories, no correlation was found for screeching (area FAI: $r(8) = 0.57$, $p = .11$ and length FAI: $r(8) = 0.60$, $p = .09$) or eyebrow-raising, $r(8) = -0.05$, $p = 0.88$.

5. Discussion

5.1. Summary of main results

The results of oro-facial asymmetry for the screeching behavior with objective

assessment and subjective measures indicated a left-hemimouth bias and a LL composite preference respectively. While, for eyebrow-raising, no asymmetry was noticed using objective measures, participants considered the LL chimeras to be significantly more emotionally intense. These results suggest a greater involvement of the right-hemisphere in the control of these emotional behaviors. These findings are in line with the literature on oro-facial asymmetries for vocal and facial emotions in nonhuman primates both in studies

using objective assessment (in rhesus macaques: Hauser, 1993; Hauser & Akre, 2001; in marmosets: Hook-Costigan & Rogers, 1998; in chimpanzees: Fernández-Carriba et al., 2002a, 2002b and in baboons: Wallez & Vauclair, 2011) and in studies using subjective measures (in rhesus macaques: Hauser, 1993; in chimpanzees: Fernández-Carriba et al., 2002a, 2002b, 2004). Regarding the hemispheric specialization underlying emotional perception of facial asymmetries measured with a chimeric task in our sample of human participants, a LL composite preference was found (i.e., right hemisphere involvement). These collective results

(baboons' oro-facial asymmetries and the human chimeric task) are congruent with the commonly accepted assumption that the right hemisphere is more implicated in emotional processing than the left one (e.g., Gainotti, 2012). We observed no preference for the non emotional, neutral category. This latter result is in contradiction with the literature using subjective measures of neutral facial asymmetries in nonhuman primates, specifically in chimpanzees (Fernández-Carriba et al., 2002a, 2002b, 2004) and in humans (e.g., Yecker, Borod, Brozgold, Martin, Alpert, & Welkowitz, 1999).

Moreover, these significant results could not be due to an effect of the random selection of images, as statistical analyses did not reveal any population bias for the images assessed with objective measures. Thus, the leftward bias observed in the subjective measures was not a consequence of an increase in the asymmetry of the baboons' faces. No consistency was found in the participants' right and left choices for each individual face. A similar finding has already been reported for chimpanzees by Fernández-Carriba et al. (2004). These authors suggested that facial asymmetry is such a subtle phenomenon in human and nonhuman primates that it can only be consistently picked up if the sample is sufficiently large. The lack of consistency for each individual face underscores the need to test a larger sample in order to be able to draw valid conclusions from the proportion of responses for each image. Because of our limited sample size, we decided to base our interpretation of the results on the assessments made by each participant.

5.2. Human ability to process baboons' faces

The preferences expressed for the left-half of the face in the two emotional categories suggest that the left-side of the baboon's face, which is predominantly innervated by the contralateral hemisphere (i.e., right) is more strongly involved in the control of emotional expression in this species. The human

judgments appeared to be in accordance with the results of the objective measures for screeching. The human participants therefore demonstrated a highly sensitive ability to process oro-facial asymmetries by detecting the most emotionally intense chimeras of baboons' faces. The question of the human ability to interpret the emotional facial features of other primates has already been raised, especially regarding chimpanzees (Ekman, 1973). Fernández-Carriba et al. (2002b; 2004) have addressed some of the issues concerning this human ability by comparing "expert" and "naïve" judgment of chimpanzees' face chimeras and noticed no significant difference. For the authors, the participants might have processed oro-facial asymmetry of chimpanzees' chimeras as they would do for human faces because of some facial homologous features. Concerning the baboons, their facial repertoire has also shown some homologies with humans. For instance, the fear grimace that accompanies screeching in baboons has been associated with the human smile that can sometimes carry a message of appeasement in an unpleasant or awkward situation (Goldenthal, Johnston, & Kraut, 1981). We can therefore presume that participants might have processed the baboons' faces in a rather similar way as they would do with human expressions.

5.3. Two different methods yielding two different results for eyebrow-raising

A discrepancy was found between the results obtained by the two methods for eyebrow-raising. While no significant asymmetry was observed with the objective measure, a strong and significant preference for the LL chimera emerged with the subjective measures. This latter finding highlights two interesting points about the assessment of the upper part of the face. Firstly, the literature on hemispheric innervation of the facial muscles in human and nonhuman primates reports some discrepant results. Rinn (1984) has argued that the upper

part of the human face is bilaterally innervated and similar findings have been reported for nonhuman primates (Morecraft, Louie, Herrick, & Stilwell, 2001). However, recent studies in humans revealed ipsilateral innervations of the upper part of the face by the right-hemisphere (Asthana & Mandal, 1997; Richardson et al., 2000; Ross, Prodan, & Monnot, 2007). Secondly, such discrepancies in results for the same facial feature of emotion (i.e., eyebrow-raising) could be attributed to the methodology used. Kowner (1995) has argued that contradictions in the empirical findings reported in the human literature on hemispheric lateralization of emotions could be due to methodological factors. Further investigations using alternative methodologies (for example, the digitalization of facial movements during the display of eyebrow-raising; for details, see Richardson et al., 2000) could contribute to fully understand the neurophysiological mechanisms underlying eyebrow-raising behavior in baboon.

5.4. Influence of the left-hemisphere on judgments of baboons' emotional chimeras

Rather surprisingly, the participants who displayed a right-hemivisual field preference for the human chimeric faces (i.e., left-hemisphere dominance for emotion processing) found the LL baboon chimeras more emotionally intense than the RR chimeras during screeching and eyebrow-raising. No previous study of human judgments of oro-facial asymmetries in nonhuman primates has ever concurrently assessed the participants' hemispheric specialization for emotions. For the screeching behavior, if we discussed our results in line with the valence theory, we can surmise that the participants with left-hemisphere dominance for emotional processing interpreted the screeching as a positive emotion analogous to a human smile (Goldenthal et al., 1981), while the participants with a right-hemisphere dominance identified this behavior as a negative emotion.

Differences in emotional valence categorization by human judges for facial expressions have already been reported, notably in chimpanzees (Waller, Bard, Vick, & Smith Pasqualini, 2007). Concerning eyebrow-raising, studies investigating visual preferences during face perception in humans have pointed to a strong visual preference for the eye region (e.g., Henderson, Willimas, & Falk, 2005; Martin-Malivel, Mangini, Fagot, & Bierderman, 2006). Furthermore, Kano and Tomonaga (2010) attempted to determine the pattern of face scanning by humans during the display of emotional facial expressions by chimpanzees. These authors found that participants maintained their focus on the eye regions whatever the emotional expression. The eyebrow-raising corresponds to a meaningful emotional communicative signal in social communication and it is therefore morphologically and functionally related in both human and nonhuman primate species. After reviewing the literature on hemispheric specialization for emotions, Borod et al. (1997) reached the conclusion that, during the processing of intense facial expressions, while the right-hemisphere may well be superior in its ability to respond very rapidly for some emotional expressions, the left-hemisphere may superimpose itself on the overall pattern of right-hemisphere superiority because of its communicative abilities (Workman, Peters, & Taylor, 2000). The findings concerning eyebrow-raising could indicate that humans who are left-lateralized for emotions could have been more accurate in their identification of chimeras expressing particularly strong emotions, and hence the chimeric face conveying the most emotional communicative signal.

5.5. Symmetry in baboons' neutral faces

No significant result was obtained for the non emotional neutral category. This result contrasts with the literature on subjective assessments of neutral facial asymmetries in human and nonhuman primates (Fernández-Carriba et al., 2002a, 2002b; 2004). Studies of

human assessments of human neutral chimeric faces have traditionally and consistently reported a left-sided asymmetric preference (e.g., Yecker et al., 1999). A left-half preference has also been found for chimpanzees' neutral faces in a chimeric task (Fernández-Carriba et al., 2002a, 2002b, 2004). Because baboons have a very prognathous jaw, the corners of the mouth cannot be clearly distinguished when the mouth is closed, making it impossible to perform objective measures properly. We had therefore come to the conclusion that human assessment of the non emotional neutral category constituted the most accurate methodology for determining the possible presence of oro-facial asymmetries in baboons. In our study, the human judges seemed to be spontaneously skilled at interpreting facial expressions in baboons. This was most probably due to the functional similarity between the expressive behaviors of baboons and humans. There are, however, considerable differences in their facial morphology. Because of this discrepancy, the perception of the most communicative hemiface of a neutral baboon's face by naive adult participants may have been diminished by the species-specific perceptual effect (Dufour et al., 2006; Pascalis & Bachevalier, 1998). In view of the participants' lack of experience concerning the facial morphology and behavior of baboons, the notion of "expressiveness" for neutral faces in baboons may thus not have been an appropriate instruction for these naive human judges.

6. Role of sex and age

The baboons' sex and age did not affect the asymmetry of the facial and vocal productions observed in our two studies. Furthermore, the participants' gender and age affected neither their assessments of oro-facial asymmetries in the human chimeric faces, nor those of the screeching, eyebrow-raising and non emotional neutral expressions of the baboons. These findings are in line with results

of studies indicating that age (Moreno, Borod, Welkowitz, & Alpert, 1990) and gender (Borod et al., 1997) have no effect on the hemispheric control of facial emotional expressions.

7. Conclusion

A left-hemiface asymmetry during the production of facial and vocal emotional expressions in baboons was revealed by both objective and subjective measures. The apparent involvement of the right-hemisphere in emotional facial expressions in baboons and in humans supports the notion that functional asymmetries such as emotional behavior might be shared among different primate species. Some interesting results regarding the observers' hemispheric lateralization for emotions and the assessment of the upper part of the baboon faces emerged from this study. To our knowledge, this is the first time that the influence of hemispheric specialization for emotions on the processing of asymmetrical emotional expressions in nonhuman primates has been addressed, and our results underscore the usefulness of conducting further research to comprehend this phenomenon. The results of the assessments by human participants with no prior experience of facial asymmetries in baboons showed that, regarding the lateralization of emotions, they processed the baboons' faces in very much the same way as they process human facial expressions.

Acknowledgements

The authors would like to thank Julie Gullstrand and Geoffrey Montes for their help in collecting some of the data, Dr Guy Dubreuil for permission to conduct the study at the CNRS primate field station in Rousset (France) and the caretakers for their assistance. We also want to thank Meriem Kasdarli for her help with the English version, Thomas Wallez for his help in conducting the study and Anaïs Maugard for her assistance in developing the

material. This research was supported by a French National Research Agency (ANR) grant, reference ANR-08-BLAN-0011_01. The writing of this paper was made possible by a fellowship from the Medical Research Foundation to C. W.

References

- Adolphs, R., Jansari, A., & Tranel, D. (2001). Hemispheric perception of emotional valence from facial expressions. *Neuropsychology*, 15, 516-524. doi:10.1037/0894-4105.15.4.516
- Asthana, H. S., & Mandal, M. K., (1997). Hemiregional variations in facial expression of emotions. *British Journal of Psychology*, 88, 519-525. doi:10.1111/j.2044-8295.1997.tb02654.x
- Borod, J. C. (1993). Cerebral mechanisms underlying facial, prosodic, and lexical emotional expression: A review of neuropsychological studies and methodological issues. *Neuropsychology*, 7, 445-463. doi:10.1037/0894-4105.7.4.445
- Borod, J. C., Haywood, C. S., & Koff, E. (1997). Neuropsychological aspects of facial asymmetry during emotional expression: A review of the normal adult literature. *Neuropsychology Review*, 7, 41-60. doi:10.1007/BF02876972
- Bourne, V. J. (2008). Chimeric faces, visual field bias, and reaction time bias: Have we been missing a trick? *Laterality*, 13, 92-103. doi:10.1080/13576500701754315
- Burrows, A. M., Waller, B. M., Parr, L. A., & Bonar, C. J. (2006). Muscles of facial expression in the chimpanzee (*Pan troglodytes*): Descriptive, comparative and phylogenetic contexts. *Journal of Anatomy*, 208, 153-167. doi:10.1111/j.1469-7580.2006.00523.x
- Chevalier-Skolnikoff, S. (1973). Facial expressions of emotions in nonhuman primates. In P. Ekman (Ed.), *Darwin and facial expression: A century of research in review* (pp. 11-83). New York: Academic Press.
- Darwin, C. (1998). *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. New York: Oxford University Press. (Original work published 1872).
- Davidson, R. J., Shackman, A. J., & Maxwell, J. S. (2004). Asymmetries in face and brain related to emotion. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 389-391. doi:10.1016/j.tics.2004.07.006
- Dufour, V., Pascalis, O., & Petit, O. (2006). Face processing limitation to own species in primates: a comparative study in brown capuchins, Tonkean macaques and humans. *Behavioural Processes*, 73, 107-113. doi:10.1016/j.beproc.2006.04.006
- Ekman, P. (1973). Cross-cultural studies of facial expression. In P. Ekman (Ed.), *Darwin and facial expression: A century of research in review* (pp. 169-222). New York: Academic Press.
- Estes, R. (1991). *The behavior guide to African mammals*. Berkeley: University of California.
- Farroni, T., Csibra, G., Simion, F., & Johnson, M. H. (2002). Eye contact detection in humans from birth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 9602-9605. doi:10.1073/pnas.152159999
- Fernández-Carriba, S., Loeches, A., Morcillo, A., & Hopkins, W. D. (2002a). Asymmetry in facial expression of emotions by chimpanzees. *Neuropsychologia*, 40, 1523-1533. doi:10.1016/S0028-3932(02)00028-3
- Fernández-Carriba, S., Loeches, A., Morcillo, A., & Hopkins, W. D. (2002b). Functional asymmetry of emotions in primates: New findings in chimpanzees. *Brain Research Bulletin*, 57, 561-564. doi:10.1016/S0361-9230(01)00685-2

- Fernández-Carriba, S., Loeches, A., Morcillo, A., Washburn, D. A., & Hopkins, W. D. (2004). Human assessment of chimpanzee facial asymmetry. *Laterality*, 9, 1-17. doi:10.1080/13576500342000095
- Gainotti, G. (2012). Unconscious processing of emotions and the right hemisphere. *Neuropsychologia*, 50(2), 205-218. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.12.005
- Goldenthal, P., Johnston, R. E., & Kraut, R. E. (1981). Smiling, appeasement, and the silent bared-teeth display. *Ethology and Sociobiology*, 2, 127-133. doi:10.1016/0162-3095(81)90025-X
- Graves, R., & Landis, T. (1990). Asymmetry in mouth opening during different speech tasks. *International Journal of Psychology*, 25, 179-189. doi:10.1080/00207599008247856
- Hauser, M. (1993). Right hemisphere dominance for the production of facial expression in monkeys. *Science*, 261, 475-477. doi:10.1126/science.8332914
- Hauser, M., & Akre, K. (2001). Asymmetries in the timing of facial and vocal expressions by rhesus monkeys: Implications for hemispheric specialization. *Animal Behaviour*, 61, 391-400. doi:10.1006/anbe.2000.1588
- Henderson, J. M., Willimas, C. C., & Falk, R. J. (2005). Eye movements are functional during face learning. *Memory and Cognition*, 33, 98-106. doi:10.1016/0028-3932(81)90110-X
- Hiscock, M., & Kinsbourne, M. (1995). Phylogeny and ontogeny of cerebral lateralization. In R. J. Davidson & K. Hugdahl (Eds.), *Brain asymmetry* (pp. 535-578). Cambridge, MA: MIT Press.
- Hook-Costigan, M. A., & Rogers, L. J. (1998). Lateralized use of the mouth in production of vocalizations by marmosets. *Neuropsychologia*, 36, 1265-1273. doi:10.1016/S0028-3932(98)00037-2
- Indersmitten, T., & Gur, R. C. (2003). Emotion processing in chimeric faces: Hemispheric asymmetries in expression and recognition of emotions. *The Journal of Neuroscience*, 23(9), 3820-3825.
- Kano, F., & Tomonaga, M. (2010). Face scanning in chimpanzees and humans: Continuity and discontinuity. *Animal Behaviour*, 79, 227-235. doi:org/10.1016/j.anbehav.2009.11.003
- Kowner, R. (1995). Laterality in facial expressions and its effect on attributions of emotion and personality: A reconsideration. *Neuropsychologia*, 33, 539-559. doi.org/10.1016/0028-3932(94)00137-E
- Leavens, D. A., Hostetter, A. B., Wesley, M. J., & Hopkins, W. D. (2004). Tactical use of unimodal and bimodal communication by chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*, 67, 467-476. doi:10.1016/j.anbehav.2003.04.007
- Levy, J., Heller, W., Banich, M. T., & Burton, L. A. (1983). Asymmetry of perception in free viewing of chimeric faces. *Brain and Cognition*, 2, 404-419. doi:10.1016/0278-2626(83)90021-0
- Losin, E. R., Freeman, H., Russell, J. L., Merguerditchian, A., & Hopkins, W. D. (2008). Left hemisphere specialization for oro-facial movements of learned vocal signals by captive chimpanzees. *PLoS ONE*, 3, 1-7. doi:10.1371/journal.pone.0002529
- Martin-Malivel, J., Mangini, M. C., Fagot, J., & Bierderman, I. (2006). Do humans and baboons use the same information when categorizing human and baboon faces? *Psychological Science*, 17, 599-607. doi:10.1111/j.1467-9280.2006.01751.x
- Morecraft, R. J., Louie, J. L., Herrick, J. L., & Stilwell-Morecraft, K. S. (2001). Cortical innervations of the facial nucleus in the non-human primate. A new interpretation of the effects of stroke and related subtotal brain

- trauma on the muscles of facial expression. *Brain*, 124, 176-208. doi:10.1093/brain/124.1.176
- Moreno, C. R., Borod, J. C., Welkowitz, J., & Alpert, M. (1990). Lateralization for the expression and perception of facial emotion as a function of age. *Neuropsychologia*, 28, 199-209. doi:10.1016/0028-3932(90)90101-S
- Pascalis, O., & Bachevalier, J. (1998). Face recognition in primates: a cross-species study. *Behavioural Processes*, 43, 87-96. doi:10.1016/S0376-6357(97)00090-9
- Preuschoft, S. (2000). Primate faces and facial expressions. *Social Research*, 67(1), 245-271.
- Richardson, C. K., Bowers, D., Bauer, R. M., Heilman, K. M., & Leonard, C. M. (2000). Digitizing the moving face during dynamic displays of emotion. *Neuropsychologia*, 38, 1028-1039. doi:10.1016/S0028-3932(99)00151-7
- Rinn, W. B. (1984). The neuropsychology of facial expression: A review of the neurological and psychological mechanisms for producing facial expressions. *Psychological Bulletin*, 95, 52-77. doi:10.1037/0033-2909.95.1.52
- Ross, E. D., Prodan, C. I., & Monnot, M. (2007). Human facial expressions are organized functionally across the upper-lower facial axis. *The Neuroscientist*, 13, 433-446. doi:10.1177/1073858407305618
- Waller, B. M., Bard, K. A., Vick, S. J., & Smith Pasqualini, M. C. (2007). Perceived differences between chimpanzee (*Pan troglodytes*) and human (*Homo sapiens*) facial expressions are related to emotional interpretation. *Journal of Comparative Psychology*, 121, 398-404. doi:10.1037/0735-7036.121.4.398
- Wallez, C., & **Vauclair, J.** (2011). Right hemisphere dominance for emotion processing in baboons. *Brain and Cognition*, 75, 164-169. doi:10.1016/j.bandc.2010.11.004
- Workman, L., Peters, S., & Taylor, S. (2000). Lateralization of perceptual processing of pro- and anti-social emotions displayed in chimeric faces. *Laterality*, 5, 237-249. doi:10.1080/713754378
- Yecker, S., Borod, J. C., Brozgold, A., Martin, C., Alpert, M., & Welkowitz, J. (1999). Lateralization of facial emotional expression in schizophrenic and depressed patients. *Journal of Neuropsychiatry and Clinical Neurosciences*, 11(3), 370-379

3.3. Conclusions générales

A la lecture des résultats des deux premiers articles présentés dans ce chapitre, nous pouvons conclure en l'existence d'une asymétrie oro-faciale en faveur de l'hémi-visage gauche. Ce résultat suggère une latéralisation hémisphérique droite des processus associés à la production de signaux communicatifs socio-émotionnels chez le babouin olive. Ce résultat conforte l'hypothèse de la dominance de l'hémisphère droit dans le traitement des émotions pour cette espèce. L'utilisation des visages chimériques en miroir pour tester l'existence d'un biais en faveur d'un hémi-visage lors d'une expression non émotionnelle neutre, témoigne d'une absence de latéralité préexistante qui aurait pu influencer les asymétries oro-faciales mesurées au cours de la production des comportements émotionnels.

L'idée que l'homme est capable de déterminer la latéralisation hémisphérique des émotions dans une espèce de primates non humains est validée. Les participants ont dans l'ensemble significativement plus choisi des visages constitués d'hémi-visages GG, reflétant l'implication de l'hémisphère droit pour le contrôle des émotions déjà notée dans la première étude. Ils ont montré, de ce fait, une capacité spontanée à déceler le visage le plus expressif et le plus communicatif émotionnellement.

Deux résultats rapportés dans l'article II suscitent un intérêt particulier et devraient être examinés plus amplement à l'occasion d'investigations futures. Il est intéressant de noter que les participants dont les processus associés à la perception des émotions sont contrôlés principalement par l'hémisphère gauche démontrent une habilité supérieure pour juger les visages des babouins par rapport aux participants qui montrent un contrôle par l'hémisphère droit. La prise en compte des conséquences de cette différence de capacités de discrimination

selon la latéralisation hémisphérique chez l'homme dans la perception des asymétries oro-faciales et de l'intensité émotionnelle pour des visages de singes pourrait être une voie d'exploration intéressante pour comprendre la complexité des mécanismes impliqués dans la communication socio-émotionnelle chez l'homme.

Enfin, des contradictions concernant l'existence d'asymétries pour l'expression de la menace ont été décelées. Différentes perspectives explicatives peuvent être proposées pour comprendre ce phénomène, dont le recours à une méthodologie différente de celle utilisée dans notre première étude qui peut amener à se questionner sur les qualités et les défauts propres aux deux méthodes. Cependant, l'objectif premier de cette présente thèse est tout d'abord d'approfondir et d'apporter de nouvelles connaissances concernant la latéralisation hémisphérique de la communication socio-émotionnelle chez le primate non humain. De fait, nous n'avons pas persisté dans nos investigations avec l'intention d'élaborer une nouvelle méthodologie à appliquer pour mesurer les asymétries oro-faciales chez le primate non humain (voir néanmoins la partie consacrée aux perspectives). De plus, la différence de résultats observés entre les deux méthodes concerne le comportement de menace impliquant la partie haute du visage des singes. Les travaux sur l'innervation hémisphérique de cette zone du visage montrent des résultats contradictoires (cf. Chapitre 1); ainsi, nous avons continué au cours de nos recherches à utiliser la méthode élaborée par Hook-Costigan et Rogers (1998) qui ne concerne que la partie basse du visage.

Ces premières études ont permis de démontrer l'existence d'une implication hémisphérique droite pour le traitement des processus cognitivo-émotionnels chez le babouin olive. En raison de cette nouvelle connaissance concernant l'adulte babouin et de celles

rapportées dans la littérature primatologique, un aspect fonctionnel primordial lié à l'importance d'une spécialisation hémisphérique des émotions nous est apparue comme très partiellement abordée, voir négligée. En effet, il n'existe pas d'études systématiques de la latéralisation hémisphérique des processus cognitivo-émotionnels chez le jeune primate non humain. En raison de cette lacune, nous aborderons, dans le prochain chapitre, une recherche réalisée sur le jeune babouin (*Papio anubis*) et sur le jeune macaque (*Macaca mulatta*) en relation avec des comportements cruciaux pour leur développement socio-émotionnel, à savoir les appels de détresse en situation de sevrage.

Chapitre 4 - Latéralisation hémisphérique des émotions chez l'enfant babouin et macaque



4.1. Article III – Etude chez le jeune babouin et le jeune macaque

4.1.1. Introduction et problématique

La littérature concernant la latéralisation hémisphérique des émotions chez l'enfant humain indique que la spécialisation cérébrale des mécanismes impliqués dans les premiers échanges affectifs dyadiques est essentielle pour le développement socio-émotionnel de celui-ci. Il est largement reconnu que, durant les premières semaines de vie, le développement moteur et socio-émotionnel entre le bébé primate humain et non humain présente de grandes similarités. C'est au cours des premières semaines de vie que l'enfant connaîtra des expériences émotionnelles qui contribueront à ses capacités d'adaptation aux changements environnementaux et à la construction de son système de communication avec ses partenaires sociaux. Cependant, comme nous l'avons indiqué dans le chapitre précédent, l'existence d'une latéralisation hémisphérique des émotions chez le jeune primate non humain n'a été que superficiellement abordée. Nous présenterons dans ce chapitre une étude portant sur la recherche d'une latéralisation précoce des émotions chez le jeune macaque et chez le jeune babouin lors de la production de comportements socio-émotionnels essentiels à leur développement.

4.1.2. Méthode

Nous avons sélectionné des comportements produits lors de la période de sevrage. Lorsque la mère rejette son enfant, ce dernier émet essentiellement deux vocalisations propres au répertoire vocal du jeune primate non humain que l'on nomme « appels de détresse ». Ces

deux vocalisations reflètent un état émotionnel négatif de l'individu et sont présentes dans les deux espèces étudiées. A cet effet, nous avons observé 14 macaques (10 femelles et 4 mâles, $M = 8.86$; $SE = 0.55$) et 17 babouins (9 femelles et 8 mâles, $M = 6.71$; $SE = 0.64$) âgés de moins de un an à un an. Les comportements d'appels de détresse étudiés étaient le « cooing » et le « screaming » chez le macaque et le « moaning » et le « gecking » chez le babouin. Des similitudes sont observables entre les vocalisations émises par les deux espèces, outre le fait qu'elles sont produites toutes les deux lors de la période sevrage. Le « cooing » chez le macaque et le « moaning » chez le babouin correspondent à des vocalisations répétitives, faibles et d'une tonalité grave avec différents harmoniques durant lesquelles l'individu a la bouche en forme de « O ». Ces vocalisations sont parfois accompagnées de vocalisations de « screaming » et de « gecking » (respectivement produites par le macaque et le babouin). Celles-ci sont aigües et répétitives et la bouche de l'individu est ouverte sans que l'on voie les dents. Nous avons utilisé la même méthodologie que pour la première étude (Article I), mais la procédure de mesure des asymétries oro-faciales a été répétée trois fois pour chaque image.

4.1.3. Résultats

Pour l'appel de détresse de « cooing » chez le macaque et de « gecking » chez le babouin, une asymétrie en faveur de l'hémi-bouche gauche a été observée, tandis que pour le « screaming » chez le macaque, un biais à droite a été noté. Aucune asymétrie n'est apparue pour la vocalisation de « moaning » chez le babouin.

4.1.4. Discussion

Les résultats obtenus montrent qu'un pattern de latéralité cérébrale précoce émerge pour certains comportements socio-émotionnels chez le jeune babouin et le jeune macaque. Une dominance hémisphérique droite pour les comportements socio-émotionnels de « cooing » et de « gecking » apparaît précocement. Cette prédominance de l'hémisphère droit lors de la production de comportements négatifs conforte la théorie en faveur d'une dominance hémisphérique droite pour le contrôle des émotions négatives. Aussi, l'existence d'une latéralisation hémisphérique à droite pour ces signaux d'appels de détresse suggère que les processus affectifs sont traités efficacement permettant ainsi un bon développement socio-émotionnel de l'individu (Schore, 2000, 2001). Cependant, l'observation d'une implication de l'hémisphère gauche pour le « screaming » va à l'encontre des théories majeures concernant la spécialisation cérébrale pour la production d'émotions négatives (Borod, Koff, et al., 1998 ; Davidson, 1995 ; Gainotti, 2012). Une des explications possibles concerne le niveau de stress et d'émotion de peur lors de la production de ce comportement qui peut être plus important dans la population de macaques en raison de leur environnement de captivité. En effet, selon une littérature récente sur la latéralisation hémisphérique de certaines émotions spécifiques telles que la peur extrême, l'implication de l'hémisphère gauche serait favorisée pour traiter plus efficacement ce type d'émotions (e.g., Fusar-Poli, et al., 2009).



Research report

First evidence of population-level oro-facial asymmetries during the production of distress calls by macaque (*Macaca mulatta*) and baboon (*Papio anubis*) infants

Catherine Wallez*, Jacques Vauclair

Center for Research in the Psychology of Cognition, Language & Emotion, Department of Psychology, Aix-Marseille University, 29 Ave. Robert Schuman, 13621 Aix-en-Provence Cedex 1, France

HIGHLIGHTS

- Oro-facial asymmetry measures during the production of crying in infant monkeys.
- Precocious hemispheric patterns for distress calls in macaques and baboons.
- Sex and specific vocalizations effects on hemispheric specialization.
- Review of the comparative literature on lateralization of emotions in primates.

ARTICLE INFO

Article history:
Received 23 April 2012
Received in revised form 3 June 2012
Accepted 5 June 2012
Available online xxx

Keywords:
Infant distress calls
Hemispheric specialization
Emotions
Socio-emotional development
Nonhuman primates
Ontogeny

ABSTRACT

Infant distress calls are vocal communicative signals present in most animals. In nonhuman primates, they correspond to critical vocalizations for caregiving and contribute to the socio-emotional development of the individual. To our knowledge, no systematic study on the development of oro-facial hemispheric specialization in nonhuman primates infants is available. Thus, we proposed to assess to what extent emotional behaviors underlying distress calls in macaques and in baboons younger than 1 year of age may express lateralization. For the first time, a population-level cerebral lateralization was found for screaming and cooing calls in macaques and for the moaning call in baboons. However, differences in patterns of lateralization were found between the two vocalizations produced by macaques (for cooing, the left-side of the mouth opened widest than the right one and for screaming, a preference toward the right side of the mouth was noticed) as well as a sex effect for cooing. Our findings are discussed within the comparative literature in order to comprehend the ontogenetic and phylogenetic changes of hemispheric specialization for emotions in the primate order.

© 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

An evolutionary comparative perspective with nonhuman primates can be very productive in order to fully understand human developmental processes. Numerous observations and experimental studies have been carried out mostly with chimpanzees because of the phylogenetic proximity and the behaviors shared in early postnatal period with humans [for a review, see 1]. Infant distress calls are the primary means of communication in infants and has been widely reported in the primate order as well as in other mammals [for reviews, see 2,3] which reinforces the idea that distress calls need to be considered by researchers. Indeed, Newman [4] reported a convergent developmental course of acoustic structures for infant distress calls between distant species (i.e.,

macaques and marmosets) which suggests that they emerged early in primate evolution and has remained little changed. Evidence that the same neural lateralization patterns underlie negative emotions like distress calls between human and nonhuman primates would reinforce this hypothesis. Furthermore, studies in the human child reveal that efficient brain lateralization development for vocal and facial productions processing during dyadic affective communications is critical for an adapted infant mental health [5]. This facilitates the expansion of the child's coping capacities to a rapidly changing environment and response to stress [5]. To elucidate cerebral lateralization of emotions in human and nonhuman, some authors have used a suitable non-invasive index by assessing oro-facial asymmetries during facial expressions and vocal productions of emotional behaviors [e.g., in human: 6, in nonhuman primate: 7]. This measure is particularly reliable to infer cerebral specialization during expression of emotions because each side of the lower part of the face is more innervated by its contralateral hemisphere [8].

