

CONTRAINTES DE COMPARAISON DES PROCESSUS COGNITIFS CHEZ LE PRIMATE HUMAIN ET NON HUMAIN

Jacques VAUCLAIR

Centre de Recherche en Psychologie de la Connaissance, du Langage et de l'Émotion

UFR de Psychologie, Université de Provence, Aix-en-Provence

Mél : vauclair@up.univ-aix.fr

Toile : <http://www.up.univ-mrs.fr/wpsycle/>

1. La psychologie comparée de la cognition

La conception darwinienne concernant la continuité mentale entre espèces (Darwin, 1872) et en particulier la filiation évolutive entre l'animal et l'homme a favorisé l'ouverture de nouveaux champs disciplinaires comme la psychologie comparée et l'éthologie. L'éthologie s'intéresse à l'ensemble des comportements permettant l'adaptation des animaux à leur environnement naturel, alors que la psychologie comparée se focalise sur certaines des fonctions de la cognition humaine comme l'apprentissage, la résolution de problèmes ou la mémoire (Vauclair, 1995, 1996a). Cette psychologie vise à mieux connaître le fonctionnement cognitif des animaux, mais elle propose, pour l'essentiel, des modèles permettant d'éclairer l'origine phylogénétique de la cognition humaine. A cet égard, les exemples tirés des recherches concernant la cognition des primates non humains sont particulièrement éclairants, étant donné l'évidente parenté biologique entre ces espèces et l'homme.

Cette synthèse est organisée en deux grandes parties. La première a trait à la similarité dans les systèmes cognitifs de traitement entre les primates. La mémoire spatiale, l'imagerie et les compétences proto numériques sont généralement considérées, avec la catégorisation, comme impliquant des capacités cognitives complexes chez l'homme. Ces capacités sont-elles aussi développées chez les primates ? La seconde partie évoquera les conditions à respecter pour entreprendre l'étude de l'homologie de ce type de fonctions cognitives entre espèces différentes. Aussi, les limites d'un modèle animal de la cognition, notamment entre primates humains et non humains, pourront être considérées.

2. Catégorisation, mémoire spatiale, imagerie et compétences numériques

2.1. La catégorisation

La plupart des espèces animales sont confrontées à un environnement physique et social complexe et changeant. Ainsi, une stratégie adaptée consiste, pour ces espèces, à coder, en les regroupant, les stimulations provenant de l'environnement sous une forme catégorielle. Un tel regroupement permet en effet d'économiser des ressources cognitives et de s'ajuster rapidement à cette complexité environnementale. La construction et l'utilisation de catégories impliquent la détection par le sujet de certaines propriétés invariantes

dans les objets à traiter, conduisant à la constitution d'une classe. La catégorisation par un sujet d'un nouvel élément de l'environnement comme appartenant à une classe lui permet en effet de manifester une réaction d'emblée appropriée, dans la mesure où les connaissances établies préalablement sur la catégorie peuvent être immédiatement généralisées au nouvel objet. Ainsi, la capacité à catégoriser suppose, sur le plan cognitif, non seulement l'élaboration d'une relation de ressemblance ou de différence entre les caractéristiques physiques des stimuli, mais également un recours à une représentation de la classe comme entité discriminable elle-même de celle d'une autre classe. Aussi, il apparaît que la façon dont un animal contrôle les dimensions des informations traitées (par exemple les attributs physiques des objets, comme la taille et la forme) constitue un contexte propice à l'étude des systèmes de traitement sous-jacents. Un stimulus est-il traité exclusivement en fonction de ses propriétés physiques ? Ou bien, l'animal est-il capable d'établir des relations de similitude ou de différence qui sont indépendantes des dimensions concrètes de ces stimuli ? Quel est alors le niveau d'abstraction des relations qui leur est appliqué ?

La littérature concernant les processus de catégorisation chez l'animal est abondante : voir Zayan et Vauclair (1998), Dépy et al. (1999) ainsi que Vauclair (2001) pour une revue récente des travaux sur ces questions. Un exemple particulièrement instructif est apporté par l'étude de Bovet (Bovet et Vauclair, 1998 ; Bovet, 2000) concernant les capacités des babouins à catégoriser des objets biologiquement significatifs (par exemple appartenant ou non à la classe des objets alimentaires). Les résultats indiquent que les babouins sont non seulement capables de juger de la similarité perceptive entre objets appartenant à la même catégorie englobante, mais qu'ils sont également en mesure d'évaluer l'équivalence entre concepts fonctionnels, indépendamment de toute ressemblance perceptive. Cette maîtrise de l'équivalence constitue la première démonstration d'une conceptualisation de type relationnel chez un primate non humain autre que le chimpanzé (Bovet et Vauclair, 2001).

2.2. L'imagerie et l'espace

Les substituts linguistiques constituent les supports privilégiés de la cognition humaine. Mais il existe, chez l'homme, une pensée non verbale qui s'exprime en particulier dans la capacité à construire mentalement des images de l'environnement et à opérer sur celles-ci de véritables transformations spatiales. Ces images peuvent se rapporter au traitement de l'espace locomoteur, dans le cadre de l'utilisation des représentations spatiales variées et des cartes

cognitives (Thinus-Blanc, 1996) et également à l'espace de l'objet perçu ou manipulé. La mise en évidence chez l'animal de ce type de traitements cognitifs peut apporter des indications pertinentes pour mieux comprendre les traitements cognitifs humains qui ne présupposent pas le langage. Les deux exemples qui suivent l'illustrent clairement.

2.2.1. La représentation de l'espace

L'expérience devenue classique de Menzel (1973) sur la mémoire spatiale des chimpanzés montre la restructuration de l'information acquise au cours des déplacements dans l'espace et d'invention de nouveaux trajets par ces primates. Huit chimpanzés vivent dans un enclos d'environ 4 000 mètres carrés. Dans cet enclos, un expérimentateur cache de la nourriture en dix-huit lieux différents, en empruntant un parcours délibérément compliqué pour se rendre d'un emplacement à l'autre. Un chimpanzé, juché sur les épaules d'un second expérimentateur qui suit le premier, est en mesure d'observer l'emplacement des différents points où la nourriture a été cachée. L'animal informé (appelé « leader ») rejoint ensuite ses congénères et le groupe entier est lâché dans l'enclos. On observe alors les comportements de recherche du leader et des autres individus (les « suiveurs »), ainsi que leurs trajets dans l'enclos. Les résultats montrent que les leaders retrouvent presque tous les aliments cachés. Mais surtout, les leaders visitent les lieux approvisionnés en suivant un chemin plus court que celui emprunté par l'expérimentateur : ils utilisent une stratégie de moindre distance. Ce comportement, appelé par Menzel (1973) « stratégie du voyageur de commerce » consiste à se rendre, à partir de n'importe quel lieu, vers celui qui est le plus proche. Autrement dit, le chimpanzé, dans les conditions de cette expérience, se livre à une organisation de son déplacement de recherche, qui est indépendant du mode de recueil séquentiel des informations opéré lors du trajet de camouflage de la nourriture.

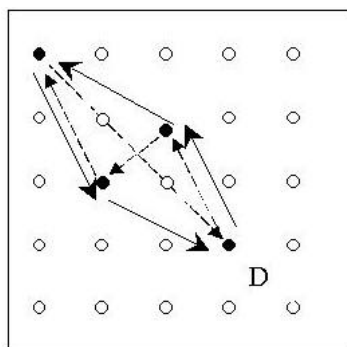


Figure 1 — Dispositif expérimental utilisé dans l'expérience de Cramer et Gallistel (1997) avec les singes vervets. 25 trous sont placés au sol (distance entre deux trous : 1,53 m). Cette figure illustre également l'expérience du losange : un raisin est placé dans un trou au point de départ (D). La route en forme de losange (flèche avec une ligne continue) est plus courte que la route en zigzag (flèche avec lignes en pointillés).

