

Exploration perceptive tactile chez les primates non humains

AGNÈS LACREUSE ET DOROTHY M. FRAGASZY

La sensibilité tactile joue un rôle important dans l'exploration perceptive de l'environnement et elle est universelle dans le monde animal (Burton, 1993). Chez de nombreux mammifères, la région buccale est l'une des zones corporelles les plus sensibles au toucher et constitue l'outil principal d'exploration perceptive, comme par exemple chez les rongeurs, pour qui l'exploration de l'environnement dépend largement des vibrisses. Chez les primates, la région buccale demeure fortement innervée de récepteurs tactiles et largement représentée dans les cortex somatosensoriel et moteur, mais la différenciation des membres antérieurs en extrémités préhensiles permet une avancée considérable des capacités d'exploration de l'environnement. Ces bouleversements anatomiques vont s'accompagner de transformations de l'architecture cérébrale qui contribuent à faire de la main humaine l'outil principal d'exploration, de manipulation et de transformation du monde. Dans ce chapitre, nous discutons brièvement de la dextérité manuelle et des capacités manipulatoires de différents primates, avant de nous intéresser plus précisément aux compétences perceptives tactiles manuelles des primates non humains. Nous examinons, dans une dernière partie, la perception tactile dans le contexte, encore très débattu aujourd'hui, de la latéralisation manuelle.

LA MAIN DES PRIMATES

Les humains appartiennent à l'ordre des primates, qui comprend les prosimiens (par exemple, les lémuriens de Madagascar), les singes de l'Amérique centrale et de l'Amérique du Sud (collectivement appelés singes du Nouveau Monde, par exemple le capucin), les singes d'Afrique et d'Asie (collectivement appelées singes de l'Ancien Monde, par exemple les babouins et macaques), les hylobates d'Asie (gibbons et siamangs) et les pongidés d'Afrique et d'Asie (gorilles, orangs-outans, chimpanzés et bonobos).

La main est une caractéristique de tous les primates. Du point de vue anatomique, on constate peu de différence entre les mains des primates et les pattes de certains mammifères. Par exemple, le nombre de muscles des extrémités antérieures varie peu entre un mammifère primitif comme l'opossum et l'homme (Alexander, 1993). Les pattes peuvent d'ailleurs être dotées d'une certaine dextérité (voir, pour un exemple chez le rat, Wishaw, 1994). Cependant, les mammifères munis de pattes ou de nageoires doivent généralement utiliser les deux extrémités simultanément afin de saisir un objet. Les primates, en revanche, sont capables d'utiliser un membre unique pour saisir un objet et le porter à la bouche. Cette capacité s'accompagne généralement de la vision stéréoscopique qui permet à l'animal de contrôler visuellement les actions de sa main.

Trois distinctions anatomiques différencient la main des primates des pattes des autres mammifères. La main des primates est caractérisée par la présence d'une peau fine sur la paume et les doigts, qui reflète une sensibilité cutanée particulièrement développée. De plus, les phalanges terminales de la main sont équipées d'ongles plutôt que de griffes, permettant ainsi une meilleure préhension des objets. Enfin, les doigts de la main sont dotés d'une certaine indépendance qui varie selon les espèces. On distingue trois groupes, selon le degré d'indépendance du pouce (Napier et Napier, 1967) : 1 / le pouce non-opposable, caractéristique des tarsiers et des marmosets, pour lesquels le mode de préhension fait intervenir tous les doigts simultanément ; 2 / le pouce pseudo opposable, caractéristique des singes du Nouveau Monde (à l'exception des marmosets et des atèles) pour lesquels les mouvements d'abduction et d'adduction sont possibles mais la rotation de l'articulation carpo-métacarpienne impossible ; 3 / le pouce opposable, caractéristique des singes de

l'Ancien Monde (à l'exception des colobes), des pongidés et de l'homme. La main est construite sur une base structurale commune à tous les groupes de primates, mais prend diverses formes anatomiques en fonction des espèces et des milieux écologiques dans lesquelles elles évoluent (fig. 12.1). Par exemple, certaines espèces arboréales qui se suspendent par les mains lors de la locomotion possèdent de très longs doigts et ont perdu le pouce.