Regarding the human infant literature on oro-facial asymmetries during the production of emotions, contradictory results can

* Corresponding author. Tel.: +33 4 42 27 42 82; fax: +33 4 42 38 91 70.
E-mail address: catherine.wallez@univ-amu.fr (C. Wallez).

be highlighted. Earlier studies revealed a right-sided bias (i.e. left hemisphere) in infants (age-range from 6.5 to 13.5 months) during the expression of positive and negative emotions [9,10]. More recently, Schuetze and Reid [11] found a left hemiface bias during the expression of negative emotions (age-range: 12–24 months) and Holowka and Petitto [12] noticed a difference of hemispheric specialization according to functional activity, namely a right hemimouth asymmetry during babbling and a leftward one during smiling (age-range: 5–12 months). Collectively, these findings do not provide sufficient clues for understanding the developmental course of the neural structures underlying emotional processing in childhood. Furthermore, in adult humans, the cerebral specialization for emotions is considered achieved, though discrepancies between studies results remain [for a review, see 13]. Indeed, some researchers found that the right hemisphere is predominant for emotions processing either positive or negative [e.g., 6,14], whereas others demonstrated that the right hemisphere is implicated for negative emotions and the left hemisphere for positive ones [15]. Considering their phylogenetic proximity with humans, evidence of lateralization for emotional behaviors in nonhuman primates may provide some clues to how hemispheric specialization evolved in humans [for reviews, see 16–18].

Historically, cerebral and behavioral asymmetries have been regarded as exclusive features of human beings [e.g., 19]. However, this latter view has been challenged by evidence of behavioral asymmetries in a wide range of vertebrates' species [20] including nonhuman primates [16]. By contrast, the cerebral lateralization in very young nonhuman primates is subject for debate. MacNeilage et al. [21] argued, in a review of the literature on hand preference in nonhuman primates, that researches integrating young subjects in their sample skewed the results. Indeed, behavioral asymmetries studies on infant and juvenile nonhuman primates showed either an absence or a lesser degree of lateralization than that reported in adults. Such findings led some authors to hypothesize that it may reflect an incompletely developed nervous system for the control of functional processes [22–24]. Nonetheless evaluations of neurobehavioral integrity using the Neonatal Behavioral Assessment Scale [NBAS; 25] in infant chimpanzees revealed the existence of lateral biases for head orientation, hand-to-hand and hand-to-mouth behaviors, defensive grasps and stepping reflexes [26–29]. Furthermore, Hopkins and Bard [27] reported that asymmetrical hand-to-mouth behaviors were associated with neonatal arousal which highlighted the importance of self-calming behaviors for the development of motor lateralization processing. Emotional vocal and facial productions, such as infant distress calls in nonhuman primates are believed to be under the control of the hypothalamic and interrelated limbic system [30], portions of the brain that are concerned with emotional functions in humans [for a review, see 31]. Thus, investigations about hemispheric specialization for vocal and facial productions in infant nonhuman primates are indispensable to determinate the lateralization of the particular neuropsychological mechanisms involved in these phenomena.

To our knowledge, only two studies have addressed the issue of vocal and facial productions asymmetries in infants nonhuman primates [32,33]. However, their results reported no oro-facial asymmetries or only an hemimouth preference at the individual level [32,34]. Regardless of these sparse studies and the weakness of the results, no robust conclusions can be drawn about the existence of an early hemispheric specialization for emotional processing in infant nonhuman primates. By contrast, studies that have examined oro-facial movements in adult nonhuman primates during vocal and facial productions showed a prominent activation of the right hemisphere [18,35,36]. Thus, a left hemimouth asymmetry during oro-facial emotional expressions has been mostly reported in chimpanzees [37–39], in macaques [32,34], and in baboons [40]. However, Hook-Costigan and Rogers [7] noticed a discrepancy of

hemispheric specialization according to the valence of the vocalization in a population of marmosets. A left hemimouth asymmetry was found for fear vocalizations (negative emotion) and a right one (i.e. left hemisphere) for a contact call production (positive emotion).

The gathered evidence about oro-facial asymmetries during vocal and facial productions in human and nonhuman primates remains too disparate to shed lights on the major steps of the evolution of hemispheric specialization for emotions in the primate order. New investigations seem necessary to elucidate the ontogenetic as well as the phylogenetic changes of hemispheric lateralization for emotional processing in human and nonhuman primates. The aim of this study was to examine oro-facial asymmetry during infant distress calls in macaque and in baboon infants in order to determinate if a lateralized cerebral pathway is involved for the production of this behavior. Hemispheric specialization of infant baboons and infant macaques have never been examined specifically, whereas adult baboons demonstrated a clear right hemispheric dominance for processing negative emotions [40]. Therefore, we propose to determinate to what extent the neural mechanisms are efficient for the treatment of emotional facial and vocal productions (i.e., infant distress calls) in the first year of life in our two samples. In addition, if a cerebral lateralization appeared, we expect to find a right hemisphere involvement (i.e., left hemimouth asymmetry) during the production of infant distress calls because of their negative valence.

2. Method

2.1. Subjects and housing

The study was conducted at the field station of the CNRS Primatology Center in Rousset sur Arc (France) from November 2010 to February 2011. Facial and vocal expressions were recorded in two species of nonhuman primates: 14 macaques (*Macaca mulatta*) and 17 baboons (*Papio anubis*). We selected individuals aged 1 year old or younger. Data were collected from 17 baboon infants, 9 females and 8 males (age-range: 2–10 months; mean = 6.71; S.E. = 0.64). Baboons were housed in social groups in parks or in large cages connected to indoor quarters (15–650 m²). Regarding the macaques' sample, data were obtained from 14 infants, 10 females and 4 males (age-range: 5–12 months; mean = 8.86; S.E. = 0.55). Macaques were living in social groups divided into six large compounds of outdoor and indoor areas (respectively: 18 m² and 11 m²). The two species had access to water ad libitum and had the same diet (monkey chow, fruits and vegetables twice a day). All the videotapes were recorded before the feeding periods. Observations were made in accordance with CNRS guidelines on animal care.

2.2. Behaviors of interest

We focused on the two predominant species-specific emotional vocalizations emitted by infants and juveniles' baboons and macaques. These two emotional behaviors occurred mostly during weaning, i.e., the period during which the mother starts to gradually reject the infant in order to attainment its complete self-sufficiency. The associated vocalizations are described as "infant distress calls" and are characterized as "weaning tantrums" [41,42]. The first vocalization is called "coo" in the macaque [42–44] and "moan" in the baboon [41,45]. The "coo" and the "moan" calls correspond to a negative behavior. To produce it, the infant makes a tonal pursed-lip vocalization with several harmonics displayed at a very low rate. When the infant is rejected from the mother, it attempts to get closer to her or to another individual in the group. The production of the vocalization also serves to reassure the infant. The second behavior observed is named "geck" in the baboon [41,45] and "screams" calls in the macaques [43,46]. The geck and the screams calls are negative behaviors produced immediately after a mother rebuff. A high repetitive pitch vocalization is emitted and then followed by a moan or a coo call according to the species. In that circumstance, the infant runs in an incoherent manner (most frequently noticed in baboons) with several stops in ventral positioning against the ground during the moving. In our comparative analysis of these vocalizations between the two species, each one occurred in the same context corresponding to the same communicative signal and have a comparable baseline acoustical structure.

2.3. Data sampling and procedure

Infants' distress calls are vocalizations proper to infancy and can be displayed in several contexts (e.g., when infants are isolated, in potential danger, in pain, etc.). Thus, we focused (video-recording) on the set of the infants' population that emitted the calls after their mother had just rejected them.

All video sequences were recorded in an opportunistic and naturalistic way. The observer never instigated a stressful situation in order to increase potentially rejection's behaviors from the mothers. Then, the video sequences were viewed in order to select the image of the greatest exaggeration of the facial emotional expression with Avidemux 2.5.1 video editor. A total of 230 still pictures providing from 31 infants were analyzed. For baboons, 85 still images of distress calls produced by 17 subjects were videotaped. For moaning, we recorded 29 still pictures from 11 infants. For gecking, 56 pictures from 12 individuals were collected. Furthermore, a total of 145 pictures of 14 macaques were extracted from videotapes. For cooing behavior, we collected 77 images from 11 individuals and for screaming calls 68 pictures from 9 individuals. In order to increase the number of individuals per emotional behavior in the sample size, we decided to incorporate the individuals' still pictures of which we only had one (3%) or two (2%) images in an expression category.

Behavioral sequences were recorded on a SANYO Xacti VPC-FH1 dual camera (60 fps, HD). Still images of full expressions were captured from the videos with Avidemux 2.5.1 video editor. The observer viewed the preselected emotional behavior sequences frame-by-frame in order to extract the emotional pick of each oro-facial expression that was produced frontally with respect to the camera. Then, the still images were manipulated following the procedure developed by Hook-Costigan and Rogers [7]. Adobe Photoshop CS2 was used to rotate the face into a vertical position. A line was drawn between the inner corners of the eyes. According to a horizontal grid, the face was rotated until the line was perfectly parallel to this reference point. The measurements of the oro-facial asymmetries were computed with Image J 1.43u (Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA). A second line perpendicular to the first one and passing through its midpoint was drawn to bisect the face. Then, lines were traced between the outer eyes corners and mouth corners to the midline and measured in pixels. The surface of the hemimouth was also calculated in pixels by drawing around the inner side of each hemimouth with a freehand tool. In order to determinate oro-facial lateralization of each individual, two Facial Asymmetry Indexes (FAIs) were calculated for the mouth opening: the length (length-FAI) and the area (area-FAI). To obtain the FAI, the left hemimouth measure is subtracted from the right hemimouth measure and divided by the sum of the right and left measures (FAI = (right – left)/(right + left)). The FAIs' results lay on a continuum of –1.0 to 1.0. Positive values indicate a right asymmetry and negative values a left asymmetry while the absolute values of FAIs (ABFs) indicate the strength of hemiface asymmetries. Finally, according to previous studies on oro-facial asymmetry [7,38,39], a FAI for eyes (eFAI) was computed and was subtracted from length and mouth FAIs to adjust for possible asymmetries in the images due to the orientation of subject's face relative to the camera (see Fig. 1). The assessment of oro-facial asymmetries was realized three times for each still picture of each individual. Then, a mean of the three measures was computed for each picture and if more than one image was collected for an individual, a mean of the measures for each picture was also calculated.

Finally, an interrater agreement was calculated. A rater, blind to the theories of hemispheric specialization for emotions, was trained to use the two software to manipulate and analyze still images. Ten percent of the data sets was selected for each expression category, and half the pictures were flipped horizontally. A Pearson product-moment correlation was computed between the two raters. The scores were significant and positive ($r(29) = 0.61$, $p < .001$ for area-FAI and $r(29) = 0.75$, $p < .001$ for length-FAI) indicating an acceptable agreement in the measures between the two raters.

2.4. Data analysis

Firstly, the direction of hemiface lateralization was determined for each subject in order to classify an individual with left, right or no hemispherical specialization for each behavior. A cut point value named asymmetry quotient (AQ), traditionally applied in the neuroanatomical literature for humans and apes [47] was used. It is based on the same formula used in the literature dealing with emotional oro-facial asymmetries. Individuals with an AQ score greater than .025 or less than –.025 showed respectively right- or left-hemimouth asymmetry. All other subjects were categorized as exhibiting no bias. Second, a FAI indicating the degree of oro-facial lateralization for a given individual was computed based on the formula $(R - L)/(R + L)$ where the R and the L were the values of the Right and Left hemimouth area measures. FAI values varied on a continuum from –1 to 1, where negative values correspond to a left asymmetry and positive values to a right asymmetry.

3. Results

3.1. Oro-facial asymmetries

First, a one-sample *t*-test was computed on the eFAIs measures to determinate if there is a facial orientation bias toward the observer's camera. No exposure bias of one side of the face

from the other was found ($t(43) = -1.64$, $p = .10$) indicating that the still faces were head-on the camera. However, eFAIs computed in each still face were taken into account when analyzing the hemimouth asymmetries of each focal subject. Regarding moaning in infant baboons, no asymmetry was noticed (area-FAI: $t(10) = -1.63$, $p = .11$; length-FAI: $t(10) = -1.91$, $p = .07$). According to the individual AQ, 4 individuals showed a right-, 6 a left-hemimouth asymmetry and 1 individual did not show a bias according to the area-FAI measures. Based on the length-FAI measures, 1 individual demonstrated a right-bias and 7, a left-bias. Three subjects showed no bias. According to the area and length-FAI measures the distributions of the population did not differed significantly from chance based on a chi-square goodness-of-fit test, respectively: $\chi^2(2, 10) = 3.45$, $p = .18$ and $\chi^2(2, 10) = 5.09$, $p = .08$. For gecking behavior in infant baboons, 2 subjects showed a right-hemimouth asymmetry, 8 individuals a left-bias and 2 infants showed no bias according to the area-FAI measures. This distribution differed significantly from chance based on a chi-square goodness-of-fit test, $\chi^2(2, 11) = 6$, $p = .05$. A one-sample *t*-test on area-FAI indicated a significant left bias ($t(11) = -2.14$, $p = .04$). No asymmetry was found for length FAI ($t(11) = -1.49$, $p = .15$) and the distribution did not differ significantly from chance according to a chi-square goodness-of-fit ($N_{\text{right}} = 2$, $N_{\text{left}} = 7$, $N_{\text{no bias}} = 3$; $\chi^2(2, 11) = 3.5$, $p = .17$). In infant macaques, a significant left hemimouth asymmetry was found for cooing (area-FAI: $t(10) = -2.9$, $p = .008$; length-FAI: $t(10) = -2.8$, $p = .01$). According to the area-FAI, the distribution of oro-facial preferences in the sample shows that was 2 individuals with a right- and 8 with a left-hemimouth asymmetry. Only 1 subject did not show oro-facial bias. This distribution differed significantly from chance ($\chi^2(2, 10) = 7.82$, $p = .02$). Regarding the length-FAI, the distribution of oro-facial preferences in the population differed significantly from chance, $\chi^2(2, 10) = 7.82$, $p = .02$. One subject showed a right-side bias, 8 a left one and 2 individuals did not show asymmetry. For screaming in infant macaques, a right hemiface lateralization was observed (area FAI: $t(8) = 2.35$, $p = .03$; length FAI: $t(8) = 2.14$, $p < .05$). However, the distribution of oro-facial preferences did not differed significantly from chance according to a chi-square goodness-of-fit (area-FAI = $\chi^2(2, 8) = 4.67$, $p = .1$; length-FAI = $\chi^2(2, 8) = 4.67$, $p = .1$). The results of the area and length-FAIs are reported in Figs. 1 and 2.

3.2. Comparisons of intra-species measures

We analyzed the effect of the emotional categories by performing intra-species comparisons on FAIs. An ANOVA was performed with FAIs measures as dependent variables, behaviors as fixed factors and individuals as random factors. Concerning the FAIs measures, no effect of neither moaning nor gecking was found in baboons (area-FAI: $F(1, 5) = 0.7$, $p = 0.44$; length-FAI: $F(1, 5) = 0.02$, $p = 0.9$). For macaques, no effect of cooing and gecking was found concerning oro-facial asymmetries for area- and length-FAIs (respectively: $F(1, 5) = 3.82$, $p = 0.11$; $F(1, 5) = 1.51$, $p = 0.27$).

3.3. Comparisons of inter-species measures

Because of the similarities of the communicative signals and the acoustic structures of the vocalizations, we decided to process an inter-species comparison of the infant distress calls: the coo versus the moan and the geck versus the scream. An ANOVA with FAIs measures as dependent variables and the moaning in baboons and cooing in macaques as factors indicated neither effect of expressions, nor for the area-FAI ($F(1, 20) = 0.80$, $p = 0.38$) nor for the length-FAI ($F(1, 20) = 0.22$, $p = 0.64$). By contrast, the comparison between gecking in baboons and screaming in macaques revealed a significant effect of the vocalizations according to the species on the area-FAIs measures ($F(1, 19) = 5.22$, $p = .03$). The



Fig. 1. Oro-facial measures of infant distress calls. Examples of area- and length-FAIs measure during the production of distress calls by macaque and baboon infants. From left to right: length-FAI of cooing and area-FAI of screaming in a macaque infant, and length-FAI of moaning and area-FAI of gecking in a baboon infant.

comparison of the mean of the FAIs for each behavior revealed that the degree of asymmetry toward a hemimouth side for gecking ($M = -0.11$; $SD = 0.17$) was higher than for screaming ($M = 0.03$, $SD = 0.04$). According to an ANOVA performed on the length-FAIs measures as dependent variables and screaming and gecking as factors, a significant discrepancy of degree of hemimouth asymmetry based on the length-FAIs measures was found ($F(1, 19) = 4.62$, $p = .04$). The mean length-FAI of the gecking ($M = -0.03$, $SD = 0.08$) was significantly different with regard to the screaming ($M = 0.03$, $SD = 0.04$).

3.4. Effects of sex and age

Finally, we controlled for the effect of age and sex on means FAIs and ABS-FAIs for each expression category in each species. A Spearman's rank correlation coefficient on the FAIs and ABSs revealed no significant age effect for each emotional category (see Table 1). To further examine sex effect, an ANOVA on the FAIs as dependent

variables and sex as a factor was performed. No significant associations were found between sex and the FAIs measures for moaning and gecking calls in baboons. Regarding macaques, no significant effect of sex was observed for screaming. By contrast, while no sex effect was found on area-FAIs measures for cooing ($F(1, 9) = 0.88$, $p = 0.37$), a sex effect was noticed on the length-FAIs: $F(1, 9) = 5.52$, $p = 0.04$. The mean of length-FAIs according to sex showed a higher oro-facial lateralization in females ($M\text{-FAI} = -0.11$, $SD = 0.08$) than in males ($M\text{-FAI} = -0.08$, $SD = 0.08$).

4. Discussion

Firstly, our findings revealed a significant hemispheric specialization for emotional behaviors in baboon and macaque infants for each behavior without any age effect. Consequently, a lateralization of the mechanisms underlying the emotional communicative system appears to have emerged in the course of the first year old of life in these monkeys. Secondly, a left-side of the mouth opened widest than the right one for gecking in baboons and for cooing in macaques. These results suggest a greater involvement of the right hemisphere for these two emotional behaviors. A right cerebral lateralization is concordant with previous studies on nonhuman primates [7,37–39,48]. We can observe that a similar hemispheric lateralization had already been found in adult rhesus macaques [32,34] and in adult baboons [40]. More surprising is the report of a right side bias (i.e., left hemisphere), during screaming in macaques. This latter result is in contradiction with the two most held theories in the human literature concerning hemispheric lateralization for emotions [e.g., 6,14,49]. In conclusion, a cerebral lateralization for emotion processing appeared early in nonhuman primates but the discrepant asymmetries found between behaviors do not confirm our hypothesis of the only involvement of the right hemisphere.

In humans, a right-to-left gradient has been described in the emergence of homologous cerebral areas during embryogenesis [see 50, for a review] and this right dominance maturation remains until 3 years of age [51,52]. The significant right hemisphere implication for emotional processing in baboon and macaque infants supports the notion of a right brain that can treat efficiently cognitive processes precociously. Scenarios have been proposed to explain the phenomenon of chronological differences of maturation between the two hemispheres in humans. Geschwind and Galaburda [53] have proposed a phylogenetic theory named "the right dominance conservatism". The right hemisphere would sustain the functions necessary to the survival of species, such as visuospatial and emotional abilities, which are less likely to be impaired if they develop early during a short period of time. Denenberg [54] and Verstynen et al. [55] have demonstrated that early experiences can affect the development of brain lateralization. Neonatal stimulation in rats had enhanced the right hemisphere

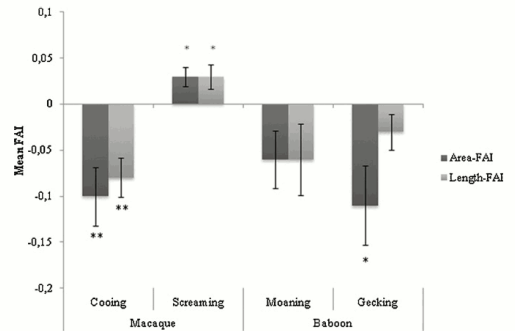


Fig. 2. Mean area- and length-FAIs of the infant distress calls in macaque and baboon infants. Mean FAIs scores are given $\pm$ S.E. The positive FAI values indicate a bias toward the right hemimouth and the negative ones toward the left hemimouth. * $p < .05$; ** $p < .01$.

Species	Behaviors	FAI		ABS	
		Area	Length	Area	Length
Macaque	Cooing	.157	.56	-.12	-.33
	Screaming	-.56	-.02	-.2	-.1
Baboon	Moaning	.1	.04	.24	.2
	Gecking	.26	-.03	-.28	.13

dominance as well as their reactivity and emotionality. Right-hemisphere dominance for emotional processing has also been demonstrated in nonhuman mammals such as for example lizards [56], toads [57] and horses [58 see also, for reviews, 59,60]. The convergence of findings of a right-pattern of cerebral maturation for emotional processing in these different species supports the view that this neurophysiological prevalence may have emerged very early in the course of primate evolution, at least 30–40 million years ago [see, for example, 61].

The use of frontal EEG brain activity is a suitable index to assess cerebral specialization for emotional processing [for reviews in human literature, see 15,62]. Researches using frontal EEG brain activity assessment procedure in infant macaques reported a greater right frontal EEG brain activity by contrast to a left brain one in response to the stress of maternal separation [63–66]. Moreover, the enhancement of the right bias of EEG brain activity was positively correlated with an increased of plasma cortisol [63,66] and of corticotrophin-releasing hormone (CRH) concentration [64]. Finally, longitudinal studies found that the correlation between right EEG frontal brain activity and the levels of hormonal stress remained stable with age [4–52-month-old; 63,64]. The finding of a right-hemisphere specialization for cooing in infant macaques in our study is compatible with the idea that infants may have secreted hormonal stress during the production of the emotional behavioral. A similar right frontal EEG activity was found in human infants [67–70] as well as a positive correlation with the levels of cortisol in 6-month-old human infants [71]. Hemispheric functional assays and hormonal stress controls during the expression of negative emotions have never been performed with infant baboons. Nevertheless, in view of the literature on hemispheric specialization and hormonal processing during negative emotions in infant human and macaques, the left-hemimouth bias (i.e., right hemisphere) found for gecking in baboons during natural mother–infant interactions (i.e., weaning period) allows us to hypothesize that the same psychophysiological mechanisms may have occurred.

Early positive and negative emotional experiences (e.g., mother distress separation) in the first postnatal year in human infants [for reviews, see 5,72] and in nonhuman primates [64] are parts of individual differences in the development of socio-emotional and secure attachment. Indeed, emotions are considered as a behavioral regulator and early emotional experiences are assumed to have a significant role during the construction of social communication, personality functioning and cognitive processing which are particularly important in social interactions with caregivers and peers [73]. Thus, because the right brain appears to be predominant in the regulation of fundamental physiological and endocrinological functions according to privileged neurological connections with subcortical regions of the brain [74], it is also considered to be dominant in the control of vital functions supporting survival and enabling the organism to cope with environmental challenges [5]. In the light of the literature, we can make the assumption that the early right hemispheric specialization for infant distress calls in nonhuman primates represents several ontogenetic developmental advantages including the contribution to a suitable socio-emotional individual construction and critical abilities to process efficiently adapted survival reactions.

Surprisingly, a left hemisphere dominance was found for screaming in infant macaques. This finding challenges the theoretical view that negative emotions are more largely processed by the right hemisphere than by the left one [e.g., 14,75]. The discordant oro-facial bias noticed between baboons and macaques during the production of analogous behaviors (gecking and screaming) raise several interesting interrogations. One explanation of this result could be the housing conditions between the two species. Infants baboons were mostly housed in parks whereas infant macaques were housed exclusively in large cages. The conditions of captivity

in cages may have exacerbated stress by constraining or at least changing the options available to infants to move away or to find a place to reassure. Based on this idea, the scream behavior could have been more emotionally intense in macaques, as an extreme expression of fear than the geck behavior in baboons. Studies on bilateral amygdala lesions in the brain of infant and juvenile macaques reported the critical role of this subcortical structure to mediate fear expressions and behavioral reactions to cope with dangerous situations [76–79]. In the human literature, functional brain imaging studies have provided evidence that negative emotions, and particularly fear emotions, activated the left amygdala [for reviews, see 80–82]. These latter reviews of the literature on hemispheric lateralization for emotions in humans point to the limitations of the models proposed by the previous theories and highlight the complexity of the human brain specificities to process emotions. A conclusion of a left subcortical or a left cerebral pathway underlying the production of screaming behavior in infant macaques cannot be formulated regarding our indirect indexes used to infer brain lateralization. However, this atypical right-hemimouth asymmetry result (hence the left brain) for a fear emotion raises an interesting point for further studies. This demonstrates the potential benefit offered by the study of a wide range of new specific behaviors to understand the lateralization of the neurophysiological process involved depending on the intrinsic properties of emotions in nonhuman primates.

Finally, a sex effect was found for cooing in infant macaques. Females showed a greater degree of asymmetry toward the left-side of the mouth compared to males. No influence of sex has been reported before in the literature on oro-facial asymmetry in adult nonhuman primates [37–40]. However, differences of lateralization according to the sex have already been reported in behavioral studies of infant nonhuman primates. Notably, studies of early motor asymmetries in chimpanzees showed a greater right-side asymmetry in females than in males [26–29]. Explanation of this phenomenon refers to the theory according to which the higher rate of testosterone in males compared to females may act to delay the left-hemisphere development selectively in favor of a right-hemisphere dominance and thus the left-side preference [e.g., 53]. This theory is in accordance with the results related to sex observed for the development of hemispheric specialization for emotions. Actually, Grimshaw et al. [83] tested this hypothesis on a sample of 10-year-old children and found that boys with higher prenatal testosterone levels had stronger right-hemispheric specialization for the recognition of emotions. In the same vein, Fox et al. [84] studied frontal EEG brain asymmetries of infants' crying reactions during mother separation in 7–12-month-old infants. These authors found that boys showed more distress reactions than girls associated with a greater right-frontal EEG brain activity than in the left-brain. By contrast, McClure [85] reported that the ability to discriminate and to recognize emotions from facial expressions matured somewhat earlier in girls than in boys. Lastly, a meta-analysis of neuroimaging studies on sex differences in brain activation for emotional stimuli in adult humans reported that women responded more strongly to negative emotional stimuli and men more strongly to positive emotional stimuli [with a greater activation of the left amygdala found for the two genders: 86]. These concurrent findings indicate that a valence-dependent sex difference in hemispheric specialization for emotions could occur but in view of the discrepant results cited previously, no conclusive interpretations can be appropriately proposed at present.

To summarize, our study demonstrated for the first time a significant population-level oro-facial asymmetry during the production of three infant distress calls in infant macaques and baboons. This result shows that the neurophysiological system is precociously lateralized to control the production of emotional communicative

signals in nonhuman primates' infants. The findings that macaque and baboon infants demonstrated some specific cerebral patterns of lateralization somewhat analogous to those displayed by humans (such as sex or intensity effects), enhance the value of the infant monkeys as a nonhuman primate model for studying the roots of the cerebral lateralization of emotional processing.

Acknowledgments

The authors would like to thank Geoffrey Montes, Marion Azais, Claire Janicot, Lucie Rigault and Emeline Verna for their helpful participation in videotaping the infant's behaviors and the assessment of the still pictures, and the caretakers at the CNRS primate field station in Rousset. This study was supported by a French National Research Agency (ANR) grant reference ANR-08-BLAN-0011.01. The writing of this paper was made possible by a fellowship from the Medical Research Foundation to C.W.

References

- [1] Bard KA. Emotions in chimpanzee infants: the value of a comparative developmental approach to understand the evolutionary bases of emotions. In: Nadel J, Muir D, editors. *Emotional development*. Oxford, UK: Oxford University Press; 2005. p. 31–60.
- [2] Maestriperi D, Call J. Mother–infant communication in primates. *Advances in the Study of Behavior* 1996;25:613–42.
- [3] Newman JD. Neural circuits underlying crying and cry responding in mammals. *Behavioural Brain Research* 2007;182:155–65.
- [4] Newman JD. Vocal ontogeny in macaques and marmosets: convergent and divergent lines of development. In: Zimmerman E, editor. *Current topics in primate vocal communication*. New York: Plenum Press; 1995. p. 73–97.
- [5] Schore AN. Effects of a secure attachment relationship on right brain development, affect regulation, and infant mental health. *Infant Mental Health Journal* 2001;22:7–66.
- [6] Borod JC, Haywood CS, Koff E. Neuropsychological aspects of facial asymmetry during emotional expression: a review of the normal adult literature. *Neuropsychology Review* 1997;7:41–60.
- [7] Hook-Costigan M, Rogers L. Lateralized use of the mouth in production of vocalizations by marmosets. *Neuropsychologia* 1998;36:1265–73.
- [8] Rinn WE. The neuropsychology of facial expression: a review of the neurological and psychological mechanisms for producing facial expressions. *Psychological Bulletin* 1984;95:52–77.
- [9] Best CT, Queen HF. Baby, it's in your smile: right hemiface bias in infant emotional expressions. *Developmental Psychology* 1989;25:264–76.
- [10] Rothbart MK, Taylor SB, Tucker DM. Right-sided facial asymmetry in infant emotional expression. *Neuropsychologia* 1989;27:675–87.
- [11] Schuetz P, Reid H. Emotional lateralisation in the second year of life: evidence from oral asymmetries. *Laterality* 2005;10:207–17.
- [12] Holowka S, Pettito LA. Left hemisphere cerebral specialization for babies while babbling. *Science* 2002;297:1515.
- [13] Demaree HA, Everhart DE, Youngstrom EA, Harrison DW. Brain lateralization of emotional processing: historical roots and a future incorporating dominance. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews* 2005;4:3–20.
- [14] Gainotti G. Unconscious processing of emotions and the right hemisphere. *Neuropsychologia* 2012;50:205–18.
- [15] Davidson RJ. Cerebral asymmetry, emotion, and affective style. In: Hugdahl K, editor. *Brain asymmetry*. Cambridge, MA: MIT Press; 1995. p. 361–87.
- [16] Hopkins WD. The evolution of hemispheric specialization in primates. London: Elsevier/Academic Press; 2007.
- [17] Vauclair J, Fagot J, Dépy D. Nonhuman primates as models of hemispheric specialization. In: Haug M, Whalen RE, editors. *Animal models of human emotion and cognition*. New York: APA Books; 1999. p. 247–56.
- [18] Hopkins WD, Vauclair J. Evolution of behavioral and brain asymmetries in primates. In: Tallerman M, Gibson K, editors. *Handbook of language evolution*. Oxford: Oxford University Press; 2012. p. 184–97.
- [19] Crow T. Directional asymmetry is the key to the origin of modern Homo sapiens (the Broca-Annett axiom): a reply to Rogers' review of The Speciation of Modern Homo Sapiens. *Laterality* 2004;9:233–42.
- [20] Rogers L, Andrew R. *Comparative vertebrate lateralization*. Cambridge: Cambridge University Press; 2002.
- [21] MacNeilage PF, Studdert-Kennedy MG, Lindblom B. Primate handedness reconsidered. *Behavioral and Brain Sciences* 1987;10:247–63.
- [22] Hopkins WD, Fernández-Carriba S. The effect of situational factors on hand preferences for feeding in 177 captive chimpanzees (Pan troglodytes). *Neuropsychologia* 2000;38:403–9.
- [23] Ward JP, Milliken GW, Dodson DL, Stafford DK, Wallace M. Handedness as a function of sex and age in a large population of Lemur. *Journal of Comparative Psychology* 1990;104:167–73.