Une réplique de cette expérience a été menée récemment dans les conditions contrôlées de laboratoire avec des singes vervets (Cramer et Gallistel, 1997). Le

singe est testé individuellement. Il observe un expérimentateur qui se déplace aléatoirement dans une pièce dont le sol comporte des caches. La tâche du vervet est de retrouver un aliment dissimulé par l'expérimentateur dans des trous présélectionnés (entre 5 et 8 trous approvisionnés par essai sur les 25 trous disponibles : voir la Figure 1). Les résultats montrent que les vervets ignorent l'ordre des approvisionnements dans leur visite des lieux appâtés et, comme les chimpanzés de Menzel, minimisent la distance parcourue. Un algorithme généré par un ordinateur programmé pour que le choix du lieu approvisionné le plus proche soit opéré, rend bien compte des performances des singes. De plus, cette simulation des déplacements montre que le choix de la prochaine destination est influencé par la position d'au moins deux sites à visiter. Cette performance est remarquable, étant donné que chaque « excursion » n'impliquait jamais plus de six visites par les sujets.

Une autre situation expérimentale, baptisée « expérience du losange », a apporté des informations complémentaires sur les stratégies spatiales des singes dans ce contexte de recherche de nourriture. Dans cette expérience (voir la Figure 1), le singe doit (ou non) retourner au point de départ (parce que ce lieu est ré-appâté) après avoir atteint le premier emplacement. Lorsque ce point de départ n'est pas réapprovisionné, le trajet le plus court consiste à se rendre d'abord aux deux emplacements centraux puis à l'emplacement le plus lointain (ce que les animaux font dans près de 75% des essais). En revanche, lorsque le point de départ est réapprovisionné la stratégie économique est de visiter un des deux emplacements centraux, d'aller ensuite vers le point le plus lointain et de visiter le second emplacement central lors du trajet de retour (le choix d'une telle route est observé dans plus de 80% des essais). Enfin, dans une situation de répartition asymétrique de la nourriture (4 lieux vs 2), pour tous les essais, les singes se rendent d'abord vers la zone la plus approvisionnée. Un tel choix atteste bien que la décision est prise en fonction de l'emplacement d'au moins deux destinations au-delà du premier emplacement visité.

Ces différents résultats confirment que les primates non humains utilisent des représentations spatiales élaborées pour gérer leurs déplacements. Par ailleurs, ces expériences suggèrent que les informations concernant les relations spatiales (y compris les distances) seraient conservées dans les représentations sous la forme d'analogues de « cartes ».

2.2.2. Discrimination d'images en miroir et transformations spatiales

Un phénomène cognitif particulièrement bien connu chez l'homme, démontré initialement par Shepard et Metzler (1971), concerne la rotation mentale. Le test de rotation implique que le sujet identifie une forme visuelle après qu'elle ait subi un changement d'orientation. Le temps de décision pour reconnaître la forme représentée après ce changement est d'autant plus long que la rotation qu'elle a subie est importante. Ainsi, un sujet humain mettra plus de temps à reconnaître une forme asymétrique (par exemple la lettre F) après une rotation de 180 degrés qu'après une rotation de 60 degrés. Ce phénomène a été expliqué en suggérant que les sujets humains procèdent mentalement à une rotation de la

forme initiale pour la comparer à la forme ayant été transformée. Les études sur le phénomène de rotation mentale recourent à une procédure qui impose au sujet une discrimination entre une forme visuelle et l'image de cette forme présentée en miroir, les deux formes ayant par ailleurs subi une rotation identique (voir la Figure 2).

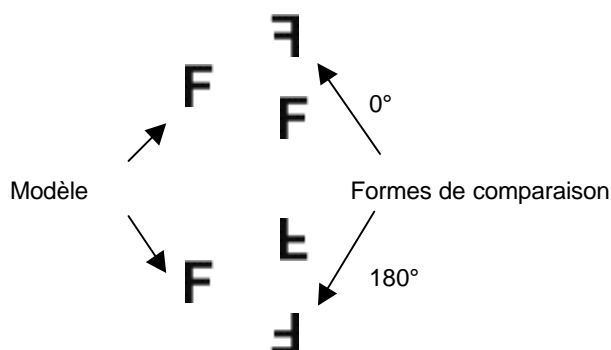


Figure 2 — Deux conditions (0° et 180°) utilisées dans l'expérience de rotation mentale chez le babouin (Vauclair et al., 1993).

La question de la discrimination d'images en miroir et du phénomène de la rotation mentale a été également abordée chez le babouin à l'aide du protocole expérimental d'appariement à un modèle (Vauclair et al., 1993). La tâche requiert l'apprentissage de la manipulation d'un mini-manche afin de contrôler les déplacements d'un curseur (une petite forme ronde) sur un écran d'ordinateur. Dans le test, une forme visuelle, par exemple un « F » ou un « R », est présentée sur l'écran (voir la Figure 2), puis deux formes de comparaison s'affichent sur l'écran verticalement et de part et d'autre du curseur, placé au centre de l'écran. L'une est identique à celle que vient de voir l'animal, l'autre est son image en miroir. Ces deux formes ont subi un changement d'orientation comparable de 0, 60, 120, 180, 240 ou 300 degrés. Le singe est récompensé par une boulette de nourriture s'il parvient à reconnaître (en déplaçant le curseur sur le stimulus) la forme qu'il a perçue, en dépit de son changement d'orientation.

Pour ce qui est de la réussite au test, les babouins sont capables de résoudre ce problème de transformation spatiale avec un niveau relativement élevé de performance (moyenne : 77% de réponses correctes). Concernant les temps de réponse, les résultats montrent qu'ils croissent linéairement avec l'augmentation de la rotation. Cependant, des différences importantes apparaissent en fonction du côté de présentation du stimulus visuel. Ainsi, les temps de réponse suivent un profil classique de courbe de rotation mentale en cas de présentation dans le champ visuel droit (contrôlé par l'hémisphère gauche). En revanche, lorsque le modèle s'affiche dans le champ visuel gauche (hémisphère droit), les temps de réponse sont indépendants de la disparité angulaire.

Cette étude montre que le babouin est capable de distinguer des formes de leur image en miroir et ce malgré les transformations spatiales auxquelles elles sont soumises. Ces données laissent à penser que les processus représentationnels humains dans l'imagerie mentale pour des transformations spatiales sont aussi

présents chez le singe. Néanmoins, des différences entre les données obtenues avec les singes et les résultats de sujets humains testés dans les mêmes conditions (Vauclair et al., 1993) doivent être notées. La plus importante de ces différences concerne la vitesse de rotation. Aussi, alors que pour les babouins 18 millisecondes sont nécessaires pour effectuer une rotation de 60 degrés, les humains ont besoin de 207 millisecondes pour traiter une rotation de même amplitude. Plusieurs hypothèses sont possibles pour expliquer une telle différence de vitesse, comme le fait que les sujets humains, mais sans doute pas les babouins, prennent en compte l'identité des stimuli (des caractères alphabétiques) pour leurs traitements ou encore que les singes procèdent à une transformation spatiale d'une partie seulement de l'objet et non pas à une rotation de l'objet entier.