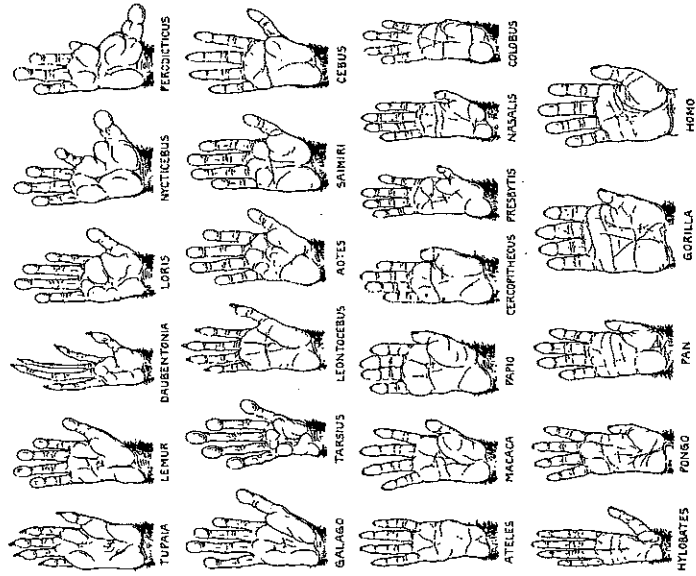


Fig. 12.1. Vue palmaire de la main droite chez différents primates, illustrant des prosimiens (tupaia-tarsius), des singes du Nouveau Monde (Leonticebus-Atèles), des singes de l'Ancien Monde (Macaca-Colobus) et des singes anthropoïdes (Hylobates-Gorilla). NB. — Aujourd'hui les tupaia ne font plus partie des primates (Martin, 1990) (dessins de Schultze, 1969).

Connolly et Elliott (1972) rappellent que l'anatomie de la main limite, sans pour autant la définir, la fonction préhensile. A l'instar de Johansson (1996), on peut penser en effet que la dextérité de la main humaine doit moins à un équipement sensori-moteur sophistiqué ou des propriétés structurales particulières, qu'à une organisation nerveuse perfectionnée. Au niveau neuroanatomique, on constate deux évolutions majeures chez les primates par rapport aux autres mammifères : 1 / le rôle accru du cortex moteur et de la voie corticospinale au détriment d'autres voies descendantes comme la voie rubrospinale (Knyper, 1981), et 2 / l'existence de liaisons cortico-motoneuronales directes permettant une connexion monosynaptique entre le cortex moteur et les motoneurones spinaux (Phillips et Porter, 1977). Cet accès direct aux motoneurones permet de passer outre les synergies rigides de l'appareil spinal (Lemon, 1993). Les connexions motoneuronales joueraient ainsi un rôle prépondérant dans le fractionnement de l'activité musculaire, en particulier dans la capacité d'exécuter des mouvements indépendants des doigts. Il existe en effet une corrélation positive entre le nombre de connexions motoneuronales et la dextérité manuelle d'une espèce (Heffner et Masterton, 1975, 1983).

MANIPULATION D'OBJETS

La capacité de manipuler des objets et de les utiliser comme outils ne dépend pas seulement de la dextérité manuelle d'une espèce, mais aussi de certains facteurs psychologiques (Berthel et Chavaillon, 1993 ; Fragazy, 1998 ; Parker et Gibson, 1977 ; Preuschoff et Chivers, 1993 ; Torigoe, 1985). Le toucher participe de façon très significative au succès des interventions pratiques de la main. Nous évoquons brièvement quelques exemples de manipulation fine chez un singe du Nouveau Monde, le capucin, un singe de l'Ancien Monde, le macaque, et un pongidé, le chimpanzé.

Les capucins, qui sont les plus grands utilisateurs d'outils après les chimpanzés et l'homme, font preuve d'indépendance des doigts et montrent différents types de préhension fine (Costello et Fragazy, 1988). La capacité des capucins de combiner les actions, les objets et les surfaces de différentes manières, inclut des activités rarement observées chez les autres singes, telles que frapper, frotter ou faire

glisser un ou plusieurs objets sur un substrat (Fragazy et Adam-Curtis, 1991). Les capucins sont capables d'utiliser des pierres ou des blocs de bois afin de casser des noix, d'utiliser des branches pour insérer des endroits inaccessibles manuellement ou encore d'utiliser différents matériaux en guise d'éponges (Visalberghi, 1990 ; Westergaard et Fragazy, 1987). Les singes de l'Ancien Monde ont une prise-précision qui leur permet de maintenir un objet entre les doigts fléchis et le pouce opposé, sans participation de la paume. Tanaka (1995) décrit par exemple la remarquable dextérité manuelle dont font preuve les macaques japonais dans le contexte de l'épouillage social : ces singes sont capables de retirer des lentes de poux du pelage de leur congénère en utilisant un seul doigt pour séparer les poils, et l'ongle du pouce ou de l'index pour en extraire les lentes. Les chimpanzés s'engagent couramment dans des activités manuelles particulièrement élaborées. Ils utilisent des branches pour pêcher fourmis et termites, des feuilles en guise d'éponges, des pierres pour frapper ou impressionner les congénères, ou des pierres ou des blocs de bois en guise de marteaux et d'enclume pour casser des noix ; ils sont aussi capables de fabriquer des outils et modifient par exemple la longueur et l'épaisseur d'une branche en fonction de son utilisation ultérieure (McGrew, 1992). Ces activités manuelles nécessitent non seulement un contrôle fin des doigts de la main mais aussi une sensibilité tactile développée.

