



Des chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes troglodytes*) exploitent des tortues (*Kinixys erosa*) via une technique percussive

Wild chimpanzees (Pan troglodytes troglodytes) exploit tortoises (Kinixys erosa) via percussive technology

Simone Pika, Harmonie Klein, Sarah Bunel, Pauline Baas, Erwan Théleste et Tobias Deschner



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/primatologie/8467>

DOI : 10.4000/primatologie.8467

ISSN : 2077-3757

Éditeur

Société francophone de primatologie

Référence électronique

Simone Pika, Harmonie Klein, Sarah Bunel, Pauline Baas, Erwan Théleste et Tobias Deschner, « Des chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes troglodytes*) exploitent des tortues (*Kinixys erosa*) via une technique percussive », *Revue de primatologie* [En ligne], 11 | 2020, mis en ligne le 11 décembre 2020, consulté le 13 décembre 2020. URL : <http://journals.openedition.org/primatologie/8467> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/primatologie.8467>

Ce document a été généré automatiquement le 13 décembre 2020.



Les contenus de la *Revue de primatologie* sont mis à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

Des chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes troglodytes*) exploitent des tortues (*Kinixys erosa*) via une technique percussive

Wild chimpanzees (Pan troglodytes troglodytes) exploit tortoises (Kinixys erosa) via percussive technology

Simone Pika, Harmonie Klein, Sarah Bunel, Pauline Baas, Erwan Théleste et Tobias Deschner

NOTE DE L'ÉDITEUR

Cet article est la traduction française de l'article original publié en anglais chez *Scientific Reports* : Pika, S., Klein, H., Bunel, S., Baas, P., Théleste, E., & Deschner, T. 2019. Wild chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) exploit tortoises (*Kinixys erosa*) via percussive technology. *Scientific reports*, 9(1), 1-7.

<https://doi.org/10.1038/s41598-019-43301-8>

Cette traduction a été autorisée par Springer Nature sous condition du respect de la licence de Créativité Commune

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

This article is the French translation of the original paper published in *Scientific Reports*: Pika, S., Klein, H., Bunel, S., Baas, P., Théleste, E., & Deschner, T. 2019. Wild chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) exploit tortoises (*Kinixys erosa*) via percussive technology. *Scientific reports*, 9(1), 1-7.

<https://doi.org/10.1038/s41598-019-43301-8>

This translation was allowed by Springer Nature at the condition to respect the Creative Commons Licence

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

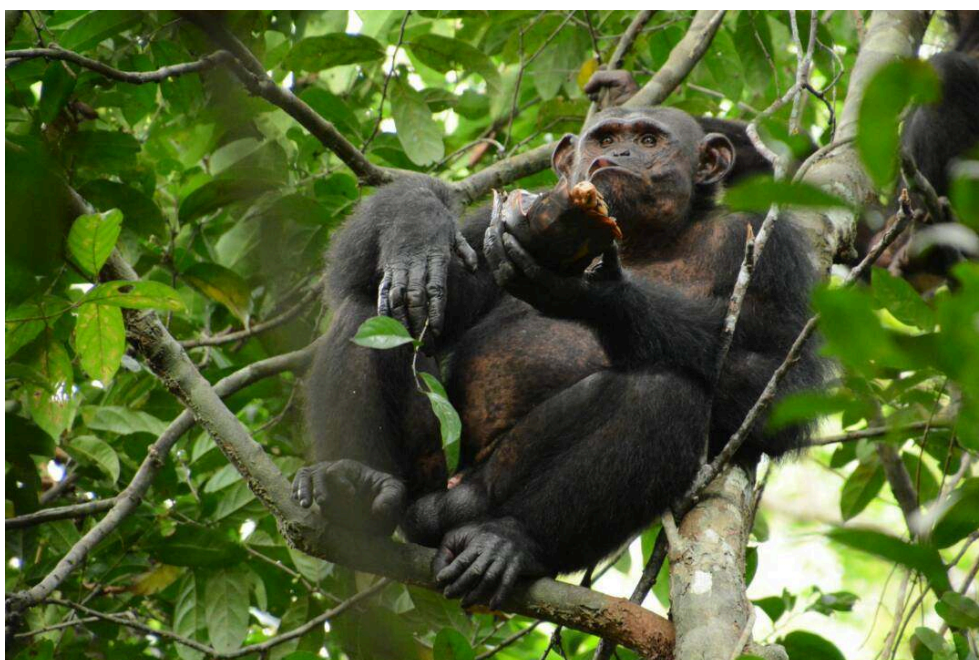
1 Introduction

- 1 La capacité à utiliser et à modifier des outils, bien que longtemps considérée comme propre à l'espèce humaine, a aujourd'hui été rapportée chez de nombreuses espèces d'oiseaux (e.g., corbeaux calédoniens *Corvus moneduloides*; Hunt 1996) et de mammifères (e.g., loutres de mer *Enhydra lutris*, Hall et Schaller 1964 ; grand dauphins *Tursiops* sp., Smolker et al. 1997). Les chercheurs distinguent l'utilisation d'outils de l'utilisation de proto-outils, bien qu'il n'y ait pas de preuve que l'utilisation de proto-outils soit un précurseur évolutif ou ontogénétique à l'utilisation d'outils (Shumaker et al. 2011). L'utilisation d'outils est définie comme « l'emploi externe d'un objet détaché de son substrat, ou attaché et manipulable au moment de son usage, et qui sert à modifier plus efficacement la forme, la position ou l'état d'un autre objet, d'un autre organisme ou de l'utilisateur lui-même, quand l'utilisateur tient et manipule directement l'outil, pendant ou avant l'utilisation, et l'utilisateur est responsable de l'orientation correcte et efficace de l'outil » (Beck 1975; Shumaker et al. 2011) (e.g., les loutres de mer ouvrent la coquille des ormeaux en la cognant contre une pierre qui est posée en équilibre sur leur poitrine ; Hall et Schaller 1964). Quant aux proto-outils, ils sont fonctionnellement analogues aux outils mais ne sont pas tenus ni directement manipulés pendant ou avant l'utilisation (e.g., les poissons labres *Cheilinus trilobatus* et *Coris angulata* frappent les oursins de mer sur des coraux ou des pierres pour détacher les épines et casser les exosquelettes ; Beck 1975 ; Shumaker et al. 2011).
- 2 Comparés aux autres animaux non-humains, les chimpanzés (*Pan troglodytes*) ont développé un répertoire technologique exceptionnellement large et varié (Goodall 1986 ; Whiten 1999). Par exemple, ils déploient des outils confectionnés à partir de diverses plantes pour attraper des insectes sociaux et utilisent l'équivalent de lances pour expulser des prosimiens de cavités (Boesch et Boesch-Achermann 2000 ; McGrew 1974 ; Pruett et Bertolani 2007 ; Whiten 1999). De plus, ils sont connus pour utiliser des techniques percussives, allant de la frappe de fruit à coques (*Baobab* sp., Marchant et McGrew 2005 ; *Strychnos* sp., McGrew 1999) et de termitières (Hicks et al. 2019) contre des substrats, aux cassages de noix (*Coula edulis*, *Panda oleosa*), utilisant des marteaux (Boesch et Boesch 1982 ; Matsuzawa 1994). Certains chercheurs ont aussi suggéré que les chimpanzés employaient des techniques percussives pour ouvrir et consommer des tortues (Hicks 2010 ; McGrew 1992), mais les preuves directes, étaient, jusqu'à présent, inexistantes. En ce qui concerne les humains, la prédation et la consommation de tortues ont déjà été attribuées aux premiers représentants du genre *Homo* (*Homo erectus* ; ≈1,9 Ma ; Ungar et al. 2006). Les tortues représentent aussi une importante ressource alimentaire pour les sociétés de chasseurs-cueilleurs actuelles (Kitanishi 1995 ; Marlowe 2010).
- 3 Dans cette étude, nous présentons les premières observations directes de prédation de tortues par des chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes troglodytes*). Les comportements des individus de la communauté Rekambo, du parc national de Loango (Gabon), ont été observés quotidiennement de juillet 2016 à mai 2018. Toutefois, les événements de prédation de tortue étaient limités uniquement à la saison sèche. Ce comportement est fréquemment exprimé par la majorité des mâles adultes de la communauté Rekambo, permettant ainsi de le qualifier d'habituel (Whiten 1999). De plus, nous rapportons un cas unique de stockage de nourriture, pendant lequel un mâle adulte a placé une tortue