2.3. Les conceptions proto numériques

Il y a au moins une bonne raison d'étudier les connaissances liées à l'évaluation des quantités chez l'animal. Elle tient au fait que ce type de comportements présente une signification adaptative évidente pour celui-ci dans les situations les plus quotidiennes. En effet, la capacité d'évaluation rapide des quantités numériques est utile dans les comportements de recherche de nourriture où il s'agira, par exemple, d'estimer la quantité de fruits présente dans un arbre. De la même façon, être capable d'évaluer le nombre de branches disponibles à un endroit donné pour confectionner un nid apparaît constituer un atout en termes de temps, de déplacement et d'efficacité générale. Ces capacités sont également avantageuses dans les situations sociales. Ainsi, lors des échanges agressifs entre congénères dans les groupes (contextes qui sont très fréquents chez les oiseaux et les mammifères), une évaluation précise du nombre d'adversaires ou du nombre d'alliés peut jouer un rôle déterminant sur l'issue des échanges et sur les risques (notamment de blessures) liés à un engagement. La recherche des compétences proto numériques des animaux est déjà ancienne : ainsi, Köhler (1960) a montré que plusieurs espèces d'oiseaux, comme les choucas, parviennent à repérer le nombre de taches (de couleur, de forme et de disposition différentes) placées sur le couvercle de boîtes et à se servir de cet indice pour identifier la boîte contenant une récompense. D'autres travaux ont montré que les rats étaient capables de repérer la position ordinale d'un objet (un tunnel qui fait partie d'un ensemble composé de six tunnels identiques) indépendamment de la distance entre les objets (Davis et Bradford, 1986). Une synthèse de l'ensemble des travaux concernant les capacités numériques des animaux est disponible dans l'ouvrage édité par Boysen et Capaldi (1993).

Les travaux les plus complets sur les compétences numériques concernent cependant les primates non humains dont les performances donnent lieu à des comparaisons avec des comportements équivalents chez l'enfant et l'adulte humain. Plusieurs études ont ainsi montré que des singes pouvaient réaliser des apprentissages en rapport avec une des trois dimensions constitutives du nombre (cardinalité, ordinalité et sommation ou comptage).

2.3.1. La numérosité chez le macaque

La recherche la plus accomplie concernant la numérosité¹ chez les primates a été menée par Brannon et Terrace (1998) avec deux macaques rhésus. En utilisant une procédure d'apprentissage sériel (voir Vauclair, 1996b, pour une description de cette procédure), Brannon et Terrace (1998) ont montré que les singes sont capables de discriminer la numérosité de stimuli visuels et de détecter leur disparité ordinale. Dans une première phase de l'expérience, quatre images contenant chacune entre un et quatre items de forme, de taille et de couleur aléatoires sont projetées sur l'écran tactile d'un ordinateur : les singes sont renforcés (distribution de nourriture) en touchant les items affichés sur l'écran suivant leur ordre ascendant (de 1 à 4). Au cours de la phase de test, des stimuli nouveaux (comportant de 1 à 4 items) sont affichés. La tâche pour les singes est encore de répondre selon l'ordre ascendant. Les résultats aux premiers essais indiquent que les sujets continuent à tenir compte de l'ordre ascendant du nombre des items représentés sur les cartes nouvelles, indépendamment de toute autre dimension non pertinente, comme la taille, la forme ou la couleur.

Afin de tester l'hypothèse que les macaques ne répondent pas à chaque numérosité en fonction d'une catégorie nominale à laquelle ils appliqueraient ensuite une règle ordinale arbitraire, une nouvelle expérience a été proposée. Les singes ont été testés avec chacune des 36 paires de numérosités qu'il est possible de générer à partir des nombres 1 à 9. Les nombres entre 1 et 4 sont familiers aux sujets, alors que ceux entre 5 et 9 sont nouveaux. Les singes sont renforcés (nourriture) s'ils répondent selon un ordre ascendant aux paires familières (2/3 des essais). En revanche, les bonnes réponses produites avec des paires composées d'items familiers et nouveaux ou avec des paires totalement nouvelles ne donnent lieu à aucun renforcement. Comme le montrent les résultats résumés sur le tableau 1, les deux sujets continuent à tenir compte de l'ordre des items pour produire leurs réponses, quelle que soit la composition des paires proposées.

Tableau 1 — Pourcentages de réponses correctes pour deux macaques rhésus au test de numérosité (quantités entre 1-9). FN = combinaisons de paires de quantités familières (1-4) et nouvelles (5-9), par exemple, la paire 1-5. NN = paires composées exclusivement de quantités nouvelles (5-9).

	% de réponses correctes	
	Paires FN	Paires NN
Rosencrantz	93	73
Macduff	93	75

Ces résultats suggèrent donc que les macaques ont constitué une représentation ordinale de la série entre 1 et 9. À l'appui de cette hypothèse, les auteurs rapportent les résultats d'une analyse concernant la précision des

¹ Le concept de « numérosité » définit la capacité à évaluer de petites quantités (jusqu'à 4-5 éléments qui ne sont pas forcément des nombres adjacents).

performances en fonction de la distance numérique entre les items présentés au cours du test. L'effet de distance numérique est un phénomène classiquement observé chez l'homme, selon lequel les scores sont d'autant plus élevés que la différence entre les nombres représentés est grande. Ainsi, un sujet établira avec plus de certitude et une plus grande rapidité que 8 est plus grand que 1 (distance numérique de 7) comparativement à la paire 7 et 8 (distance numérique de 1).

L'analyse des scores montre que cet effet est également observé dans la tâche proposée aux deux macaques. Cette expérience révèle que les macaques se représentent la numérosité de stimuli visuels et qu'ils sont capables d'extrapoler une règle ordinale à de nouvelles numérosités. Cette étude ne permet cependant pas de conclure quant à la nature des processus utilisés par ces singes. S'agit-il de l'utilisation d'un algorithme de comptage ou d'un appariement consistant à faire correspondre terme à terme les items de chaque stimulus ? Cette étude établit néanmoins l'existence, dans des conditions contrôlées, d'habiletés numériques élémentaires chez les primates non humains.

2.3.2. Deux études sur le comptage chez les primates

La question du nombre a été abordée dans des études évaluant les capacités des primates à réaliser de véritables opérations de sommation ou de comptage d'objets réels ou symboliques (comme des chiffres arabes). Deux expériences seront brièvement mentionnées ci-après.

Sheba, une femelle chimpanzé âgée de 6 ans a été tout d'abord systématiquement entraînée par Boysen et Berntson (1989) à associer divers objets (oranges, cuillères, piles, etc.) à des disques métalliques portant chacun un nombre différent de formes rondes (entre un et sept). Au cours d'une deuxième étape, les ronds sont remplacés par des chiffres arabes. La tâche pour le sujet est d'indiquer le nombre d'items, en choisissant la carte correspondant à ce nombre. Une phase de compréhension du nombre est introduite ensuite, en affichant un chiffre sur un moniteur vidéo. La tâche de Sheba est, alors, de choisir le disque avec le nombre de ronds correspondant au chiffre affiché. Une fois ces correspondances diverses maîtrisées, la phase de comptage proprement dite peut commencer. Sheba est conduite dans trois lieux différents du laboratoire. Des objets alimentaires (au nombre de 1, 2 ou 3) sont déposés dans ces différents sites. Après sa visite des lieux, Sheba est ramenée à son point de départ. Là elle doit sélectionner le carton (parmi un choix de cartons) correspondant au nombre total d'objets qu'elle a vus. Dès la première séance expérimentale, les choix sont corrects dans 80% des cas. De plus, le chimpanzé n'est pas perturbé dans ses « comptages », lorsque, ultérieurement, l'objet est remplacé par un carton portant un chiffre (phase de comptage symbolique).