- [24] Hook MA, Rogers LJ. Development of hand preferences in marmosets (*Callicebus jacobus*) and effects of aging. *Journal of Comparative Psychology* 2000;114:263–71.
- [25] Brazelton T. *Neonatal behavioral assessment scale*. 2nd ed. Philadelphia: Spastics Internal Medical Publications; 1984.
- [26] Hopkins WD, Bard KA. Asymmetries in spontaneous head orientation in infant chimpanzees (Pan troglodytes). *Behavioral Neuroscience* 1995;109:808–12.
- [27] Hopkins WD, Bard KA. Hemispheric specialization in infant chimpanzees (Pan troglodytes): evidence for a relation with gender and arousal. *Developmental Psychobiology* 1993;26:219–35.
- [28] Hopkins WD, Bard KA. The ontogeny of lateralized behavior in nonhuman primates with special reference to chimpanzees (Pan troglodytes). In: Ward JP, Hopkins WD, editors. *Primate laterality – current behavioral evidence of primate asymmetries*. New York: Springer; 1993.
- [29] Bard KA, Hopkins WD, Fort CL. Lateral bias in infant chimpanzees (Pan troglodytes). *Journal of Comparative Psychology* 1990;104:309–21.
- [30] Panksepp J, Siviy SM, Normansell LA. Brain opioids and social emotions. In: Reite M, Fields T, editors. *The psychobiology of attachment and separation*. New York: Academic Press; 1985. p. 3–49.
- [31] Jürgens U. Neural pathways underlying vocal control. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 2002;26:235–58.
- [32] Hauser MD, Akre K. Asymmetries in the timing of facial and vocal expressions by rhesus monkeys: implications for hemispheric specialization. *Animal Behaviour* 2001;61:391–400.
- [33] Hauser M. The evolution of a lopsided brain: asymmetries underlying facial and vocal expressions in nonhuman primates. In: Hauser MD, Konishi M, editors. *The design of animal communication*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press; 1999. p. 597–628.
- [34] Hauser MD. Right hemisphere dominance for the production of facial expression in monkeys. *Science* 1993;261:475–7.
- [35] Tagliabue JP. Functional and structural asymmetries for auditory perception and vocal production in nonhuman primates. In: Hopkins WD, editor. *The evolution of hemispheric specialization in primates*. London: Elsevier/Academic Press; 2007. p. 121–45.
- [36] Hook M. The evolution of lateralized motor functions. In: Rogers LJ, Kaplan G, editors. *Comparative vertebrate cognition: are primates superior to non-primates?* New York: Plenum Publishers, New York; 2004. p. 325–70.
- [37] Fernández-Carriba S, Loeches A, Morcillo A, Hopkins WD. Functional asymmetry of emotions in primates: new findings in chimpanzees. *Brain Research Bulletin* 2002;57:561–4.
- [38] Fernández-Carriba S, Loeches A, Morcillo A, Hopkins WD. Asymmetry in facial expression of emotions by chimpanzees. *Neuropsychologia* 2002;40:1523–33.
- [39] Losin EA, Russell J, Freeman H, Meguerditchian A, Hopkins WD, Fitch T. Left hemisphere specialization for oro-facial movements of learned vocal signals by captive chimpanzees. *PLoS ONE* 2008;3:e2529.
- [40] Wallez C, Vauclair J. Right hemisphere dominance for emotion processing in baboons. *Brain and Cognition* 2011;75:164–9.
- [41] Nash LT. The development of the mother–infant relationship in wild baboons (*Papio anubis*). *Animal Behaviour* 1978;26:746–59.
- [42] Partan SR. Single and multichannel signal composition: facial expressions and vocalizations of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Behaviour* 2002;139:993–1027.
- [43] Maestriperi D, Jovanovic T, Gouzoules H. Crying and infant abuse in rhesus monkeys. *Child Development* 2000;71:301–9.
- [44] Kalin NH, Shelton SE, Snowdon CT. Affiliative vocalizations in infant rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology* 1992;106:254–61.
- [45] Byrne RW. Distance vocalisations of guinea baboons (*Papio papio*) in Senegal: an analysis of function. *Behaviour* 1981;78:283–313.
- [46] Jovanovic T, Gouzoules H. Effects of nonmaternal restraint on the vocalizations of infant rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology* 2001;53:33–45.
- [47] Cantalupo C, Pilcher DL, Hopkins WD. Are planum temporale and sylvian fissure asymmetries directly related? A MRI study in great apes. *Neuropsychologia* 2003;41:1975–81.
- [48] Fernández-Carriba S, Loeches A, Morcillo A, Washburn DA, Hopkins WD. Human assessment of chimpanzee facial asymmetry. *Laterality* 2004;9:1–17.
- [49] Davidson RJ, Shackman AJ, Maxwell JS. Asymmetries in face and brain related to emotion. *Trends in Cognitive Sciences* 2004;8:389–91.
- [50] Hellige JB. *Hemispheric asymmetry: what's right and what's left*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1993.
- [51] Chiron C, Jambaque I, Nabbout R, Lounes R, Syrota A, Dulac O. The right brain hemisphere is dominant in human infants. *Brain* 1997;120:1057–65.
- [52] Schore A. *Affect regulation and the organization of self: the neurobiology of emotional development*. Mahwah, New Jersey: Erlbaum; 1994.
- [53] Geschwind N, Galaburda AM. *Cerebral lateralization: biological mechanisms, associations, and pathology: I. A hypothesis and a program for research*. *Archives of Neurology* 1985;42:428–59.
- [54] Denenberg VH. Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience. *Behavioral and Brain Sciences* 1981;4:1–21.
- [55] Verstynen T, Tierney R, Urbanski T, Tang A. Neonatal novelty exposure modulates hippocampal volumetric asymmetry in the rat. *Neuroreport* 2001;12:3019–22.
- [56] Deckel AW. Laterality of aggressive responses in Anolis. *Journal of Experimental Zoology* 1995;272:194–200.

- [57] Lippolis G, Bisazza A, Rogers LJ, Vallortigara G. Lateralisation of predator avoidance responses in three species of toads. *Laterality* 2002;7:163–83.
- [58] Austin N, Rogers PL. Asymmetry of flight and escape turning responses in horses. *Laterality* 2007;12:464–74.
- [59] Rogers LJ. Relevance of brain and behavioural lateralization to animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 2010;127:1–11.
- [60] MacNeillage PF, Rogers LJ, Vallortigara G. Origins of the left & right brain. *Scientific American* 2009;301:60–7.
- [61] Boyd R, Silk JB. *How humans evolved*. New York: WW Norton; 1997.
- [62] Coan JA, Allen JJB. Frontal EEG asymmetry as a moderator and mediator of emotion. *Biological Psychology* 2004;67:7–50.
- [63] Kalin NH, Larson C, Shelton SE, Davidson RJ. Asymmetric frontal brain activity, cortisol, and behavior associated with fearful temperament in rhesus monkeys. *Behavioral Neuroscience* 1998;112:286–92.
- [64] Kalin NH, Shelton SE, Davidson RJ. Cerebrospinal fluid corticotropin-releasing hormone levels are elevated in monkeys with patterns of brain activity associated with fearful temperament. *Biological Psychiatry* 2000;47:579–85.
- [65] Kalin NH, Shelton SE, Davidson RJ, Kelley AE. The primate amygdala mediates acute fear but not the behavioral and physiological components of anxious temperament. *Journal of Neuroscience* 2001;21:2067–74.
- [66] Rilling JK, Winslow JT, O'Brien D, Gutman DA, Hoffman JM, Kilts CD. Neural correlates of maternal separation in rhesus monkeys. *Biological Psychiatry* 2001;49:146–57.
- [67] Bell MA, Fox NA. Brain development over the first year of life: relations between EEG frequency and coherence and cognitive and affective behaviors. In: Dawson C, Fischer KW, editors. *Human behavior and the developing brain*. New York: Guilford; 1994. p. 314–45.
- [68] Davidson RJ, Fox NA. Frontal brain asymmetry predicts infants' response to maternal separation. *Journal of Abnormal Psychology* 1989;98:127–31.
- [69] Fox NA. If it's not left, it's right: electroencephalograph asymmetry and the development of emotion. *American Psychologist* 1991;46:863–72.
- [70] Field T, Diego M, Hernandez-Reif M, Schanberg S, Kuhn C. Relative right versus left frontal EEG in neonates. *Developmental Psychobiology* 2002;41:147–55.
- [71] Buss KA, Schumacher JRM, Dolski I, Kalin NH, Goldsmith HH, Davidson RJ. Right frontal brain activity, cortisol, and withdrawal behavior in 6-month-old infants. *Behavioral Neuroscience* 2003;117:11–20.
- [72] Panksepp J. The long-term psychobiological consequences of infant emotions: Prescriptions for the twenty-first century. *Infant Mental Health Journal* 2001;22:132–73.
- [73] Thompson RA. Emotion and self-regulation. In: Thompson RA, editor. *Socioemotional development: Nebraska symposium on motivation* 1988. Lincoln, NJ: University of Nebraska Press; 1990. p. 367–467.
- [74] Tucker DM. Developing emotions and cortical networks. In: Gunnar MR, Nelson CA, editors. *Developmental behavioral neuroscience: Minnesota symposium on child psychology*. Hillsdale, NJ: Erlbaum; 1992. p. 75–128.
- [75] Adolphs R, Jansari A, Tranel D. Hemispheric perception of emotional valence from facial expressions. *Neuropsychology* 2001;15:516–24.
- [76] Bliss-Moreau E, Toscano JE, Bauman MD, Mason WA, Amaral DG. Neonatal amygdala lesions alter responsiveness to objects in juvenile macaques. *Neuroscience* 2011;178:123–32.
- [77] Prather MD, Lavenex P, Mauldin-Jourdain ML, Mason WA, Capitanio JP, Mendoza SP, et al. Increased social fear and decreased fear of objects in monkeys with neonatal amygdala lesions. *Neuroscience* 2001;106:653–8.
- [78] Mason WA, Capitanio JP, Machado CJ, Mendoza SP, Amaral DG. Amygdectomy and responsiveness to novelty in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*): generality and individual consistency of effects. *Emotion* 2006;6:73–81.
- [79] Machado CJ, Kazama AM, Bachevalier J. Impact of amygdala, orbital frontal, or hippocampal lesions on threat avoidance and emotional reactivity in nonhuman primates. *Emotion* 2009;9:147–63.
- [80] Fusar-Poli P, Placentino A, Carletti F, Allen P, Landi P, Abbamonte M, et al. Laterality effect on emotional faces processing: ALE meta-analysis of evidence. *Neuroscience Letters* 2009;452:262–7.
- [81] Wager TD, Phan KL, Liberzon I, Taylor SF. Valence, gender, and lateralization of functional brain anatomy in emotion: a meta-analysis of findings from neuroimaging. *Neuroimage* 2003;19:513–31.
- [82] Adolphs R. Neural systems for recognizing emotion. *Current Opinion in Neurobiology* 2002;12:169–77.
- [83] Grimshaw GM, Bryden MP, Finegan JAK. Relations between prenatal testosterone and cerebral lateralization in children. *Neuropsychology* 1995;9: 68–79.
- [84] Fox NA, Bell MA, Jones NA. Individual differences in response to stress and cerebral asymmetry. *Developmental Neuropsychology* 1992;8:161–84.
- [85] McClure EB. A meta-analytic review of sex differences in facial expression processing and their development in infants, children, and adolescents. *Psychological Bulletin* 2000;126:424–53.
- [86] Stevens JS, Hamann S. Sex differences in brain activation to emotional stimuli: a meta-analysis of neuroimaging studies. *Neuropsychologia* 2012;50: 1578–93.

Chapitre 5 -Etude des asymétries pour les sons atypiques et les vocalisations spécifiques chez le chimpanzé



5.1. Article IV – Etude chez le chimpanzé

5.1.1. Introduction et problématique

Dans cette thèse, je me suis essentiellement focalisée sur des vocalisations appartenant au répertoire vocal spécifique propre à chaque espèce étudiée. Dans ce chapitre, je présenterai une étude portant sur la recherche d'une différence d'implication hémisphérique due à la fonctionnalité émotionnelle non contrôlée versus intentionnelle et référentielle du signal communicatif oro-facial produit par des chimpanzés. Cette dernière approche expérimentale offre des indices particulièrement intéressants pour déterminer les asymétries cérébrales de la communication chez le primate non humain et mettre en évidence les continuités potentielles avec la latéralisation hémisphérique du langage.

Losin et ses collègues (2008) ont mesuré les caractéristiques physiques de la bouche au cours de la production de sons atypiques émis intentionnellement par des chimpanzés captifs ainsi que des vocalisations spécifiques au répertoire vocal de l'espèce. Ils ont démontré que les sons atypiques étaient contrôlés par l'hémisphère gauche et que les vocalisations spécifiques à l'espèce étaient latéralisées dans l'hémisphère droit. La découverte d'un pattern cérébral gauche pour des sons nouveaux, appris et produits intentionnellement a apporté une nouvelle perspective théorique pour comprendre la phylogénèse des origines du langage et de sa latéralisation cérébrale. Nous avons décidé de répliquer cette unique étude dans une nouvelle colonie de chimpanzés afin de tester la robustesse de résultats initiaux et de discuter des hypothèses précédemment formulées proposant que des pré-requis nécessaires à

l'évolution de la communication humaine seraient déjà présents chez un ancêtre commun de l'homme et du chimpanzé.

5.1.2. Méthode

Pour cette étude, deux populations de chimpanzés ont été étudiées. La première population était composée de 42 chimpanzés et la seconde population était constituée de 69 individus et correspondait à celle étudiée par Losin et al. (2008). L'échantillon total d'individus observés était donc de 111 (58 femelles et de 53 mâles), âgés en moyenne de 20.7 ans ($SD = 9.8$). Les asymétries oro-faciales ont été mesurées lors de la production de sons atypiques : le « raspberry », le « kiss » et l'« extended grunt », ainsi que de vocalisations spécifiques à l'espèce : le « food-bark » et le « pant-hoot ». Les trois sons appris sont produits par les individus captifs pour attirer l'attention d'un expérimentateur inattentif afin d'obtenir de la nourriture hors de leur portée (Hopkins, et al., 2007); ils sont émis dans des contextes émotionnels positifs. Le « raspberry » correspond à un bruit de crépitement émis par l'individu en expirant de l'air avec les lèvres pincées grâce à un contrôle du système oro-facial. Le « kiss » ressemble au « raspberry », sauf que pour ce son, l'individu inspire de l'air, ce qui a comme effet de produire un bruit similaire à celui d'un « bisou » humain. Enfin, le dernier son atypique, l'« extended grunt » est une vocalisation gutturale grave impliquant le système phonatoire. Concernant les vocalisations spécifiques à l'espèce, le « food-bark », considéré comme exprimant une émotion positive, correspond à un aboiement répétitif où l'individu expire de l'air avec la bouche entrouverte et les lèvres rétractées (Goodall, 1986).

Enfin, la vocalisation de « pant-hoot » correspond à une émotion négative : l'individu inspire de l'air et produit des vocalisations répétées ressemblant au son « hoo » et ses lèvres sont protubérantes avec la bouche ouverte (Goodall, 1986). Les deux populations de chimpanzés ont été combinées après vérification de la consistance des résultats des biais de latéralité pour les différents comportements observés entre les deux études. La procédure de mesure utilisée correspond à celle élaborée par Hook-Costigan et Rogers (1998).

5.1.3. Résultats

Concernant les sons atypiques, une asymétrie en faveur de l'hémi-bouche droite a été obtenue pour le « raspberry », tandis qu'aucun biais n'a été noté pour les deux autres comportements. Pour les vocalisations spécifiques à l'espèce, une préférence pour l'hémi-visage gauche a été relevée pour le « food-bark ». Aucun biais n'a été observé pour la vocalisation de « pant-hoot ».

5.1.4. Discussion

Une consistance entre les résultats obtenus dans l'étude de Losin et al. (2008) et ceux obtenus dans notre étude confirme que, chez le chimpanzé, une différence de latéralisation hémisphérique existe selon la fonctionnalité de la vocalisation. Les mécanismes impliqués dans la production des sons atypiques sont contrôlés par l'hémisphère gauche alors que ceux sous-jacents à la production des vocalisations émotionnelles spécifiques à l'espèce sont

contrôlés par l'hémisphère droit. L'implication de l'hémisphère gauche lors de la production de sons atypiques tel que le « raspberry » suggère que les substrats neurophysiologiques impliqués dans le contrôle des muscles de la bouche pour produire ce son chez le chimpanzé pourraient avoir été, d'un point de vue phylogénétique, une première étape motrice qui a contribué à la capacité d'acquisition de la parole au cours de l'évolution du langage.

De plus, une revue de la littérature concernant les signaux communicatifs intentionnels permet de constater l'existence de corrélats neurophysiologiques des mécanismes d'activation des processus nécessaires à la production de signaux communicatifs gestuels et oro-faciaux. En effet, des études récentes d'imagerie cérébrale (tomographie par émission de positrons) rapportent une activation des zones homologues aux aires du langage lors de la production simultanée de signaux intentionnels gestuels et de sons atypiques chez le chimpanzé (Taglialatela, Russell, Schaeffer, & Hopkins, 2008, 2011). La confirmation d'une implication hémisphérique gauche lors la production des sons atypiques intentionnels dans notre étude, combinée avec les différents travaux démontrant une spécialisation hémisphérique gauche pour la production de signaux communicatifs intentionnels gestuels, amènent à penser que ces deux modalités de signaux ont pu, au cours de l'évolution du langage, se confondre en un seul système de communication intentionnel latéralisé dans l'hémisphère gauche. Ces résultats apportent des éléments nouveaux quant aux grandes étapes phylogénétiques qui ont conduit au langage. En effet, certains auteurs ont formulé l'hypothèse que l'origine du langage serait apparue au cours de l'évolution par l'émergence d'un système de communication gestuelle intentionnelle latéralisé à gauche (e.g., Corballis, 2002 ; Meguerditchian & Vauclair, 2008). Selon une seconde théorie, nommée « origine bimodale du langage » ce système de

communication aurait progressivement évolué en un système bimodal incluant le geste communicatif oro-facial intentionnel au geste manuel (McNeill, 1992). Ainsi, en conclusion, le résultat de notre étude renforce cette dernière hypothèse évolutive de l'apparition d'un système de communication intentionnel bimodal qui aurait pu être présent chez l'ancêtre commun de l'homme et du chimpanzé.

Contrast of hemispheric lateralization for oro-facial movements between learned attention-getting sounds and species-typical vocalizations in chimpanzees: extension in a second colony

Catherine Wallez (1)*, Jennifer Schaeffer (2), Adrien Meguerditchian(1,2), Jacques Vauclair

(1), Steven J. Schapiro (3) and William D. Hopkins (2,4)

1 Department of Psychology, Research Center in the Psychology of Cognition, Language and Emotion, Aix-Marseille University, 29, Av. Robert Schuman, 13621 Aix-en-Provence, France

2 Division of Psychobiology, Yerkes National Primate Research Center, 954 Gatewood Road, Atlanta, Georgia 30329, USA.

3 Michale E. Keeling Center for Comparative Medicine and Research, The University of Texas MD Anderson Cancer Center, Bastrop, TX 78602

4 Department of Psychology, Agnes Scott College, Decatur, Georgia 30030, USA.

Abstract

Studies involving oro-facial asymmetries in nonhuman primates have largely demonstrated a right hemispheric dominance for communicative signals and conveyance of emotional information. A recent study on chimpanzee reported the first evidence of significant left-hemispheric dominance when using attention-getting sounds and rightward bias for species-typical vocalizations (Losin, Russell, Freeman, Meguerditchian & Hopkins, 2008). The current study sought to extend the findings from Losin et al. (2008) with additional oro-facial assessment in a new colony of chimpanzees. When combining the two populations, the results indicated a consistent leftward bias for attention-getting sounds and a right lateralization for species-typical vocalizations. Collectively, the results suggest that both voluntary-controlled oro-facial and gestural communication might share the same left-hemispheric specialization and might have coevolved into a single integrated system present in a common hominid ancestor.

Keywords: hemispheric specialization; oro-facial asymmetry; communicative behaviors; gestural communication; oro-facial communication; emotions; primates

1. Introduction

Since the 19th century, it has been well established that most of the language functions involved a functional dominance of the left hemisphere of the brain (e.g., Broca, 1865; Wernicke, 1874) especially for production, whereas perception of signals involves both the left and right hemispheres depending of the information processed from the signals (e.g., Hickok & Poeppel, 2007). Specifically, left-lateralization for language has been demonstrated at functional levels including hemispheric perfusion asymmetries within the middle cerebral arteries (e.g., Knecht et al., 2000) or regional asymmetries within the posterior frontal and temporal cortex and in subcortical areas (Indefrey & Levelt, 2000). In contrast, understanding the cerebral mechanisms underlying the production and perception of emotions in humans was relatively neglected until the 1970's (e.g., Borod, Haywood, & Koff, 1997). Two primary theories attempt to explain cerebral specialization for emotional processing. The first, and more popularly accepted theory, proposes that the right hemisphere is involved in perception and production of both positive and negative emotions (Borod, et al., 1997). The second theory, known as the "valence theory", argues that the right hemisphere is specialized for processing negative emotions whereas the left hemisphere is specialized for positive emotions (Davidson, 1995).

Cerebral specialization and population-level behavioral asymmetries were historically considered as a unique trait of human evolution (e.g., Crow, 2004). However, this latter view has been contested by a growing number of studies providing evidence of population-level brain and behavioral asymmetries in a wide range of vertebrates species (MacNeilage, et al., 2009; Rogers & Andrew, 2002; Vallortigara, Chiandetti, & Sovrano, 2011), particularly in nonhuman primates (Hopkins, 2007). Considering the phylogenetic proximity between human and nonhuman primates, investigating lateralization in nonhuman primates for

cognitive processing, including communication and emotions, as well as the motor system, such as handedness and manual gestures, may provide relevant clues to determine the precursors of hemispheric specialization in humans (for reviews, see Hopkins, 2007; Hopkins & Vauclair, 2012; Vauclair, et al., 1999).

In primate species, natural communicative signals such as vocalizations, facial expressions and manual gestures are critical for the coordination of social activities and exchange between social partners. Thus, many behavioral studies have examined hemispheric specialization related to communicative gestures in nonhuman primates within the theoretical framework on the origin of left-hemispheric specialization for language

(Hopkins, et al., 2005; Meguerditchian, Gardner, Schapiro, & Hopkins, in press). However, little research has been done on the lateralization of the oro-facial and vocal communicative systems while they may provide insight into cerebral asymmetries in nonhuman primates associated to communication and its potential continuities with hemispheric specialization for language.

In humans, during speech production, the right side of the mouth opens first and wider, reflecting the left hemispheric dominance for language control. In contrast, oro-facial expressions of emotion, such as smiling, elicit a left-hemimouth asymmetry (i.e., right hemisphere specialization, Graves & Landis, 1990). In nonhuman primates, a left oro-facial asymmetry (i.e. right hemisphere dominance) for species-specific vocalizations has been similarly reported in chimpanzees, marmosets, rhesus monkeys and baboons (Fernández-Carriba, et al., 2002b; Hauser, 1993; Hauser & Akre, 2001; Hook-Costigan & Rogers, 1998; Losin, et al., 2008; Wallez & Vauclair, 2011). Right hemisphere lateralization for the production of vocalizations and facial expressions is consistent with the idea that these behaviors might be used in an emotional context rather than being used as a linguistic signal (Seyfarth & Cheney, 2003; Vauclair, 2003).

Vocal production in nonhuman primates has been historically considered as involuntary signals associated to a specific emotional state and produced in response to specific stimuli (Lieberman, 1998). In addition, vocalizations are emitted by the signaler toward the whole social group, rather than directed to a single individual (Arbib, 2005). More recently, a class of novel idiosyncratic atypical sounds produced by some captive chimpanzees, called attention-getting vocalizations, have been described (see Marshall, Wrangham, & Arcadi, 1999 for the first description). Three attention-getting vocalizations have been identified including the “raspberry”, the “extended grunt” and the “kiss” (Hopkins, et al., 2007). The report of the use of attention getting vocalizations by chimpanzees has challenged the view of a lack of voluntary control over vocalizations and facial expressions, and that these behaviors are related to innate emotional responses. Indeed, it has been shown that attention-getting vocalizations are socially learned and voluntarily and selectively produced to capture the attention of an otherwise inattentive human (Hopkins, et al., 2007; Hostetter, Russell, Freeman, & Hopkins, 2007; Tagliabata, Reamer, Schapiro, & Hopkins, 2012). Because the signaler “intends” to influence a social partner by producing attention-getting vocalizations towards a human, it has been suggested that these sounds may be referential and intentionally produced (Hopkins et al., 2007), whereas the species-typical vocal repertoire of chimpanzees and of the rest of nonhuman primate species is likely used in relation to a specific emotional state (e.g., Goodall, 1986) and is dependent on a specific context (Pollick & De Waal, 2007).

Losin et al. (2008) assessed oro-facial asymmetries of learned sounds (raspberry and extended grunt) compared to species-typical vocalizations (food-bark and pant-hoot) to examine whether differences in hemispheric specialization of the neuropsychological mechanisms emerged. Interestingly, a rightward asymmetry (i.e. left hemisphere) was reported for the two atypical sounds (i.e.,

raspberry and extended grunt) whereas a significant leftward hemiface lateralization was found for species-typical vocalizations (i.e., the pant-hoot and the food-bark). The authors suggested that the left-hemisphere implication for oro-facial motor control during attention-getting sounds production could be a crucial stage for the evolution of more sophisticated motor systems that allowed for the emergence of human speech. However, while the involvement of the right-hemisphere for several species-typical vocalizations has been frequently reported in nonhuman primate species, little is known about the robustness finding of a left-hemisphere lateralization during attention-getting sounds production in chimpanzees.

Therefore, the current study proposed to assess oro-facial asymmetries during the production of species-typical vocalizations and attention-getting sounds in a new cohort of chimpanzees. Then, we increased the sample size of captive chimpanzee individuals and the sample number of still facial expressions by compiling our new sample data with the sample data set of Losin et al., (2008) in order to address the consistency of their previous findings regarding hemispheric specialization for the raspberry, extended grunt, pant-hoot and the food-bark. We also quantified oro-facial asymmetries for the “kiss” sound. Furthermore, we evaluated the hypothesis advanced by Losin et al. (2008) regarding a specific neuropsychological substrate for the production of emotional and intentional signals. To assess hemispheric specialization for expressions, the physical feature of each hemimouth area was calculated and statistics were performed on the entire set of data.

2. Results

First, we performed an independent samples t-test to control the consistency of the FAI measures from the sample of chimpanzees of Losin et al. (2008) and the new data set for each expression category. No significant

difference between the two samples was noticed for the raspberry: $t(62) = -1.22$, $p = .23$; the extended food grunt: $t(12) = -1.66$, $p = .12$; the food-bark: $t(55) = -0.12$, $p = .90$ and the pant-hoot: $t(51) = 1$, $p = .32$. Thus, because the FAI values of the two samples of data were nearly identical, we subsequently used the combined sample for the following analyses.

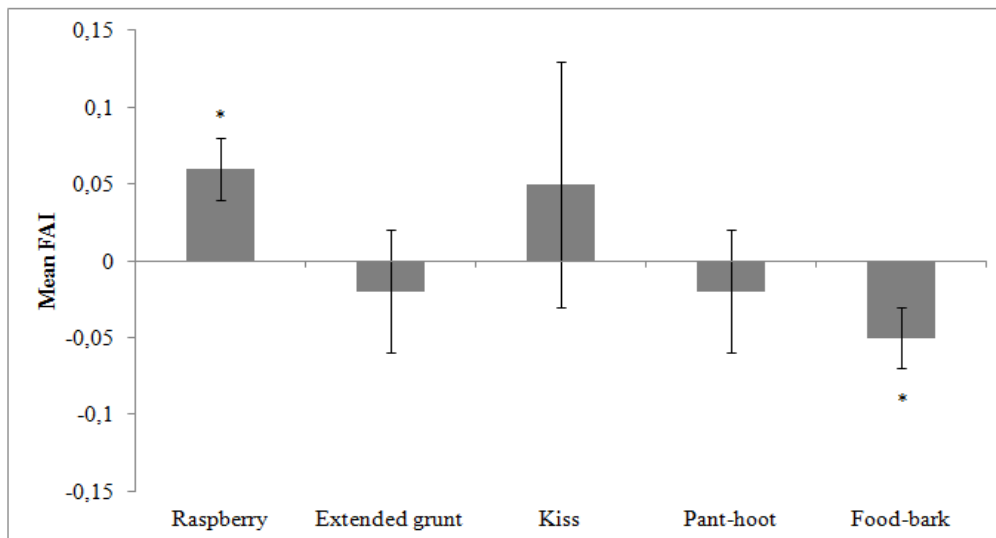
2.1. Hemispheric specialization for atypical sounds expressions

For the raspberry, according to the individual asymmetry quotient (AQ), 35 individuals showed a right- and 15 a left-hemimouth asymmetry. Only 6 subjects did not show oro-facial biases. This distribution differed significantly from chance based on a chi-square goodness-of-fit test, $\chi^2(2, N = 55) = 23.61$; $p < .001$. A one-sample t-test on the mean FAI ($M.FAI = .06$, $SD = .18$) showed a significant rightward asymmetry for the raspberry ($t(55) = 2.27$; $p = .025$). For the kiss; ($N_{\text{right}} = 6$, $N_{\text{left}} = 5$, $N_{\text{no bias}} = 0$) and the extended grunt ($N_{\text{right}} = 7$, $N_{\text{left}} = 5$, $N_{\text{no bias}} = 2$), the distributions of oro-facial preferences did not significantly differ from chance based on a chi-square goodness-of-fit test, $\chi^2(2, N = 10) = 5.64$; $p = .06$, $\chi^2(2, N = 13) = 2.71$; $p = .26$, respectively. According to an ANOVA on the FAIs, no significant effect of sex was found for the raspberry ($F(1, 54) = 0.35$, $p = .55$), the extended grunt ($F(1, 12) = 3.54$, $p = .08$) and the kiss ($F(1, 9) = 0.15$, $p = .71$). According to Spearman's rank correlation, no significant associations were found between age and the FAI measures: ($rs(54) = -0.04$, $p = .74$; $rs(12) = 0.09$, $p = .76$; $rs(9) = -0.17$, $p = .61$, respectively).