à demi-consommée dans la fourche d'un arbre et l'a récupérée le jour suivant pour continuer à s'en nourrir.

- 4 Nos résultats apportent de nouveaux éléments sur la technique percussive des chimpanzés. Ils élargissent aussi nos connaissances actuelles sur le vaste régime alimentaire et le répertoire de prédation de ces omnivores écologiquement flexible, en y incluant les reptiles. Par ailleurs, bien que les chimpanzés soient connus pour fréquemment chasser et consommer la viande de nombreux vertébrés (surtout les colobes rouges *Piliocolobus* spp., ainsi que les colobes noirs et blancs *Colobus* spp., les cercopithèques à queue rouge *Cercopithecus ascanius*, les babouins olives *Papio anubis*, les céphalophes du Natal *Cephalophus natalensis* et les potamochères *Potamochoerus porcus*; Goodall 1986; Watts et Mitani 2002 ; Wrangham et Riss 1990), le stockage de nourriture chez les primates n'a jusqu'à présent été décrit que chez les premiers représentants du genre *Homo* (McGrew 1992).

FIGURE 1



Prédation de tortue. Un chimpanzé tenant et consommant une tortue prédatée ©Erwan Théleste
Tortoise predation. Chimpanzee handling and consuming a predated tortoise ©Erwan Théleste

2 Méthodes

2.1. Présentation du site et de la communauté

- 5 Nous avons observé le comportement des chimpanzés nouvellement habitués de la communauté Rekambo dans le parc national de Loango, au Gabon (2°04'S et 9°33'E). Le site est écologiquement très distinct des autres sites de recherche à long terme étudiant les chimpanzés, consistant en une mosaïque de différents habitats variant entre des zones maritimes, des lagunes côtières, des mangroves marécageuses, des forêts côtières, des forêts primaires et secondaires et une savane ouverte. Au cours de cette étude, la moyenne annuelle de pluviométrie était de 3522 mm et, en moyenne, les

températures journalières étaient comprises entre 22,3 et 27,9°C. A Loango, la grande saison des pluies dure d'octobre à avril avec une petite saison sèche en décembre. La grande saison sèche commence en mai et dure jusqu'en septembre. Plus de détails sur les conditions écologiques du site sont disponibles dans un précédent article (Head et al. 2011). L'habituation de la communauté de Rekambo a commencé en 2005, avec la majorité des mâles adultes ayant été habitués à la présence humaine en 2017. Actuellement, environ 20 individus (huit adultes mâles, quatre adolescents mâles, au moins cinq adultes femelles, un juvénile mâle et deux juvéniles femelles) sont bien habitués, permettant une collecte de données comportementales systématique, incluant l'enregistrement de vidéos de haute qualité. La période de collection des données pour cette étude était de juillet 2016 à mai 2018, avec la majorité des observations réalisées de mai 2017 à octobre 2017. Au total, environ 5018 heures d'observations ont été réalisées sur une période de 566 jours non consécutifs. Les observations étaient réalisées de manière opportuniste entre 07h et 18h (de l'aube au crépuscule; méthode d'échantillonnage: toutes les occurrences de certains comportements et échantillonnage d'évènements; Altmann 1974). La collecte de données a été faite à l'aide du logiciel CyberTracker (CyberTracker 3.441) sur des smartphones étanches (Samsung Galaxy Xcover 3).

2.2. Espèce de tortue et collecte de données

- 6 Les tortues terrestres à charnière, ou *Cinixys* rongées (de la famille *Testudinidae*), sont des reptiles de taille moyenne à grande, avec une carapace d'environ 400 mm de long (pesant de 600 à 1 500 g; Luiselli 2003a; Luiselli et Diagne 2014). Les mâles sont plus gros que les femelles. Ces tortues terrestres habitent les forêts persistantes de basse altitude, les zones marécageuses et les forêts galeries avec une distribution considérable dans la région continue des forêts tropicales de Guinée-Congo en Afrique de l'Ouest et en Afrique Centrale. Elles sont une des espèces de tortues les plus communes du Gabon, avec un régime alimentaire omnivore constitué en majorité de champignons (Luiselli 2003a; Luiselli et Diagne 2014).
- 7 La collecte de données spécifiques lors des prédatons de tortues commençait lorsqu'un chimpanzé était trouvé en possession d'une tortue et/ou semblait en approcher une. Dans certains cas, nous avons trouvé des chimpanzés transportant déjà une tortue (N=3; pour plus de détails, voir Tableau S1). Dans d'autres cas, nous avons entendu le son provoqué par le chimpanzé frappant la tortue avant de les avoir en visu et d'approcher les chimpanzés (N=8). Toutefois, dans la majorité des cas, nous avons été capables d'observer l'entière séquence incluant la découverte, la frappe, la consommation de la viande et/ou l'abandon de la tortue (voir Tableau S1). Nous fournissons des informations sur deux prédatons de tortues avec relativement peu de détails car les observations furent réalisées par un de nos assistants de terrain avant le développement du protocole de collecte de données systématique. Les prédatons de tortues étaient rapportées par chaque observateur sur une base de collecte en *ad libitum* (Altmann 1974), et incluaient la description de chaque comportement observé comme le chimpanzé (1) découvrant la proie, (2) frappant la proie, (3) l'enclume/s utilisée/s, (4) le succès de la technique de frappe, (5) le transport, (6) l'ouverture du plastron, (7) la consommation de la viande, ainsi que (8) la taille du groupe, et (9) la survenue de partage de nourriture. De plus, lorsque cela était possible, nous avons enregistré l'évènement de prédation à l'aide d'un caméscope digital (Canon Legria HF M41) et/ou