Il a fallu des milliers d'essais (cf. les différentes phases de l'entraînement) pour que Sheba manifestent les opérations d'addition élémentaire observées (le total ne dépassant jamais 5). Ainsi, on ne peut pas exclure que ses performances résultent d'un apprentissage de toutes les combinaisons possibles.

Dans une expérience conduite par Wynn (1992), des enfants de 5 mois sont mis en face d'un petit théâtre de marionnettes doté d'un écran amovible. Des manipulations concrètes (placer des petits personnages de Mickey) figurent l'addition $1+1=2$ et l'addition $1+1=1$ (résultat impossible). Dans cette dernière situation, l'expérimentateur a subrepticement retranché un des personnages avant de montrer le résultat à l'enfant. Une mesure des temps de préférence visuelle² indique que les enfants de 5 mois regardent en moyenne presque une seconde de plus l'addition fautive que l'addition juste. Si l'on réalise l'opération $2-1$, les résultats s'inversent. L'enfant est surpris de découvrir deux objets derrière l'écran ($2-1=2$) et il examine cette situation impossible près de 3 secondes de plus que la situation possible ($2-1=1$).

Enfin, une dernière expérience réplique la situation d'addition $1+1$, mais en proposant 2 ou 3 comme résultats possibles. Le bébé regarde plus longtemps la situation impossible avec trois objets que la situation possible avec deux objets, autrement dit, il réagit comme s'il savait que $1+1$ ne fait ni 1 ni 3, mais exactement 2. Wynn conclut que le bébé possède de véritables concepts numériques et que ceux-ci sont vraisemblablement innés.

Hauser *et al.* (1996) ont répliqué l'expérience de Wynn (1992) avec des macaques rhésus vivant en semi-liberté sur l'Île de Cayo Santiago (les personnages de Mickey sont remplacés par des aubergines). Les deux situations d'addition ($1+1=2$ ou $1+1=1$) et de soustraction ($2-1=1$ ou $2-1=2$) sont présentées. Par exemple, deux aubergines sont successivement placées par l'expérimentateur en présence du singe à l'intérieur d'une boîte. Entre 5 et 15 secondes plus tard, le contenu est montré au singe (2 aubergines dans la situation attendue ou une seule aubergine qui a été escamotée à l'insu de l'animal). La réaction du singe (temps de fixation du regard) est recueillie. L'analyse de ces temps indique que les macaques détectent bien des changements additifs et soustractifs puisque, pour les essais impossibles, ils ont passé un temps considérable à scruter le contenu de la boîte (par exemple deux fois plus de temps dans la situation additive) comparativement à la situation pour laquelle le contenu correspond aux attentes.

Ces résultats spectaculaires conduisent à envisager des hypothèses alternatives au comptage qui pourraient expliquer la surprise des singes devant la violation des règles additives et soustractives. Deux possibilités peuvent être mentionnées ici : 1) l'augmentation du temps de regard pourrait être le résultat d'une réaction générale à la nouveauté de la situation n'impliquant pas forcément une évaluation du changement des quantités d'objets en tant que telles ; 2) seule une représentation perceptive de l'information préalablement traitée est utilisée et pas un traitement de type numérique. Selon cette dernière hypothèse, les sujets (les singes comme d'ailleurs aussi les enfants) pourraient fort bien se

représenter uniquement un changement global dans la scène visuelle, plutôt qu'un changement dans le nombre d'objets individuels. Cette seconde hypothèse peut être testée expérimentalement. Dans l'expérience de comptage avec les macaques, deux aubergines seraient mises dans la boîte et quand celle-ci est ouverte, le singe serait face à une seule grosse aubergine, de volume égal à deux petites. Si les sujets ne montrent que peu d'intérêt pour cette transformation, on aurait alors une indication qu'ils réagissent en fonction d'une caractéristique perceptive (changement global de la scène visuelle) plutôt qu'à des objets individuels susceptibles de se combiner entre eux. Pour une présentation plus détaillée et une discussion des compétences proto numériques des primates ainsi que des considérations comparatives avec celles manifestées par les enfants de moins de un an, voir Vauclair (2000).

Au total, les recherches évoquées ci-dessus montrent non seulement que les primates mettent en œuvre des processus cognitifs variés et sophistiqués mais que ceux-ci présentent des caractéristiques qui sont en grande partie comparables à la cognition de l'homme et notamment de l'enfant.

3. Comparaison des fonctions cognitives entre primates humains et non humains

Quelle signification peut-on accorder à ces évidences d'identité de traitement entre espèces et en quoi celles-ci sont utiles pour comprendre la cognition humaine et son histoire évolutive ? Une comparaison valide entre les processus cognitifs de l'homme et ceux des primates non humains implique de respecter certaines conditions afin d'assurer la pertinence de la comparaison et de pouvoir lui accorder une valeur heuristique. Plusieurs de ces conditions seront évoquées ici. Elles concernent en particulier le choix des espèces et des procédures expérimentales, ainsi que la similarité entre les patrons de réponse observés et l'homologie entre les structures cérébrales impliquées dans les traitements cognitifs.

3.1. Programme d'étude et choix des espèces

Afin d'éviter de rendre la comparaison entre les processus cognitifs superficielle, la sélection des espèces doit obéir à des contraintes élaborées dans le cadre de deux approches expérimentales de la cognition : le programme écologique, d'une part, et le programme généraliste, d'autre part (Riley et Langley, 1993 ; Vauclair, 1998a et b).

Le premier programme, issu de l'éthologie, est représenté aujourd'hui par l'éthologie cognitive et l'écologie du comportement. La démarche écologique traite de l'adaptation des animaux ainsi que de leurs capacités à résoudre des problèmes dans leur milieu naturel. Les principaux comportements étudiés dans ce cadre se rapportent aux capacités d'orientation, à la reconnaissance intraspécifique³, à la communication au sein du groupe ou de l'espèce (par exemple, la perception et l'apprentissage du chant ou la mémoire

² Cette technique et l'interprétation des temps de regard reposent sur l'idée que les enfants tendent à regarder plus longtemps une scène visuelle non familière, inattendue ou impossible. En d'autres termes, qu'ils réagissent à des événements ne respectant pas leur connaissance du monde (par exemple, les lois fondamentales de la physique).

³ La reconnaissance intraspécifique concerne la capacité d'un individu à reconnaître un congénère, c'est-à-dire un individu appartenant à la même espèce.

spatiale chez les oiseaux). Le programme écologique se donne aussi comme objectif de spécifier le contexte biologique dans lequel les processus cognitifs ont évolué. Enfin, cette approche met l'accent sur les relations évolutives entre les espèces et définit un programme de recherche explicite pour réaliser les comparaisons des processus cognitifs mis en œuvre par les différentes espèces étudiées. C'est dans ce contexte qu'est explicitement déterminé le choix des espèces comme condition de la validité des comparaisons (Shettleworth, 1993). Ainsi, le programme écologique prévoit de comparer soit des espèces phylogénétiquement proches, mais confrontées à des problèmes cognitifs distincts, soit de tester des espèces non apparentées sur le plan génétique, mais qui font face à des problèmes cognitifs identiques. Il pourra s'agir dans ce dernier cas d'espèces qui partagent la même niche écologique.