2.2. Hemispheric specialization for species-typical vocalizations

From the 57 individuals of which food-bark vocalizations were observed, the majority of subjects ($N=34$) showed a left-side bias, fewer individuals ($N=15$) showed a rightward asymmetry. Only eight individuals did not exhibit oro-facial biases. This distribution differed significantly from chance based on a chi-square goodness-of-fit test, $\chi^2(2, N = 57) = 19.05$, $p < .001$. A one-sample t-test on the M.FAI of the subjects ($M.FAI = -.05$, $SD = .15$) indicated a significant degree of oro-facial bias at a group-level toward the left-side of the mouth ($t(56) = -2.5$; $p = .01$). For the pant-hoot, 27 individuals showed an oro-facial asymmetry toward the left-side of the mouth whereas 18 showed a right-side asymmetry. Six individuals exhibited no asymmetry. This distribution differed significantly from chance based on a chi-square goodness-of-fit test, $\chi^2(2, N = 50) = 13.06$; $p < .001$. However, the degree of oro-facial asymmetry of the subjects ($M.FAI = -.015$, $SD = .25$) was not significant according to a one sample t-test: $t(50) = -0.42$; $p = .68$. This absence of significant bias could be explained by the high variability in the degree of hemiface asymmetry between subjects. No influence of sex on the mean FAIs was found for the food-bark ($F(2, 54) = 0.89$, $p = .42$) and for the pant-hoot ($F(1, 49) = 1.15$, $p = .29$). Finally, no influence of age on the mean FAIs was found for the food-bark and the pant-hoot (respectively: $rs(54) = 0.11$, $p = .4$ and $rs(49) = -0.009$, $p = .95$).

Figure 1.
Oro-facial asymmetries for species-typical vocalizations and attention-getting sounds



Notes. Means FAI for attention-getting sounds: raspberry (N = 56), extended grunt (N = 14) and kiss (N = 11) and species-typical vocalizations: pant-hoot (N = 55) and food-bark (N = 57) with SE. Negative values correspond to left hemiface asymmetries and positive scores indicate right ones. One sample t-test result: * $p < .05$.

3. Discussion

Our aim with this study was to test the validity of hemispheric specialization with regards to the functionality of vocalizations and facial expressions reported by Losin et al. (2008). Consistent patterns of lateralization were found for each category of vocalization between the two populations of chimpanzees investigated separately in the previous and present studies. When combining the two samples of subjects, a significant oro-facial bias toward the right-side of the mouth consistently occurred when chimpanzees produced raspberry sounds, and a significant leftward oro-facial asymmetry for the production of food-barks vocalizations (see Figure 1). The current study confirms previous findings that differential cerebral processing occurs according to the function of the expression, namely, a left hemispheric dominance for the production of learned attention-getting sounds, and right hemispheric dominance for the production of species-

typical vocalizations both at a group-level. Regarding the theory of the involvement of the right hemisphere for emotion processing (Borod, et al., 1997), this latter finding is consistent with the view that the production of species-specific vocalizations might be related to a specific emotional state that involved a right-hemispheric dominance. Nevertheless, given that the species-specific vocalizations tested in the present study seem rather related to a positive context (presence of food) than to a negative context, no data are available so far for discussing the "valence theory" for emotions (Davidson, 1995). In other words, we cannot evaluate whether the variation of emotions (negative versus positive emotions) in vocal productions drives the direction of the hemispheric specialization (i.e., right or left hemisphere dominance, respectively) in chimpanzees.

Consistent rightward behavioral oro-facial asymmetry results during the production of learned atypical vocalizations support the interpretation by Losin et al. (2008) of greater

left hemispheric involvement in these behaviors. In regards to the prevalence in which captive chimpanzees use learned vocalizations, Hopkins, Taglialatela and Leavens (2011) reported that the raspberry vocalization was most often produced by contrast to the others attention-getting sounds. The authors suggest that the raspberry sound may be easier to produce than the other sounds. It is important to note that for the raspberry, a non-voiced sound signal, a chimpanzee only needs to learn novel oro-facial muscular movements for expelling air through the lips. In contrast, the production of extended grunt requires to learn also controlling the vocal apparatus including the vocal tract in order to produce a voiced sound. Recent comparative stereology and cytoarchitecture studies have demonstrated that chimpanzees have a greater potential for neural control of facial expressions in comparison with monkeys. Both chimpanzees and humans exhibited larger volumes of facial nuclei (Sherwood, et al., 2005) and a wider Layer III in the face area of the primary motor cortex (Sherwood, et al., 2003) in comparison to other nonhuman primates. Research on the cortical control of oro-facial movements is limited, although electrical stimulation of Brodmann's area 44 in the frontal cortex has been shown to induce oro-facial movements in monkeys (Petrides, Cadoret, & Mackey, 2005). Thus, further investigation on the cortical substrate underlying the oro-facial system in nonhuman primates including the production of attention-getting sounds in chimpanzees are needed for better understanding the evolution of the control of oro-facial movements involved in spoken language.

Within this theoretical framework about the origins of language, in contrast with the "vocal origin of language" hypothesis (e.g., Snowdon, 2001; Zuberbühler, 2005), an alternative theory claims that language first evolved from manual communicative gestures (e.g., Corballis, 2002b; Meguerditchian & Vauclair, 2008; Vauclair, 2004). For instance, findings from several studies that reported predominance of right-handedness for gestural

communication in captive chimpanzees and in baboons have suggested a left cerebral specialization (e.g., Hopkins, et al., 2005; Meguerditchian, Vauclair, & Hopkins, 2010a). Furthermore, anatomical brain imaging studies have reported that right-handed chimpanzees for manual communicative gestures had greater leftward neuroanatomical asymmetries for the inferior frontal gyrus (IFG) and the planum temporale (PT) compared to left-handed subjects (Meguerditchian, Gardner, Schapiro, & Hopkins, in press; Taglialatela, Cantalupo, & Hopkins, 2006). Given that the IFG and PT are known to overlap with Wernicke's and Broca's areas in humans, these findings suggested that the cerebral homologues of language areas in humans could be involved during gestural communication in chimpanzee.

Recently, research has reported that a subpopulation of captive chimpanzees produced manual gestures in conjunction with learned attention-getting sounds as a function of the human experimenter's attentional state (Hostetter, et al., 2007; Leavens, et al., 2004). Interestingly, this subpopulation was observed to have an increased right hand preference for manual gestures when they were produced simultaneously with attention-getting vocalizations (Hopkins, et al., 2005; Hostetter, et al., 2007; Leavens & Hopkins, 1998; Leavens, et al., 2004), indicating that both the oro-facial and gestural system might share the same left-hemispheric specialization. Moreover, using positron emission tomography (PET) studies reported an activation of the homologue of Broca's area in the left hemisphere during the production of manual gestures used concurrently with learned atypical sounds in order to capture the attention of an experimenter (Taglialatela, et al., 2008, 2011). The authors assert that activation of cortical and subcortical areas during communicative signals is reminiscent of the neural mechanisms involved in the production of human language (Lieberman, 2007). These collective findings including the confirmation of the left hemisphere involvement for attention-getting sounds in the

present study reappraised the “gestural origin of language” hypothesis. Both oro-facial and gestural communication in chimpanzees seems to share the same attention-getting functions and left-hemispheric lateralization and might be thus ultimately integrated into a single communicative system lateralized in the left-hemisphere. These neuropsychological correlates in chimpanzees provide additional supports to the “bimodal origin of language hypothesis” (McNeill, 1992).

In brief, our results demonstrate that hemispheric specialization is related to the function of the vocalization. Right hemispheric specialization was evident for species-typical vocalizations, which reinforces the idea that they are used in an emotional context. By contrast, a right hemiface asymmetry was found for atypical sounds suggesting a specific left-lateralized pattern for these communicative signals. The review of indirect behavioral and direct functional assays on hemispheric specialization of communicative signals allow us to suggest that in the course of the origin of language, voluntary oro-facial and gestural communicative signals might have coevolved into a single integrated communicative system in a common hominid ancestor.

4. Method

4.1. Subjects

The new cohort included 431 still images from 42 chimpanzees housed at the Michale E. Keeling Center for Comparative Medicine and Research (KCCMR) of The University of Texas MD Anderson Cancer Center in Bastrop, TX. The previous sample of data from Losin et al. (2008) was 267 still images from 69 chimpanzees housed at the Yerkes National Primate Research Center (YNPRC) in Atlanta, GA. For this current study, the both sample were combined and 698 still images from 111 individuals were used for analysis. The number of still images per subject ranged from one to 39 pictures ($M = 6.29$, $SD = 6$). For the learned

sounds, 319 still images from 56 individuals producing the raspberry, 37 still images from 14 individuals producing the extended grunt, and 67 images from 11 individuals producing the kiss were collected. For species typical vocalizations, 160 still images from 57 individuals producing the food-bark, and 115 still images from 55 individuals producing the pant-hoot were included. The age range of the sample was 5-44 years ($M = 20.7$, $SD = 9.8$). Images from the YNPRC subjects were collected prior to 2008 and images from the KCCMR subjects were recorded between May 2008 and April 2009.

4.2. Behaviors of interest

The raspberry sound is a non-voiced, bilabial fricative in which the individual purses their lips and expels air out through these closed lips in a sputtering fashion. The kiss is produced in a manner similar to the raspberry, except that it requires the subject to purse or pucker their lips and inhale air. Finally, the extended grunt is a low frequency, broadband and atonal voiced sound. Concerning the species-typical vocalizations, two emotional valences were observed. The food-bark, a positively-valenced emotional behavior, is a repeated and often high-pitched bark produced by expelling air from the lungs with the lips slightly parted and mouth corners withdrawn. Finally, the pant-hoot, a negatively-valenced emotional behavior, consists of alternating “hoo” vocalizations, produced with forward-protruding rounded lips, and voiced inhalations, during which the mouth is open widest.

4.3. Apparatus and image analysis

Losin et al. (2008) provides an in depth description of the specifications of the camcorder used to record video sequences and of the video software used to capture still images. The contexts of video recording behavioral sequences were also described in Losin et al. (2008) as well as the entire

procedural steps to assess oro-facial asymmetries.

4.4. Data analysis

Firstly, the direction of hemiface lateralization was determined for each subject in order to classify an individual with left, right or no hemispherical specialization for each behavior. A cut point value named Asymmetry Quotient (AQ), traditionally applied in the neuroanatomical literature for humans and apes (Cantalupo, Pilcher, & Hopkins, 2003) was used. It is based on the same formula used in the literature dealing with emotional oro-facial asymmetries. Individuals with an AQ score greater than .025 or less than -.025 showed respectively right- or left-hemimouth asymmetry. All other subjects were categorized as exhibiting no bias. Second, a Facial Asymmetry Index (FAI) indicating the degree of oro-facial lateralization for a given individual was computed based on the formula $(R - L) / (R + L)$ where the R and the L were the values of the Right and Left hemimouth area measures. FAI values varied on a continuum from - .1 to 1, where negative values correspond to a left asymmetry and positive values to a right asymmetry.

In accordance with Losin et al.'s (2008) procedure, we controlled for the potential influence of orientation face toward the camera on the FAIs results. No asymmetry was observed after combining the entire data set for each behavior (raspberry: $t(54) = 0.84$, $p = .4$; extended grunt: $t(12) = -0.8$, $p = .43$; kiss: $t(9) = 1.19$, $p = .25$; food-bark: $t(56) = 0.03$, $p = .98$; pant-hoot: $t(50) = 1.05$, $p = .3$). A score of inter-rater reliability also was calculated in the previous study indicating a good rate of agreement between the experimenter and a naïve rater (Losin, et al., 2008). To avoid possible variability in the measurement method, the same experimenter assessed the new set of data.

Acknowledgements

This research was supported by a French National Research Agency (ANR) grant, reference ANR-08-BLAN-0011_01. The chimpanzees at the KCCMR were supported by NIH-RR-15090 and additional funding was provided by NIH grants NS-42867, NS-73134, HD-56232 and HD-60563. The writing of this paper was made possible by a fellowship from the Medical Research Foundation to C. W.

References

- Arbib, M. A. (2005). From monkey-like action recognition to human language: An evolutionary framework for neurolinguistics. *Behavioral and Brain Sciences*, 28(2), 105-124.
- Borod, J. C., Haywood, C. S., & Koff, E. (1997). Neuropsychological aspects of facial asymmetry during emotional expression: A review of the normal adult literature. *Neuropsychology Review*, 7(1), 41-60. doi: 10.1007/BF02876972
- Cantalupo, C., Pilcher, D. L., & Hopkins, W. D. (2003). Are planum temporale and sylvian fissure asymmetries directly related?: A MRI study in great apes. *Neuropsychologia*, 41(14), 1975-1981.
- Corballis, M. (2002). From mouth to hand: The origins of language: Princeton University Press Princeton.
- Crow, T. (2004). Directional asymmetry is the key to the origin of modern Homo sapiens (the Broca-Annett axiom): A reply to Rogers' review of The Speciation of Modern Homo Sapiens. *Laterality*, 9(2), 233-242. doi: 10.1080/13576500342000374
- Davidson, R. J. (1995). Cerebral asymmetry, emotion, and affective style. In K.

- Hugdahl (Ed.), *Brain asymmetry* (pp. 361-387). Cambridge, MA: MIT Press.
- Fernández-Carriba, S., Loeches, Á., Morcillo, A., & Hopkins, W. D. (2002). Asymmetry in facial expression of emotions by chimpanzees. *Neuropsychologia*, 40(9), 1523-1533. doi: 10.1016/S0028-3932(02)00028-3
- Graves, R., & Landis, T. (1990). Asymmetry in mouth opening during different speech tasks. *International Journal of Psychology*, 25(2), 179-189.
- Hauser, M. D. (1993). Right hemisphere dominance for the production of facial expression in monkeys. *Science*, 261(5120), 475-477. doi: 10.1126/science.8332914
- Hauser, M. D., & Akre, K. (2001). Asymmetries in the timing of facial and vocal expressions by rhesus monkeys: implications for hemispheric specialization. *Animal Behaviour*, 61(2), 391-400. doi: 10.1006/anbe.2000.1588
- Hook-Costigan, M., & Rogers, L. (1998). Lateralized use of the mouth in production of vocalizations by marmosets. *Neuropsychologia*, 36(12), 1265-1273. doi: 10.1016/S0028-3932(98)00037-2
- Hopkins, W. D. (2007). *The evolution of hemispheric specialization in primates* (Vol. 5). London: Elsevier/Academic Press.
- Hopkins, W. D., Russell, J., Freeman, H., Buehler, N., Reynolds, E., & Schapiro, S. J. (2005). The distribution and development of handedness for manual gestures in captive chimpanzees (Pan troglodytes). *Psychological Science*, 16(6), 487-493. doi: 10.1111/j.0956-7976.2005.01561.x
- Hopkins, W. D., Taglialatela, J. P., & Leavens, D. A. (2007). Chimpanzees differentially produce novel vocalizations to capture the attention of a human. *Animal Behaviour*, 73(2), 281-286.
- Hopkins, W. D., Taglialatela, J. P., & Leavens, D. A. (2011). Do Chimpanzees Have Voluntary Control of their Facial Expressions and Vocalizations? In A. Vilain, C. Abry, J. C. Schwartz & J. Vauclair (Eds.), *Primate Communication and Human Language: Vocalisation, Gestures, Imitation and Deixis in Humans and Non-humans* (Vol. 1, pp. 71-88). Amsterdam: John Benjamins Publishing Company.
- Hopkins, W. D., & Vauclair, J. (2012). Evolution of behavioral and brain asymmetries in primates. In M. Tallerman & K. Gibson (Eds.), *Handbook of Language Evolution* (pp. 184-197). Oxford : Oxford University Press.
- Hostetter, A. B., Russell, J. L., Freeman, H., & Hopkins, W. D. (2007). Now you see me, now you don't: evidence that chimpanzees understand the role of the eyes in attention. *Animal Cognition*, 10(1), 55-62. doi: 10.1007/s10071-006-0031-x
- Indefrey, P., & Levelt, W. J. M. (2000). The neural correlates of language production. In M. Gazzaniga (Ed.), *The new cognitive neurosciences* (2nd ed., Vol. 2, pp. 845-865). Cambridge, Mass: MIT Press.
- Leavens, D. A., & Hopkins, W. D. (1998). Intentional communication by chimpanzees: A cross-sectional study of the use of referential gestures. *Developmental Psychology*, 34(5),

- 813-822. doi: 10.1037/0012-1649.34.5.813
- Leavens, D. A., Hostetter, A. B., Wesley, M. J., & Hopkins, W. D. (2004). Tactical use of unimodal and bimodal communication by chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*, 67(3), 467-476. doi: 10.1016/j.anbehav.2003.04.007
- Lieberman, P. (1998). Speech evolution: Let barking dogs sleep. *Behavioral and Brain Sciences*, 21(04), 520-521.
- Lieberman, P. (2007). The evolution of human speech: Its anatomical and neural bases. *Current Anthropology*, 48(1), 39-66. doi: 10.1086/509092
- Losin, E. A., Russell, J., Freeman, H., Meguerditchian, A., Hopkins, W. D., & Fitch, T. (2008). Left Hemisphere Specialization for Oro-Facial Movements of Learned Vocal Signals by Captive Chimpanzees. *PloS One*, 3(6), e2529. doi: 10.1371/journal.pone.0002529
- MacNeilage, P. F., Rogers, L. J., & Vallortigara, G. (2009). Origins of the left & right brain. *Scientific American*, 301(1), 60-67. doi: 10.1038/scientificamerican0709-60
- Marshall, A. J., Wrangham, R. W., & Arcadi, A. C. (1999). Does learning affect the structure of vocalizations in chimpanzees? *Animal Behaviour*, 58(4), 825-830.
- McNeill, D. (1992). *Hand and mind*: Chicago: University of Chicago Press.
- Meguerditchian, A., Gardner, M. J., Schapiro, S. J., & Hopkins, W. D. (in press). The sound of one-hand clapping: handedness and perisylvian neural correlates of a communicative gesture in chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society Biology*. doi: 10.1098/rspb.2011.2485
- Meguerditchian, A., & Vauclair, J. (2008). Vocal and gestural communication in nonhuman primates and the question of the origin of language. In L. S. Roska-Hardy & E. M. Neumann-Held (Eds.), *Learning from animals?: Examining the nature of human uniqueness* (pp. 61-85): London: Psychology Press.
- Meguerditchian, A., Vauclair, J., & Hopkins, W. D. (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.
- Petrides, M., Cadoret, G., & Mackey, S. (2005). Orofacial somatomotor responses in the macaque monkey homologue of Broca's area. *Nature*, 435(7046), 1235-1238.
- Rogers, L. J., & Andrew, R. (Eds.). (2002). *Comparative vertebrate lateralization*. Oxford, England: Oxford University Press.
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2003). Meaning and emotion in animal vocalizations. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1000(1), 32-55.
- Sherwood, C. C., Hof, P. R., Holloway, R. L., Semendeferi, K., Gannon, P. J., Frahm, H. D., & Zilles, K. (2005). Evolution of the brainstem orofacial motor system in primates: a comparative study of trigeminal, facial, and hypoglossal nuclei. *Journal of Human Evolution*, 48(1), 45-84. doi: 10.1016/j.jhevol.2004.10.003
- Sherwood, C. C., Holloway, R. L., Gannon, P. J., Semendeferi, K., Erwin, J. M., Zilles, K., & Hof, P. R. (2003). Neuroanatomical basis of facial

- expression in monkeys, apes, and humans. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1000(1), 99-103. doi: 10.1196/annals.1280.021
- Snowdon, C. T. (2001). From primate communication to human language. In F. B. M. deWaal (Ed.), *Tree of origin: what primate behavior can tell us about human social evolution* (pp. 193-227). Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Tagliatalata, J. P., Cantalupo, C., & Hopkins, W. D. (2006). Gesture handedness predicts asymmetry in the chimpanzee inferior frontal gyrus. *NeuroReport*, 17(9), 923.
- Tagliatalata, J. P., Reamer, L., Schapiro, S. J., & Hopkins, W. D. (2012). Social learning of a communicative signal in captive chimpanzees. *Biology Letters*. doi: 10.1098/rsbl.2012.0113
- Tagliatalata, J. P., Russell, J. L., Schaeffer, J. A., & Hopkins, W. D. (2008). Communicative Signaling Activates 'Broca's' Homolog in Chimpanzees. *Current Biology*, 18(5), 343-348. doi: 10.1016/j.cub.2008.01.049
- Tagliatalata, J. P., Russell, J. L., Schaeffer, J. A., & Hopkins, W. D. (2011). Chimpanzee Vocal Signaling Points to a Multimodal Origin of Human Language. *PloS one*, 6(4), e18852. doi: 10.1371/journal.pone.0018852
- Vallortigara, G., Chiandetti, C., & Sovrano, V. A. (2011). Brain asymmetry (animal). *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 2(2), 146-157. doi: 10.1002/wcs.100
- Vauclair, J. (2003). Would Humans Without Language Be Apes? In A. Toomela (Ed.), *Cultural guidance in the development of the human mind* (Vol. 7, pp. 9-26). Greenwich, CT: Ablex Publishing Corporation.
- Vauclair, J. (2004). Lateralization of communicative signals in nonhuman primates and the hypothesis of the gestural origin of language. *Interaction Studies*, 5(3), 365-386.
- Vauclair, J., Fagot, J., & Dépy, D. (1999). Nonhuman primates as models of hemispheric specialization. In M. Haug & R. E. Whalen (Eds.), *Animal models of human emotion and cognition* (pp. 247-256). New York: APA Books.
- Wallez, C., & Vauclair, J. (2011). Right hemisphere dominance for emotion processing in baboons. *Brain and Cognition*, 75(2), 164-169. doi: 10.1016/j.bandc.2010.11.004
- Zuberbühler, K. (2005). The Phylogenetic Roots of Language. Evidence from primate communication and cognition. *Psychological Science*, 14(3), 126-130.

Chapitre 6 - Discussion Générale



L'objectif premier de cette thèse était de déterminer, via l'étude des asymétries oro-faciales, les patterns de latéralisation cérébrale au cours de la communication chez les primates non humains. Afin d'atteindre ce but, je me suis centrée sur différentes formes de signaux communicatifs chez plusieurs espèces de primates pour tenter de contribuer 1) à la compréhension des mécanismes impliqués dans le phénomène de spécialisation hémisphérique des processus indispensables aux échanges socio-émotionnels, et 2) à la compréhension des racines phylogénétiques de la communication non verbale humaine. Au regard des résultats obtenus dans les différents travaux de recherche réalisés et exposés dans cette thèse, je considère qu'il est possible de proposer des perspectives nouvelles pour la compréhension de la latéralisation hémisphérique des processus cognitivo-émotionnels ainsi que celle de l'évolution de la communication oro-faciale chez le primate.

6.1. Un pattern cérébral droit prédominant dans la communication chez les primates non humains

6.1.1. Descriptions des résultats

A la lecture des résultats obtenus dans mes recherches, une conclusion générale peut déjà être formulée. Nous avons montré dans des populations de primates non humains adultes, chez des jeunes babouins (Article I ; II ; III), chez des jeunes macaques (Article III) ainsi que chez le chimpanzé (Article IV), une implication significativement plus importante de l'hémisphère droit que de l'hémisphère gauche dans la gestion des processus émotionnels oro-faciaux. Nous pouvons rappeler que, chez le babouin, une asymétrie oro-faciale en faveur de

l'hémi-bouche gauche a été observée pour le comportement agonistique/négatif de soumission, grâce aux mesures objectives des asymétries oro-faciales (Article I). Aussi, dans cette même espèce et pour ce même comportement, une préférence pour les chimères d'hémi-visages gauches/gauches sélectionnées par des participants humains (« méthode subjective ») a permis de mettre en évidence une asymétrie du côté gauche du visage. De plus, au cours de la production faciale de la menace (comportement agonistique/négatif), cette préférence de chimère a aussi été notée, indiquant ainsi un biais oro-facial gauche (Article II). Ces résultats indiquent que les processus cognitivo-émotionnels activés lors de la production de ces comportements sont spécialisés dans l'hémisphère cérébral droit.

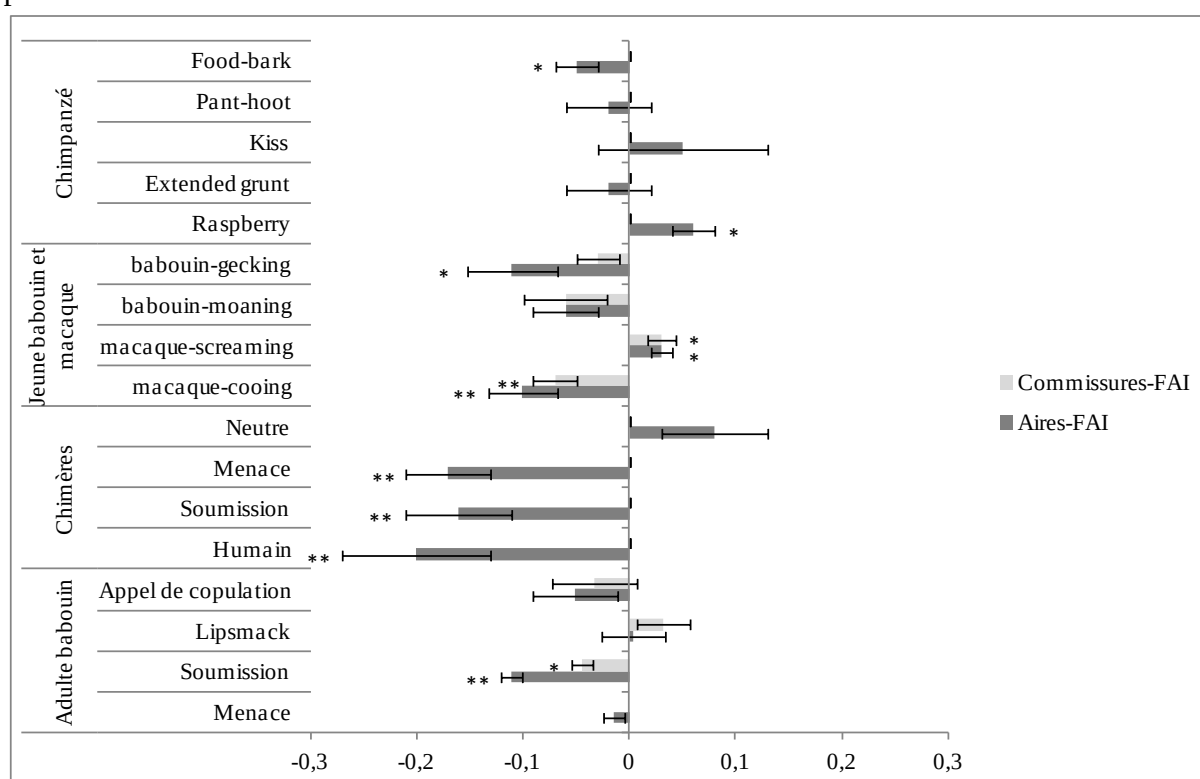
L'étude réalisée chez les jeunes macaques et babouins a permis de déceler que, pour les deux comportements émotionnellement négatifs mesurés dans chacune des espèces, au moins un des comportements sélectionnés démontrait un pattern de latéralité hémisphérique droit. En effet, concernant les jeunes babouins, une asymétrie pour l'hémi-bouche gauche a été relevée pour le « gecking », et ce même biais a été constaté pour le comportement de « cooing » chez les jeunes macaques (Article III). Pour ce qui concerne les chimpanzés, une asymétrie oro-faciale significative à gauche a été identifiée pour le « food-bark » (émotion positive) révélant une implication hémisphérique droite lors de la production de cette vocalisation émotionnelle spécifique à l'espèce. Enfin, au cours de l'étude sur les chimères présentée dans l'Article III, nous avons mesuré la latéralisation hémisphérique des émotions chez les participants humains et nous avons trouvé que ceux-ci montraient une dominance cérébrale droite pour le traitement des émotions.

Il est néanmoins important d'indiquer que dans ces quatre études, deux comportements examinés ont montré des patterns de latéralisation hémisphérique gauche. Un des

comportements concernés était celui de « screaming » observé chez le jeune macaque lors de l'étude des appels de détresse (Article III) et le second comportement était le son appris (« raspberry ») produit intentionnellement par le chimpanzé (Article IV). Les résultats de ces différentes asymétries oro-faciales seront discutés dans les sous-sections de la discussion générale et dans la section consacrée aux perspectives. L'ensemble de nos résultats est synthétisé dans la figure 6.1.

Figure 6.1.

Représentation graphique des résultats obtenus pour chacune des études expérimentales présentées dans cette thèse.



Note. Moyennes des commissures et des aires des indices d'action facial (FAI) pour chaque étude présentée dans l'Article I sur les babouins adultes ($\pm$ SE), l'Article II sur les chimères ($\pm$ SD), l'Article III sur les jeunes macaques et les jeunes babouins ($\pm$ SE) et l'Article IV sur les chimpanzés ($\pm$ SE). Les valeurs négatives correspondent à une asymétrie oro-faciale gauche et les valeurs positives, à une asymétrie en faveur de l'hémi-bouche droite.

* $p < .05$

** $p < .001$

6.1.2. Apport de ces résultats au regard de la littérature existante

Cette première conclusion générale est en accord avec les revues de la littérature existante concernant ce phénomène qui montrent une implication plus importante de l'hémisphère droit par rapport à l'hémisphère gauche dans le traitement des émotions, quelle que soit la valence (positive ou négative) de l'émotion considérée. Cette latéralisation dans l'hémisphère droit a été rapportée chez le primate humain (e.g., Borod, et al., 1997 ; Gainotti, 2012) et non humain (e.g., Hook, 2004 ; Hopkins & Vauclair, 2012 ; Tagliabattola, 2007) ou encore pour d'autres mammifères, pour les vertébrés et pour les invertébrés (e.g., Hook, 2004 ; MacNeilage, et al., 2009 ; Rogers, 2010 ; Rogers & Andrew, 2002 ; Rogers & Vallortigara, 2008). La continuité phylogénétique d'une asymétrie cérébrale droite pour le traitement des émotions chez le babouin, le macaque, le chimpanzé et dans notre population humaine conforte l'hypothèse selon laquelle ce pattern de latéralité serait apparu très tôt au cours de l'évolution chez un ancêtre commun à toutes les espèces encore présentes aujourd'hui. Selon Hook (2004) et MacNeilage et al. (2009), cette évolution s'étendrait sur 500 millions d'années.