d'un smartphone. L'identification de l'espèce des tortues a été réalisée par E.T. et T.D. en comparant les carapaces aux descriptions de tortues présentes dans les parcs nationaux du Gabon, référencées dans des publications (Luiselli 2003a ; b ; Luiselli et Diagne 2014).

3 Résultats

- 8 Nous avons observé 38 événements de prédation (34 réussites et quatre échecs) de tortues terrestres à charnière (*Kinixys erosa*) par dix chimpanzés différents (sept adultes mâles, une adulte femelle, un adolescent mâle, une adolescente femelle) de la communauté Rekambo du parc national de Loango, Gabon (voir Tableau 1 et Figure 1 et les vidéos dans le matériel supplémentaire de l'article original ; <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43301-8>).

TABLEAU 1

Individu	Sexe	Classe d'âge	Première possession	Découverte	Taux de succès/ N d'essai totaux ^a	Transport	Partage de nourriture ^b	Accès à la viande ^c
Pandi	mâle	adulte	4	14	20/20	4	13	2
Littlegrey	mâle	adulte	1	3	4/4	0	2	5
Onoumbou	mâle	adulte	1	1	4/4	1	3	4
Louis	mâle	adulte	1	1	3/3	1	3	4
Freddy	mâle	adulte	0	3	1/2	1 ^d	0	7
Thea	mâle	adulte	1	2	1/2	0	1	2
Chinois	mâle	adulte	1	0	1/1	0	1	6
Orian	mâle	adolescent	0	0	0	0	0	5
Ngonde	mâle	adolescent	0	0	0	0	0	1
Suzee	femelle	adulte	0	1	0/1	0	0	1
Roxy	femelle	adulte	0	0	0	0	0	1
Joy	femelle	adulte	0	0	0	0	0	1
Gia	femelle	adolescent	2	1	0/2	0	0	1
Inconnu ^e	mâle	adolescent	0	1	0/1	0	0	1
Inconnu ^e	femelle	adolescent	0	0	0	0	0	1
Total			11	27	34/41	7	23	42

^a La catégorie « frappe réussie » inclut les cas de frappe distinctivement des découvertes de tortues. - The category "successful smashing" includes smashing cases irrespectively of discovering the tortoise.

^b Dans tous ces cas, lorsque l'on observait des quérmandes, la viande était partagée par l'individu ciblé. L'absence de partage de viande était dû à : (1) le possesseur de la viande était seul, et (2) les conspécifiques échouaient à approcher le possesseur de la viande. - In all those cases when we observed begging, meat was shared by the targeted individual. The absence of meat sharing was due to: (1) the meat owner being alone, and (2) conspecifics failing to approach the meat owner.

^c Nombre de fois où l'individu ciblé avait accès à la viande durant l'entière période de partage. Les nombres réfèrent à un unique décompte. - Number of times when the targeted individual had access to meat during the entire period of sharing. The numbers refer to a single count per event.

^d Transport de la tortue sans que le chimpanzé ne frappe successivement le plastron. - Transportation of the tortoise without the chimpanzee subsequently smashing the plastron.

^e Individu/s qui était/étaient présent durant la prédation de tortue mais n'ont pas pu être identifié/s. - Individual/s that was/were present during the tortoise predation event but could not be identified.

Évènements de prédatons de tortues. Évènements de prédatons de tortues en fonction des individus, du sexe et de la classe d'âge, ainsi que du nombre total de découvertes, essais de frappe et succès, transports de la tortue, partages de nourriture et accès à la viande pour la collection de données de janvier 2016 à mai 2018. La catégorie de premières possessions décrit les évènements où nous n'avons pas observé la découverte de la tortue. Cela réfère au premier individu observé en possession de la tortue.

Tortoise predation events. Tortoise predation events as a function of individual, sex and age class, as well as total numbers for discoveries, smashing trials and success, transportation of tortoise, food sharing and meat access for the data collection period from January 2016 to May 2018. The category of first ownership depicts those events where we did not observe the discovery of the tortoise. It refers to the first individual observed handling the tortoise.

- 9 Tous les évènements de prédatons ont été observés en période de haute disponibilité de fruits et en saison sèche (juillet 2016, mai à octobre 2017, mai à juin 2018 ; Head et al. 2011). Nous avons été capables d'observer 13 évènements de prédatons, depuis la découverte de la tortue jusqu'à la consommation de la viande. La séquence comportementale la plus souvent observée consistait en : (1) la découverte et la capture de la proie, (2) la frappe répétitive à une main du plastron contre une enclume en bois

(tronc : N=9 ; pour les autres enclumes utilisées voir Tableau S1), et (3) l'ascension dans un arbre pour consommer la viande (N=9 ; voir détails dans le Tableau S1). Lors de la frappe de la tortue contre l'enclume (N=22), les chimpanzés frappaient majoritairement les tortues sur le côté du plastron). Pour six des événements, un chimpanzé a, au préalable, transporté au sol la tortue entre 10 et 50m au sol, sur une durée d'une à onze minutes, avant de la frapper contre une enclume. Pour 10 des 13 événements, le chimpanzé a d'abord frappé la tortue contre une enclume lorsqu'il était au sol et l'a ensuite frappée à nouveau contre une autre enclume après avoir grimpé dans un arbre (contre une branche : N=5 ; contre un tronc : N=5). Dans 29 des cas, le chimpanzé, initialement observé avec la tortue était celui qui réussissait à l'ouvrir. Pour six événements, l'individu découvrant la tortue, a essayé de briser le plastron sans réussir à l'ouvrir. Pour trois événements, le chimpanzé a alors abandonné la proie. Dans deux de ces événements, un individu plus âgé s'est alors emparé de la tortue et a réussi à l'ouvrir (voir Tableau 1). Dans deux cas, il y a eu un possesseur intermédiaire de la proie, à chaque fois une femelle, avant que la tortue ne soit récupérée puis ouverte avec succès. Un partage de nourriture entre le propriétaire de la viande et les autres membres du groupe a eu lieu dans 23 des événements observés. Trois individus, ayant découvert une tortue mais n'ayant pas été capable de l'ouvrir (N=5), ont reçu de la viande de la part des individus capables (impliquant deux événements avec une femelle non-identifiée). Dans un des cas, nous avons observé une prédation de tortue par le male alpha, qui était seul. Après avoir consommé environ la moitié de la viande de la tortue, assis dans un arbre, il a coincé la partie restante dans la fourche de l'arbre, est descendu et s'est rendu à environ 100 mètres de là, pour construire son nid dans un arbre proche. Il y a passé toute la nuit et a quitté son nid 13 heures plus tard, pour aller récupérer le reste de la tortue le lendemain matin. Il a ensuite continué à la manger.