EXPLORATIONS PERCEPTIVES TACTILES

« LEARNING SETS »

Les premiers travaux concernant les capacités perceptives tactiles des primates non humains ont étudié la formation de « learning sets » chez le singe. Les learning sets réfèrent à la notion « d'apprendre à apprendre », i.e. à la capacité de transférer l'apprentissage d'un problème particulier à l'apprentissage d'un autre problème. Dans ces tâches, le singe doit sélectionner l'objet positif dans des paires d'objets différant par une dimension (e.g., la forme). On constate que l'apprentissage des problèmes initiaux facilite la compréhension des problèmes suivants (portant par exemple

sur la taille ou la texture). Le macaque rhésus (Wilson, 1965) et le capucin (Blakeslee et Gunter, 1966) sont capables de former des learning sets dans cette modalité. Cependant, les singes requièrent davantage d'essais dans la modalité tactile que dans la modalité visuelle pour atteindre le critère d'apprentissage à chaque problème (Carlson et Eibergen, 1974).

COORDINATIONS INTRA- ET INTERMODALES

Chez les primates, les actions de la main sont généralement sous contrôle de la vue. Lors de la préhension d'un objet, le sujet reçoit des données en provenance de deux systèmes perceptifs différents qu'il devrait pouvoir intégrer en un tout unique et cohérent (Hatwell, 1986). Différentes procédures sont utilisées pour tester les coordinations intermodales chez les primates non humains (cf. Ettlinger et Wilson, 1990). L'ensemble de ces expériences démontre que les chimpanzés (Davenport, Rogers, et Russel, 1973; Jarvis et Ettlinger, 1977) tout comme les singes de l'Ancien (Bolster, 1978; Cowey et Weiskrantz, 1975; DiMattia, Posley et Fuster, 1990) et du Nouveau Monde (Elliott, 1977) sont capables de reconnaître dans la modalité visuelle des objets présentés dans la modalité tactile et *vice versa* (Jarvis et Ettlinger, 1977; DiMattia *et al.*, 1990). Peu d'études se sont consacrées aux capacités d'appariement intramodal tactile chez le singe. Steele et Bauer (1983) rapportent que trois macaques rhésus parviennent à effectuer une discrimination tactile de la taille de sphères en un nombre d'essais équivalent à celui nécessaire pour réaliser la même tâche dans la modalité visuelle. DiMattia *et al.* (1990) soulignent néanmoins que les macaques rhésus présentent plus de difficultés à effectuer des appariements intramodaux tactiles ou intermodaux tactiles-visuels que des appariements visuels-tactiles. Cela tient probablement à la dominance du système visuel sur le système tactile chez les primates diurnes.

PROCÉDURES D'EXPLORATION MANUELLE

Très peu de travaux se sont intéressés à l'exploration tactile *per se* chez les primates non humains. Cela est d'autant plus surprenant qu'il a été clairement montré chez l'humain que les procédés

res d'exploration manuelle déterminent en grande partie les capacités perceptives tactiles aussi bien chez l'adulte que chez l'enfant (cf. chap. 3, 4 et 7). Chez l'animal, la capacité d'effectuer les mouvements appropriés devrait également rendre compte, au moins en partie, des compétences perceptives tactiles des individus. Carlson et Eibergen (1974) ont observé que des macaques rhésus confrontés à une discrimination de formes complexes présentaient plus de difficulté à effectuer la tâche dans la modalité tactile que dans la modalité visuelle; mais, contrairement aux performances visuelles, les performances tactiles n'étaient pas affectées par la complexité croissante des formes, mesurée par le nombre d'angles. Enfin, les formes ayant subi une rotation de 180° étaient traitées comme entièrement nouvelles dans la modalité tactile alors qu'un transfert de performance était observé dans la modalité visuelle. Les explorations tactiles, très brèves (1 ou 2 s) en comparaison de celles de sujets humains confrontés aux mêmes objets (14 à 38 s), ne concentraient en outre qu'une petite portion des formes. Dans une expérience similaire, Jarvis et Ettlinger (1977) ont observé que les explorations tactiles de chimpanzés étaient plus longues et plus « précautionneuses » que celles de macaques; les chimpanzés effectuaient de multiples comparaisons entre l'objet cible et le distracteur avant de donner leur réponse, alors que les macaques répondaient très rapidement, comparant rarement les deux objets. De telles descriptions suggèrent des différences importantes dans les modes d'exploration adoptés par les macaques et les chimpanzés et pourraient refléter des différences dans les capacités perceptives tactiles des deux espèces. Néanmoins, une quantification des procédures d'exploration manuelle chez différentes espèces paraît indispensible à l'étude comparative des capacités perceptives manuelles chez les primates.