6.2. Un contrôle des processus cognitivo-émotionnels par l'hémisphère droit

Ce premier constat observé pour quasiment toutes les vocalisations spécifiques à l'espèce dans les études que j'ai réalisées amène à poser la question des pressions organiques et environnementales qui ont pu engendrer cette spécialisation du traitement des processus émotionnels. De plus, tenter de répondre à cette question pourrait permettre d'appréhender les

convergences phylogénétiques possibles de patterns neuropsychologiques des traitements cognitivo-émotionnels entre l'homme et l'animal.

Pour un grand nombre d'expressions faciales et vocales examinées au cours de mes études, cette prédominance hémisphérique droite doit être soulignée. Elle apparaît surtout pour les émotions négatives : la soumission, le « gecking » pour le babouin et le « cooing » pour le macaque. Concernant les comportements positifs, je n'ai pas relevé d'asymétrie pour l'appel de copulation et le lipsmacking chez le babouin. Le « food-bark » chez le chimpanzé fut le seul comportement pour lequel un biais à gauche (i.e., hémisphère droit) a été noté. L'implication plus importante de l'hémisphère droit pour les comportements négatifs conforte l'hypothèse de sa primauté phylogénétique dans la prise en charge des mécanismes émotionnels primordiaux pour la survie de l'individu (voir MacNeillage, et al., 2009 ; Rogers, 2010 pour des revues de la littérature). En effet, plusieurs systèmes fonctionnels se seraient spécialisés très tôt dans l'hémisphère droit au cours de l'évolution pour permettre à l'individu de s'adapter à son environnement et à ses partenaires sociaux.

6.2.1. Un système attentionnel

L'hémisphère droit serait spécialisé pour détecter et échapper aux prédateurs, tandis que l'hémisphère gauche contrôlerait les mécanismes nécessaires à la capture d'une proie (chez le crapaud: Robins & Rogers, 2006 ; Vallortigara, Rogers, Bisazza, Lippolis, & Robins, 1998). Cette spécialisation relevée chez un vertébré souligne l'implication du système cérébral droit dans le traitement de stimuli inattendus de l'environnement et du contrôle de comportements adaptés de fuite ou d'attaque de l'individu. Casperd et Dunbard (1996) ont

démontré chez le babouin gelada qu'au cours d'un conflit, l'individu préférerait percevoir son partenaire dans son héli-champ visuel gauche (i.e., hémisphère droit). Ce système attentionnel privilégié dans l'hémisphère droit a aussi été observé chez l'homme. Fox, Corbetta, Snyder, Vincent et Raichle (2006) ont ainsi démontré dans une étude d'imagerie à résonance magnétique fonctionnelle que l'afflux sanguin est important dans le système attentionnel localisé dans la jonction temporo-pariétale et fronto-ventrale du cortex droit, qu'un stimulus soit présenté ou non au sujet. Cette persistance d'activation de l'hémisphère droit pour un système attentionnel spécialisé dans le traitement de stimuli inattendus et nouveaux, système qui est fondamental pour la survie de l'individu et de l'espèce, serait donc toujours présente chez l'homme. Ces différents systèmes neurophysiologiques contribuent fortement à l'augmentation des capacités de l'organisme à réagir de manière rapide et efficace face aux stimuli nouveaux.

6.2.2. La reconnaissance des visages

Une des manifestations de la spécialisation cérébrale pour les processus émotionnels largement rapportée dans la littérature humaine concerne l'implication de l'hémisphère droit dans la reconnaissance des visages. Les personnes ayant des lésions bilatérales (Benton, 1980 ; Sergent & Signoret, 1992) ou situées dans l'hémisphère droit (De Renzi, Perani, Carlesimo, Silveri, & Fazio, 1994 ; Landis, Cummings, Christen, & Bogen, 1986 ; Renzi, 1986) sont sujettes à un syndrome appelé prosopagnosie. Elles ont des difficultés à identifier et reconnaître les visages. De nombreuses études sont en faveur de l'hypothèse d'une implication plus importante de l'hémisphère droit dans ce processus (e.g., Haxby, et al.,

1994 ; Haxby, et al., 1999 ; Sergent, Otha, & Macdonald, 1992). Une méta-analyse des études en neuro-imagerie sur des patients cérébro-lésés portant sur la compréhension de ce phénomène rapporte que des lésions bilatérales peuvent engendrer le syndrome de prosopagnosie, mais que l'intégrité du gyrus fusiforme médian et occipital inférieur du cortex droit suffisent à ne pas perdre la capacité de reconnaissance des visages (Rossion, et al., 2003). Cette capacité de reconnaissance a été observée chez les d'oiseaux (e.g., Brown & Dooling, 1992), chez le mouton (Kendrick, et al., 1995 ; Peirce, Leigh, & Kendrick, 2000), le chimpanzé enfant (Tomonaga, et al., 2004) et adulte (Parr, Winslow, Hopkins, & de Waal, 2000) ainsi que chez des singes rhésus au cerveau dédoublé (Hamilton & Vermeire, 1983). Pour pouvoir réagir et s'adapter à son environnement, l'individu doit être capable de reconnaître et d'identifier ses pairs ainsi que de différencier ses partenaires sociaux des prédateurs. Cette capacité latéralisée à droite correspond à une aptitude qui a été nécessaire pour la survie de l'espèce et au cours de l'évolution humaine (Ardila, 2012).

De plus, l'étude réalisée sur la mesure des asymétries oro-faciales avec des visages chimériques en miroir de babouins lors d'expressions d'émotions à l'aide d'un jugement humain (Article II) a permis de constater que l'homme pouvait avoir conservé des capacités pour discriminer le visage exprimant l'émotion la plus intense dans une autre espèce animale. Cette idée est en accord avec les travaux de Fernández-Carriba et al., (2002a ; 2004) qui avaient trouvé des résultats semblables chez le chimpanzé. L'enfant est capable, jusqu'à environ 8 à 9 mois, de discriminer des visages de singes aussi bien que ceux d'humains. Cependant à partir de cet âge, il perd cette capacité (Lewkowicz & Ghazanfar, 2006 ; Pascalis, de Haan, & Nelson, 2002). Notre étude démontre que même si l'adulte perd la capacité de discriminer le visage d'un individu par rapport à un autre dans une autre espèce

primate, phénomène qui est appelé « effet spécifique à l'espèce » (Dufour, Pascalis, & Petit, 2006 ; Pascalis & Bachevalier, 1998), il reste pourtant toujours capable de juger de l'intensité de l'émotion dans une espèce qui possède un visage morphologiquement très différent (le visage du babouin est, par exemple, très prognathe comparé au visage humain).

6.2.3. Un avantage physiologique

Un autre avantage d'une latéralisation hémisphérique droite dans le traitement des processus émotionnels chez le primate humain et non humain est l'implication privilégiée de cet hémisphère dans le contrôle des processus physiologiques de l'organisme (Gainotti, 2012). Wittling et collègues (1990 ; 1998 ; 1990) ont réalisé une série d'études chez l'homme au cours desquelles les expérimentateurs présentaient des films émotionnellement aversifs ou neutres dans l'hémi-champ visuel droit (i.e., hémisphère gauche) ou l'hémi-champ visuel gauche (i.e., hémisphère droit). Lors de la présentation des films émotionnellement aversifs dans l'hémi-champ visuel gauche, impliquant donc l'hémisphère droit, on note une augmentation du taux de cortisol (Wittling & Pflüger, 1990), une augmentation systolique et diastolique de la pression artérielle (Wittling, 1990) ainsi que du rythme cardiaque (Wittling, et al., 1998). Une corrélation entre l'activation de l'hémisphère droit et l'augmentation du taux de cortisol et de la pression sanguine a également été démontrée chez le singe marmouset (Tomaz, Verburg, Boere, Pianta, & Belo, 2003) et chez le chat (Mazzotti & Boere, 2009).

6.2.4. Un bénéfice pour le développement socio-émotionnel de l'enfant

Chez l'enfant primate non humain, ce phénomène physiologique serait aussi présent, comme cela a été suggéré dans l'Article III portant sur l'étude des asymétries oro-faciales lors de la production d'appels de détresse chez les jeunes macaques et les jeunes babouins. En effet, chez l'enfant humain, une connexion neurale plus dense entre l'hémisphère droit et le système limbique (Tucker, 1992) provoquerait les mêmes phénomènes physiologiques et aiderait à la construction des capacités de réaction et d'adaptation de l'individu face à son environnement très tôt au cours de son développement (Schore, 2000, 2001). Des études ont aussi mis en évidence une corrélation positive entre le taux de sécrétion d'hormones de stress et l'activité électrique dans la partie frontale de l'hémisphère droit dans des situations stressantes de séparation d'avec leur mère chez des enfants humains âgés de moins de 6 mois (Buss, et al., 2003) et chez des jeunes macaques (Kalin, Larson, Shelton, & Davidson, 1998 ; Kalin, Shelton, & Davidson, 2000 ; Rilling, et al., 2001). De manière plus intéressante encore, des études EEG réalisées chez des enfants humains âgés de 10 mois à deux ans ont mis en évidence des différences de patterns hémisphériques selon leur taux de production des pleurs. En effet, ces enfants ont montré une activation de la zone frontale de l'hémisphère droit plus importante que celle d'enfants qui ne pleuraient pas (Fox, Bell, & Jones, 1992 ; Fox & Davidson, 1988). Un niveau de stress relatif est considéré comme un bénéfice développemental adaptatif puisqu'il stimule l'individu et le prépare aux changements environnementaux (chez le rat : Pryce & Feldon, 2003). Pryce et Feldon (2003) ont appuyé leurs conclusions sur une expérience au cours de laquelle ils manipulaient manuellement des rats. Leurs résultats ont aussi montré une augmentation de la croissance de l'hémisphère droit

par rapport à celle de l'hémisphère gauche. Selon Schore (2000, 2001), une latéralisation hémisphérique droite qui émerge précocement chez l'enfant humain au cours des premiers échanges dyadiques et qui contrôlerait l'ensemble des fonctions émotionnelles aurait un rôle prédominant et favorable pour la construction et le développement socio-émotionnel.

Enfin, à notre connaissance, une latéralisation hémisphérique droite significative au niveau populationnel a été observée pour la première fois chez des jeunes macaques et chez de jeunes babouins et les études chez l'adulte ont montré un pattern cérébral identique (chez le macaque : Hauser, 1993 ; Hauser & Akre, 2001 ; chez le babouin, cf Article I et II : Wallez & Vauclair, 2011). Ces résultats confortent l'idée d'une continuité ontogénétique concernant un système neural latéralisé à droite pour les mécanismes contrôlant la production de signaux communicatifs chez le primate non humain, cette continuité se serait étendue au cours de phylogénèse jusqu'à l'homme moderne.

6.3. Une différence d'asymétries oro-faciales entre les sons atypiques vs les vocalisations spécifiques à l'espèce chez le chimpanzé

6.3.1. Une implication de l'hémisphère gauche pour les sons atypiques

La découverte par Hopkins et al. (2007) de nouveaux sons socialement appris (Taglialatela, Reamer, Schapiro, & Hopkins, in press) produits par des chimpanzés captifs offre de nouvelles perspectives de recherche pour comprendre la latéralisation des mécanismes impliqués dans la communication chez le primate non humain. Ces sons

atypiques ont la particularité d’être produits volontairement (voir Hopkins, Taglialatela, & Leavens, 2011 pour une revue de la littérature), intentionnellement, car ils sont émis :

- dans un contexte social déterminé : en présence d’un expérimentateur inattentif et de nourriture inatteignable par l’animal ;
- et non en réponse à un simple stimulus : lors de la présence de l’expérimentateur ou de la seule nourriture.
- et, si la production d’un son ne réussit pas à attirer l’attention de l’expérimentateur, alors le chimpanzé change le type de signal sonore produit.

L’unique étude de mesure des asymétries oro-faciales pour ces signaux communicatifs intentionnels et référentiels démontre un pattern hémisphérique gauche dans le contrôle de la production de ces sons (Losin et al, (2008). Cette recherche est d’un intérêt particulier pour la compréhension des racines de l’évolution du langage latéralisé dans l’hémisphère gauche.

La duplication de cette première étude dans une seconde colonie de chimpanzés (Article IV) a permis de confirmer les premiers résultats obtenus par Losin et collègues (2008). Une spécialisation hémisphérique à droite a été observée pour le « food-bark », une vocalisation spécifique à l’espèce et une latéralisation cérébrale gauche pour le « raspberry », un son atypique. Ces résultats confortent ceux rapportés dans l’étude originale de Losin et al. (2008). Cette spécialisation hémisphérique gauche a donc également été vérifiée dans un autre groupe social de chimpanzés qui ont appris ce son atypique. L’hypothèse d’un système neural spécifique selon la fonction de la vocalisation est ainsi renforcée. De plus, le partage anatomique des muscles oro-faciaux entre le chimpanzé et l’homme (Burrows, Waller, Parr, & Bonar, 2006) ainsi qu’un système neurophysiologique facial proche (descriptions cythoarchitectonique et stéréologique: Sherwood, et al., 2005 ; Sherwood, et al., 2003)

renforce l'idée que le chimpanzé aurait des capacités très élaborées pour contrôler ses expressions faciales par rapport aux autres singes non anthropoïdes (Hopkins, et al., 2011). Cette caractéristique pourrait expliquer l'absence d'asymétrie pour l' « extended grunt » observée dans notre étude et ce contrairement à Losin et al., (2008) qui avaient noté un pattern hémisphérique gauche. L'acquisition de la production du « raspberry » nécessite seulement un apprentissage du contrôle du système oro-facial, tandis que pour l' « extended grunt », l'individu doit aussi apprendre à contrôler son système vocal. Ce double apprentissage complexe, oro-facial et vocal, pour produire un son atypique pourrait expliquer cette différence de résultats entre les deux études. Nos résultats suggèrent qu'un contrôle oro-facial des muscles de la bouche pour produire des sons nouveaux et intentionnels peut constituer une étape cruciale dans l'évolution de l'acquisition des capacités de production de la parole et peut avoir émergé chez un ancêtre commun à l'homme et au chimpanzé (Losin, et al., 2008).

6.3.2. Co-occurrence de la production de sons atypiques et de gestes manuels intentionnels

Par contraste avec l'hypothèse de l' « origine vocal du langage » (voir Chapitre 1, e.g., Fitch, 2000 ; Zuberbühler, 2005), certains auteurs proposent une théorie de l' « origine gestuelle du langage » (Arbib, 2005 ; Corballis, 2002 ; Meguerditchian, Cochet, & Vauclair, 2011 ; Meguerditchian & Vauclair, 2008 ; Vauclair, 2004). Celle-ci stipule que le langage proviendrait de l'évolution de gestes manuels communicatifs latéralisés à gauche ayant émergé chez un ancêtre commun aux primates non humains. Différentes études ont démontré une latéralisation hémisphérique gauche pour des gestes manuels intentionnels chez les

chimpanzés (Hopkins & Cantero, 2003 ; Hopkins, et al., 2005 ; Leavens & Hopkins, 1998) et les babouins (Meguerditchian, Molesti, & Vauclair, 2011 ; Meguerditchian & Vauclair, 2006 ; Meguerditchian, Vauclair, & Hopkins, 2010). Ces découvertes confortent donc l'existence d'un système neural spécialisé pour les signaux communicatifs dans l'hémisphère gauche déjà présent chez un ancêtre commun.

De plus, il a été montré que des chimpanzés, qui savaient produire les sons atypiques pour attirer l'attention d'un expérimentateur inattentif, les émettaient en co-occurrence avec des gestes manuels intentionnels (Hostetter, Russell, Freeman, & Hopkins, 2007 ; Leavens, et al., 2004). Des études comportementales ont démontré que lorsque l'individu produisait les deux signaux communicatifs intentionnels, manuel et oro-facial/vocal, l'utilisation de la main droite pour le geste manuel était plus importante que lorsque le geste était produit seul (Hopkins, et al., 2005 ; Hostetter, et al., 2007 ; Leavens & Hopkins, 1998 ; Leavens, et al., 2004). Ces résultats suggèrent que les gestes communicatifs intentionnels oro-faciaux/vocaux et manuels pourraient partager le même système neural spécialisé dans l'hémisphère gauche pour les comportements communicatifs. De plus, des examens par tomographie par émission de positrons (TEP) chez trois chimpanzés venant juste de produire les signaux sonores et les gestes manuels communicatifs intentionnels ont révélé une activation plus importante de la zone homologue à l'aire de Broca dans le gyrus cingulaire inférieur gauche (Tagliabue, et al., 2008, 2011). Cette zone est fortement impliquée dans la production de la parole chez l'homme (Broca, 1865).

6.3.3. L' « hypothèse d'une origine bimodale du langage »

La littérature concernant la latéralisation des signaux communicatifs, oro-faciaux et manuels, appuyée par celle d'une asymétrie en faveur de l'hémi-bouche droite (i.e., hémisphère gauche) pour le « raspberry » telle que nous l'avons observée, conforte l'hypothèse d'un même système neural latéralisé à gauche impliqué dans le contrôle de ces gestes intentionnels. Ainsi, un scénario possible de la spécialisation hémisphérique gauche pour la production du langage pourrait être à l'origine d'un signal communicatif manuel latéralisé à droite (i.e., hémisphère gauche) qui a pu apparaître chez un ancêtre commun à l'homme et au babouin, il y a 30 à 40 millions d'années. Puis, il y aurait eu une intégration progressive de sons intentionnels produits grâce à un contrôle oro-facial dans le système gestuel qui se serait manifesté chez un ancêtre commun entre le chimpanzé et l'homme, il y a environ 5 à 7 millions d'années. Cette intégration des signaux communicatifs en seul système bimodal latéralisé à gauche conforte l' « hypothèse d'une origine bimodale du langage » proposée par McNeill (1992). Cette hypothèse soutient que la parole et le geste ne se sont pas développés indépendamment mais auraient co-évolué en un système communicatif intégré jusqu'à l'apparition du langage articulé.

6.4. Perspectives et conclusions

6.4.1. Perspectives

Les recherches portant sur cette thématique restent encore trop peu nombreuses. La question de la latéralisation des processus sous-jacents à la communication oro-faciale chez le primate non humain justifierait d'être étendue à un plus grand nombre d'espèces possible en étoffant le répertoire vocal et facial d'expressions dans des contextes socio-émotionnels ou d'interactions plus variés.

A partir de certains des éléments significatifs de mes recherches, quelques pistes d'exploration peuvent être proposées :

- 1) La comparaison des deux méthodes communément utilisées pour mesurer les asymétries oro-faciales au cours de l'expression et de la perception d'émotions (méthode objective vs subjective) a mis en évidence une différence de résultats pour le comportement de menace chez le babouin. Cette inconsistance dans les résultats montre l'intérêt de compléter ces procédures en mesurant les caractéristiques saillantes du visage en mouvement lors de l'expression d'émotions pour la méthode objective et en utilisant la technique de l'eye-tracking pour la méthode subjective.
- 2) Aussi, dans l'une de nos études, nous avons observé que les participants humains qui montraient une latéralisation hémisphérique gauche pour la perception des

émotions discriminaient mieux les visages émotionnellement plus intenses des babouins que les participants qui ont manifesté une spécialisation cérébrale droite. Il serait intéressant de pouvoir dupliquer cette étude avec un plus grand échantillon de juges humains pour mieux comprendre ce phénomène.

- 3) Lors de l'étude réalisée avec des enfants babouins et des enfants macaques, nous avons mis en relief une différence de latéralisation hémisphérique pour un comportement émotionnel qui aurait pu être déterminée par la nature de l'environnement d'élevage. Jusqu'ici, les études qui ont porté sur la mesure des asymétries oro-faciales lors de la production de vocalisations et d'expressions faciales chez le primate non humain se sont centrées seulement sur la valence de l'émotion exprimée. La prise en compte de facteurs tels que l'intensité, l'environnement social et d'élevage permettrait sans doute de mieux appréhender les processus de traitements des émotions. De plus, Rogers (2010), indique que le degré d'asymétrie cérébrale à droite pour les comportements émotionnels chez l'animal pourrait être un indicateur du niveau de mal-être de l'individu. Ainsi, des observations préliminaires des comportements des individus, complétées avec la mesure des asymétries oro-faciales pourraient fournir une aide aux soins à prodiguer aux primates non humains en captivité.
- 4) Enfin, à ma connaissance, il n'existe pas de vocalisations ou d'expressions oro-faciales qui sont contrôlées et intentionnelles chez le babouin ou le macaque. Cependant, Meguerditchian et collaborateurs (2011 ; 2006) ont montré que le

babouin produisait un geste manuel intentionnel de menace (le « hand-slapping »), préférentiellement avec la main droite. Ce geste manuel est toujours produit en association avec la mimique faciale de menace et l'individu ouvre parfois aussi la bouche. Une recherche à la Station de Primatologie de Rousset est en cours pour étudier les asymétries lors de la production en co-occurrence de ces gestes manuels et oro-faciaux.

6.4.2. Conclusions

Mes résultats ont apporté des éléments nouveaux dans la compréhension de systèmes cognitivo-émotionnels spécifiques latéralisés dans l'hémisphère droit qui priorisent l'exécution de mécanismes attentionnels, perceptifs et physiologiques lors du traitement de la production et de la perception de signaux communicatifs oro-faciaux utilisés par le primate non humain dans ses échanges avec son environnement social.

L'étude des asymétries oro-faciales au cours de la production de signaux communicatifs comme mesure de la spécialisation cérébrale associée aux processus émotionnels a permis d'envisager des continuités et discontinuités phylogénétiques, grâce à une approche comparative de la littérature humaine et animale.

Aussi, les différentes méthodologies utilisées avec plusieurs populations de primates m'ont permis d'appréhender des mécanismes liés aux traitements des signaux communicatifs

émotionnels et intentionnels et de discuter de leur intérêt pour la compréhension de l'évolution de la communication verbale et non verbale humaine.

Références Bibliographiques

- Adolphs, R. (2002). Recognizing emotion from facial expressions: Psychological and neurological mechanisms. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, 1(1), 21-62.
- Adolphs, R., Jansari, A., & Tranel, D. (2001). Hemispheric perception of emotional valence from facial expressions. *Neuropsychology*, 15(4), 516-524.
- Aljuhanay, A., Milne, E., Burt, D. M., & Pascalis, O. (2010). Asymmetry in face processing during childhood measured with chimeric faces. *Laterality*, 15(4), 439-450.
- Alves, N. T., Fukusima, S. S., & Aznar-Casanova, J. A. (2008). Models of brain asymmetry in emotional processing. *Psychology & Neuroscience*, 1(1), 63-66.
- Arbib, M. A. (2005). From monkey-like action recognition to human language: An evolutionary framework for neurolinguistics. *Behavioral and Brain Sciences*, 28(2), 105-124.
- Ardila, A. (2012). *On the origins of human cognition*. Unpublished manuscript.
- Asthana, H. S., & Mandal, M. K. (1997). Hemiregional variations in facial expression of emotions. *British Journal of Psychology*, 88(3), 519-525.
- Babinski, J. (1914). Contribution of cerebral hemispheric organization in the study of mental troubles. *Review Neurologique*, 27, 845-848.
- Bava, S., Ballantyne, A. O., May, S. J., & Trauner, D. A. (2005). Perceptual asymmetry for chimeric stimuli in children with early unilateral brain damage. *Brain and Cognition*, 59(1), 1-10.
- Benton, A. L. (1980). The neuropsychology of facial recognition. *American Psychologist*, 35(2), 176-186.
- Best, C. T., & Queen, H. F. (1989). Baby, it's in your smile: Right hemiface bias in infant emotional expressions. *Developmental Psychology*, 25(2), 264-276.
- Bisazza, A., Rogers, L., & Vallortigara, G. (1998). The origins of cerebral asymmetry: A review of evidence of behavioural and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 22(3), 411-426.

- Borod, J. C., Cicero, B. A., Obler, L. K., Welkowitz, J., Erhan, H. M., Santschi, C., . . . Whalen, J. R. (1998). Right hemisphere emotional perception: Evidence across multiple channels. *Neuropsychology*, 12(3), 446-458.
- Borod, J. C., Haywood, C. S., & Koff, E. (1997). Neuropsychological aspects of facial asymmetry during emotional expression: A review of the normal adult literature. *Neuropsychology Review*, 7(1), 41-60.
- Borod, J. C., & Koff, E. (1984). Asymmetries in affective facial expression: Behavior and anatomy. In N. A. Fox & R. J. Davidson (Eds.), *The Psychobiology of Affective Development* (pp. 293-323). Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates.
- Borod, J. C., Koff, E., & Caron, H. S. (1983). Right hemispheric specialization for the expression and appreciation of emotion: A focus on the face. In E. Perecman (Ed.), *Cognitive processing in the right hemisphere* (pp. 83-110). New York: Academic Press.
- Borod, J. C., Koff, E., Yecker, S., Santschi, C., & Schmidt, J. M. (1998). Facial asymmetry during emotional expression: Gender, valence, and measurement technique. *Neuropsychologia*, 36(11), 1209-1215.
- Bowers, D., Bauer, R. M., & Heilman, K. M. (1993). The nonverbal affect lexicon: Theoretical perspectives from neuropsychological studies of affect perception. *Neuropsychology*, 7(4), 433-444.
- Boyd, R., & Silk, J. B. (Eds.). (1997). *How humans evolved*. New York: WW Norton.
- Broca, P. (1865). Sur le siège de la faculté du langage articulé. *Bulletins de la Société d'Anthropologie de Paris*, 6(1), 377-393.
- Brodal, A. (1965). *The cranial nerves: Anatomy and anatomico-clinical correlations*. Oxford: Blackwell.
- Brown, S. D., & Dooling, R. J. (1992). Perception of conspecific faces by budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): I. Natural faces. *Journal of Comparative Psychology*, 106(3), 203-216.
- Bryden, M., & Ley, R. (Eds.). (1983). *Right-hemispheric involvement in the perception and expression of emotion in normal humans*. New York: Guilford Press.

- Burrows, A. M., Waller, B. M., Parr, L. A., & Bonar, C. J. (2006). Muscles of facial expression in the chimpanzee (*Pan troglodytes*): Descriptive, comparative and phylogenetic contexts. *Journal of Anatomy*, 208(2), 153-167.
- Buss, K. A., Schumacher, J. R. M., Dolski, I., Kalin, N. H., Goldsmith, H. H., & Davidson, R. J. (2003). Right frontal brain activity, cortisol, and withdrawal behavior in 6-month-old infants. *Behavioral Neuroscience*, 117(1), 11-20.
- Byrne, R. W. (1981). Distance vocalisations of guinea baboons (*Papio papio*) in Senegal: An analysis of function. *Behaviour*, 78(3/4), 283-313.
- Campbell, R. (1982). The lateralisation of emotion: A critical review. *International Journal of Psychology*, 17(1), 211-229.
- Cantalupo, C., Pilcher, D. L., & Hopkins, W. D. (2003). Are planum temporale and sylvian fissure asymmetries directly related?: A MRI study in great apes. *Neuropsychologia*, 41(14), 1975-1981.
- Casperd, J. M., & Dunbar, R. (1996). Asymmetries in the visual processing of emotional cues during agonistic interactions by gelada baboons. *Behavioural Processes*, 37(1), 57-65.
- 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. *The American Journal of Human Genetics*, 68(2), 444-456.
- Cheney, D., & Seyfarth, R. M. (Eds.). (1990). *How monkeys see the world*. Chicago: University of Chicago Press.
- Chevalier-Skolnikoff, S. (1973). Facial expression of emotion in nonhuman primates. In P. Ekman (Ed.), *Darwin and facial expression: A century of research in review* (pp. 11-89). New York: Academic Press.
- Chiang, C. H., Ballantyne, A. O., & Trauner, D. A. (2000). Development of perceptual asymmetry for free viewing of chimeric stimuli. *Brain and Cognition*, 44(3), 415-424.
- Corballis, M. (2002). *From Hand to Mouth: The Origins of Human Language*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Crow, T. (2004). Directional asymmetry is the key to the origin of modern *Homo sapiens* (the Broca-Annett axiom): A reply to Rogers' review of *The Speciation of Modern Homo Sapiens*. *Laterality*, 9(2), 233-242.

- Damasio, A. (1999). *The Feeling of What Happens. Body and Emotion in the Making of Consciousness*. San Diego: Harcourt.
- Damasio, A. R. (1995). Toward a Neurobiology of Emotion and Feeling: Operational Concepts and Hypotheses. *The Neuroscientist*, 1(1), 19-25.
- Darwin, C. (1872/2002). *The expression of the emotions in man and animals*. Oxford: University Press.
- Davidson, R. J. (1995). Cerebral asymmetry, emotion, and affective style. In K. Hugdahl (Ed.), *Brain asymmetry* (pp. 361-387). Cambridge, MA: MIT Press.
- Davidson, R. J., & Tomarken, A. J. (1989). Laterality and emotion: An electrophysiological approach. *Handbook of Neuropsychology*, 3, 419-441.
- De Renzi, E., Perani, D., Carlesimo, G. A., Silveri, M., & Fazio, F. (1994). Prosopagnosia can be associated with damage confined to the right hemisphere—an MRI and PET study and a review of the literature. *Neuropsychologia*, 32(8), 893-902.
- Demaree, H. A., Everhart, D. E., Youngstrom, E. A., & Harrison, D. W. (2005). Brain Lateralization of Emotional Processing: Historical Roots and a Future Incorporating “Dominance”. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, 4(1), 3-20.
- Dixson, A. F. (1998). *Primate sexuality: Comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and human beings*. Oxford: Oxford University Press.
- Dufour, V., Pascalis, O., & Petit, O. (2006). Face processing limitation to own species in primates: a comparative study in brown capuchins, Tonkean macaques and humans. *Behavioural Processes*, 73(1), 107-113.
- Ekman, P. (1973). Cross-cultural studies of facial expression. In P. Ekman (Ed.), *Darwin and Facial Expression: A Century of Research in Review* (pp. 169-222). New York: Academic Press.
- Ekman, P. (1984). Expression and the nature of emotion. In K. R. Scherer & P. Ekman (Eds.), *Approaches to emotion* (pp. 319-344). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Ekman, P. (1992). An argument for basic emotions. *Cognition & Emotion*, 6(3-4), 169-200.
- Estes, R. (1991). *The behavior guide to African mammals*. Berkeley, CA: University of California Press.