4 Discussion et conclusions

- 10 En résumé, nous avons observé que le comportement de prédation de tortue est un comportement habituel (Whiten 1999) au sein de la communauté Rekambo, régulièrement exécuté par les mâles adultes. Le plus souvent, cela consiste en une séquence comportementale distincte impliquant la découverte de la proie, le transport de la proie jusqu'à une enclume convenable, la frappe du plastron et la consommation de la viande. La majorité des tortues ont été ouvertes avec succès par des chimpanzés mâles adultes. Dans les deux cas où des adolescents chimpanzés ont essayé de briser une tortue, ils ont échoué. Comme pour le craquage de noix chez les chimpanzés (Boesch et Boesch 1982) – une technique percussive qui est seulement maîtrisée à un âge approximatif de neuf à dix ans (Matsuzawa 1994) – la maîtrise de la technique de frappe de tortue doit reposer sur une certaine force physique. De plus, elle doit aussi reposer sur une longue période d'apprentissage, de pratique et de perfectionnement (Boesch et Boesch 1982 ; Matsuzawa 1994).
- 11 La majorité des prédatons de tortue observées a été suivie par un partage de nourriture paisible et coopératif (Boesch et Boesch 1989) avec les autres individus du groupe (i.e., absence d'interactions agressives et de gestes d'apaisement). Les individus ne réussissant pas à ouvrir une tortue recevaient aussi de la viande dans presque tous les événements observés. Ces observations corroborent les observations de partage de viande des chimpanzés dans les autres sites de recherche de long-terme comme Ngogo

en Ouganda (Mitani 2009 ; Wilkinson et al. 2012) et Taï en Côte d'Ivoire, où les individus partagent activement avec leurs congénères (toutefois voir Gilby 2006).

- 12 Jusqu'à présent, les prédatons de tortues ont été rapportées chez de nombreuses espèces, incluant différentes espèces d'oiseaux (e.g., aigle noir *Aquila verreauxi*, Steyn 1984 ; grand corbeau *Corvus corax*, Kristan et Boarman 2003 ; goéland dominicain *Larus dominicanus*, Branch et Els 1990), plusieurs espèces de carnivores (e.g., raton laveur *Procyon lotor*, Butler et Sowell 1996 ; puma *Puma concolor*, lynx *Lynx rufus*, coyotes *Canis latrans*, Ernst et Lovich 2009; ours noir *Ursus americanus*, Lovich et al. 2014 ; ratel *Mellivora capensis*, Lloyd 1998), et deux espèces de primates non-humains (i.e., mandrills *Mandrillus sphinx*, Lahm 1986 ; babouins chacma *Papio cynocephalus ursinus*, Hill, 1999). Les techniques utilisées pour accéder à la chair et aux organes incluent l'arrachage des téguments de la tortue (Butler et Sowell 1996 ; Emmons 1989), la tête, les segments distaux ou les parties molles du plastron avec les canines (Hill, 1999 ; Lahm 1986) ou le bec (Branch et Els 1990 ; Kristan et Boarman 2003). Certaines espèces ont été observées utilisant leurs mains (Lloyd 1998) ou leur bec (Kristan et Boarman 2003) pour arracher le plastron, la tête et/ou les membres pour accéder aux viscères. De plus, certaines espèces d'oiseaux (e.g., corbeaux à nuque blanche *Corvus albicollis*; vautours percnoptère *Neophron percnopterus*; Lefebvre et al. 2002) transportent les tortues dans les airs et les laissent tomber sur des rochers. Ce comportement est qualifié d'utilisation percussive de proto-outils, avec le substrat dur (i.e., les rochers) n'étant pas tenue ni directement manipulé pendant ou avant l'utilisation (Shumaker et al. 2011). Toutefois, l'utilisation de technique percussive pour avoir accès à l'intérieur des tortues n'avait jamais été observée auparavant chez un primate non-humain.
- 13 En résumé, nos observations concernant cette technique percussive non-documentée ajoutent une autre facette à la variabilité des techniques développées dans le monde animal pour ouvrir et consommer des tortues. Cette découverte élargit la gamme d'items alimentaires auxquels ont accès les chimpanzés en utilisant des techniques percussives, comme les noix (*Coula edulis*, *Panda oleosa*), les fruits à coques (*Baobab* sp., Marchant et McGrew 2005 ; *Strychnos* sp., McGrew 1999, *Treculia africana*, Koops et al. 2010), les termitières (Hicks et al. 2019), les crânes de singes (Boesch et Boesch 1982) et potentiellement, les escargots (*Achatina achatina* ; Hicks et al. 2019). Ainsi, ces observations représentent de nouveaux éléments allant dans le sens de l'hypothèse de Marchant et McGrew (2005) qui postule que les techniques percussives trouveraient leurs origines chez les Hominidés ancestraux où les fruits à coques étaient frappés contre des troncs et des branches. Encore plus important, nos résultats apportent un approfondissement de nos connaissances concernant l'écologie alimentaire des chimpanzés et leur flexibilité sous-jacente. Jusqu'à maintenant, notre compréhension de leur régime alimentaire et de leur répertoire de prédation reposait sur un large éventail de taxons, comprenant oiseaux, insectes, mammifères et potentiellement, gastéropodes (Goodall 1986 ; Hicks et al. 2019 ; Wrangham et Riss 1990). En effet, la consommation d'au moins 25 espèces de mammifères différentes a été observée, avec des tailles allant de petits rongeurs (<1kg) à de jeunes potamochères (>20kg ; Goodall 1986 ; Wrangham et Riss 1990). Aujourd'hui, nos observations étendent cette vaste liste en y ajoutant une autre ressource alimentaire : les reptiles.
- 14 Il existe plusieurs hypothèses alternatives pour expliquer pourquoi les prédatons de tortues n'ont été observées que pendant la saison sèche au sein de la communauté Rekambo. Premièrement, il est possible que ces observations soit le résultat de la