Le second programme, s'inspirant de la psychologie expérimentale humaine et des sciences cognitives pour les questions théoriques, et du béhaviorisme pour sa méthodologie, prend le label de psychologie comparée. Ce programme est très largement représenté par les chercheurs de laboratoire, qu'ils soient psychologues ou psychophysiologistes. Leur démarche est généraliste dans la mesure où les comparaisons réalisées entre espèces animales ont pour objet de découvrir si ces espèces structurent l'information puisée dans l'environnement de façon semblable. Autrement dit, le fondement de cette approche comparative consiste à établir l'identité de traits cognitifs parmi les différentes espèces étudiées. Avec l'essor des sciences cognitives, les deux démarches, généraliste et écologique, tendent à fusionner. En effet, les éco-éthologistes ont déjà largement, sinon totalement, emprunté les concepts des sciences cognitives et de la psychologie cognitive en particulier. Il y a de multiples avantages dans la collaboration entre des groupes de disciplines qui se sont trop longtemps évités sous le double effet d'un béhaviorisme radical et d'une conception, prônée par certains éthologistes, réduisant le comportement à des patrons d'activité fixes et préprogrammés (Vauclair, 1998b ; Gervet et Vauclair, 1999). Grâce à ce rapprochement, la psychologie comparée retrouve ses liens avec la théorie évolutive. Parallèlement, l'éco-éthologie du comportement s'intéresse à nouveau à la question de l'ontogenèse et à celle des processus responsables des comportements complexes.

Parmi les contraintes imposées par le programme écologique, il y a la nécessité de comparer des espèces qui présentent une parenté phylogénétique. C'est bien entendu le cas des primates sur lesquels sont centrées les analyses qui suivent. Par ailleurs, ces espèces manifestent de par leur homogénéité évolutive une grande parenté sur le plan de leur équipement sensori-moteur. De ce point de vue, le développement de la vision, de l'organisation et des couplages entre celle-ci et la bouche puis les mains, autorisent des comparaisons entre primates humains et non humains pour un très grand nombre d'activités perceptives et motrices, y compris au cours des premiers mois de la vie (Vauclair, 1982).

3.2. Le choix des procédures expérimentales

Une fois fondée la proximité des espèces sur le plan zoologique et établie l'équivalence concernant l'équipement sensori-moteur, le chercheur est confronté à des exigences d'une autre nature dans la recherche d'un parallélisme. Pour pouvoir formuler l'hypothèse que ce sont bien des fonctions homologues (au sens du partage d'un héritage génétique commun) qui sont en jeu, il est nécessaire de veiller à ce que les espèces comparées soient étudiées à l'aide de paradigmes expérimentaux identiques. En effet, comparer les performances d'espèces (même proches sur le plan phylogénétique) obtenues à partir de tâches expérimentales différentes ou ne comportant qu'une similarité de surface ne peut que mener à des conclusions trompeuses. Néanmoins, même si la même tâche est employée chez le singe et chez l'homme, le fait que les deux espèces résolvent cette tâche ne garantit pas que le paradigme expérimental utilisé mesure des processus identiques chez les deux espèces. Il se peut, en effet, qu'une même sortie comportementale soit produite par la mobilisation de processus cognitifs distincts.

Le test piagétien de la permanence de l'objet peut servir à éclairer les difficultés liées au repérage d'une identité des traitements cognitifs entre espèces. Le comportement de permanence, c'est-à-dire la recherche active d'un objet qui a disparu du champ perceptif, a été étudié dans de nombreuses espèces animales, comme le hamster, le poussin, le chat, et les primates (Vauclair, 1982, 1995). Les résultats à ce test diffèrent selon les espèces concernées et seuls les primates montrent un ordre d'apparition des stades correspondant à celui qui est observé chez l'enfant. Toutefois, certaines espèces s'arrêtent au stade 4 (selon la perspective de Piaget, la permanence de l'objet comporte 6 stades). C'est le cas du singe-écureuil dans une étude sur la permanence conduite par Vaughter *et al.* (1972). En revanche, les chimpanzés étudiés par Wood *et al.* (1980) franchissent toutes les étapes et parviennent au stade 6 plus rapidement que l'enfant. Il n'est pas surprenant que des primates non humains, qui se déplacent de façon autonome dans l'espace beaucoup plus tôt que les jeunes enfants (une locomotion est par exemple effective dès la troisième semaine postnatale chez le babouin), apprennent à maîtriser plus rapidement qu'eux les relations objectives et spatiales entre objets. Les comportements sous-jacents à la permanence de l'objet pourraient donc remplir un rôle différent dans les constructions cognitives de l'homme et du primate. En conséquence, l'intérêt du modèle piagétien en psychologie comparée serait limité et son application à d'autres espèces que les primates non humains nécessite des précautions méthodologiques, par exemple d'adapter les tests piagétien en tenant compte des caractéristiques sensori-motrices et des contraintes adaptatives des espèces étudiées (Dumas, 1992 ; Vauclair, 1995, 1998a ; Vauclair et Houdé, 2000).

3.3. Contrôle de la difficulté de la tâche et de l'expérience antérieure

Outre l'existence de différences dans les mécanismes cognitifs à l'œuvre entre espèces et tout particulièrement entre l'homme et les autres primates, d'autres contraintes doivent être également prises en considération dans l'approche comparative de la

cognition : la difficulté de la tâche et la différence dans l'expérience individuelle entre groupes de sujets.

3.3.1. Le problème de la difficulté de la tâche

Pour ce qui est de la difficulté de la tâche, les chercheurs intéressés par l'étude comparative de la cognition sont devant la nécessité de trouver un compromis dans le choix de leur tâche, cette dernière devant être à la fois suffisamment complexe et non triviale pour tester les participants humains et suffisamment accessible pour expérimenter avec des animaux. Les recherches évoquées plus haut concernant la rotation mentale ont illustré la possibilité d'entreprendre des études véritablement comparatives chez les primates avec le même matériel, le même dispositif et le même paradigme (Vauclair *et al.*, 1993 ; voir également Dépy *et al.*, 1998). La gamme des tâches susceptibles d'être proposées telles quelles à des primates humains adultes et à des primates non humains est cependant réduite. C'est pourquoi il est nécessaire d'envisager des stratégies alternatives pour préserver la validité empirique et heuristique des comparaisons.

Deux de ces stratégies peuvent être brièvement mentionnées ici. En premier lieu, certaines tâches issues de la psychologie cognitive peuvent être graduées en difficulté au sein de la fonction cognitive qui est étudiée. C'est le cas d'un test de recherche spatiale consistant à détecter un objet dans chaque récipient parmi une série de récipients (Owen *et al.*, 1991). Il s'agit d'une tâche d'élimination dans laquelle le sujet doit éviter une boîte antérieurement visitée. Ce test peut être facilement adapté à l'investigation de la mémoire de travail chez le singe et au rôle joué par le cortex préfrontal dans cette mémoire (Passingham, 1985). La difficulté de la tâche est manipulée en utilisant quelques boîtes seulement avec le singe, par exemple deux ou trois contre les huit typiquement utilisées avec des participants humains. Une seconde stratégie consiste à comparer, avec les mêmes tâches, des primates non humains et des primates humains jeunes. Outre l'intérêt propre des études de type développemental, cette approche permet un ajustement entre les tâches proposées aux deux espèces (Vauclair, 1995 ; Vauclair et Fagot, 1995).