Dans cette perspective, nous avons comparé les procédures d'exploration manuelle utilisées par 21 capucins à celles adoptées par 4 sujets humains dans une tâche consistant à explorer tactilement une série de 12 objets de différentes formes pour en retirer des graines de tournesol (Lacrouse et Fragazy, 1997). Nous avons filmé les investigations tactiles des sujets, analysé les vidéos image par image, et codé les mouvements d'exploration en utilisant, dans la mesure du possible, les définitions de Lederman et Klatzky (1987, cf. chap. 4, fig. 4.1). Six mouvements communs aux singes et aux humains (fig. 1.2.2) ainsi que deux mouvements spécifiques des capucins (agripper et tirer) ont été identifiés. L'analyse des procédés

que les singes n'exploraient qu'une infime partie des formes, généralement limitée à l'emplacement du contact initial de la main sur l'objet. Les humains, en revanche, débutaient l'essai par des enveloppements et des suivis du contour leur permettant de saisir des informations sur la taille et la forme de l'objet à explorer. On peut donc penser que les singes devraient présenter plus de difficulté à appréhender les propriétés spatiales des objets, telles que la forme ou la taille, pour lesquelles des mouvements de suivi du contour et d'enveloppement sont essentiels, que les propriétés physiques des objets, telles que la texture ou la solidité, pour lesquelles des mouvements latéraux et de pression sont suffisants.

EXPLORATION TACTILE ET LATÉRALISATION MANUELLE

Les asymétries neuro-anatomiques et fonctionnelles du sujet humain ont été largement documentées (Bradshaw, 1989 ; Corballis, 1991 ; Hellige, 1993 ; cf. chap. 5). L'une des manifestations les plus évidentes de la latéralisation cérébrale chez l'humain est sans doute la latéralité manuelle, puisque plus de 90 % des individus sont droitiers (Corballis, 1991). Ce biais en faveur de la main droite est associé à une spécialisation de l'hémisphère gauche pour la compréhension et production du langage : plus de 95 % des droitiers présentent en effet une dominance cérébrale gauche pour la majorité des fonctions langagières (Rasmussen et Milner, 1977). En raison de cette possible association entre asymétries hémisphériques et langage, on a longtemps cru que la latéralité manuelle définissait l'espèce humaine. On sait aujourd'hui que de nombreuses espèces animales présentent des asymétries neuroanatomiques et fonctionnelles comparables à celles de l'être humain (Bisazza, Rogers et Vallortigara, 1998 ; Bradshaw et Rogers, 1993 ; Fagot *et al.*, 1997b ; Ward et Hopkins, 1993). De nombreux points de controverse divisent néanmoins les chercheurs quant à la question de l'homologie ou de l'analogie des asymétries identifiées chez les différentes espèces. Parmi ces controverses, la question de l'évolution de la latéralisation motrice fait sans doute l'objet des plus vifs débats. Certains trouvent dans la latéralisation manuelle les bases d'une discontinuité évolutive entre l'homme et les autres primates (Corballis, 1991 ; McGrew et Marchant, 1997), tandis que d'autres proposent

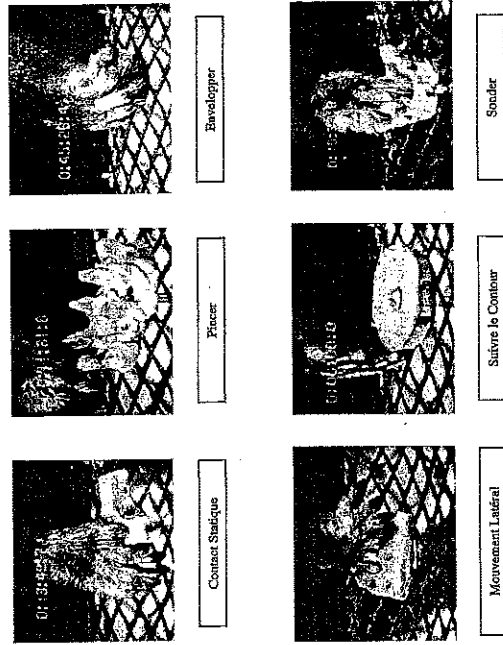


Fig. 12.2. Procédures d'exploration manuelle utilisées par les capucins au cours de l'exploration tactile d'objets en argile contenant des graines de tournesol (Lacreuse et Fragaszy, 1997).

res d'exploration a révélé : 1 / que le pourcentage d'occurrence d'un mouvement donné dépendait de la forme des objets chez les deux espèces ; 2 / que les niveaux de performance des deux espèces étaient équivalents ; et 3 / que la différence majeure entre les deux espèces concernait le pourcentage d'exécution du suivi du contour et de l'enveloppement. Ces données indiquent que les singes utilisaient, la majeure partie du temps, les procédures d'exploration les plus appropriées à l'extraction des graines de tournesol. En revanche, la rareté des mouvements de suivi du contour (6 % des procédures exploratoires) et d'enveloppement (5 %) en comparaison de l'occurrence de ces mouvements chez les sujets humains (31,5 % et 12,2 % respectivement) suggère que les singes utilisaient une stratégie de « tâtonnement » lors de leur inspection tactile, plutôt qu'une stratégie reposant sur une représentation mentale de l'objet. A l'appui de cette hypothèse, les images vidéos montrent clairement

un scénario phylogénétique dans lequel l'homme et les autres animaux s'intègrent dans un modèle unique de la latéralisation manuelle (MacNeilage, Studdert-Kennedy et Lindblom, 1987; Ward et Hopkins, 1993).