hausse du nombre d'observation, suite à l'habituation des chimpanzés. Si c'était le cas, nous pourrions faire la prédiction d'observer de plus en plus d'événements de prédation avec l'augmentation du niveau d'habituation, indépendamment de la saison. Cependant, cela n'a pas été le cas (voir Tableau S1). Deuxièmement, les tortues terrestres à charnière du Cameroun (Lawson 2006) et du Nigeria (Luiselli et al. 2003) présentent des pics d'activité au cours de la saison sèche (de mai à octobre) et des périodes de repos prolongées en saison des pluies (de novembre à avril). En supposant que les tortues du Gabon suivent le même modèle d'activité, les chimpanzés devraient donc plus facilement les découvrir lorsqu'elles se déplacent (en saison sèche). Troisièmement, les chimpanzés pourraient probablement détecter les tortues plus facilement en saison sèche, en raison du bruit qu'elles font lorsqu'elles se déplacent dans la litière de feuilles sèches. Quatrièmement, la diversité et l'accès à des ressources alimentaires cruciales pourraient être différentes entre la saison sèche et celle des pluies, entraînant chez les chimpanzés un changement dans leur utilisation de l'habitat et de l'exploitation des ressources alimentaires. De futures recherches nous permettront probablement de faire la distinction entre ces différentes hypothèses.

- 15 La raison pour laquelle la prédation de tortue n'a jamais été directement observée sur les autres sites de recherches à long-terme des chimpanzés demeure intrigante. Une explication serait que la niche écologique des chimpanzés ne recouvre que rarement celle des tortues à charnières. Ces dernières présentent une diversité écologique particulièrement riche et peuvent être trouvées à la fois au sein des forêts persistantes de basse altitude, dans des zones marécageuses et des forêts galeries (Luiselli 2003a ; Luiselli et Diagne 2014 ; Vonesh 2001). Par exemple, Vonesh (2001) a reporté que les tortues terrestres à charnière sont largement distribuées en Ouganda, mais semblent être absentes des forêts intactes abritant une densité relativement importante de chimpanzés, comme dans le parc national de Kibale. Une autre explication pourrait être que les chimpanzés partageant leur habitat avec des tortues – comme par exemple dans le parc national de Taï en Côte d'Ivoire – consomment une quantité suffisante d'autres ressources carnées, rendant la prédation de tortue inutile. Alternativement, nous avons peut-être découvert un nouveau comportement culturel (Whiten 1999) : la prédation de tortue en utilisant une technique percussive a pu être inventée par un individu particulier et transmise ensuite au reste de la population par apprentissage social.
- 16 Nous avons observé que dans certains cas, les individus transportaient les tortues pendant plusieurs minutes et sur des distances considérables, avant d'essayer de les ouvrir sur des enclumes adéquates. Dans un cas, comme décrit ci-dessus, le male alpha a stocké une tortue à demi-consommée dans la fourche d'un arbre en fin d'après-midi et l'a récupérée seulement le lendemain. Le transport de nourriture représente une tentative pour satisfaire l'état de faim propre du chimpanzé, impliquant ainsi la planification d'un besoin physiologique immédiat (Osvath 2009 ; Raby et al. 2007). Cette capacité cognitive caractérise de nombreux autres comportements d'utilisation d'outils chez les chimpanzés, où les outils sont transportés dans un lieu hors de vue (Boesch et Boesch-Achermann 2000 ; Goodall 1986 ; Sanz et Morgan 2007).
- 17 Il y a au moins deux explications possibles à cet événement durant lequel le male alpha a placé une tortue à demi-consommée dans la fourche d'un arbre et l'a récupérée pour finir de la manger seulement le jour suivant. Premièrement, le chimpanzé, étant repu, a pu simplement laisser le reste de sa proie dans l'arbre, descendre et construire son nid dans un autre arbre à proximité. Le lendemain, se réveillant en ayant faim, il s'est

rappelé avoir laissé la viande dans l'arbre et a grimpé dans ledit arbre pour récupérer la carcasse de la tortue. Si cette explication est juste, cela renforce les récents résultats démontrant que, comme beaucoup d'oiseaux connus pour cacher leur nourriture, de carnivores et de rongeurs (Cavallo et Blumenschine 1989 ; Clayton et Dickinson 1998 ; Roberts 2002), les chimpanzés peuvent se reposer sur des compétences mnésiques sophistiquées pour se souvenir et récupérer des denrées alimentaires plusieurs heures plus tard (Rosati et Hare 2012). Toutefois, cette explication n'explique pas le fait que le chimpanzé ait placé la tortue dans la fourche de l'arbre plutôt que de la laisser tomber au sol à la fin de son repas. Par conséquent, une seconde explication serait que le chimpanzé ait intentionnellement (voir définition Dennett 1971) déposé la tortue à demi-consommée dans la fourche de l'arbre, suggérant une capacité cognitive de planification vers le futur : il a anticipé un besoin physiologique futur, différent de son état immédiat. La planification d'un état mental future demande un effort cognitif car cela requiert un long délai entre la réalisation d'une action et l'obtention de la récompense en découlant (Raby et al. 2007). Bien que la capacité de planifier dans le futur soit encore considérée par certains chercheurs comme étant propre à l'espèce humaine (Suddendorf et Corballis 2007), des preuves - basées sur des comportements induits dans des contextes expérimentaux chez des espèces captives - ont été décrites chez les pigeons (*Columba livia*, Zentall et al. 1990), les rats (*Rattus norvegicus domesticus* Cook et al. 1985), les corbeaux (Kabadayi et Osvath 2017 ; Raby et al 2007) et les grands singes (Dufour et Sterck 2008 ; Mulcahy et Call 2006). La seule preuve systématique de planification spontanée dans le futur chez une espèce vivant dans son environnement naturel provient de chimpanzés de l'Ouest (*Pan troglodytes verus*, Janmaat et al. 2014). Dans cette étude, les femelles adultes semblaient planifier de manière variable quand et où elles allaient se nourrir le matin suivant, en se basant sur l'évaluation de multiples facteurs qui influençaient leur choix pour le site de nidification pour la nuit (Janmaat et al. 2014).