3.3.2. Le problème de l'expérience antérieure

Un facteur crucial à prendre en considération dans l'étude comparative est celui de la différence dans l'expérience antérieure entre les groupes de primates humains et non humains testés. Dans le domaine visuel, la plupart des stimuli qui sont présentés aux sujets (caractères ASCII générés par exemple sur un ordinateur) sont très familiers aux humains et beaucoup moins, voire pas du tout aux singes. La charge de traitement est de ce fait plus importante pour l'animal que pour le participant humain, ce dernier étant néanmoins confronté à une difficulté spécifique qui concerne l'interférence possible entre le stimulus actuel et ceux liés à son expérience passée. Si le chercheur doit être attentif à ce facteur d'expérience dans les études comparatives, la possibilité même de pouvoir le contrôler représente un des avantages incontestables de la méthode comparative et du recours aux primates comme modèles possibles de la cognition humaine. En effet, dans la plupart des cas, l'expérimentateur connaît précisément la nature et le nombre de stimuli visuels ou

d'une autre nature auxquels les animaux sont exposés. Il est donc possible d'évaluer le rôle de la familiarité et des connaissances antérieures sur les apprentissages. Ce contrôle de l'expérience des sujets permet également au chercheur de déterminer la part respective des facteurs perceptivo-cognitifs et celle des facteurs culturels et symboliques dans les apprentissages.

3.4. Le problème des homologies de traitement et de structure

Une fois défini le cadre des comparaisons en fonction de l'appartenance au groupe zoologique, du partage d'un équipement sensori-moteur, du niveau de difficulté de la tâche et de l'expérience antérieure, le chercheur est encore confronté à d'autres contraintes dans sa quête d'éléments de similitude de traitement dans les processus cognitifs sous-jacents aux comportements recueillis (Roberts, 1996). Il s'agit ainsi pour lui de montrer que les patterns de performance sont qualitativement similaires entre eux et que les structures cérébrales impliquées dans les traitements sont homologues.

3.4.1. Comparaison entre les structures nerveuses

Une des caractéristiques remarquables des primates et notamment des primates anthropoïdes (chimpanzés, gorilles, orangs-outans) concerne l'existence d'asymétries morphologiques entre les hémisphères cérébraux qui sont en grande partie comparables à celles observées chez l'homme. Par exemple, une région de la partie supérieure du lobe temporal (le planum temporale) est généralement plus développée dans l'hémisphère gauche que dans l'hémisphère droit chez l'homme. Or cette zone fait précisément partie des aires du cortex cérébral qui jouent un rôle important dans les traitements de type linguistique (aire de Wernicke). Des données récentes montrent que l'asymétrie dans la zone du planum est aussi présente chez le chimpanzé. Ainsi, Gannon et ses collaborateurs (Gannon *et al.*, 1998) ont observé que le planum du côté gauche était significativement plus grand que celui du côté droit dans 94% des cerveaux examinés. Il se pourrait que de telles variations reflètent des différences de fonction entre le cerveau droit et le cerveau gauche chez le chimpanzé comme c'est le cas chez l'homme.

Les différences dans la morphologie cérébrale chez les primates non humains sont du reste accompagnées de différences fonctionnelles, dont l'expression est apparente dans le comportement et la cognition.

Une latéralisation cérébrale fonctionnelle a été notamment établie sur le plan de la motricité manuelle (par exemple gorilles et babouins utilisent préférentiellement leur main gauche pour résoudre un problème demandant des mouvements finement régulés : Vauclair et Fagot, 1993). D'autres recherches conduites par Hopkins (1994) ont aussi montré que dans des tests impliquant une coordination bi-manuelle, les chimpanzés communs et les chimpanzés nains (bonobos) préfèrent leur main gauche pour tenir l'objet (un tube à l'intérieur duquel se trouve de la nourriture) et leur main droite pour en extraire la nourriture. Sur l'ensemble de la population testée, 67% des chimpanzés manifestent une préférence droite. Un tel pourcentage est certes inférieur à ce qui est observé habituellement dans les tests manuels chez l'homme (entre 90 et 95%

de droitiers), mais ces données sont corroborées par d'autres études qui indiquent que les chimpanzés utilisent plus fréquemment des prises de précision (en opposant le pouce et l'index) avec leur main droite qu'avec leur main gauche (Tonooka et Matsuzawa, 1995).

D'autres asymétries entre les hémisphères cérébraux sont observées dans les traitements de type cognitif, et en particulier dans les domaines de la vision et de l'audition. Par exemple, les macaques du Japon discriminent avec une meilleure précision de l'oreille droite (et donc par l'hémisphère cérébral gauche) des cris faisant partie de leur propre répertoire vocal (Pettersen *et al.*, 1978). Cette spécialisation est comparable à l'avantage global de l'hémisphère gauche de l'homme pour traiter la parole. Dans le domaine visuel, les macaques et les chimpanzés manifestent un avantage de leur hémisphère droit pour reconnaître des expressions faciales (Hauser, 1993 ; Morris et Hopkins, 1993). Cette prééminence de l'hémisphère droit est, ici encore, compatible avec la spécialisation de cet hémisphère pour l'analyse des formes globales ou des configurations telles que les visages, comme les recherches sur l'homme l'ont amplement démontrée (Hellige, 1993). Ces travaux concernant les primates non humains ont donc permis de révéler que des fonctions cognitives sont latéralisées chez ces espèces (Vauclair *et al.*, 1999), contrairement à l'opinion largement répandue il y a encore une dizaine d'années selon laquelle seule l'espèce humaine présenterait une latéralisation hémisphérique (Corballis, 1989).

Au total, il y a de bons arguments sur le plan de l'anatomie cérébrale pour fonder une psychologie comparée entre les primates humains et non humains. De plus, l'existence, entre l'homme et les autres primates, d'analogies dans la latéralisation fonctionnelle permet d'envisager que les capacités cognitives de ces derniers sont, elles aussi, en grande partie, comparables à celles de l'homme. L'existence d'asymétries hémisphériques chez les primates actuels rend improbable l'hypothèse du rôle déterminant que le langage articulé aurait joué dans l'émergence de ces asymétries. La conséquence de cette relative indépendance de l'organisation cérébrale humaine par rapport au langage (tout au moins sous sa forme moderne) concerne la présence, préalablement à celui-ci, de spécialisations hémisphériques fonctionnelles au niveau de la phylogénèse, comme d'ailleurs au niveau de l'ontogenèse (Ward et Hopkins, 1993).

3.5. Un programme pour la psychologie comparée de la cognition

L'ensemble des conditions évoquées plus haut sont résumées dans le Tableau 2. Ces contraintes sont nombreuses mais elles peuvent néanmoins être en grande partie satisfaites. Des cas de plus en plus nombreux sont disponibles dans la littérature pour montrer la faisabilité et l'intérêt de telles études de cognition comparée. Quelques-unes parmi les plus représentatives seront mentionnées pour terminer.

Les recherches sur l'imagerie et en particulier le phénomène de la rotation mentale ont révélé l'existence d'un pattern de latéralisation dans les traitements de la tâche chez le singe qui diffère de celui observé chez le

sujet humain (Vauclair *et al.*, 1993). Ce dernier résout la tâche de rotation avec la même efficacité et la même rapidité quel que soit l'hémichamp de présentation des stimuli, tandis que le babouin applique une stratégie compatible avec la rotation mentale exclusivement en cas de traitements hémisphériques du côté gauche. Cette recherche éclaire donc l'implication relative de chaque hémisphère cérébral chez l'homme dans la résolution de ce problème de transformation spatiale.