L'étude des asymétries manuelles chez les primates non humains peut procéder de l'analyse des préférences manuelles, à travers la fréquence d'utilisation spontanée de l'une ou l'autre main pour réaliser une tâche, ou des performances manuelles, à travers une comparaison des niveaux de performance atteints par l'une et l'autre main. La modalité tactile est, à plusieurs titres, particulièrement intéressante pour ce type de recherche. D'une part, les mouvements distaux de la main sont essentiellement sous contrôle de l'hémisphère controlatéral chez les primates (Brinkman et Kuypers, 1973); d'autre part, un avantage de la main gauche (hémisphère droit) est généralement mis en évidence chez l'homme droitier pour la discrimination ou l'identification de formes sans signification dans la modalité tactile (Fagot *et al.*, 1997a; Verjat, 1988). De plus, les tâches tactiles, sans contrôle visuel, peuvent être considérées comme nouvelles ou complexes pour la plupart des primates non humains, deux propriétés favorisant l'expression des asymétries manuelles (Fagot et Vaudclair, 1991).

PRÉFÉRENCES MANUELLES DANS LA MODALITÉ TACTILE

La plupart des études sur les préférences manuelles des primates non humains dans la modalité tactile ont utilisé des conteneurs opaques dans lesquels les singes doivent rechercher tactilement de la nourriture en passant l'une ou l'autre main dans une petite ouverture. De telles tâches ont été mises en œuvre chez le macaque rhésus (Fagot, Drea, et Wallen, 1991), le capucin (Lacreuse et Fragazy, 1996; Parr, Hopkins et de Waal, 1997), le singe-araignée (Laska, 1996) et le chimpanzé (Lacreuse, Parr, Smith et Hopkins, soumis). Il est remarquable de constater que les singes de l'Ancien et du Nouveau Monde présentent une préférence pour la main gauche pour réaliser ce type de tâche, tandis que les chimpanzés ont tendance à utiliser préférentiellement la main droite (fig. 12.3). Une analyse plus détaillée des facteurs associés au choix de l'une ou l'autre main chez ces espèces devrait permettre une meilleure compréhension de la latéralisation manuelle et de son évolution.

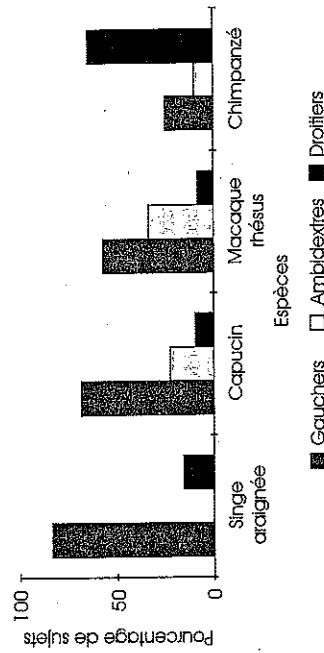


Fig. 12.3. Pourcentage d'individus préférant la main gauche pour des tâches de perception tactile en fonction des espèces. Les données concernant les singes araignées (*Ateles Geoffroyi*), les capucins (*Cebus Apella*), les macaques rhésus (*Macaca Mulatta*) et les chimpanzés (*Pan troglodytes*) sont issues, respectivement, de Laska (1996), Parr *et al.* (1997), Fagot *et al.* (1991), Lacreuse *et al.* (1999).

Dans cette perspective, nous avons testé un groupe de 16 capucins dans quatre tâches différant par leur demande exploratoire (exploration tactile ou préhension simple) et leur disponibilité en indices visuels (absence ou présence de contrôle visuel; Lacreuse et Fragazy, 1999). Dans les deux tâches exploratoires, les singes devaient explorer tactilement des objets de différentes formes pour en retirer des graines de tournesol, avec ou sans l'aide de la vue. Dans les deux tâches de préhension simple, les singes devaient saisir des graines de tournesol disposées sur un support plat, avec ou sans l'aide de la vue. Nous avons observé que les capucins utilisaient préférentiellement la main gauche pour les deux tâches exploratoires, indépendamment de la disponibilité en indices visuels. En revanche, pour les deux tâches de préhension simple, les singes utilisaient leurs mains gauche et droite en proportions semblables. Ces résultats suggèrent que l'incorporation d'un élément exploratoire à une tâche de préhension active de façon prépondérante l'hémisphère droit chez le capucin. Cet hémisphère pourrait ainsi être spécialisé dans l'intégration des composantes motrices et spatiales de l'action manuelle.