- 18 Bien que nous n'ayons observé qu'un seul cas potentiel de stockage de nourriture, les prédatons de tortues pourraient représenter un bon moyen d'étudier les précurseurs évolutifs de la recherche et l'approvisionnement alimentaire depuis un point central chez l'espèce humaine (Isaac 1978 ; Lovejoy 1981). McGrew (1992) a notamment suggéré que les chimpanzés manquent de comportements distincts qui seraient importants dans la recherche alimentaire depuis un point central, préparant ainsi la voie vers « l'Hominisation ». Par exemple, les outils pour accéder à des proies vertébrées et le moyen de collecter et de transporter des aliments afin de les échanger. Toutefois, une tortue terrestre à charnière, découverte en fin de journée, peut représenter un surplus de nourriture, conservé dans son propre récipient naturel, qui peut être directement transporté (Ingold 1986). Ainsi, les théories de l'évolution des hominidés peuvent certainement grandement bénéficier des échanges interdisciplinaires et de collaborations entre les domaines de l'Anthropologie, la Paléoarchéologie et la Primatologie (Proffitt et al. 2018).
- 19 Nos résultats soulignent fortement le besoin d'interprétations plus nuancées des compétences cognitives des chimpanzés en accord avec une compréhension approfondie de leurs niches socio-écologiques uniques. Dans le cas particulier décrit ici, d'un potentiel stockage de nourriture observé à Loango, l'unique association d'une proie très particulière (qui, due à son encapsulation est sûrement inaccessible aux autres prédateurs) et la découverte de cette tortue par un mâle solitaire (sans risque de vol de la proie des membres du groupe) peut avoir créé une opportunité unique : celle

de planifier une action pour répondre à un besoin futur, en évitant la découverte de la proie par d'autres chimpanzés ou d'autres prédateurs non-chimpanzés pendant la nuit. Des informations fiables sur le but que les capacités cognitives desservent (Salali et Migliano 2015) ne peuvent donc être obtenues qu'en démêlant les facteurs socio-écologiques spécifiques favorisant leur émergence - une tâche exigeant l'observation minutieuse d'espèces vivant dans leur milieu naturel.

- 20 En conclusion, nos résultats soulignent fortement la polyvalence et la diversité des techniques percussives des chimpanzés et fournissent un appui supplémentaire à leur exceptionnellement large et flexible kit d'outils cognitifs. Une de nos observations - celle d'un potentiel stockage d'une tortue dans la fourche d'un arbre durant une nuit entière - peut même remettre en question l'hypothèse que les capacités de projections dans le futur est un attribut propre à notre espèce (Roberts 2002). Les précurseurs cognitifs de la planification dans le futur pourraient avoir évolué chez les grands singes avant une séparation évolutive entre les hominines ancestraux et le genre *Pan* (Mulcahy et Call 2006). Par conséquent, de futures explorations de ce comportement particulier de prédation de tortues pourraient fournir des éléments utiles sur l'origine des techniques percussives chez les premiers hominines (Marchant et McGrew 2005) et des potentiels précurseurs de la recherche alimentaire depuis un point central et de l'approvisionnement depuis un point central (Isaac 1978 ; Lovejoy 1981). La transmission depuis des grands singes ancestraux et par des proto-hominines de type chimpanzé vers les hominines et les premiers *Homo* peut ainsi être plus envisageable (McGrew 1992).

Remerciements

- 21 Nous sommes reconnaissants à l'Agence Nationale des Parc Nationaux et du Centre National de Recherche Scientifique et Technique du Gabon pour leur collaboration et leur permission de conduire des recherches au parc national de Loango. Nous sommes redevables à C. Boesch pour son soutien constant et nos nombreuses discussions inspirantes. Nous remercions J. Call, N. Clayton et M. Osvath pour leurs échanges constructifs. Nous sommes particulièrement reconnaissant envers W.C. McGrew et T.C. Hicks pour leur revue constructive et à A. Kalan pour les discussions utiles et pour avoir édité le manuscrit. Nous sommes redevables à F. Mackaya, U. Bora Moussouami, L. Southern et K. Stewart, et à toutes nos merveilleuses équipes de pisteurs pour leur aide avec la collection de données et leur soutien en forêt. Un remerciement spécial à C. Igoumounamendet et S. Emame pour leur inestimable aide au camp et autour. Cette recherche a été financée par la société Max Planck.
- 22 Le matériel supplémentaire est accessible dans l'article original à l'adresse suivante : <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43301-8>
- 23 Celui-ci comprend :
- Vidéo 1 : Frappe, ouverture et consommation de viande de tortue
 - Vidéo 2 : Consommation de viande de tortue
 - Vidéo 3 : Partage et consommation de viande à la suite d'une prédation de tortue
 - Le Tableau S1 des séquences de prédation de tortue

Déclaration d'absence de conflit d'intérêts

- 24 Les auteurs déclarent n'avoir aucun conflit d'intérêt avec des personnes, organismes ou autre en relation avec la recherche décrite.

Déclaration éthique

- 25 Dans une volonté d'éviter d'influencer le comportement naturel des individus et du groupe, notre étude a été purement observationnelle et non-invasive, avec un enregistrement vidéo et audio réalisé à une distance minimum de sept mètres. La recherche adhère aux requis légaux du Gabon et suivent les recommandations de « l'Acte (des Procédure Scientifiques) des animaux de 1986 » publié par le gouvernement du Royaume Uni et des principes de 'Traitement Ethique des Primates Non Humains' comme émis par la Société Américaine des Primatologues. La permission de mener nos recherches au parc national de Loango a été attribuée par l'Agence Nationales des Parcs Nationaux et le Centre National de la Recherche Scientifique et Technique du Gabon, à Libreville, Gabon.

Contribution des auteurs

- 26 T.D. a créé et supervisé le projet. H.K., S.B., P.B. et E.T. ont collecté les données. H.K. et S.P. ont édité et analysé les données. S.P. et H.K. ont écrit l'article. T.D., S.B., P.B. et E.T. ont commenté le manuscrit. H.K. a traduit l'article original en français.

BIBLIOGRAPHIE

Altmann J. 1974. Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.

Beck BB. 1975. Primate tool behaviour. In R Tuttle (Eds.), *Socioecology and Psychology of Primates* (pp. 413-447). The Hague.

Boesch C, Boesch H. 1982. Optimisation of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees. *Behaviour* 83: 265-286.

Boesch C, Boesch H. 1989. Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park. *American Journal of Physical Anthropology* 78: 547-573.

Boesch C, Boesch-Achermann H. 2000. *The chimpanzees of the Tai Forest: Behavioural ecology and evolution*. Oxford University Press.

Branch WR, Els SF. 1990. Predation on the angulate tortoise *Chersina angulata* by the kelp gull *Larus dominicanus* on Dassen Island, Western Cape. *African Zoology* 25: 235-237.

Butler JA, Sowell S. 1996. Survivorship and predation of hatchling and yearling gopher tortoises, *Gopherus polyphemus*. *Journal of Herpetology*. 30:455-458.