Tableau 2 — Critères à respecter pour démontrer l'homologie des fonctions cognitives entre espèces

Domaine	Critères
Sujets	<ul style="list-style-type: none"> – Proximité sur le plan phylogénétique – Proximité dans l'équipement sensorimoteur
Procédures	<ul style="list-style-type: none"> – Choisir des procédures identiques – Contrôler la difficulté de la tâche – Contrôler l'expérience antérieure des sujets
Réponses	<ul style="list-style-type: none"> – Patrons de réponses qualitativement identiques dans des tâches similaires
Substrat nerveux	<ul style="list-style-type: none"> – Homologie entre structures cérébrales impliquées dans des traitements identiques

Des prolongements intéressants sont également à attendre de l'étude des substrats nerveux pour d'autres activités cognitives. C'est le cas pour la représentation des quantités numériques et des relations spatiales métriques chez les primates non humains. La littérature chez l'homme indique que ce type de traitement sollicite préférentiellement l'hémisphère droit (pour l'évaluation des quantités numériques, voir Dehaene et Cohen, 1995 ; pour les représentations métriques, voir Kosslyn *et al.*, 1989). Une étude comparative a été conduite avec des participants humains et des babouins par rapport à leurs capacités à traiter des distances (Dépy *et al.*, 1998). La tâche et le protocole (appariement conditionnel et présentation des stimuli en champ divisé) sont identiques pour les deux espèces. Les sujets doivent discriminer entre des ensembles (un point et une ligne) comportant deux catégories de distances (catégorie « courte » et catégorie « longue »). Le profil des résultats obtenu est comparable pour les babouins et les sujets humains. Par ailleurs, les deux espèces ont manifesté un avantage hémisphérique initial comparable de l'hémisphère droit dans ce traitement des distances, renforçant l'idée que la latéralisation pour les traitements spatiaux est indépendante de celle des traitements de type linguistique (voir Hellige, 1997).

Un dernier exemple peut servir à montrer le niveau d'intégration et d'homologie entre des performances sur le plan comportemental et la mobilisation de structures nerveuses. Il s'agit d'études comparatives entre sujets humains et primates concernant les processus attentionnels impliquant des changements de critères d'une catégorie perceptive (par exemple la couleur) à

l'autre (par exemple la forme). Une tâche informatique destinée à mesurer ces processus a ainsi été conçue pour être proposée à des sujets humains et à des primates non humains (Roberts *et al.*, 1988). Macaques et singes marmousets ont été testés avec succès dans cette tâche. Les principaux résultats ont montré chez les trois espèces étudiées un avantage dans l'acquisition d'un changement intra — dimensionnel (à savoir maintenir une stratégie de réponse en fonction d'une catégorie initialement pertinente) par rapport à un changement extra — dimensionnel (à savoir porter l'attention vers une réponse initialement non pertinente). Le fait que les patrons de réponse soient identiques entre les trois espèces (Roberts, 1996) conforte l'hypothèse que le paradigme utilisé sollicite les mêmes mécanismes cognitifs. De plus, l'idée d'une base homologique à cette fonction est renforcée par des études complémentaires montrant que des patients ayant subi une excision localisée du lobe frontal (Dias *et al.*, 1996a) et que des singes marmousets ayant subi une ablation complète du cortex frontal (Dias *et al.*, 1996b) manifestent les mêmes difficultés dans la tâche de changement attentionnel. Il apparaît ainsi que pour les deux espèces de primates, la capacité d'attention sélective et de changement de critères dépendent fortement d'un cortex préfrontal intact.

Si le dernier exemple présenté constitue une excellente illustration d'un niveau élevé d'intégration dans la comparaison des fonctions cognitives et de leur substrat nerveux, les situations décrites dans cet article incarnent autant de possibilités de conduire des comparaisons futures. Il semble que deux facteurs peuvent puissamment aider à ce développement. En premier lieu, les méthodes d'étude de la cognition sont devenues très sophistiquées et, notamment grâce à l'informatique, permettent à la fois de présenter des tâches sous des formats identiques à différentes espèces de primates (homme inclus). Ces technologies permettent également de recueillir des performances non seulement en termes de succès ou d'échec mais aussi d'autres indices du traitement de la tâche comme les temps de réaction. Ces dernières mesures fournissent des variables continues sur le fonctionnement cognitif qui contribuent grandement à la compréhension des processus sous-jacents aux tâches qui sont abordées. En deuxième lieu, cette homogénéité dans le formatage des tâches et la richesse des mesures s'accompagnent de l'exigence de déterminer le rôle des structures nerveuses qui sont en cause dans les différentes activités cognitives ainsi évaluées. De ce point de vue, on peut attendre beaucoup des techniques d'imagerie cérébrale (notamment de l'IRM fonctionnelle) pour préciser le rôle des structures cérébrales qui sont activées dans des tâches de catégorisation, d'imagerie et de numération.

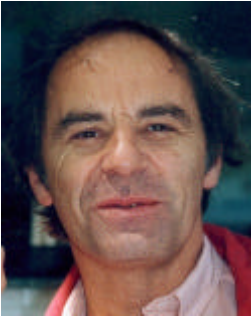
À terme, l'approche comparative intégrée ancrera fermement l'étude de la cognition humaine dans la biologie afin d'en préciser les bases phylogénétiques et d'en cerner les contours. Ces liens introduits par la psychologie comparée devraient conduire à définir les caractéristiques d'une cognition telle qu'elle peut se manifester en dehors du langage et contribuer de la sorte à une meilleure compréhension de la cognition humaine, en tant que produit à la fois de notre histoire ontogénétique et de notre passé phylogénétique.

Références bibliographiques

- [Bovet, 2000] Bovet D. (2000). Conceptualisation et relations abstraites : comparaison entre l'enfant de trois ans et le babouin. *Informations In Cognito*. 17, 23-32.
- [Bovet et Vauclair, 1998] Bovet D., Vauclair J. (1998). Functional categorization of objects and of their pictures in baboons (*Papio anubis*). *Learning and Motivation*. 29, 309-322.
- [Bovet et Vauclair, 2001] Bovet D., Vauclair J. (2001). Judgement of conceptual identity in monkeys. *Psychonomic Bulletin & Review* (sous presse).
- [Boysen et Berntson, 1989] Boysen S.T., Berntson G.B. (1989). Numerical competence in a chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*. 103, 23-31.
- [Boysen et Capaldi, 1993] Boysen S.T., Capaldi E.J. eds. (1993). *The Development of numerical Competence: Animal and Human Models*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- [Brannon et Terrace, 1998] Brannon E.M., Terrace H.S. (1998). Ordering of the numerosities 1 to 9 by monkeys. *Science*. 282, 746-749.
- [Corballis, 1989] Corballis M. (1989). Laterality and human evolution. *Psychological Review*. 96, 492-505.
- [Cramer et Gallistel, 1997] Cramer A.C., Gallistel C.R. (1997). Vervet monkeys as traveling salesmen. *Nature*. 387, 464.
- [Darwin, 1872] Darwin C. (1872). *La descendance de l'homme et la sélection sexuelle* (traduction Moulinié, 2 vol). Paris : Reinwald.
- [Davis et Bradford, 1986] Davis H., Bradford S.A. (1986). Counting behavior by rats in a simulated natural environment. *Ethology*. 73, 265-280.
- [Dehaene et Cohen, 1995] Dehaene S., Cohen L. (1995). Towards an anatomical and functional model of number processing. *Mathematical Cognition*. 1, 83-120.
- [Dépy *et al.*, 1998] Dépy D., Fagot J., Vauclair J. (1998). Comparative assessment of distance processing and hemispheric specialization in humans (*Homo sapiens*) and baboons (*Papio papio*). *Brain & Cognition*. 38, 165-182.
- [Dépy *et al.*, 1999] Dépy D., Fagot J., Vauclair J. (1999). Catégorisation d'objets visuels : Données comparatives et processus cognitifs chez le singe et l'homme. In J. Gervet et M. Pratte (Eds.) *Éléments d'éthologie cognitive. Du déterminisme biologique au fonctionnement cognitif*. Paris : Hermes. 325-341.
- [Dias *et al.*, 1996a] Dias R., Robbins T.W., Roberts A.C. (1996a). Primate analogue of the Wisconsin Card Sorting Tests: effects of excitotoxic lesions of the prefrontal cortex in the marmoset. *Behavioral Neuroscience*. 110, 872-886.
- [Dias *et al.*, 1996b] Dias R., Robbins T.W., Roberts A.C. (1996b). Dissociation in the prefrontal cortex of affective and attentional shifts. *Nature*. 380, 69-72.
- [Dumas, 1992] Dumas C. (1992). Object permanence in cats (*Felix catus*): An ecological approach to the study of invisible displacements. *Journal of Comparative Psychology*. 106, 404-410.
- [Gannon *et al.*, 1998] Gannon P.J., Holloway R.L., Broadfield D.C., Braun A.R. (1998). Asymmetry of chimpanzee planum temporale: humanlike pattern of Wernicke's brain language area homolog. *Science*. 279, 220-222.
- [Gervet et Vauclair, 1999] Gervet J., Vauclair J. (1999). Pour une approche de l'« esprit » animal. *Psychologie de la cognition et/ou Ethologie de l'Action. Psychologie Française*. 44, 233-244.
- [Hauser, 1993] Hauser M. D. (1993). Right hemisphere dominance for the production of facial expression in monkeys. *Science*. 261, 475-477.