PERFORMANCES MANUELLES DANS LA MODALITÉ TACTILE

L'humain droitier présente généralement de meilleures performances (taux de réussite ou temps de réponse) de la main gauche pour des tâches de discrimination tactile de matériel non verbal (Fagot *et al.*, 1997a et b ; Verjat, 1988 ; cf. chap. 5). Pour des raisons pratiques, les travaux sur la latéralité des primates non humains dans la modalité tactile ont essentiellement porté sur les préférences plutôt que sur les performances manuelles, rendant difficile l'interprétation des résultats dans une perspective comparative. Jusqu'à présent, l'hypothèse d'une supériorité de l'hémisphère droit dans le traitement des informations tactiles n'a pas été vérifiée chez le singe. Bien que des macaques gauchers apprennent une tâche de discrimination tactile d'objets plus vite que des macaques droitiers, ce sont les singes ambidextres qui sont les plus rapides (Hörster et Ettlinger, 1985). De plus, des expériences lésionnelles ont montré que l'hémisphère controlatéral à la main utilisée ou à la main préférée est spécialisé dans le traitement des informations tactiles chez le singe, indépendamment de la main (gauche ou droite) concernée (cf., pour revue, Ettlinger, 1988). Nous avons observé chez deux babouins un léger avantage de la main gauche ainsi que des explorations plus longues de la main gauche dans une tâche de discrimination tactile d'objets, mais ces résultats devraient évidemment être répliqués avec un plus grand nombre de sujets (Lacreuse, 1995).

RELATIONS ENTRE PRÉFÉRENCE MANUELLE, PERFORMANCE MANUELLE ET PROCÉDURES D'EXPLORATION

Les capucins devant explorer tactilement un ensemble d'objets pour en extraire des graines de tournesol présentent un avantage de la main gauche au niveau du groupe (Lacreuse et Fragazy, 1996). Afin d'examiner si l'utilisation préférentielle de la main gauche présentait un avantage, nous avons comparé le taux de réussite ainsi que les procédures d'exploration de chaque main lors de l'inspection tactile des objets (Lacreuse et Fragazy, 1997). Les résultats ont révélé

que les performances des mains gauche et droite étaient équivalentes et que les deux mains adoptaient des procédures d'exploration parfaitement semblables. En outre, aucune différence dans les performances ou les procédures d'exploration n'apparaissait entre les singes gauchers, droitiers ou ambidextres. L'utilisation préférentielle de la main gauche dans le groupe n'apportait donc aucun avantage apparent. Une telle dissociation entre préférence et performance manuelles pose bien sûr le problème de l'origine du biais gauche dans le groupe. Nous pensons que celle-ci doit être recherchée dans les paramètres de la tâche, telles que les demandes exploratoires, qui pourraient favoriser l'activation de l'hémisphère droit chez le singe. Les recherches ultérieures devront tester la validité de cette hypothèse et examiner si l'utilisation préférentielle de la main gauche devient avantageuse dans des tâches tactiles plus complexes, comme celle mettant en jeu la discrimination de formes.

CONCLUSION

Ce chapitre consacré aux habiletés manuelles et aux compétences perceptives tactiles des primates non humains montre que l'homme, souvent qualifié par sa remarquable habileté manuelle, n'est pas le seul primate doué de dextérité. De plus, les primates non humains sont capables d'utiliser le système perceptif tactile manuel pour extraire les propriétés physiques et spatiales des objets. Le fait que les tâches tactiles induisent des préférences manuelles au niveau des espèces étudiées suggère qu'elles requièrent probablement les compétences spécifiques d'un hémisphère cérébral. Les tâches tactiles sont à cet égard particulièrement pertinentes pour l'étude de la latéralisation manuelle dans une perspective comparative.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alexander, R. (1993). Joints and muscles of hands and paws, in H. Preuschoft et D. Chivers (Eds), *Hands of primates* (p. 199-205), New York, Springer Verlag.
Berthelet, A. et Chavaillon, J. (1993), *The use of tools by human and non-human primates*, Oxford, Clarendon Press.