- Fernández-Carriba, S., Loeches, A., Morcillo, A., & Hopkins, W. D. (2002a). Functional asymmetry of emotions in primates: New findings in chimpanzees. *Brain Research Bulletin*, 57(3-4), 561-564.
- Fernández-Carriba, S., Loeches, Á., Morcillo, A., & Hopkins, W. D. (2002b). Asymmetry in facial expression of emotions by chimpanzees. *Neuropsychologia*, 40(9), 1523-1533.
- Fernández-Carriba, S., Loeches, Á., Morcillo, A., Washburn, D. A., & Hopkins, W. D. (2004). Human assessment of chimpanzee facial asymmetry. *Laterality*, 9(1), 1-17.
- Ferrari, P. F., Visalberghi, E., Paukner, A., Fogassi, L., Ruggiero, A., & Suomi, S. J. (2006). Neonatal imitation in rhesus macaques. *PLoS Biology*, 4(9), e302.
- Fischer, J., Hammerschmidt, K., & Todt, D. (1998). Local variation in Barbary macaque shrill barks. *Animal Behaviour*, 56(3), 623-629.
- Fischer, J., Kitchen, D. M., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2004). Baboon loud calls advertise male quality: acoustic features and their relation to rank, age, and exhaustion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(2), 140-148.
- Fitch, W. T. (2000). The evolution of speech: A comparative review. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(7), 258-266.
- Fox, M. D., Corbetta, M., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., & Raichle, M. E. (2006). Spontaneous neuronal activity distinguishes human dorsal and ventral attention systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(26), 10046-10051.
- Fox, N. A., Bell, M. A., & Jones, N. A. (1992). Individual differences in response to stress and cerebral asymmetry. *Developmental Neuropsychology*, 8(2-3), 161-184.
- Fox, N. A., & Davidson, R. J. (1988). Patterns of brain electrical activity during facial signs of emotion in 10-month-old infants. *Developmental Psychology*, 24(2), 230-236.
- Fridlund, A. J. (1994). *Human facial expression: An evolutionary view*. New York: Academic Press.
- Fusar-Poli, P., Placentino, A., Carletti, F., Allen, P., Landi, P., Abbamonte, M., . . . Politi, P. (2009). Laterality effect on emotional faces processing: ALE meta-analysis of evidence. *Neuroscience Letters*, 452(3), 262-267.

- Gainotti, G. (2012). Unconscious processing of emotions and the right hemisphere. *Neuropsychologia*, 50(2), 205-218.
- Goldenthal, P., Johnston, R. E., & Kraut, R. E. (1981). Smiling, appeasement, and the silent bared-teeth display. *Ethology and Sociobiology*, 2(3), 127-133.
- Goodall, J. (1986). *The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior*. Harvard, MA: Belknap Press of Harvard University Press.
- Graves, R. (1983). Mouth asymmetry, dichotic ear advantage and tachistoscopic visual field advantage as measures of language lateralization. *Neuropsychologia*, 21(6), 641-649.
- Graves, R., Goodglass, H., & Landis, T. (1982). Mouth asymmetry during spontaneous speech. *Neuropsychologia*, 20(4), 371-381.
- Graves, R., & Landis, T. (1990). Asymmetry in mouth opening during different speech tasks. *International Journal of Psychology*, 25(2), 179-189.
- Graves, R., Landis, T., & Simpson, C. (1985). On the interpretation of mouth asymmetry. *Neuropsychologia*, 23(1), 121-122.
- Hamilton, C. R., & Vermeire, B. A. (1983). Discrimination of monkey faces by split-brain monkeys. *Behavioural Brain Research*, 9(3), 263-275.
- Hauser, M. (1996). *The Evolution of Communication*. Cambridge, MA: Bradford Books/MIT.
- Hauser, M. (1999). The evolution of a lopsided brain: Asymmetries underlying facial and vocal expressions in nonhuman primates. In M. D. Hauser & M. Konishi (Eds.), *The Design of Animal Communication* (pp. 597-628). Cambridge, MA: MIT Press.
- Hauser, M. D. (1993). Right hemisphere dominance for the production of facial expression in monkeys. *Science*, 261(5120), 475-477.
- Hauser, M. D., & Akre, K. (2001). Asymmetries in the timing of facial and vocal expressions by rhesus monkeys: implications for hemispheric specialization. *Animal Behaviour*, 61(2), 391-400.
- Haxby, J. V., Horwitz, B., Ungerleider, L. G., Maisog, J. M., Pietrini, P., & Grady, C. L. (1994). The functional organization of human extrastriate cortex: a PET-rCBF study of selective attention to faces and locations. *Journal of Neuroscience*, 14(11), 6336-6353.

- Haxby, J. V., Ungerleider, L. G., Clark, V. P., Schouten, J. L., Hoffman, E. A., & Martin, A. (1999). The effect of face inversion on activity in human neural systems for face and object perception. *Neuron*, 22(1), 189-199.
- Heller, W., & Levy, J. (1981). Perception and expression of emotion in right-handers and left-handers. *Neuropsychologia*, 19(2), 263-272.
- Herba, C., & Phillips, M. (2004). Annotation: Development of facial expression recognition from childhood to adolescence: Behavioural and neurological perspectives. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 45(7), 1185-1198.
- Hiscock, M., & Kinsbourne, M. (1995). Phylogeny and ontogeny of cerebral lateralization. In R. J. Davidson & K. Hugdahl (Eds.), *Brain asymmetry* (pp. 535-578). Cambridge, MA: MIT Press.
- Holowka, S., & Petitto, L. A. (2002). Left hemisphere cerebral specialization for babies while babbling. *Science*, 297(5586), 1515.
- Hook-Costigan, M., & Rogers, L. (1998). Lateralized use of the mouth in production of vocalizations by marmosets. *Neuropsychologia*, 36(12), 1265-1273.
- Hook, M. (2004). The evolution of lateralized motor functions. In L. J. Rogers & G. Kaplan (Eds.), *Comparative Vertebrate Cognition: Are Primates Superior to non-primates?* (pp. 325-370). New York: Plenum Publishers.
- Hook, M. A., & Rogers, L. J. (2000). Development of hand preferences in marmosets (*Callithrix jacchus*) and effects of aging. *Journal of Comparative Psychology*, 114(3), 263-271.
- Hopkins, W. D. (Ed.). (2007). *The evolution of hemispheric specialization in primates* (Vol. 5). London: Elsevier/Academic Press.
- Hopkins, W. D., & Cantero, M. (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*). *Developmental Science*, 6(1), 55-61.
- Hopkins, W. D., & Fernández-Carriba, S. (2000). The effect of situational factors on hand preferences for feeding in 177 captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Neuropsychologia*, 38(4), 403-409.

- Hopkins, W. D., Russell, J., Freeman, H., Buehler, N., Reynolds, E., & Schapiro, S. J. (2005). The distribution and development of handedness for manual gestures in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Psychological Science*, 16(6), 487-493.
- Hopkins, W. D., Taglialatela, J. P., & Leavens, D. A. (2007). Chimpanzees differentially produce novel vocalizations to capture the attention of a human. *Animal Behaviour*, 73(2), 281-286.
- Hopkins, W. D., Taglialatela, J. P., & Leavens, D. A. (2011). Do Chimpanzees Have Voluntary Control of their Facial Expressions and Vocalizations? In A. Vilain, C. Abry, J. C. Schwartz & J. Vauclair (Eds.), *Primate Communication and Human Language: Vocalisation, Gestures, Imitation and Deixis in Humans and Non-humans* (Vol. 1, pp. 71-88). Amsterdam: John Benjamins Publishing Company.
- Hopkins, W. D., & Vauclair, J. (2012). Evolution of behavioral and brain asymmetries in primates. In M. Tallerman & K. Gibson (Eds.), *Handbook of Language Evolution* (pp. 184-197). Oxford: Oxford University Press.
- Hostetter, A. B., Russell, J. L., Freeman, H., & Hopkins, W. D. (2007). Now you see me, now you don't: Evidence that chimpanzees understand the role of the eyes in attention. *Animal Cognition*, 10(1), 55-62.
- Indersmitten, T., & Gur, R. C. (2003). Emotion processing in chimeric faces: Hemispheric asymmetries in expression and recognition of emotions. *The Journal of Neuroscience*, 23(9), 3820-3825.
- Jovanovic, T., & Gouzoules, H. (2001). Effects of nonmaternal restraint on the vocalizations of infant rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology*, 53(1), 33-45.
- Jürgens, U. (2002). Neural pathways underlying vocal control. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 26(2), 235-258.
- Kalin, N. H., Larson, C., Shelton, S. E., & Davidson, R. J. (1998). Asymmetric frontal brain activity, cortisol, and behavior associated with fearful temperament in rhesus monkeys. *Behavioral Neuroscience*, 112(2), 286-292.
- Kalin, N. H., Shelton, S. E., & Davidson, R. J. (2000). Cerebrospinal fluid corticotropin-releasing hormone levels are elevated in monkeys with patterns of brain activity associated with fearful temperament. *Biological Psychiatry*, 47(7), 579-585.

- Kalin, N. H., Shelton, S. E., & Snowden, C. T. (1992). Affiliative vocalizations in infant rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology*, 106(3), 254-261.
- Kendrick, K. M., Atkins, K., Hinton, M. R., Broad, K. D., Fabre-Nys, C., & Keverne, B. (1995). Facial and vocal discrimination in sheep. *Animal Behaviour*, 49(6), 1665-1676.
- Killgore, W. D. S., & Yurgelun-Todd, D. A. (2007). The right-hemisphere and valence hypotheses: could they both be right (and sometimes left)? *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 2(3), 240-250.
- Kowner, R. (1995). Laterality in facial expressions and its effect on attributions of emotion and personality: A reconsideration. *Neuropsychologia*, 33(5), 539-559.
- Landis, T., Cummings, J. L., Christen, L., & Bogen, J. E. (1986). Are unilateral right posterior cerebral lesions sufficient to cause prosopagnosia? Clinical and radiological findings in six additional patients. *Cortex*, 22(2), 243-252.
- Leavens, D. A., & Hopkins, W. D. (1998). Intentional communication by chimpanzees: A cross-sectional study of the use of referential gestures. *Developmental Psychology*, 34(5), 813-822.
- Leavens, D. A., Hostetter, A. B., Wesley, M. J., & Hopkins, W. D. (2004). Tactical use of unimodal and bimodal communication by chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*, 67(3), 467-476.
- Lemasson, A., Hausberger, M., & Zuberbühler, K. (2005). Socially Meaningful Vocal Plasticity in Adult Campbell's Monkeys (*Cercopithecus campbelli*). *Journal of Comparative Psychology*, 119(2), 220-229.
- Levy, J., Heller, W., Banich, M. T., & Burton, L. A. (1983). Asymmetry of perception in free viewing of chimeric faces. *Brain and Cognition*, 2(4), 404-419.
- Lewkowicz, D. J., & Ghazanfar, A. A. (2006). The decline of cross-species intersensory perception in human infants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(17), 6771-6774.
- Lieberman, P. (1998). Speech evolution: Let barking dogs sleep. *Behavioral and Brain Sciences*, 21(04), 520-521.

- Losin, E. A., Russell, J., Freeman, H., Meguerditchian, A., Hopkins, W. D., & Fitch, T. (2008). Left Hemisphere Specialization for Oro-Facial Movements of Learned Vocal Signals by Captive Chimpanzees. *PLoS ONE*, 3(6), e2529.
- MacNeilage, P. F., Rogers, L. J., & Vallortigara, G. (2009). Origins of the left & right brain. *Scientific American*, 301(1), 60-67.
- MacNeilage, P. F., Studdert-Kennedy, M. G., & Lindblom, B. (1987). Primate handedness reconsidered. *Behavioral and Brain Sciences*, 10(2), 247-263.
- Maestriperi, D., Jovanovic, T., & Gouzoules, H. (2000). Crying and infant abuse in rhesus monkeys. *Child Development*, 71(2), 301-309.
- Maestriperi, D., Leoni, M., Raza, S. S., Hirsch, E. J., & Whitham, J. C. (2005). Female copulation calls in guinea baboons: Evidence for postcopulatory female choice? *International Journal of Primatology*, 26(4), 737-758.
- Marler, P., Evans, C. S., & Hauser, M. D. (1992). Animal signals: motivational, referential, or both? In H. Papoušek, U. Jürgens & M. Papoušek (Eds.), *Nonverbal vocal communication: Comparative and developmental approaches* (pp. 66-86). New York: Cambridge University Press.
- Marshall, A. J., Wrangham, R. W., & Arcadi, A. C. (1999). Does learning affect the structure of vocalizations in chimpanzees? *Animal Behaviour*, 58(4), 825-830.
- Mazzotti, G. A., & Boere, D. V. (2009). The right ear but not the left ear temperature is related to stress-induced cortisolaemia in the domestic cat (*Felis catus*). *Laterality*, 14(2), 196-204.
- McNeill, D. (1992). *Hand and mind*: Chicago: University of Chicago Press.
- Meguerditchian, A., Cochet, H., & Vauclair, J. (2011). From gesture to language. In A. Vilain, J. L. Schwartz, A. Abry & J. Vauclair (Eds.), *Primate Communication and Human Language: Vocalisation, gestures, imitation and deixis in humans and non-humans* (pp. 91-118). Philadelphia: John Benjamins Publishing.
- Meguerditchian, A., Molesti, S., & Vauclair, J. (2011). Right-handedness predominance in 162 baboons (*Papio anubis*) for gestural communication: Consistency across time and groups. *Behavioral Neuroscience*, 125(4), 653-660.
- Meguerditchian, A., & Vauclair, J. (2006). Baboons communicate with their right hand. *Behavioural Brain Research*, 171(1), 170-174.

- Meguerditchian, A., & Vauclair, J. (2008). Vocal and gestural communication in nonhuman primates and the question of the origin of language. In L. S. Roska-Hardy & E. M. Neumann-Held (Eds.), *Learning from animals?: Examining the nature of human uniqueness* (pp. 61-85): London: Psychology Press.
- Meguerditchian, A., Vauclair, J., & Hopkins, W. D. (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.
- Meltzoff, A. N. (1996). The human infant as imitative generalist: A 20-year progress report on infant imitation with implications for comparative psychology. In C. M. Heyes & B. M. Galef. (Eds.), *Social Learning in Animals: the Roots Of Culture* (pp. 347-370). San Diego: CA: Academic, Inc.
- Meltzoff, A. N., & Moore, M. K. (1977). Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science*, 198(4312), 75-78.
- Mills, C. (1912). The cerebral mechanism of emotional expression. *Transactions of the College of Physicians of Philadelphia*, 34, 381-390.
- Moreno, C. R., Borod, J. C., Welkowitz, J., & Alpert, M. (1990). Lateralization for the expression and perception of facial emotion as a function of age. *Neuropsychologia*, 28(2), 199-209.
- Myowa-Yamakoshi, M., Tomonaga, M., Tanaka, M., & Matsuzawa, T. (2004). Imitation in neonatal chimpanzees (Pan troglodytes). *Developmental Science*, 7(4), 437-442.
- Nash, L. T. (1978). The development of the mother-infant relationship in wild baboons (Papio anubis). *Animal Behaviour*, 26(3), 746-759.
- Natale, M., Gur, R. E., & Gur, R. C. (1983). Hemispheric asymmetries in processing emotional expressions. *Neuropsychologia*, 21(5), 555-565.
- Nicholls, M. E. R., Ellis, B. E., Clement, J. G., & Yoshino, M. (2004). Detecting hemifacial asymmetries in emotional expression with three-dimensional computerized image analysis. *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences*, 271(1540), 663-668.
- Nicholls, M. E. R., & Roberts, G. R. (2002). Can free-viewing perceptual asymmetries be explained by scanning, pre-motor or attentional biases? *Cortex*, 38(2), 113-136.

- Panksepp, J. (2001). The long-term psychobiological consequences of infant emotions: Prescriptions for the twenty-first century. *Infant Mental Health Journal*, 22(1/2), 132-173.
- Parr, L. A., Waller, B. M., & Fugate, J. (2005). Emotional communication in primates: implications for neurobiology. *Current Opinion in Neurobiology*, 15(6), 716-720.
- Parr, L. A., Winslow, J. T., Hopkins, W. D., & de Waal, F. (2000). Recognizing facial cues: Individual discrimination by chimpanzees (*Pan troglodytes*) and rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology*, 114(1), 47-60.
- Partan, S. R. (2002). Single and multichannel signal composition: Facial expressions and vocalizations of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Behaviour*, 139(8), 993-1027.
- Pascalis, O., & Bachevalier, J. (1998). Face recognition in primates: A cross-species study. *Behavioural Processes*, 43(1), 87-96.
- Pascalis, O., de Haan, M., & Nelson, C. A. (2002). Is face processing species-specific during the first year of life? *Science*, 296(5571), 1321-1323.
- Peirce, J., Leigh, A., & Kendrick, K. (2000). Configurational coding, familiarity and the right hemisphere advantage for face recognition in sheep. *Neuropsychologia*, 38(4), 475-483.
- Pennock, J. D., Johnson, P. C., Manders, E. K., & VanSwearingen, J. M. (1999). Relationship between muscle activity of the frontalis and the associated brow displacement. *Plastic and Reconstructive Surgery*, 104(6), 1603-1649.
- Preuschoft, S., & Van Hooff, J. (1995). Homologizing primate facial displays: A critical review of methods. *Folia Primatologica*, 65(3), 121-137.
- Preuschoft, S., & Van Hooff, J. (1997). The social function of "smile" and "laughter": Variations across primate species and societies. In U. Segerstål & P. Molnár (Eds.), *Nonverbal communication: Where nature meets culture* (pp. 171-190). Mahwah, NJ: Erlbaum.
- Pryce, C. R., & Feldon, J. (2003). Long-term neurobehavioural impact of the postnatal environment in rats: manipulations, effects and mediating mechanisms. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 27(1-2), 57-71.
- Renzi, E. D. (1986). Prosopagnosia in two patients with CT scan evidence of damage confined to the right hemisphere. *Neuropsychologia*, 24(3), 385-389.

- Richardson, C., Bowers, D., Bauer, R., Heilman, K., & Leonard, C. (2000). Digitizing the moving face during dynamic displays of emotion. *Neuropsychologia*, 38(7), 1028-1039.
- Rilling, J. K., Winslow, J. T., O'Brien, D., Gutman, D. A., Hoffman, J. M., & Kilts, C. D. (2001). Neural correlates of maternal separation in rhesus monkeys. *Biological Psychiatry*, 49(2), 146-157.
- Rinn, W. E. (1984). The neuropsychology of facial expression: A review of the neurological and psychological mechanisms for producing facial expressions. *Psychological Bulletin*, 95(1), 52-77.
- Robins, A., & Rogers, L. J. (2006). Complementary and lateralized forms of processing in *Bufo marinus* for novel and familiar prey. *Neurobiology of Learning and Memory*, 86(2), 214-227.
- Rodway, P., Wright, L., & Hardie, S. (2003). The valence-specific laterality effect in free viewing conditions: The influence of sex, handedness, and response bias. *Brain and Cognition*, 53(3), 452-463.
- Rogers, L. J. (2010). Relevance of brain and behavioural lateralization to animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science*, 127(1-2), 1-11.
- Rogers, L. J., & Andrew, R. (Eds.). (2002). *Comparative vertebrate lateralization*. Oxford, England: Oxford University Press.
- Rogers, L. J., & Vallortigara, G. (2008). From antenna to antenna: lateral shift of olfactory memory recall by honeybees. *PLoS ONE*, 3(6), e2340.
- Ross, E. D. (1985). Modulation of affect and nonverbal communication by the right hemisphere. In M. Mesulam (Ed.), *Principles of behavioral neurology* (pp. 239-258). New York: Oxford University Press.
- Ross, E. D., Prodan, C. I., & Monnot, M. (2007). Human facial expressions are organized functionally across the upper-lower facial axis. *The Neuroscientist*, 13(5), 433-446.
- Rossion, B., Caldara, R., Seghier, M., Schuller, A. M., Lazeyras, F., & Mayer, E. (2003). A network of occipito-temporal face-sensitive areas besides the right middle fusiform gyrus is necessary for normal face processing. *Brain*, 126(11), 2381-2395.
- Rothbart, M. K., Taylor, S. B., & Tucker, D. M. (1989). Right-sided facial asymmetry in infant emotional expression. *Neuropsychologia*, 27(5), 675-687.

- Sackeim, H. A., Gur, R. C., & Saucy, M. C. (1978). Emotions are expressed more intensely on the left side of the face. *Science*, 202(4366), 434-436.
- Sander, D., & Koenig, O. (2002). No inferiority complex in the study of emotion complexity: A cognitive neuroscience computational architecture of emotion. *Cognitive Science Quarterly*, 2(3/4), 249-272.
- Scherer, K. R. (2000). Psychological models of emotion. In J. C. Borod (Ed.), *The neuropsychology of emotion* (Vol. 137, pp. 137-162). New York: Oxford University Press.
- Schmidt, K. L., & Cohn, J. F. (2001). Human facial expressions as adaptations: Evolutionary questions in facial expression research. *Yearbook of Physical Anthropology*, 116(33), 3-24.
- Schore, A. N. (2000). Attachment and the regulation of the right brain. *Attachment and Human Development*, 2(1), 23-47.
- Schore, A. N. (2001). Effects of a secure attachment relationship on right brain development, affect regulation, and infant mental health. *Infant Mental Health Journal*, 22(1-2), 7-66.
- Schuetze, P., & Reid, H. (2005). Emotional lateralisation in the second year of life: Evidence from oral asymmetries. *Laterality*, 10(3), 207-217.
- Sergent, J., Otha, S., & Macdonald, B. (1992). Functional neuroanatomy of face and object processing. *Brain*, 115(1), 15-36.
- Sergent, J., & Signoret, J. L. (1992). Varieties of functional deficits in prosopagnosia. *Cerebral Cortex*, 2(5), 375-388.
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2003). Meaning and emotion in animal vocalizations. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1000(1), 32-55.
- Sherwood, C. C., Hof, P. R., Holloway, R. L., Semendeferi, K., Gannon, P. J., Frahm, H. D., & Zilles, K. (2005). Evolution of the brainstem orofacial motor system in primates: a comparative study of trigeminal, facial, and hypoglossal nuclei. *Journal of Human Evolution*, 48(1), 45-84.
- Sherwood, C. C., Holloway, R. L., Gannon, P. J., Semendeferi, K., Erwin, J. M., Zilles, K., & Hof, P. R. (2003). Neuroanatomical basis of facial expression in monkeys, apes, and humans. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1000(1), 99-103.

- Slocombe, K. E., & Zuberbühler, K. (2005). Agonistic Screams in Wild Chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) vary as a Function of Social Role. *Journal of Comparative Psychology*, 119(1), 67-77.
- Tagliabata, J. P. (2007). Functional and structural asymmetries for auditory perception and vocal production in nonhuman primates. In W. D. Hopkins (Ed.), *The evolution of hemispheric specialization in primates* (pp. 121-145). London: Elsevier/Academic Press.
- Tagliabata, J. P., Reamer, L., Schapiro, S. J., & Hopkins, W. D. (in press). Social learning of a communicative signal in captive chimpanzees. *Biology Letters*.
- Tagliabata, J. P., Russell, J. L., Schaeffer, J. A., & Hopkins, W. D. (2008). Communicative Signaling Activates 'Broca's' Homolog in Chimpanzees. *Current Biology*, 18(5), 343-348.
- Tagliabata, J. P., Russell, J. L., Schaeffer, J. A., & Hopkins, W. D. (2011). Chimpanzee Vocal Signaling Points to a Multimodal Origin of Human Language. *PLoS ONE*, 6(4), e18852.
- Thompson, R. A. (1990). Emotion and self-regulation. In R. A. Thompson (Ed.), *Socioemotional Development: Nebraska Symposium on Motivation 1988* (Vol. 36, pp. 367-467). Lincoln, NJ: University of Nebraska Press.
- Tomaz, C., Verburg, M. S., Boere, V., Pianta, T. F., & Belo, M. (2003). Evidence of hemispheric specialization in marmosets (*Callithrix penicillata*) using tympanic membrane thermometry. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 36(7), 913-918.
- Tomonaga, M., Tanaka, M., Matsuzawa, T., MYOWA-YAMAKOSHI, M., Kosugi, D., Mizuno, Y., . . . Bard, K. A. (2004). Development of social cognition in infant chimpanzees (*Pan troglodytes*): Face recognition, smiling, gaze, and the lack of triadic interactions¹. *Japanese Psychological Research*, 46(3), 227-235.
- Trevarthen, C. (1979). Communication and cooperation in early infancy: A description of primary intersubjectivity. In Bullowa (Ed.), *Before speech: The beginning of interpersonal communication* (pp. 321-347). London: Cambridge University Press.
- Tucker, D. M. (1992). Developing emotions and cortical networks. In M. R. Gunnar & C. A. Nelson (Eds.), *Developmental Behavioral Neuroscience: Minnesota symposium on child psychology* (Vol. 24, pp. 75-128). Hillsdale, NJ: Erlbaum.

- Vallortigara, G., Rogers, L. J., Bisazza, A., Lippolis, G., & Robins, A. (1998). Complementary right and left hemifield use for predatory and agonistic behaviour in toads. *Neuroreport*, 9(14), 3341-3344.
- Vauclair, J. (2004). Lateralization of communicative signals in nonhuman primates and the hypothesis of the gestural origin of language. *Interaction Studies*, 5(3), 365-386.
- Vauclair, J., Fagot, J., & Dépy, D. (1999). Nonhuman primates as models of hemispheric specialization. In M. Haug & R. E. Whalen (Eds.), *Animal models of human emotion and cognition* (pp. 247-256). New York: APA Books.
- Wallez, C., & Vauclair, J. (2011). Right hemisphere dominance for emotion processing in baboons. *Brain and Cognition*, 75(2), 164-169.
- Ward, J. P., Milliken, G. W., Dodson, D. L., Stafford, D. K., & Wallace, M. (1990). Handedness as a function of sex and age in a large population of Lemur. *Journal of Comparative Psychology*, 104(2), 167-173.
- Watling, D., Workman, L., & Bourne, V. J. (2012). Emotion lateralisation: Developments throughout the lifespan. *Laterality*, 17(4), 389-411.
- Wittling, W. (1990). Psychophysiological correlates of human brain asymmetry: Blood pressure changes during lateralized presentation of an emotionally laden film. *Neuropsychologia*, 28(5), 457-470.
- Wittling, W., Block, A., Schweiger, E., & Genzel, S. (1998). Hemisphere asymmetry in sympathetic control of the human myocardium. *Brain and Cognition*, 38(1), 17-35.
- Wittling, W., & Pflüger, M. (1990). Neuroendocrine hemisphere asymmetries: Salivary cortisol secretion during lateralized viewing of emotion-related and neutral films. *Brain and Cognition*, 14(2), 243-265.
- Wyler, F., Graves, R., & Landis, T. (1987). Cognitive task influence on relative hemispheric motor control: Mouth asymmetry and lateral eye movements. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 9(2), 105-116.
- Zazzo, R. (1957). Le problème de l'imitation chez le nouveau-né. *Enfance*, 10(2), 135-142.
- Zuberbühler, K. (2005). The Phylogenetic Roots of Language. Evidence from primate communication and cognition. *Psychological Science*, 14(3), 126-130.

Annexes

- **Annexe 1 : Consignes et matériels pour l'épreuve des visages chimériques**

- **Annexes 2 : Article V**

Laurence, A., Wallez, C., & Blois-Heulin, C. (2011). Task complexity, posture, age, sex: Which is the main factor influencing manual laterality in red-capped mangabays? *Laterality*, 16, 586-606.

Annexe 1 : Consignes et matériels pour l'épreuve des visages chimériques

Epreuve des chimères :

La consigne pour chaque participant était :

Au cours de cette expérience, 40 visages vont vous être présentés. Ce sont des visages d'humains et de babouins. Vous verrez deux visages (A et B) sur des diapositives. Vous devrez désigner quel visage, selon vous, est soit : le plus expressif, soit le plus souriant ou encore le visage qui exprime la plus forte émotion.

Attention, certains visages sont des montages, ils peuvent paraître déformés. Vous devez faire abstraction des défauts visuels pour observer et évaluer l'ensemble du visage.

Avant chaque présentation des visages, vous aurez une consigne, fiez-vous à celle-ci pour répondre. Il n'y a pas de bonnes ou mauvaises réponses, c'est votre impression qui compte.

Après chaque présentation des visages, veuillez noter votre réponse sur la feuille qui vous a été donnée avant le passage à une autre diapositive.

Si vous êtes prêt(e)s, appuyez sur la touche espace pour commencer. Attention, ensuite ne touchez plus le clavier, les diapositives vont défiler toutes seules.

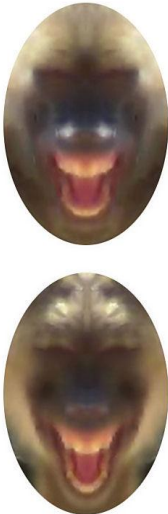
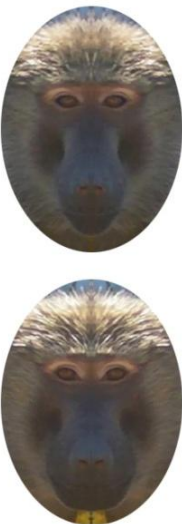
Protocole :

Lorsque les participants avaient appuyé sur la barre, les consignes appropriées à chaque type de chimères étaient données. Les consignes étaient pour les visages non émotionnels : « Quel visage, selon vous, est le plus expressif ? »; pour les visages expressifs : « Quel visage, selon vous, exprime la plus forte émotion ? » et pour les visages composites humains : « Quel visage, selon vous, est le plus souriant ? ». Les participants avaient 4 secondes pour lire les consignes, 10 secondes pour juger les visages de babouins et 6 secondes pour

indiquer sur une feuille avec une grille appropriée leur visage préféré lorsqu'apparaissait à l'écran la consigne « Vous pouvez noter votre réponse sur la feuille ».

Pour chaque chimères de babouins sont indiqués la composition des visages en miroir par une légende telle que GG/DD pour indiquer en haut le visage composé du côté gauche et en bas celui composé du côté droit du visage. Pour les visages de chimères composites humains, seul le côté souriant est indiqué.

Visages non émotionnels	Visages expressifs de menace	Visages expressifs de soumission	Visages de chimères composites
			
DD/GG	GG/DD	DD/GG	G/D

Visages non émotionnels	Visages expressifs de menace	Visages expressifs de soumission	Visages de chimères composites
			
GG/DD	DD/GG	GG/DD	G/D
			
DD/GG	GG/DD	DD/GG	G/D

Visages non émotionnels	Visages expressifs de menace	Visages expressifs de soumission	Visages de chimères composites
			
GG/DD	DD/GG	GG/DD	D/G
			
DD/GG	GG/DD	GG/DD	D/G

Visages non émotionnels	Visages expressifs de menace	Visages expressifs de soumission	Visages de chimères composites
			
DD/GG	DD/GG	DD/GG	G/D
			
GG/DD	DD/GG	GG/DD	G/D

Visages non émotionnels	Visages expressifs de menace	Visages expressifs de soumission	Visages de chimères composites
			
GG/DD	DD/GG	DD/GG	D/G
			
DD/GG	GG/DD	DD/GG	D/G

Visages non émotionnels	Visages expressifs de menace	Visages expressifs de soumission	Visages de chimères composites
			
GG/DD	DD/GG	DD/GG	D/G

Annexe 1 : Feuille de recueil de données pour l'épreuve des chimères

session		
sexe		
âge		
	1	
	2	
	3	
	4	
	5	
	6	
	7	
	8	
	9	
	10	
	11	
	12	
	13	
	14	
	15	
	16	
	17	
	18	
	19	
	20	
	21	
	22	
	23	
	24	
	25	
	26	
	27	
	[...]	
	40	

Annexe 2 –Article V: Laurence, A. Wallez, C., & Blois-Heulin, C. (2011). Task complexity, posture, age, sex: Which is the main factor influencing manual laterality in red-capped mangabeys ? *Laterality*, 16, 586-606.