- Cavallo JA, Blumenschine RJ. 1989. Tree-stored leopard kills: Expanding the hominid scavenging niche. *Journal of Human Evolution* 18: 393–399.
- Clayton NS, Dickinson A. 1998. Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature* 395: 272–278.
- Cook RC, Brown MF, Riley DA. 1985. Flexible memory processing by rats: Use of prospective and retrospective information in the radial maze. *Journal of Experimental Psychology* 11: 453–469.
- Dennett DC. 1971. Intentional systems. *Journal of Philosophy* 68: 87–106.
- Dufour V, Sterck EHM. 2008. Chimpanzees fail to plan in an exchange task but succeed in a tool-using procedure. *Behavioural Processes* 79: 19–27.
- Emmons LH. 1989. Jaguar predation on chelonians. *Journal of Herpetology* 23: 311–314.
- Ernst CH, Lovich JE. 2009. *Turtles of the United States and Canada*. John Hopkins University Press.
- Gilby IC. 2006. Meat sharing among the Gombe chimpanzees: Harassment and reciprocal exchange. *Animal Behaviour*. 71: 953–963.
- Goodall J. 1986. *The chimpanzees of Gombe: Patterns of behaviour*. Belknap Press of Harvard University Press.
- Hall KRL, Schaller GB. 1964. Tool-using behavior of the California sea otter. *Journal of Mammalogy* 45: 287–298.
- Head JS, Boesch C, Makaga L, Robbins MM. 2011. Sympatric chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) and gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in Loango National Park, Gabon: Dietary composition, seasonality, and intersite comparisons. *International Journal of Primatology* 32: 755–775.
- Hicks TC. 2010. A chimpanzee Mega-Culture? Exploring behavioral continuity in *Pan troglodytes schweinfurthii* across northern DR Congo. University of Amsterdam (Doctoral dissertation).
- Hicks TC, et al. 2019. Bili-Uéré: A chimpanzee behavioral realm in Northern DR Congo. *Folia Primatologica* 90: 3–36.
- Hill RA. 1999. Size-dependent tortoise predation by baboons at de Hoop Nature Reserve, South Africa. *South African Journal of Science* 95: 123–124.
- Hunt GR. 1996. Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature* 379: 249–251.
- Ingold, T. 1986. In *The appropriation of nature* (pp: 198–221). Manchester University Press.
- Isaac, G. 1978. The food-sharing behaviour of protohuman homids. *Scientific American* 238: 90–108.
- Janmaat KRL, Polansky L, Ban SD, Boesch C. 2014. Wild chimpanzees plan their breakfast time, type, and location. *PNAS* 111: 16343–16348.
- Kabadayi C, Osvath M. 2017. Ravens parallel great apes in flexible planning for tool-use and bartering. *Science* 357: 202–204.
- Kitanishi K. 1995. Seasonal changes in the subsistence activities and food intake of the Aka hunter-gatherers in northeastern Congo. *African Study Monograph* 16: 73–118.
- Koops K, McGrew WC, Matsuzawa T. 2010. Do chimpanzees (*Pan troglodytes*) use cleavers and anvils to fracture *Treculia africana* fruits? Preliminary data on a new form of percussive technology. *Primates* 51: 175–178.

- Kristan WB, Boarman WI. 2003. Spatial pattern of risk of common raven predation on desert tortoises. *Ecology* 84: 2432–2443.
- Lahm SA. 1986. Diet and habitat preference of *Mandrillus sphinx* in Gabon: Implications of foraging strategy. *American Journal of Primatology* 11: 9–26.
- Lawson DP. 2006. Habitat use, home range, and activity patterns of hingeback tortoises, *Kinixys erosa* and *K. homeana*, in southwestern Cameroon. *Chelonian Conservation and Biology* 5: 48–56.
- Lefebvre L, Nicolakakis N, Boire D. 2002. Tools and brains in birds. *Behaviour* 139: 939–973.
- Lloyd DA. 1998. Predation on the tent tortoise *Psammobates tentorius*: A whodunit with the honey badger *Mellivora capensis* as prime suspect. *African Zoology* 33: 200–202.
- Lovejoy CO. 1981. The origin of man. *Science* 211: 341–350.
- Lovich JE, et al. 2014. Black bears (*Ursus americanus*) as a novel potential predator of Agassiz's desert tortoises (*Gopherus agassizii*) at a California wind energy facility. *Bulletin, Southern California Academy of Sciences* 113: 34–41.
- Luiselli L, Politano E, Akani GC. 2003. Seasonal incidence, sex-ratio, and population cohorts of hinge-back tortoises (genus *Kinixys*) in the wild and in bush-meat markets of the Niger Delta, southern Nigeria: Are human predation effects random? *Revue Ecologique* 58: 243–248.
- Luiselli L. 2003a. Afrotropical tortoise species (genus *Kinixys*). *Contr Zool.* 72: 211–220.
- Luiselli L. 2003b. Comparative abundance and population structure of sympatric Afrotropical tortoises in six rainforest areas: The differential effects of “traditional veneration” and of “subsistence hunting” by local people. *Acta Oecologica* 24: 157–163.
- Luiselli L, Diagne T. 2014. *Kinixys erosa* (Schweigger 1812) – forest hinge-back tortoise, serrated hinge-back tortoise, serrated hinged tortoise. *Chelonian Research Monographs* 5: 1–13.
- Marchant LF, McGrew WC. 2005. In V Roux & B Bril (Eds), *Stone knapping the necessary conditions for an uniquely hominin behaviour* (pp 341–350). McDonald Institute Monograph Series.
- Marlowe FW. 2010. *The Hadza. Hunter-gatherers of Tanzania*. University of California Press.
- Matsuzawa T. 1994. In RW Wrangham, WC McGrew, FB de Waal & PG Heltne (Eds), *Chimpanzee Cultures* (pp. 351–370). Harvard University Press.
- McGrew W. 1999. Manual laterality in anvil use: Wild chimpanzees cracking *Strychnos* fruits. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition* 4: 79–87.
- McGrew WC. 1974. Tool use by wild chimpanzees in feeding upon driver ants. *Journal of Human Evolution* 3: 501–508.
- McGrew WC. 1992. *Chimpanzee material culture: Implications for human evolution*. Cambridge University Press.
- Mitani JC. 2009. Cooperation and competition in chimpanzees: Current understanding and future challenges. *Evolutionary Anthropology* 18: 215–227.
- Mulcahy NJ, Call J. 2006. Apes save tools for future use. *Science* 312: 1038–1040.
- Osvath M. 2009. Spontaneous planning for future stone throwing by a male chimpanzee. *Current Biology* 19, R190–R191.
- Proffitt T, Haslam M, Mercader JF, Boesch C, Luncz LV. 2018. Revisiting Panda 100, the first archaeological chimpanzee nutcracking site. *Journal of Human Evolution* 124: 117–139.