- Bisazza, A., Rogers, L. J. et 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.
- Blakeslee, P. et Gunter, R. (1966), Cross-modal transfer of discrimination learning in cebus monkeys, *Behaviour*, 26, 76-90.
- Bolster, B. (1978), Cross-modal matching in the monkey (*Macaca fascicularis*), *Neuropsychologia*, 16, 407-416.
- Bradshaw, J. L. (1989), *Hemispheric specialization and psychological function*, Chichester, Wiley.
- Bradshaw, J. L. et Rogers, L. J. (1993), *The evolution of lateral asymmetries, language, tool use, and intellect*, San Diego, CA, Academic Press.
- Brinkman, C. et Kuypers, H. (1973), Cerebral control of contralateral and ipsilateral arm, hand and finger movements in the split-brain rhesus monkey, *Brain*, 96, 653-674.
- Burton, G. (1993), Non-neural extensions of haptic sensitivity, *Ecological Psychology*, 5, 105-124.
- Carlson, K. R. et Eibergen, R. (1974), Factors influencing the acquisition of tactual random figures discriminations by rhesus monkeys, *Animal Learning et Behavior*, 2, 133-137.
- Connolly, K. et Elliott, J. (1972), The evolution and ontogeny of hand function, in N. Blurton-Jones (Ed.), *Ethological Studies of Child Behavior* (p. 329-383), Cambridge, Cambridge University Press.
- Corballis, M. C. (1991), *The lopsided ape: Evolution of the generative mind*, Oxford, Oxford University Press.
- Costello, M. et Fragazy, D. M. (1988), Comparison of prehension in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) and capuchins (*Cebus apella*) I: Grip type and hand preference, *American Journal of Primatology*, 15, 235-245.
- Cowey, A. et Weiskrantz, L. (1975), Demonstration of cross-modal matching in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*), *Neuropsychologia*, 13, 117-120.
- Davenport, R. K., Rogers, C. M. et Russel, I. S. (1973), Cross-modal perception in apes, *Neuropsychologia*, 11, 21-28.
- DiMattia, B. V., Posley, K. A. et Fuster, J. M. (1990), Crossmodal short-term memory of haptic and visual information, *Neuropsychologia*, 28, 17-33.
- Elliott, R. C. (1977), Cross-modal transfer in three primates, *Neuropsychologia*, 15, 183-186.
- Erdlinger, G. (1988), Hand preference, ability, and hemispheric specialization: In how far are these factors related in the monkey? *Cortex*, 24, 389-398.
- Erdlinger, G. et Wilson, W. A. (1990), Cross-modal performance: Behavioural processes, phylogenetic considerations and neural mechanisms, *Behavioural Brain Research*, 40, 169-192.
- Fagot, J., Drea, C. et Wallen, K. (1991), Asymmetrical hand use in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in tactual and visually regulated tasks, *Journal of Comparative Psychology*, 105, 260-268.
- Fagot, J., Lacreuse, A. et Vauclair, J. (1997a), Role of sensory and postsensory factors on hemispheric asymmetries in tactual perception, in S. Christman (Ed.), *Cerebral asymmetries in sensory and perceptual processing* (p. 469-494), Amsterdam, Elsevier.
- Fagot, J., Rogers, L. J., Bulman-Fleming, B., Ward, J. P. et Hopkins, W. D. (1997b), *Hemispheric specialisation in animals and humans*, London, Psychology Press.
- Fagot, J. et Vauclair, J. (1991), Manual laterality in nonhuman primates: A distinction between handedness and manual specialization, *Psychological Bulletin*, 109, 76-89.
- Fragazy, D. M. (1998), How nonhuman primates use their hands, in K. Conolly (Ed.), *The psychobiology of the Hand* (p. 77-96), London, Mac Keith Press.
- Fragazy, D. M. et Adam-Curtis, L. E. (1991), Generative aspects of manipulation in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*), *Journal of Comparative Psychology*, 105, 387-397.
- Hatwell, Y. (1986), *Toucher l'espace*, Lille, Presses Universitaires de Lille.
- Hefner, R. S. et Masterton, R. B. (1975), Variation in form of the pyramidal tract and its relationship to digital dexterity, *Brain, Behavior and Evolution*, 12, 161-200.
- Hefner, R. S. et Masterton, R. B. (1983), The role of the corticospinal tract in the evolution of human digital dexterity, *Brain Behavior and Evolution*, 23, 165-183.
- Hellige, J. B. (1993), *Hemispheric asymmetry, What's right and what's left*, Cambridge, Harvard University Press.
- Hörster, W. et Eitlinger, G. (1985), An association between hand preference and tactile discrimination performance in the rhesus monkey, *Neuropsychologia*, 23, 411-413.
- Jarvis, M. J. et Eitlinger, G. (1977), Cross-modal recognition in chimpanzees and monkeys, *Neuropsychologia*, 15, 499-506.
- Johansson, R. S. (1996), Sensory control of dexterous manipulation in humans, in A. M. Wing, P. Haggard et J. R. Flanagan (Eds), *Hand and brain* (p. 381-414), San Diego, CA, Academic Press.
- Kuypers, H. (1981), Anatomy of the descending pathways, in J. M. Brookhart et V. B. Mountcastle (Eds), *Handbook of physiology. The nervous system, vol. II: Motor control* (p. 597-666), Bethesda, American Physiological Society.
- Lacreuse, A. (1995), Haptic perception in baboons (*Papio papio*). Preliminary evidence for asymmetry in accuracy and exploration times, *Folia Primatologica*, 65, 202-209.
- Lacreuse, A. et Fragazy, D. M. (1996), Hand preferences for a haptic searching task by tufted capuchins (*Cebus apella*), *International Journal of Primatology*, 17, 613-632.
- Lacreuse, A. et Fragazy, D. M. (1997), Manual exploratory procedures and asymmetries for a haptic search task: A comparison between capuchins (*Cebus apella*) and humans, *Laterality*, 2, 247-266.
- Lacreuse, A. et Fragazy, D. M. (1999), Left hand preferences for haptic tasks in capuchins: Role of spatial demands in manual activity, *Laterality*, 4, 65-78.