Annexes 2 : Article V

Laurence, A., Wallez, C., & Blois-Heulin, C. (2011). Task complexity, posture, age, sex: Which is the main factor influencing manual laterality in red-capped mangabeys? *Laterality*, 16, 586-606

LATERALITY, 2011, 16 (5), 586-606

 Psychology Press
Taylor & Francis Group

Task complexity, posture, age, sex: Which is the main factor influencing manual laterality in captive *Cercocebus torquatus torquatus*?

Agathe Laurence¹, Catherine Wallez², and Catherine Blois-Heulin¹

¹Université de Rennes, Paimpont, France

²Université de Provence, Aix-en-Provence, France

Behavioural asymmetries reflect brain asymmetry in nonhuman primates (NHP) as in humans. By investigating manual laterality, researchers can study the evolution of brain hemisphere specialisation. Three dominant theories aim to establish an evolutionary scenario. The most recent theory relates different levels of manual laterality to task complexity. Our investigation aimed to evaluate the importance of two extrinsic factors (posture and the need for manual coordination) and two intrinsic factors (age and sex) on the expression of manual laterality by red-capped mangabeys. We observed 19 captive-born mangabeys, in spontaneous situations and under experimental conditions (seven experimental tasks varying in complexity). No directionality was observed in hand preference at the group level whatever the task. But our data revealed an effect of task complexity: more subjects were lateralised than not lateralised for the bipedal task and for the three most complex tasks. Finally, we evidenced an age and a sex effect. We compare our results with data for several other primate species and discuss them in the light of different manual laterality theories.

Keywords: Handedness; Red-capped mangabeys; Tube task; Manual coordination.

Brain asymmetry is widespread in vertebrates (Rogers & Andrew, 2002). The origin of brain asymmetry could be either genetically based or related to the influence of environmental constraints (see review by Schaafsma, Riedstra, Plannkuche, Bouma, & Groothuis, 2009). Behavioural laterality, especially manual laterality, reflecting brain asymmetry, has been evidenced in

Address correspondence to: C. Blois-Heulin, UMR 6552, Université de Rennes I-CNRS, Station biologique, F-35380 PAIMPONT, France. E-mail: catherine.blois-heulin@univ-rennes1.fr
This work was supported by a grant ANR 'Laterality' (ANR-BLAN08-3_311472).

nonhuman primates (NHP; for a review, see Vallortigara & Rogers, 2005). One of the major themes in current research on manual laterality focuses on the development of an evolutionary scenario aiming to understand the origin of laterality in humans better.

Three theories dominate (McGrew & Marchant, 1999). First, Warren (1980) hypothesised that manual laterality was a distinctive human feature: laterality observed in nonhuman primates could only be an artefact due to a simple reinforcement of the use of one hand during repeated tests under experimental conditions. Conversely, MacNeilage, Studdert-Kennedy, and Lindblom (1987) elaborated the postural origin theory: the first arboreal monkeys would have used their right hands preferably to keep their balance, their left hands thereby being free for other tasks. With their evolution towards terrestriality, primates gradually had more possibilities to perform bimanual activities, implying specialisation of their right hands for tasks requiring greater precision. According to this theory, arboreal primates should present a left bias at the population level, and terrestrial primates should be right-handed, like humans. This theory stresses the importance of posture on the expression of manual laterality. The influence of bipedal posture, compared to quadrupedal posture, is well documented in primates. Thus, the right hand is favoured by bonobos (Hopkins, Bennett, Bales, Lee, & Ward, 1993), chimpanzees (Hopkins, 1993), gorillas (Olson, Ellis, & Nadler, 1990), orang-utans (Hopkins, 1993), and tufted capuchins (Westergaard, Champoux, & Suomi, 1997), whereas the left hand is favoured by galagos (Sanford, Guin, & Ward, 1984) and gibbons (Olson et al., 1990) when in bipedal more than in quadrupedal postures. Moreover, Westergaard, Kuhn, and Suomi, (1998) noted significant population-level shifts towards greater use of the right hand for bipedal versus quadrupedal reaching in rhesus macaques. Red-capped mangabeys were more right-handed when they were hanging than when they were in a quadrupedal posture or sitting (Blois, Guitton, Nedellec-Bienvenue, Ropars, & Vallet, 2006). Finally, the theory developed by Fagot and Vauclair (1991) stresses the influence of task complexity. Laterality at the individual level would occur for performing simple everyday tasks that do not imply any particular cognitive process, named low-level tasks. Laterality at the population level would occur when primates had to perform a novel task that involved a precise motor act and/or an unusual posture and required therefore complex cognitive treatment. In addition, according Rogers (2009a, 2009b), hand preference can be considered as an indicator of brain lateralisation only in complex tasks. Task complexity can be defined by various criteria, including: (1) the use of one or two hands (Marchant & McGrew, 1991; Spinozzi & Truppa, 1999) that can be used either in similar ways or to complement each other (Hopkins, 1995a); (2) the number of stages (one or several) required to perform the task (Marchant & McGrew,

1991); (3) the level of precision of the required motor acts (Healey, Liederman, & Geschwind, 1986; Morris, Hopkins, & Bolser-Gilmore, 1993); (4) the use of visual guidance (Fagot & Vauclair, 1988a, 1988b; MacNeilage et al., 1987) or tactile discrimination (Ettlinger, 1961); or (5) any combination of these criteria (Fagot, Drea, & Wallen, 1991). These theories have elicited many investigations, but their results often disagree, even for a given species. Many intrinsic factors, such as age, sex, genotype, experience ..., that were not always controlled, could explain these discrepancies. Age and sex are the factors that have been tested the most. The effect of sex is particularly well documented in humans and in other mammalian species (Annett, 1972, 1978; Quaranta, Siniscalchi, Frate, & Vallortigara, 2004; Robinson, Becker, Camp, & Mansour, 1985; Seltzer Forsythe, & Ward, 1990; Wells & Millsopp, 2009). These studies partly support the existence of a genetic component underlying human laterality (for review: Schaafsma et al., 2009). Conversely, no consensus has been reached for nonhuman primates. Results vary greatly according to study, species, and parameters measured. All, or nearly all, cases can be found. Nevertheless, most reports on primates evidence no effect of sex on either direction or strength of laterality—Black-handed spider monkey (Laska, 1996), common marmoset (Hook-Costigan & Rogers, 1995), Tufted capuchin (Lilak & Philips, 2008; Westergaard & Suomi, 1996), Rhesus macaques (Westergaard & Lussier, 1999), Olive baboons (Vauclair, Meguerditchian, & Hopkins, 2005), Bonobos (Colell, Segarra, & Sabater, 1995a; Hopkins & Fernandez-Carriba, 2000). However, experimental procedures, including type of tests (tasks varying in complexity), living conditions (wild or captive subjects), number of subjects (samples vary from 3 females and 5 males, Dodson, Stafford, Forsythe, Seltzer, & Ward, 1992, to 97 females and 79 males, Hopkins & Fernandez-Carriba, 2000), parameters measured (HI or ABSHI indices, number of left- or right-handed subjects, number of lateralised subjects or of not-lateralised subjects) vary greatly among investigations, thereby rendering intra- or inter-species comparisons highly delicate. Finally, studies mainly concern hominoids and cebid monkeys, while studies on old world Cercopithecidae monkeys are rarer and then most reports concerning Cercopithecidae focus on macaques.

The effect of age on the expression of manual laterality has been studied in humans and nonhuman primates. The increase, reported by many authors, of the number of right-handed subjects with age in humans seems to be the consequence either of social pressure (pressure was exerted more strongly on children in the past), or of adaptation, increasing with age, to a world made for right-handed people (Shaafsma et al., 2008). This relationship between number of right-handed subjects and age has rarely been evidenced in nonhuman primates. The main trait evidenced is simply an increase of laterality strength with age. However, this age effect could also be

related to the subject's sex. For instance, Humle and Matzuzawa (2009) evidenced the presence of an age effect only in female chimpanzees, whereas, according to Hopkins and Fernandez-Carriba (2000), strength of laterality differed between male and female chimpanzees only when they were juveniles.

The aim of our study was to test the influence of two extrinsic factors (posture and manual coordination) and two intrinsic factors (age and sex) on manual laterality of mangabeys. The first part of this report describes manual laterality in spontaneous situations and under experimental conditions. The second part analyses the influence of posture and manual coordination on laterality. Finally, we evaluated the impact of sex and age on handedness.

METHOD AND MATERIALS

Subjects and housing

Our subjects were 19 captive born red-capped mangabeys housed at the Biological Station, Paimpont (France). As we have demonstrated that red-capped mangabeys have a much higher HI index when they are hanging than when in a quadrupedal or bipedal posture (Blois-Heulin et al., 2006), and as this specie is the most ground-based species of the genus *Cercocebus*, this specie is a good candidate to study influence of posture on manual laterality.

Our sample included 12 adults and 7 juveniles (classification was done according to Gautier-Hion, 1975) and 10 males and 9 females (Table 1). The monkeys were housed in four social groups, except for one male who was kept temporarily in isolation. The monkeys were housed in heated (22° C) indoor cages (approximately 42 m³) connected to large outdoor wire-net cages (approximately 63 m³). Both the indoor and outdoor cages were provided with vertical and horizontal perches. Observations were generally conducted when the monkeys were in the outdoor cages. The monkeys were given fresh fruit and vegetables in the mornings and food pellets in the evenings. Water was provided *ad libitum*.

Procedure

Seven experimental types of investigations tested hand preference. Tests were performed randomly. The actions studied were always "take" (except for the half turn). When subordinate monkeys were tested, either the subject was isolated or additional experimental devices were given to the other monkeys so that competition among individuals was minimized. We monitored one

590 LAURENCE, WALLEZ, BLOIS-HEULIN

TABLE 1
Subject details

Name	Sex	C.A.	G	Spont.	Tripedal	Halfturn	Sitting	Bipedal	Box	Tube	Tray
Chipse	F	J	1	–	2	2	2	2	2	2	2
Bell	F	A	2	–	4	4	4	4	6	4	6
Julie	F	A	1	4	4	4	4	4	4	4	4
Joly	F	A	2	–	6	6	6	6	8	6	8
Crapule	F	A	1	9	–	9	9	–	9	9	9
Gofrette	F	A	1	8*	10	10	10	08/10*	8*	10	8*
Chipie	F	A	1	12*	14	14	14	12/14*	12*	14	12*
Zunie	F	A	2	17*	19	19	19	17/19*	17*	19	17*
Nancy	F	A	3	22*	24	24	24	22/24*	22*	24	22*
Carillon	M	J	1	1	1	1	1	1	1	1	1
George	M	J	1	2	2	2	2	2	2	2	2
Lenni	M	J	2	2	–	2	2	–	2	2	2
Isba	M	J	2	4	4	4	4	4	4	4	4
Marti	M	A	4	6*	8	8	8	6/8*	6*	8	6*
Filou	M	A	5	10*	12	12	12	10/12*	10*	12	10*
Pirate	M	A	1	12*	14	14	14	12/14*	12*	14	12*
Bandit	M	A	6	13*	15	15	15	13/15*	13*	15	13*
Karlo	M	A	2	16*	18	18	18	16/18	16*	18	16*
Rapide	M	A	6	16*	18	18	18	16/18*	16*	18	16*

Age (years) of each subject for each task. C.A. = Age categories according to Gautier-Hion (1976). Spont. = spontaneous reaching. A = adult, J = juvenile. *data from Blois-Heulin et al. (2006). G = social group. – = not tested. *Some mangabeys were tested twice for bipedal posture (in 2005 and in 2007).

MANUAL LATERALITY IN MANGABEYS 591

focal subject during each test session. Some observations were performed in 2006 and some in 2008 (Table 1); all subjects tested in 2006 were adults.

Spontaneous reaching for food

Observations recorded under free conditions yielded data on manual laterality for a simple, familiar daily activity: taking a piece of food. The monkeys were observed while they were feeding in the morning. During observations, fruit and vegetables were distributed uniformly over the floor of the indoor cages. The food was cut into small pieces so that monkeys could take it without effort with one hand. Monkeys were observed for 14 consecutive days, during which 5- to 15-minute focal samples were recorded for respectively each adult and each juvenile. The order in which the monkeys were observed was changed daily so that depletion of food items or satiety of the subjects would not bias the results. Data were collected only when subject was in a sitting position, and when the other hand was free (around 110 acts for each monkey were observed).

Simple reaching tasks with variations of postural demands

Tripedal and half-turn. A sunflower seed was thrown behind the subject so that it was in the subject's sagittal body plane. To take the seed, the subject first had to turn towards the seed, then it had to walk up to the seed on all fours, and then it had to turn around to go back to near the observer. We recorded which hand was used to take the seed (only when the subject was in front of the seed) and to which side (left or right) it turned towards the observer. At least 43 trials were recorded for each monkey at a rate of 20 sessions a day.

Sitting and bipedal. The subject had to put its arm through a mesh of the wire-net (diagonal: 4 cm) to take a sunflower seed from the observer's hand (Chapelain, Bec, & Blois-Heulin, 2006). The seed was presented in the subject's sagittal body plane so as to eliminate possible artefacts due to the position of the object in relation to the subject's hands (in NHP: Fagot et al., 1991; Marchant & Steklis, 1986; in humans: Seltzer et al., 1990). To induce the subject to adopt a bipedal posture the seed was presented either 80 cm or 65 cm above ground to, respectively, adults and juveniles; this level corresponds to shoulder height of a fully upright subject (Hopkins, 1993). The seed was presented either 25 cm or 20 cm above ground to, respectively, adults and juveniles in the sitting task. The hand used to take the seed was recorded for each reach. In the bipedal task the subject had to be standing upright and facing the observer; it had to maintain both its hind limbs on the cage floor while reaching. The hand not used to take the seed was generally gripping the bar. In the sitting task the subject had to be sitting on the floor

592 LAURENCE, WALLEZ, BLOIS-HEULIN

facing the observer. At least 75 trials were recorded for each monkey and for each posture, at a rate of 20 sessions a day.

Coordinated bimanual tasks

Box task. In the box task each monkey had to take a small slice of fruit or a seed out of a metal box. A spring kept the lid closed. The box was placed inside the cage and fixed onto the wire-net 37 cm (or 20 cm for juveniles) above ground (i.e., distance from the top of the box to the ground). The monkey had to open the box, keep it open with one hand, and take out the food item with the other hand. This task required coordination of both hands. A total of 1–3 days were sufficient for all subjects to become familiar with the apparatus. For a response to be considered valid, the monkeys could be sitting (or upright for juveniles) in front of the box, but they had to change their position in relation to the box before each trial. As a monkey could open the box with one hand and then keep the box open with the other hand or with a foot, the hand used to open the box and the hand used to take the food item out of the box were recorded. Each monkey was tested between 25 and 139 times, at a rate of 10 trials a day.

Tube task. The tube task evaluates hand coordination and preference, and has been presented to subjects of many different primate species from various genera (Hopkins, 1995a, 1999; Hopkins, Stoinski, Lukas, Ross, & Wesley, 2003; Meunier & Vauclair, 2007; Schweitzer, Bec, & Blois-Heulin, 2007; Vauclair et al., 2005; Westergaard & Suomi, 1996). The stainless steel tubes were 1.4 cm in diameter and 18 cm long. Each tube was fastened to a chain in order to recover it after observations. The string was long enough so that it did not hinder the monkeys' movements. Two habituation days with the tube task were required at the maximum before observations could start. The hand and the digit used to remove peanut butter mixed with banana from the tube were recorded until the subject dropped the tube or stopped extracting peanut butter for more than 30 seconds. A trial was recorded each time a monkey inserted a digit into the tube and brought it to its mouth (Hopkins, 1995a). Each monkey was tested more than 100 times, at the rate of about 10 trials a day for 10 days.

Coordinated bimanual task with special postural demand

Tray task. In the tray task each monkey had to take a small slice of fruit (apple, banana or orange) placed in the centre of a tray fixed onto the wire-net outside the cage, approximately 150 cm above ground. To solve this task the monkey had to hang with only one arm. The monkey had to change its position in relation to the tray before a new trial started. Familiarisation with the apparatus took 1 day. For the monkey's response to be considered

Annexe 2 –Article V: Laurence, A. Wallez, C., & Blois-Heulin, C. (2011). Task complexity, posture, age, sex: Which is the main factor influencing manual laterality in red-capped mangabeys ? *Laterality*, 16, 586-606.

MANUAL LATERALITY IN MANGABEYS 593

TABLE 2
Characteristics of task complexity

Tasks	Postural instability	Use of 1 or 2 hands	Level of precision
Spontaneous reaching	No	1 hand	Low
Tripedal task	No	1 hand	Low
Sitting task	No	1 hand	Medium
Bipedal task	Medium	1 hand	Medium
Box task	No	2 hands	Medium
Tube task	No	2 hands	High
Tray task	High	2 hands	Medium

valid, the monkey had to climb onto the wire-net, take the food item, and then climb down before the next trial. Data were collected only when the monkeys were directly in front of the tray. This requirement eliminated possible artefacts due to the position of the monkey. The hand used to take the food item was recorded. Each monkey was tested more than 100 times, at the rate of about 10 trials a day for 10 days.

Task classification

The combination of three criteria, first the special postural demand, second the number of hands used to perform the task, and third the level of reaching precision, allowed us to classify all these experimental situations along a gradient of complexity, from the simplest task (spontaneous reaching) to the most complex task (Tray task) (Table 2). Obviously this classification depends on task and species characteristics.

Statistical analyses

Two types of data analyses characterised manual laterality at the individual level. Binomial tests on data for each subject indicated whether use of left and right hands differed significantly, meaning that the subject was lateralised. Second, a manual laterality index (HI) was calculated for each subject and for each task or activity to quantify individual laterality bias. This index, HI, was calculated following the formula: (number of times the right hand was used – number of times the left hand was used)/total number of times hands were used. This index varies along a continuous scale from – 1 (completely left-handed) to + 1 (completely right-handed). The absolute value of this index, ABS-HI, defines strength of manual laterality. One sample *t*-tests on HIs evaluated the presence or the absence of a left or right bias at the group level. Nonparametric tests (Friedman two-way analysis of variance by ranks and Wilcoxon signed ranks test) compared HI and

594 LAURENCE, WALLEZ, BLOIS-HEULIN

ABS-HI data among tasks (soft-ware: Statistica®). Mann-Whitney tests evaluated sex differences in both direction and strength of handedness for the four experimental tasks. Correlations between hand used in quadrupedal tasks and side of turns were evaluated by Wilcoxon signed ranks test. Spearman rank-order correlations estimated relationships between task complexity (Blois-Heulin et al., 2006) and different variables.

RESULTS

More subjects were lateralised than not lateralised for the following four tasks: the bipedal task (binomial test, $p = .031$) and all the bimanual tasks (binomial test, tube task: $p = .0001$; box task: $p = .002$; tray task: $p = .00001$) (Figure 1A).

The simple task “take a piece of food” data revealed that 7 of our 17 mangabeys were lateralised for this task (Figure 1A). Four were left-handed and three were right-handed. No significant group effect could be evidenced: one sample t -test: $t(17) = -1.08$, $p = .296$. Strength of laterality varied from 0.034 to 0.367 (Figure 1B & 1C).

In the quadrupedal task, nine mangabeys were not lateralised, five were left-handed, and three were right-handed (Fig. 1A). Strength of laterality varied from 0.02 to 0.76. Four subjects turned to the right and five turned left significantly. Strength of laterality varied from 0.05 to 0.77 (Figure 1C). One-sample t -tests could not evidence group handedness for either task: quadrupedal task: $t(17) = -1.58$, $p < .133$; half-turn: $t(17) = 0.40$, $p = .69$. A link was found between the hand used to take a seed and turn direction. When mangabeys used their right hand to take seeds, they turned more to the right than to the left (Wilcoxon tests: right hand: $n = 17$, $z = 2.50$, $p = .012$; left hand: $n = 17$, $z = 1.14$, $p = .26$) (Figure 2). Moreover, turn direction influenced which hand was subsequently used: they used their left hand significantly more frequently than their right hand when they had turned to the left (Wilcoxon test: $n = 17$, $z = 2.86$, $p = .004$), but they did not use their right hand significantly more frequently than their left hand following a turn to the right (Wilcoxon test: $n = 17$, $z = 0.98$, $p = .33$). Strength of laterality did not vary significantly with turn direction (Wilcoxon test, $n = 17$, $z = 1.87$, $p = .06$).

The sitting task revealed four left-handed and seven right-handed subjects, while six were not lateralised (Figure 1A). No significant group effect could be evidenced, $t(17) = 1.21$, $p = .244$. Strength of laterality varied from 0.02 to 0.87 (Figure 1C). In the bipedal task, nine subjects were right-handed, four used their left hand significantly more frequently to take seed, and four were not lateralised (Figure 1A). No significant group effect could be evidenced, $t(17) = 1.28$, $p > .05$. Strength of laterality varied from 0.03 to 0.94 (Figure 1C).

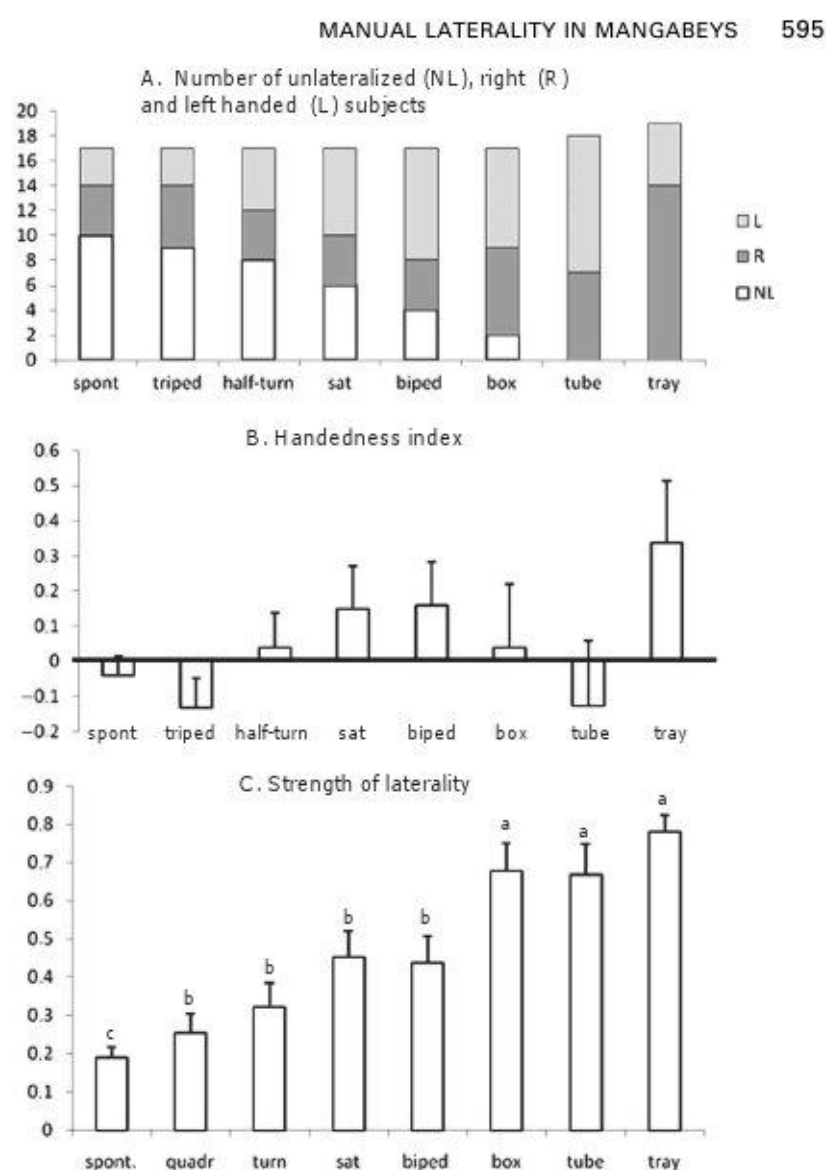


Figure 1. Variation of (A) the number of unlatéralized, right- and left-handed subjects; (B) the index of laterality (HI); and (C) the strength of laterality—ABS(HI)—according to the tasks.

Bimanual coordinated tasks revealed, first, in the box task two mangabeys not lateralised, seven left-handed, and eight right-handed, and second, in the tube task eleven subjects left-handed and seven right-handed for removing the food from the tube (Figure 1A). No significant group effect could be evidenced: box task, $t(17) = -0.21$, $p = .83$; tube task, $t(18) = -0.71$,

596 LAURENCE, WALLEZ, BLOIS-HEULIN

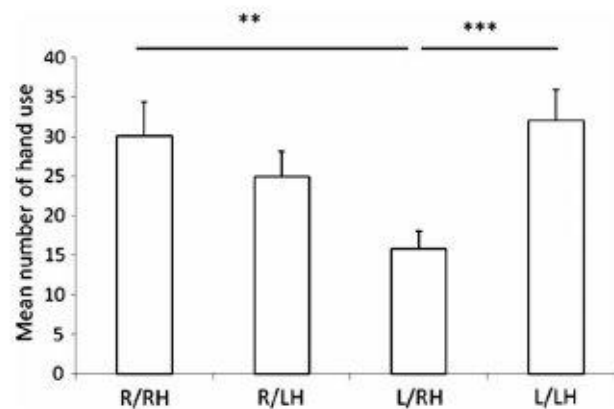


Figure 2. Use of left or right hand in relation to turn direction. Mean numbers ($\pm$ SE) of times subjects used their left or their right hand following a left or a right half-turn. R/RH: half-turn to the right/use of right hand; R/LH: half-turn to the right/use of left hand; L/RH: half-turn to the left/use of right hand; L/LH: half-turn to the left/use of left hand.

$p = .49$. Strength of laterality varied from 0.42 to 1 (Figure 1C). In the tray task, 5 were left-handed and 14 were right-handed (Figure 1A). No significant group effect could be evidenced; tray task, $t(19) = 1.99$, $p = .062$, (Figure 1B). Strength of laterality varied from 0.41 to 0.98.

Comparisons among tasks

The kind of task influenced the strength, but not the direction, of manual laterality (Friedman test HI: $df = 7$, $H = 7.40$, $p = .39$; ABSHI: $df = 7$, $H = 31.86$, $p = .00004$). Subjects were lateralised more frequently for bimanual tasks (tube, box, and tray tasks) than for simple behaviour (spontaneous reaching for food, sitting, bipedal, quadrupedal tasks, and half-turn; Wilcoxon test, $n = 12$, $p < .05$) (Figure 1C).

No significant differences in strength of laterality could be evidenced between left- and right-handedness for any of the tasks (Mann-Whitney tests, $p > .35$).

Numbers of lateralised subjects ($n = 7$, $rs = .96$, $p < .005$) and strength of laterality ($n = 7$, $rs = .96$, $p < .005$) increased with task complexity.

Sex differences

Males and females were lateralised for the tray and tube tasks, and females were lateralised, in addition, for the bipedal and box tasks (binomial tests,

Annexe 2 –Article V: Laurence, A. Wallez, C., & Blois-Heulin, C. (2011). Task complexity, posture, age, sex: Which is the main factor influencing manual laterality in red-capped mangabeys? *Laterality*, 16, 586-606.

MANUAL LATERALITY IN MANGABEYS 597

$p < .007$) (Table 3). More females were right-handed than left-handed in the tray task; more males were left-handed than right-handed in the tube task (binomial test $p < .05$; Table 2). Males were left-handed for two tasks: the quadrupedal and tube tasks [one-sample t test—quadrupedal task: $t(9) = -0.21$, $p = .01$; tube task $t(10) = -2.25$, $p = .051$]. Females were right-handed for the tray task, one-sample t test: tray task, $t(9) = -2.70$, $p = .027$ (Table 3). Strength of laterality for males was higher in the tray, tube, and box tasks (Wilcoxon tests: $p < .028$)—and, for females, in the tray task (Wilcoxon tests: $p < .035$)—than in the other tasks (Table 3).

Sex did not significantly influence direction of manual laterality in any of the tasks (Mann Whitney tests $p > .06$), excepted for half-turn ($n_m = 9$, $n_f = 8$, $z = -2.30$, $p = .02$).

However, females were more lateralised than males in the bipedal task (Mann Whitney test, $n_m = 8$, $n_f = 8$, $z = -1.94$, $p = .05$) and for turning ($n_m = 9$, $n_f = 8$, $z = -1.92$, $p = .059$) (Table 3). No effect of sex could be evidenced in the other tasks (Mann Whitney tests $p > .25$).

The number of lateralised males ($n = 7$, $rs = .89$, $p = .02$) and the strength of their laterality ($n = 7$, $rs = .94$, $p = .01$) increased with the complexity of the task. The number of lateralised ($n = 7$, $rs = .96$, $p = .01$) and right-handed ($n = 7$, $rs = .91$, $p = .02$) females, their bias (H1: $n = 7$, $rs = .88$, $p = .05$) and strength of laterality ($n = 7$, $rs = .99$, $p = .005$) increased with task complexity.

Age differences

Juvenile subjects were not lateralised for the simple behaviour “take a food item” (binomial test, $p = .016$) (Table 4). In the tray and tube tasks more adult and juvenile subjects were lateralised than not lateralised (binomial tests, $p < .02$). Moreover, adults were right-handed for the tray task, $t(12) = 4.37$, $p = .001$. In addition, the pattern of laterality for the tray task differed significantly between juveniles and adult mangabeys (Table 4, Fisher exact test, $p = .038$).

Differences between adult and juveniles mangabeys could be evidenced neither for bias, nor for strength of laterality (Mann Whitney tests, $p > .15$). Both the numbers of lateralised adults and juvenile subjects ($n = 7$, adults: $rs = .93$, $p < .01$; juveniles: $rs = .99$, $p < .005$) and strength of laterality ($n = 7$, adults: $rs = .89$, $p < .02$, juveniles: $rs = .92$, $p < .01$) increased with task complexity. The number of right-handed adults increased with task complexity ($n = 7$, $rs = .85$, $p < .05$) and the number of juveniles left-handed subjects increased with task complexity ($n = 7$, $rs = .86$, $p < .05$).