- Pruetz JD, Bertolani P. 2007. Savanna chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, hunt with tools. *Current Biology* 17: 412–417.
- Raby CR, Alexis DM, Dickinson A, Clayton NS. 2007. Planning for the future by western scrub-jays. *Nature* 445: 919–912.
- Roberts WA. 2002. Are animals stuck in time? *Psychological Bulletin* 128: 473.
- Rosati AG, Hare B. 2012. Chimpanzees and bonobos exhibit divergent spatial memory development. *Developmental Science* 15: 840–853.
- Salali GD, Migliano AB. 2015. Future discounting in congo basin hunter-gatherers declines with socio-economic transitions. *PloS One* 10.
- Sanz CM, Morgan DB. 2007. Chimpanzee tool technology in the Goualougo Triangle, Republic of Congo. *Journal of Human Evolution* 52: 420–433.
- Shumaker RW, Walkup KR, Beck BB. 2011. *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals*. JHU Press 312.
- Smolker R, Richards A, Connor R, Mann J, Berggren P. 1997. Sponge carrying by Dolphins (*Delphinidae, Tursiops* sp.): A foraging specialization involving tool use? *Ethology* 103: 454–465.
- Steyn P. 1984. Black eagle dropping tortoises. *Promerops* 162: 12.
- Suddendorf T, Corballis MC. 2017. The evolution of foresight: What is mental time travel, and is it unique to humans? *Behavioural and Brain Science* 30: 299–351.
- Ungar PS, Grine FE, Teaford MF, El Zaatari S. 2006. Dental microwear and diets of African early Homo. *Journal of Human Evolution* 50: 78–95.
- Vonesh J. 2001. Natural history and biogeography of the amphibians and reptiles of Kibale National Park, Uganda. *Contemporary Herpetology* 4: 123–135.
- Watts DP, Mitani JC. 2002. Hunting behavior of chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology* 23: 1–28.
- Whiten A, et al. 1999. Cultures in chimpanzees. *Nature* 399: 682–685.
- Wilkinson R, Leudar I, Pika S. 2012. In S Pika & K Liebal (Eds), *Developments in Primate Gesture Research* (pp: 199–221). John Benjamins Publishing Company.
- Wrangham RW, Riss VZB E. 1990. Rates of predation on mammals by Gombe chimpanzees, 1972–1975. *Primates* 31: 157–170.
- Zentall TR, Steirn JN, Jackson-Smith P. 1990. Memory strategies in pigeons' performance of a radial-arm-maze analog task. *Journal of Experimental Psychology* 16: 358–371.

RÉSUMÉS

Le chimpanzé (*Pan troglodytes*), une des espèces les plus proches phylogénétiquement de l'espèce humaine, est connu pour chasser et consommer la viande de différents taxons animaux. Bien que certains chercheurs aient présenté des preuves indirectes de prédation sur des tortues, aucune observation directe de ce comportement n'a été faite jusqu'à présent. Dans cet article, nous présentons des descriptions systématiques des premières observations de prédation de chimpanzés sur des tortues (*Kinixys erosa*). Nous avons réalisé ces observations inédites sur les chimpanzés (*Pan troglodytes troglodytes*) nouvellement habitués de la communauté Rekambo, vivant dans le parc national de Loango, au Gabon. Ce comportement, qualifié d'habituel,

survenant chez la plupart, voire même chez tous les mâles adultes, implique une technique percussive particulière et se termine fréquemment par un partage de nourriture avec d'autres membres du groupe. Nos observations apportent de nouveaux éléments sur les comportements, jusqu'à présent, peu connus de la technique percussive des chimpanzés et accroissent nos connaissances sur le répertoire alimentaire et de prédation des chimpanzés, impliquant des reptiles. Nous présentons également un cas de stockage de nourriture et le discutons dans le contexte des capacités de projection dans le futur. Nos découvertes suggèrent le besoin d'une interprétation plus nuancée des compétences cognitives des chimpanzés, intégrant une compréhension plus approfondie de leurs niches socio-écologiques uniques. De plus, ces observations soulignent l'importance des observations des primates non-humains *in situ*, pour alimenter les théories de l'évolution des hominines.

Chimpanzees (*Pan troglodytes*), one of humankind's closest living relatives, are known to hunt and consume the meat of various animal taxa. Although some researchers have presented indirect evidence that chimpanzees may also prey on tortoises, until now, direct observations of this behaviour did not exist. Here, we provide systematic descriptions of the first observations of chimpanzee predation on tortoises (*Kinixys erosa*). We made these unprecedented observations on newly habituated chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) of the Rekambo community, living in the Loango National Park, Gabon. The behaviour qualified as customary, that is occurring in most or all adult males, involved a distinct smashing technique, and resulted frequently in food sharing with other group members. Our observations shed new light on the hitherto little understood percussive technology of chimpanzees, and expand our current knowledge on chimpanzees' dietary and predatory repertoires with respect to reptiles. We also report a case of food storage and discuss it in the context of future-oriented cognition. Our findings suggest the need for more nuanced interpretations of chimpanzees' cognitive skills in combination with an in-depth understanding of their unique socio-ecological niches. They further emphasize the importance of nonhuman primate field observations to inform theories of hominin evolution.

INDEX

Mots-clés : Chimpanzé, Technique percussive, Prédation de tortue, Écologie alimentaire, Reptiles, Cognition orientée vers le futur

Keywords : Chimpanzee, Percussive technology, Tortoise predation, Feeding ecology, Reptiles, Future-oriented cognition

AUTEURS

SIMONE PIKA

University of Osnabrück, Institute of Cognitive Science, Comparative BioCognition,
Artilleriestrasse 34, 49076 Osnabrück, Germany

HARMONIE KLEIN

Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Department of Primatology, Deutscher Platz
6, 04103, Leipzig, Germany
harmonie.klein@hotmail.fr

SARAH BUNEL

Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Department of Primatology, Deutscher Platz
6, 04103, Leipzig, Germany

PAULINE BAAS

Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Department of Primatology, Deutscher Platz
6, 04103, Leipzig, Germany

ERWAN THÉLESTE

Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Department of Primatology, Deutscher Platz
6, 04103, Leipzig, Germany

TOBIAS DESCHNER

Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Department of Primatology, Deutscher Platz
6, 04103, Leipzig, Germany
deschner@eva.mpg.de