- Lacreuse, A., Parr, L. A., Smith, H. M. et Hopkins, W. D. (1999), Hand preferences for a haptic task in chimpanzees (*Pan troglodytes*), *International Journal of Primatology*, 20, 867-881.
- Laska, M. (1996), Manual laterality in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) solving visually and tactually guided food reaching tasks. *Cortex*, 32, 717-726.
- Lederman, S. J. et Klatzky, R. L. (1987), Hand movements: A window into haptic object recognition, *Cognitive Psychology*, 19, 342-368.
- Lemon, R. N. (1993), Cortical control of the primate hand. *Experimental Physiology*, 78, 263-301.
- MacNeilage, P. F., Studdert-Kennedy, M. G. et Lindblom, B. (1987), Primate handedness reconsidered, *Behavioral and Brain Sciences*, 10, 247-303.
- Malone, D. R., Tolan, J. C. et Rogers, C. M. (1980), Cross-modal matching of objects and photographs in the monkey, *Neuropsychologia*, 18, 693-697.
- McGrew, W. C. (1992), *Chimpanzee material culture*, Cambridge, Cambridge University Press.
- McGrew, W. C. et Marchant, L. F. (1997), On the other hand: Current issues in and meta-analysis of the behavioral laterality of hand function in non-human primates, *Yearbook Physical Anthropology*, 40, 201-232.
- Martin, R. D. (1990), *Primate origins and evolution. A phylogenetic construction*, Princeton, NJ, Princeton University Press.
- Napier, J. R. et Napier, P. H. (1967), *A handbook of living primates*, New York, Academic Press.
- Parker, S. I. et Gibson, K. R. (1977), Object manipulation, tool use and sensorimotor intelligence as feeding adaptation in cebus monkeys and great apes, *Journal of Human Evolution*, 6, 623-641.
- Parr, L. A., Hopkins, W. D. et de Waal, F. B. (1997), Haptic discrimination in capuchin monkeys (*Cebus apella*), Evidence of manual specialization, *Neuropsychologia*, 35, 143-152.
- Phillips, C. G. et Porter, R. (1977), *Corticospinal neurones: Their role in movement*, London, Academic Press.
- Preuschoft, H. et Chivers, D. (Eds), (1993), *Hands of primates*, New York, Springer Verlag.
- Rasmussen, T. et Milner, B. (1977), The role of early left-brain injury in determining lateralization of cerebral speech functions, *Annals of the New York Academy of Sciences*, 299, 355-369.
- Schultz, A. H. (1969), *The Life of primates*, London, Weidenfeld and Nicolson.
- Steele, T. L. et Bauer, R. H. (1983), A method for examining short-term retention of haptic cues in monkeys, *Behavior Research Methods and Instrumentation*, 15, 344-349.
- Tanaka, I. (1995), Matrilineal distribution of louse egg-handling techniques during grooming in free-ranging Japanese macaques, *American Journal of Physical Anthropology*, 98, 197-201.
- Toigoe, T. (1985), Comparison of object manipulation among 74 species of nonhuman primates, *Primates*, 26, 182-194.
- Verjat, I. (1988), La dissymétrie fonctionnelle cérébrale dans la modalité tactilo-kinesthésique manuelle, *L'Année Psychologique*, 88, 83-109.
- Visalberghi, E. (1990), Tool use in Cebus. *Folia primatologica*, 54, 146-154.
- Ward, J. P. et Hopkins, W. D. (1993), *Primate laterality, current behavioral evidence of primate asymmetries*, New York, Springer Verlag.
- Westergaard, G. C. et Fragazy, D. M. (1987), The manufacture and use of tools by capuchin monkeys (*Cebus apella*), *Journal of Comparative Psychology*, 101, 159-168.
- Wilson, M. (1965), Tactual discrimination learning in monkeys, *Neuropsychologia*, 3, 353-361.
- Wishaw, I. (1994), Arpeggio and fractionated digit movements used in prehension in rats, *Behavioural Brain Research*, 60, 15-24.