598 LAURENCE, WALLEZ, BLOIS-HEULIN

TABLE 3
Influence of sex on handedness

Task	Spont.		Tripedal task		Half turn		Slitting task		Bipedal task		Box task		Tube task		Tray task	
Sex	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
NL	6	4	6	3	5	3	3	3	4	0 ^a	1	1 ^a	0 ^a	0 ^a	0 ^a	0 ^a
LAT	4	3	3	5	4	5	6	5	5	8 ^b	7	8 ^b	10 ^b	8 ^b	10 ^b	9
L	2	2	3	2	3	1	2	2	2	2	3	4	8 ^a	3	4	1 ^a
R	2	1	0	3	1	4	4	3	3	6	4	4	2 ^b	5	6	8 ^b
HI Mean	-0.02	-0.11	-0.20*	-0.05	-0.12	0.22	0.19	0.10	0.04	0.29	0.09	-0.01	-0.43*	0.25	0.20	0.53*
e.s.	0.07	0.09	0.06	0.17	0.09	0.16	0.19	0.17	0.16	0.20	0.26	0.26	0.19	0.28	0.27	0.20
ABS(HI) Mean	0.23	0.17	0.21	0.37	0.23	0.41	0.46	0.40	0.33	0.56	0.65	0.69	0.67	0.72	0.80	0.74
e.s.	0.03	0.05	0.06	0.09	0.06	0.10	0.11	0.08	0.10	0.07	0.10	0.10	0.10	0.13	0.04	0.07

M = male; F = female; NL = no significant laterality bias; LAT = subject significantly lateralized; N: number of trials; L: significantly left-handed; R = significantly right-handed; HI (mean $\pm$ SE) = handedness index; ABS(HI) = strength of manual laterality; *t-test significant results; bold characters = significant male-female difference; letters = binomial tests: significant difference between the numbers of lateralised (LAT) and not-lateralised (NL) subjects, or right-handed (R) and left-handed (L) subjects for each sex. Spont. = spontaneous reaching.

MANUAL LATERALITY IN MANGABEYS 599

TABLE 4
Influence of age on handedness in all our experimental tasks

Age cat.	Take		Tripedal task		Half turn		Sitting task		Bipedal task		Box task		Tube task		Troy task	
	AD	JU	AD	JU	AD	JU	AD	JU	AD	JU	AD	JU	AD	JU	AD	JU
NL	4	6	5	4	4	4	4	2	3	1	2 ^a	0	0 ^a	0 ^a	0 ^a	0 ^a
LAT	7	0	6	2	7	2	7	4	8	5	10 ^b	5	11 ^b	7 ^b	12 ^b	7 ^b
L	4	0	3	2	3	1	3	1	2	2	5	2	5	6	1 ^a	4
R	3	0	3	0	4	1	4	3	6	3	5	3	6	1	11 ^b	3
HI Mean	-0.04	-0.08	-0.05	-0.28	0.02	0.08	0.07	0.30	0.23	0.03	0.04	0.04	0.06	-0.42	0.62*	-0.16
e.s.	0.09	0.06	0.11	0.12	0.13	0.15	0.14	0.23	0.12	0.28	0.20	0.40	0.24	0.26	0.14	0.32
ABS(HI) Mean	0.24	0.13	0.29	0.28	0.35	0.25	0.39	0.52	0.38	0.56	0.62	0.79	0.62	0.70	0.76	0.80
e.s.	0.03	0.04	0.06	0.12	0.07	0.10	0.08	0.13	0.08	0.12	0.09	0.08	0.10	0.12	0.06	0.05

Subjects were divided into two age categories: AD = adults and JU = juveniles; NL = number of not-lateralised adults and juveniles for each task; L = number of lateralised adults and juveniles; L = left handed; R = right handed; *t-test significant laterality bias at the population level; letters = binomial tests: significant difference between the numbers of lateralised and not-lateralised subjects, or of right-handed and left handed subjects, for each age category.

DISCUSSION

The data presented here evidence the influence of both extrinsic factors, such as posture and task complexity, and intrinsic factors, such as age and sex, on laterality bias and on strength of laterality.

Conversely, the experimental aspect of tasks appeared to influence only some parameters characterising manual laterality. When performing simple tasks, either in a spontaneous situation (take a food item) or under experimental conditions (take a food item when sitting or in a quadrupedal posture, i.e., with experimenter interaction), as many of our subjects were lateralised as not lateralised. In spontaneous reaching and quadrupedal tasks, the low number of side-biased subjects may be an effect of the position of the piece of food taken relative to the subject. This position can influence the use of the right and the left hand (Blois-Heulin, unpublished observations; Cronholm, Grodsky & Behar, 1963; Lehman, 1970, 1980). Furthermore, this would also explain the association between the direction of the turn and the hand chosen to pick up the sunflower seed. However, strength of laterality was greater for these simple experimental tasks than for spontaneous activity.

The influence of posture is clearly evidenced by comparing data for the sitting and the quadrupedal tasks to data for tasks involving bipedal or hanging postures. Significantly more subjects were lateralised for the latter tasks. However, contrary to previous reports (Hopkins, 1993; Hopkins et al., 1993; Olson et al., 1990; Sanford et al., 1984; Westergaard et al., 1997) we could not evidence any laterality bias except for the tray task. There were more right-handed than left-handed subjects for this task. This result is quite similar to those obtained in 2006 (Blois-Heulin et al., 2006).

Task complexity also influenced the expression of laterality. The more complex a task became, the more the numbers of lateralised subjects and strength of laterality increased. These results agree with most reports on manual laterality and support Fagot and Vauclair's (1991) theory on the influence of task complexity. This also agrees with recent papers by Rogers (2009a, 2009b), indicating that brain lateralisation reflected by handedness can be involved only for complex tasks.

In addition, simple feeding behaviour of monkeys with brain lesions is normal (Lehman, 1968; Lund, Downer, & Lumley, 1970), thus indicating that neither brain hemisphere is specialised for this simple type of task. In addition, the more tasks become complex, the more the numbers of right-handed females and of right-handed adults increase. This increase of right-handed subjects seems to support McNeilage et al.'s theory: mangabeys use their right hands more to take food items and their left hands more to keep their balance. However, we could not evidence a dominant use of the right hand in relation to use of the left hand in the two tasks requiring a high

Annexe 2 –Article V: Laurence, A. Wallez, C., & Blois-Heulin, C. (2011). Task complexity, posture, age, sex: Which is the main factor influencing manual laterality in red-capped mangabeys ? *Laterality*, 16, 586-606.

MANUAL LATERALITY IN MANGABEYS 601

level of manual coordination, i.e., the tube and box tasks. Our results contradict the findings of the main studies testing coordination with the tube task. Indeed, most reports concerning the tube task have evidenced a bias at the population level, either a right bias—Olive baboons (Vauclair et al., 2005), chimpanzees (Hopkins, 1995a, Hopkins et al., 2003), adult rhesus monkeys (Westergaard & Suomi, 1996), gorillas (tendency; Hopkins et al., 2003)—or a left bias—orang-utans (Hopkins et al., 2003), Brazza's monkeys (Schweitzer et al., 2007). Similarly, Blois-Heulin et al. (2006) and Blois-Heulin, Bernard, and Bec (2007) evidenced a right bias in grey-cheeked mangabeys for a bipedal task and in red-capped mangabeys for a tray task. The absence of bias for the tube and tray tasks in the present study could be explained either by the low number of subjects (McGrew & Marchant, 1997) or by a sex effect on laterality bias, because in the tray task only females were right-handed, whereas for the tube task only males were left-handed.

A sex effect on the expression of laterality has previously been evidenced in primates. Some reports showed that only females were right-handed while males presented no laterality bias (Colell, Segarra, & Sabater, 1995b; Spinozzi, Castorina, & Truppa, 1998; Westergaard & Suomi, 1993). On the contrary, according to Shaw, Wolfe, and Panger (2004), Mason, Wolfe, and Johnson (1995), and Ward, Milliken, Dodson, Stafford, and Wallace (1990), male lemurs are left-handed while females present no particular laterality bias. Nevertheless, a few reports showed that subjects could present different laterality biases according to sex: males being left-handed and females right-handed—chimpanzees (Corp & Byrne 2004), ring-tailed lemur (Milliken, Forsythe, & Ward, 1989; Shaw et al., 2004). Our results appear to partly support these reports, although laterality of our mangabeys differed according to sex in different tasks. However, to our knowledge, no previous primate study had mentioned that the sex effect could be related to task. Finally, some authors evidenced a sex effect on laterality bias, but not on strength of laterality: females are either more lateralised than males—chimpanzees (Boesch, 1991; Humle & Matsuzawa, 2009; Corp & Byrne, 2004), gorillas (Byrne & Byrne, 1991), gibbons (Stafford, Milliken, & Ward 1990)—or less lateralised than males—Tufted capuchin (Spinozzi & Truppa, 1999), Brazza's monkeys (Schweitzer et al., 2007). However, our data do not agree with these reports, as strength of laterality of our mangabeys, whatever the task, did not vary significantly with sex.

Our data do not allow us to draw any conclusions concerning the effect of age on laterality. Although performing experimental tasks sometimes differed slightly between adult and juvenile subjects (juvenile subjects used their feet in the tube task and a bipedal posture in the box task more than adults did), these traits did not induce any handedness differences except in the tray task: adults were right-handed whereas juvenile subjects were ambidextrous. We found another difference between adult and juvenile

602 LAURENCE, WALLEZ, BLOIS-HEULIN

subjects: numbers of right-handed adults increased with task complexity while numbers of left-handed juvenile subjects increased with task complexity.

Our results agree partly with Westergaard and Suomi's (1993, 1994a, 1994b) and Westergaard, Lussier, and Higley (2001) reports. These authors respectively showed that adult Tufted capuchin and Pigtail monkey were right-handed while juveniles were not lateralised. However, data concerning age effect vary greatly. According to Colell et al. (1995b) and Harrisson and Byrne (2000), chimpanzees and adult vervet monkeys are right-handed whereas juveniles are left-handed. More adult Garnett's bushbaby females than juveniles are right-handed (Milliken, Stafford, Dodson, Pinger, & Ward, 1991). Strength of laterality can also vary with age. Some authors report an increase in strength of laterality with age (Bard, Hopkins & Fort, 1990; Brooker, Lehman, Heimbuch, & Kidd, 1981; Harrisson & Byrne, 2000; Hopkins, 1994, 1995b; Hopkins & Bard, 1993; Stafford et al., 1990; King, 1995; Ward et al., 1990; Westergaard et al., 2001; Westergaard & Suomi, 1996;), while other authors could evidence no correlations (Brooker et al., 1981; Corp & Byrne, 2004; Hopkins, 1994; Spinozzi et al., 2007; Takeda, 1994; Teichroeb, 1999; Vauclair & Fagot, 1987; and the present report). Only one study, to our knowledge, showed that juveniles were more lateralised than adults (vervet monkey: Harrison & Byrne, 2000). Finally, Harrison and Byrne (2000) found that differences in laterality bias between adult and juvenile vervet monkey depended on type of behaviour: for the behaviour "holding fleshy fruit" adults were right-handed and juveniles tended to be left-handed, but for the behaviour "detaching sugarcane", the contrary was observed. In spite of the diversity of our tasks, our data did not reveal any differences in laterality bias between our adult and juvenile subjects. However, the low number of our subjects could be one of the reasons why we could not evidence any differences.

To conclude, our results stress the fact that one of the major factors explaining the presence of laterality is task complexity. Few differences between adult and juvenile subjects and between males and females could be evidenced, but here again the low number of subjects does not allow us to draw any definite conclusions. Nevertheless, we cannot overlook the influence of posture, which can be one of the features of the complexity of a task, and the experimental or spontaneous aspect of a task. A multifactor approach appears required to understand the evolution of the expression of manual laterality in primates.

Manuscript received 1 March 2010
Revised manuscript received 4 June 2010
First published online 3 February 2011

Annexe 2 –Article V : Laurence, A. Wallez, C., & Blois-Heulin, C. (2011). Task complexity, posture, age, sex: Which is the main factor influencing manual laterality in red-capped mangabeys ? *Laterality*, 16, 586-606.

MANUAL LATERALITY IN MANGABEYS 603

REFERENCES

- Annett, M. (1972). The distribution of manual asymmetry. *British Journal of Psychology*, 63, 343–358.
- Annett, M. (1978). Hand preference and the laterality of cerebral speech. *Cortex*, 11, 305–328.
- Bard, K. A., Hopkins, W. D., & Fort, C. L. (1990). Lateral bias in infant chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 104, 309–321.
- Blois-Heulin, C., Bernard, V., & Bec, P. (2007). Postural effects on manual laterality in different tasks in captive grey-cheeked mangabey (*Lophocebus albigena*). *Journal of Comparative Psychology*, 12, 205–213.
- Blois-Heulin, C., Guitton, J. S., Nedellec-Bienvenue, D., Ropars, L., & Vallet, E. (2006). Hand preference in unimanual and bimanual tasks and postural effect on manual laterality in captive red-capped mangabeys (*Cercocebus torquatus torquatus*). *American Journal of Primatology*, 68, 429–444.
- Boesch, C. (1991). Handedness in wild chimpanzee. *International Journal of Primatology*, 12, 541–558.
- Brooker, R. J., Lehman, R. A. W., Heimbuch, R. C., & Kidd, K. K. (1981). Hand usage in a colony of Bonnet monkeys, *Macaca radiata*. *Behavior Genetics*, 11, 49–56.
- Byrne, R. W., & Byrne, J. M. E. (1991). Hand preferences in the skilled gathering tasks of mountain gorillas (*Gorilla g. beringei*). *Cortex*, 27, 521–546.
- Chapelain, A., Bec, P., & Blois-Heulin, C. (2006). Influence of complexity of the task on manual laterality in Campbell guenons. *Behavioral Brain Research*, 173, 237–245.
- Colell, M., Segarra, M. D., & Sabater-Pi, J. (1995a). Hand preferences in chimpanzees (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*) and orangutans (*Pongo pygmaeus*) in food reaching and other daily activities. *International Journal of Primatology*, 16, 413–434.
- Colell, M., Segarra, M. D., & Sabater-Pi, J. (1995b). Manual laterality in chimpanzees (*Pan troglodytes*) in complex tasks. *Journal of Comparative Psychology*, 109, 298–307.
- Corp, N., & Byrne, R. W. (2004). Sex difference in chimpanzee handedness. *American Journal of Physical Anthropology*, 123, 62–68.
- Cronholm, J. M., Grodsky, M., & Behar, I. (1963). Situational factors in the lateral preference of rhesus monkeys. *The Journal of Genetic Psychology*, 103, 167–174.
- Dodson, D. L., Stafford, D., Forsythe, C., Seltzer, C. P., & Ward, J. P. (1992). Laterality in quadrupedal and bipedal prosimians: Reach and whole-body turn in the mouse lemur (*Microcebus murinus*) and the galago (*Galago moholi*). *American Journal of Primatology*, 26, 191–202.
- Ettlinger, G. (1961). Lateral preferences in monkeys. *Behaviour*, 17, 275–287.
- Fagot, J., Drea, C. M., & Wallen, K. (1991). Asymmetrical hand use in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in tactually and visually regulated tasks. *Journal of Comparative Psychology*, 105, 260–268.
- Fagot, J., & Vauclair, J. (1988a). Handedness and bimanual coordination in the lowland gorilla. *Brain Behavior and Evolution*, 32, 89–95.
- Fagot, J., & Vauclair, J. (1988b). Handedness and manual specialization in the baboon. *Neuropsychologia*, 26, 795–804.
- Fagot, J., & Vauclair, J. (1991). Asymmetrical hand use in rhesus monkey (*Macaca mulatta*) in tactually and visually regulated tasks. *Journal of Comparative Psychology*, 105, 260–268.
- Gautier-Hion, A. (1975). Dimorphisme sexuel et organisation sociale chez les Cercopithèques forestiers africains. *Mammalia*, 39, 365–374.
- Harrison, K. E., & Byrne, R. W. (2000). Hand preferences in unimanual and bimanual feeding by wild vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Journal of Comparative Psychology*, 114, 13–21.
- Healey, J. M., Liederman, J., & Geschwind, N. (1986). Handedness is not a unidimensional trait. *Cortex*, 22, 33–53.

604 LAURENCE, WALLEZ, BLOIS-HEULIN

- Hook-Costigan, M. A., & Rogers, L. J. (1995). Hand, mouth and eye preferences in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, 64, 180–191.
- Hopkins, W. D. (1993). Posture and reaching in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, 107, 162–168.
- Hopkins, W. D. (1994). Hand preferences for bimanual reaching in 140 captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): Rearing and ontogenetic determinants. *Developmental Psychology*, 27, 395–407.
- Hopkins, W. D. (1995a). Hand preference for a coordinated bimanual task in 110 chimpanzees (*Pan troglodytes*): Cross-sectional analysis. *Journal of Comparative Psychology*, 109, 291–297.
- Hopkins, W. D. (1995b). Hand preference for simple reaching in juvenile chimpanzees (*Pan troglodytes*): Continuity in development. *Developmental Psychology*, 31, 619–625.
- Hopkins, W. D. (1999). Heritability of hand preference in chimpanzees (*Pan troglodytes*): Evidence from a partial interspecies cross-fostering study. *Journal of Comparative Psychology*, 113, 307–313.
- Hopkins, W. D., & Bard, K. A. (1993). Hemispheric specialization in infant chimpanzees (*Pan troglodytes*): Evidence for a relation with gender and arousal. *Developmental Psychology*, 26, 219–235.
- Hopkins, W. D., Bennett, A. J., Bales, S. L., Lee, J., & Ward, J. P. (1993). Behavioral laterality in captive bonobos (*Pan paniscus*). *Journal of Comparative Psychology*, 107, 403–410.
- Hopkins, W. D., & Fernandez-Carriba, S. F. (2000). The effect of situational factors on hand preferences for feeding in 177 captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Neuropsychologia*, 38, 403–409.
- Hopkins, W. D., Stoinski, T. S., Lukas, K. E., Ross, S. R., & Wesley, M. J. (2003). Comparative assessment of handedness for a coordinated bimanual task in chimpanzees (*Pan troglodytes*), gorillas (*Gorilla gorilla*) and orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, 117, 302–308.
- Humble, T., & Matsuzawa, T. (2009). Laterality in hand use across four tool-use behaviors among the wild chimpanzees of Bossou, Guinea, West Africa. *American Journal of Primatology*, 71, 40–48.
- King, J. E. (1995). Laterality in hand preferences and reaching accuracy of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology*, 109, 34–41.
- Laska, M. (1996). Manual laterality in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) solving visually and tactually guided food reaching tasks. *Cortex*, 32, 717–726.
- Lehman, R. A. W. (1968). Motor co-ordination and hand preference after lesions of the visual pathway and corpus callosum. *Brain*, 91, 525–538.
- Lehman, R. A. W. (1970). Hand preference and cerebral predominance in 24 rhesus monkeys. *Journal of Neurological Sciences*, 10, 185–192.
- Lehman, R. A. W. (1980). Distribution and changes in strength of hand preference of cynomolgus monkeys. *Brain Behavior and Evolution*, 17, 209–217.
- Lilak, A. L., & Phillips, K. A. (2008). Consistency of hand preference across low-level and high-level tasks in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 70, 254–260.
- Lund, J. S., Downer, J. L., & Lumley, J. S. P. (1970). Visual control of limb movement following section of optic chiasm and corpus callosum in the monkey. *Cortex*, 6, 323–346.
- MacNeilage, P. F., Studdert-Kennedy, M. G., & Lindblom, B. (1987). Primate handedness reconsidered. *Behavioral and Brain Sciences*, 10, 247–303.
- Marchant, L. F., & Mc Grew, W. C. (1991). Laterality of function in apes: A meta-analysis of methods. *Journal of Human Evolution*, 21, 425–438.
- Marchant, L. F., & Steklis, H. D. (1986). Hand preference in a captive island group of chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 10, 301–313.
- Mason, A. M., Wolfe, L. D., & Johnson, J. C. (1995). Hand preference in the sifaka (*Propithecus verreauxi coquereli*) during feeding in captivity. *Primates*, 36, 275–280.

Annexe 2 –Article V : Laurence, A. Wallez, C., & Blois-Heulin, C. (2011). Task complexity, posture, age, sex: Which is the main factor influencing manual laterality in red-capped mangabeys ? *Laterality*, 16, 586-606.

MANUAL LATERALITY IN MANGABEYS 605

- McGrew, W. C., & Marchant, L. F. (1997). On the other hand: Current issues in and meta-analysis of the behavioral laterality of hand function in nonhuman primates. *Yearbook of Physical Anthropology*, 40, 201–232.
- McGrew, W. C., & Marchant, L. F. (1999). Laterality of hand use pays off in foraging success for wild chimpanzees. *Primates*, 40, 509–513.
- Meunier, H., & Vauclair, J. (2007). Hand preferences on unimanual and bimanual tasks in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology*, 69, 1–6.
- Milliken, G. W., Forsythe, C., & Ward, J. P. (1989). Multiple measures of hand-use lateralisation in the ring-tailed lemur (*Lemur catta*). *Journal of Comparative Psychology*, 103, 262–268.
- Milliken, G. W., Stafford, D. K., Dodson, D. L., Pinger, C. D., & Ward, J. P. (1991). Analyses of feeding lateralization in the small-eared bush baby (*Otolemur garnettii*): A comparison with the ring-tailed lemur (*Lemur catta*). *Journal of Comparative Psychology*, 105, 274–285.
- Morris, R. D., Hopkins, W. D., & Bolser-Gilmore, L. (1993). Assessment of hand preference in two-language trained chimpanzees (*Pan troglodytes*): A multimethod analysis. *Journal of Clinical Experimental Neuropsychology*, 15, 487–502.
- Olson, D. A., Ellis, J. E., & Nadler, R. D. (1990). Hand preference in captive gorillas, orangutans and gibbons. *American Journal of Primatology*, 20, 83–94.
- Quaranta, A., Siniscalchi, M., Frate, A., & Vallortigara, G. (2004). Paw preference in dogs: Relations between lateralised behaviour and immunity. *Behavioural Brain Research*, 153, 521–525.
- Robinson, T. E., Becker, J. B., Camp, D. M., & Mansour, A. (1985). Variations in the pattern of behavioral and brain asymmetries due to sex differences. In S. D. Click (Ed.), *Cerebral lateralisation in nonhuman species* (pp. 185–231). New York: Academic Press.
- Rogers, L. J. (2009a). Lateralisation in its many forms, and its evolution and development. In W. D. Hopkins (Ed.), "The evolution of hemispheric specialization in primates. Special topics in Primatology". *American Society of Primatologists*, 5, 23–56.
- Rogers, L. J. (2009b). Hand and paw preferences in relation to the lateralised brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364, 943–954.
- Rogers, L. J., & Andrews, R. J. (2002). *Comparative vertebrate lateralisation*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Sanford, C., Guin, K., & Ward, J. P. (1984). Posture and laterality in the bushbaby (*Galago senegalensis*). *Brain Behavior and Evolution*, 25, 217–224.
- Schaafsma, S. M., Riedstra, B. J., Plankku, K. A., Bouma, A., & Groothuis, T. G. G. (2009). Epigenis of behavioural lateralisation in humans and other animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364, 915–927.
- Schweitzer, C., Bec, P., & Blois-Heulin, C. (2007). Does the complexity of the task influence manual laterality in De Brazza's monkeys (*Cercopithecus neglectus*)? *Ethology*, 113, 983–994.
- Seltzer, C., Forsythe, C., & Ward, J. P. (1990). Multiple measures of motor lateralisation in human primates (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 104, 159–166.
- Shaw, M. C., Wolfe, L. D., & Panger, M. A. (2004). The potential effects of sex, posture and living condition on lateralised behaviors in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Human Evolution*, 19, 113–130.
- Spinozzi, G., & Truppa, V. (1999). Hand preferences in different tasks by tufted capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology*, 20, 827–849.
- Spinozzi, G., Castorina, M. G., & Truppa, V. (1998). Hand preferences in unimanual and coordinated-bimanual tasks by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 112, 183–191.
- Spinozzi, G., Lagana, T., & Truppa, V. (2007). Hand use by tufted capuchins (*Cebus apella*) to extract a small food item from a tube: Digit movements, hand preference, and performance. *American Journal of Primatology*, 69, 336–352.

Annexe 2 –Article V : Laurence, A. Wallez, C., & Blois-Heulin, C. (2011). Task complexity, posture, age, sex: Which is the main factor influencing manual laterality in red-capped mangabeys ? *Laterality*, 16, 586-606.

606 LAURENCE, WALLEZ, BLOIS-HEULIN

- Stafford, D. K., Milliken, G. W., & Ward, J. P. (1990). Lateral bias in feeding and brachiation in *Hylobates*. *Primates*, 31, 407–414.
- Takeda, S. (1994). Hands specialization in social grooming behavior in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). In J. R. Anderson, J. J. Roeder, B. Thierry, & N. Herrenschildt (Eds.), *Current biology vol. III: Behavioral neurosciences, physiology and reproduction* (pp. 31–35). Strasbourg: Université Louis Pasteur.
- Teichroeb, J. A. (1999). A review of hand preferences in nonhuman primates: Some data from patas monkeys. *Laboratory Primates Newsletter*, 38, 1–5.
- Vallortigara, G., & Rogers, L. J. (2005). Survival with an asymmetrical brain: Advantages and disadvantages of cerebral lateralisation. *Behavioral Brain Sciences*, 28, 575–589.
- Vauclair, J., & Fagot, J. (1987). Spontaneous hand usage and handedness in a troop of baboons. *Cortex*, 23, 265–274.
- Vauclair, J., Meguerditchian, A., & Hopkins, W. D. (2005). Hand preference for unimanual and coordinated bimanual tasks in baboons (*Papio anubis*). *Cognitive Brain Research*, 25, 210–216.
- Ward, J. P., Milliken, G. W., Dodson, D. L., Stafford, D. K., & Wallace, M. (1990). Handedness as a function of sex and age in a large population of lemur. *Journal of Comparative Psychology*, 104, 167–173.
- Warren, J. M. (1980). Handedness and laterality in humans and other animals. *Physiological Psychology*, 8, 351–359.
- Wells, D. L., & Millsopp, S. (2009). Lateralised behaviour in the domestic cat, *Felis silvestris catus*. *Animal Behaviour*, 78, 537–541.
- Westergaard, G. C., Champoux, M., & Suomi, S. J. (1997). Hand preference in infant rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Child Development*, 68, 387–393.
- Westergaard, G. C., Kuhn, H. E., & Suomi, S. J. (1998). Bipedal posture and hand preference in humans and other primates. *Journal of Comparative Psychology*, 112, 55–64.
- Westergaard, G. C., & Lussier, I. D. (1999). Left-handedness and longevity in primates. *International Journal of Neuroscience*, 99, 79–87.
- Westergaard, G. C., Lussier, I. D., & Higley, J. D. (2001). Between-species variation in the development of hand preference among macaques. *Neuropsychologia*, 39, 1373–1378.
- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1993). Hand preference in the use of nut-cracking tools by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Folia Primatologica*, 61, 38–42.
- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1994a). Hierarchical complexity of combinatorial manipulation in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 32, 171–176.
- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1994b). Aimed throwing of stones by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Human Evolution*, 9, 323–329.
- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1996). Hand preference for a bimanual task in tufted capuchins (*Cebus apella*) and rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology*, 110, 406–411.

Communication chez les primates non humains : étude des asymétries dans la production d'expressions oro-faciales

L'examen des asymétries oro-faciales lors de la communication socio-émotionnelle chez les primates non humains fournit un indice indirect et fiable pour déterminer la spécialisation hémisphérique des processus liés à ce système et tenter de mieux comprendre les changements phylogénétiques de la latéralisation cérébrale des mécanismes sous-jacents à la communication non verbale chez l'homme. Cependant peu d'études ont porté sur cette thématique et les théories formulées à propos de la spécialisation hémisphérique des émotions chez l'homme sont peu consensuelles. Afin de contribuer à la question de la spécialisation hémisphérique des processus cognitivo-émotionnels chez le primate humain et non humain, quatre études expérimentales ont été réalisées au cours de cette thèse. Tout d'abord, deux méthodes ont été utilisées pour mesurer les asymétries oro-faciales dans une population de babouins adultes (une méthode de mesure des caractéristiques physiques du visage et une méthode dite des « chimères »). Une spécialisation hémisphérique droite dominante pour le traitement des émotions négatives a été notée chez le babouin. De plus, grâce à la méthode des chimères, des participants humains ont montré des capacités spontanées pour discriminer des visages de singes variant sur le plan de l'expressivité émotionnelle. Aussi, des différences de résultats selon la méthode employée ont été relevées. Une troisième étude a démontré, pour la première fois, une spécialisation hémisphérique au niveau populationnel chez des jeunes macaques et des jeunes babouins. Enfin, une dernière étude a été réalisée dans une colonie de chimpanzés afin de tester la robustesse d'une recherche qui avait mis en évidence une différence de latéralisation hémisphérique selon la fonction communicative intentionnelle (hémisphère gauche) vs. émotionnelle (hémisphère droit) des vocalisations. Les résultats ont confirmé ceux de la première étude et permettent de conclure que des sons atypiques et intentionnels, produits en co-occurrence avec des gestes intentionnels, sont en faveur de l'hypothèse de l'émergence d'un système bimodal à l'origine de l'évolution du langage. L'ensemble de ces travaux sont discutés à la lumière des recherches récentes concernant de nombreuses espèces animales et apportent des connaissances nouvelles pour appréhender la phylogénèse de la spécialisation hémisphérique sous-tendant les processus de la communication verbale et non verbale chez l'homme.

Mots-clés : communication, expressions oro-faciales, gestes, émotions, latéralité, babouin, macaque, chimpanzé, langage (parole).

Communication in non-human primates: studying asymmetries during the production of oro-facial expressions

Examining oro-facial asymmetries during socio-emotional communication in non-human primates offers an indirect but suitable index to determine hemispheric specialization of this communicatory system. The demonstration of the existence of functional specialization allows understanding the evolution of cerebral lateralization of the mechanisms underlying nonverbal communication in humans. However, few studies have focused on this topic and the available theories about hemispheric specialization of emotions in humans are in part contradictory. In order to contribute to this field, i.e., hemispheric specialization of cognitive and emotional processing in human and in non-human primates, four experimental studies have been carried out during this doctorate. Firstly, two methods have been used to assess oro-facial asymmetries in adult baboons (measure of facial features and a free viewing of chimeric faces). A right hemispheric specialization for negative emotions was noticed in baboons. Furthermore, the use of the chimeric task showed that human participants demonstrated spontaneous skills to discriminate the most emotionally intense face of monkeys. However, discrepancies between results as a function of the methodology used were found. A third study demonstrated for the first time a population-level hemispheric specialization for the production of emotions in infant macaques and baboons. Finally, a last study tested the robustness of previous findings in chimpanzees concerning differences of hemispheric lateralization patterns depending on the communicative function of the vocalizations: intentional (left hemisphere) vs emotional (right hemisphere). Results confirmed the previous conclusions and stressed the fact that atypical sounds were produced in co-occurrence with manual intentional gestures. These findings comfort the hypothesis of the emergence of a bimodal system at the origin of the evolution of language (speech). These collective findings are discussed within the context of the phylogeny of hemispheric specialization mechanisms underlying verbal and nonverbal communication in humans.

Keywords: communication, oro-facial expressions, emotions, laterality, gestures, baboon, macaque, chimpanzee, speech and language.