- [Hauser et al., 1996] Hauser M., MacNeilage P., Ware M. (1996). Numerical representations in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 93, 1514-1517.
- [Hellige, 1993] Hellige J. B. (1993). *Hemispheric asymmetry. What's right and what's left*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- [Hellige, 1997] Hellige J.B. (1997). Hemispheric asymmetry for components of spatial processing. In S. Christman, (Ed), *Cerebral asymmetries in sensory and perceptual processing*. Amsterdam: Elsevier. 82-124.
- [Hopkins, 1994] Hopkins W.D. (1994). Bimanual feeding and handedness: Hand preferences for bimanual feeding in 140 captive chimpanzees (Pan troglodytes): rearing and ontogenetic determinants. *Developmental Psychobiology*. 27, 395-407.
- [Köhler, 1960] Köhler O. (1960). Le dénombrement chez les animaux. *Journal de Psychologie normale et pathologique*. 57, 45-58.
- [Kosslyn et al., 1989] Kosslyn S. M., Koenig O., Barrett A., Cave B. C., Tang J., Gabrieli J. D. E. (1989). Evidence for two types of spatial representations: Hemispheric specialization for categorical and coordinate relations. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. 15, 723-735.
- [Menzel, 1973] Menzel E.W. (1973). Chimpanzee spatial memory. *Science*. 182, 943-945.
- [Morris et Hopkins, 1993] Morris R. D., Hopkins W. D. (1993). Perception of human chimeric faces by chimpanzees. Evidence for a right hemisphere advantage. *Brain & Cognition*. 21, 111-122.
- [Owen et al., 1991] Owen A.M., Downes J.J., Sahakian B.J., Pikey C.E., Robbins T.W. (1991). Planning and spatial working memory following frontal lobe lesions in man. *Neuropsychologia*. 29, 993-1006.
- [Passingham, 1985] Passingham R. (1985). Memory of monkeys (Macaca mulatta) with lesions in prefrontal cortex. *Behavioral Neuroscience*. 99, 3-21.
- [Pettersen et al., 1978] Pettersen M., Beecher B., Zoloth S., Moody D., Stebbins W. (1978). Neural lateralization of species-specific vocalizations by Japanese macaques (Macaca fuscata). *Science*. 202, 324-327.
- [Riley et Langley, 1993] Riley D.A., Langley C.M. (1993). The logic of species comparisons. *Psychological Science*. 4, 185-189.
- [Roberts, 1996] Roberts A. (1996). Comparison of cognitive functions in human and non-human primates. *Cognitive Brain Research*. 3, 319-327.
- [Roberts et al., 1988] Roberts A.C., Robbins T.W., Everitt B.J. (1988). The effects of intradimensional and extradimensional shifts on visual discrimination learning in humans and non-human primates. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*. 40, 321-341.
- [Shepard et Metzler, 1971] Shepard R.N., Metzler J. (1971). Mental rotation of three-dimensional objects. *Science*. 171, 701-703.
- [Shettleworth, 1993] Shettleworth S.J. (1993). Where is the comparison in comparative cognition? Alternative research programs. *Psychological Science*. 4, 179-184.
- [Thinus-Blanc, 1996] Thinus-Blanc C. (1996). *Animal spatial cognition: Behavioral & neural Approaches*. Singapore: World Scientific.
- [Tonooka et Matsuzawa, 1995] Tonooka R., Matsuzawa T. (1995). Hand preferences of captive chimpanzees (Pan troglodytes) in simple reaching for food. *International Journal of Primatology*. 16, 17-35.
- [Vauclair, 1982] Vauclair J. (1982). Sensorimotor intelligence in human and nonhuman primates. *Journal of Human Evolution*. 11, 757-764.
- [Vauclair, 1995] Vauclair J. (1995). *L'intelligence de l'animal*. Paris: Editions du Seuil (Points/Sciences).
- [Vauclair, 1996a] Vauclair J. (1996a). *La cognition animale*. Paris: Presses Universitaires de France (coll. Que Sais-Je ?).
- [Vauclair, 1996b] Vauclair J. (1996b). *Animal Cognition: Recent Developments in modern Comparative Psychology*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- [Vauclair, 1998a] Vauclair J. (1998a). *L'homme et le singe. Psychologie Comparée*. Paris: Flammarion (coll. Dominos).
- [Vauclair, 1998b] Vauclair J. (1998b). Deux approches pour étudier la cognition animale: Programme généraliste et programme écologique. In (B. Cyrulnik, ed.) *Si les lions pouvaient parler. Essais sur la condition animale*. Paris: Gallimard. 348-355.
- [Vauclair, 2000] Vauclair J. (2000). Connaissances proto numériques chez le primate et le bébé. In M. Pesenti & X. Seron (Eds). *Neuropsychologie des troubles du calcul et du traitement des nombres*. Paris: Solal. 11-32.
- [Vauclair, 2001] Vauclair J. (2001). Categorization and conceptual behavior in nonhuman primates. In M. Bekoff, C. Allen, and G. Burghardt (Eds.), *The Cognitive animal*. Cambridge (MA): MIT Press (sous presse).
- [Vauclair et Fagot, 1993] Vauclair J., Fagot J. (1993). Manual specialization in gorillas and baboons. In (J.P. Ward & W.D. Hopkins, eds) *Primate Laterality: Current Behavioral Evidence of Primate Asymmetries*. New York: Springer Verlag. 193-205.
- [Vauclair et Fagot, 1995] Vauclair J. Fagot J. (1995). Une méthode non verbale pour l'étude des asymétries hémisphériques visuo-spatiales chez le singe et l'homme. *Revue de Neuropsychologie*. 5(1), 3-21.
- [Vauclair et al., 1993] Vauclair J., Fagot J., Hopkins W.D. (1993). Rotation of mental images in baboons when the visual input is directed to the left cerebral hemisphere. *Psychological Science*. 4, 99-103.
- [Vauclair et al., 1999] 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*. New York: APA Books. 247-256.
- [Vauclair et Houdé, 2000] Vauclair J., Houdé O. (2000). Co-ordination of actions, visual perception, and inhibition in human and non-human primate development. *Developmental Science*. 3, 382-384.
- [Vaughter et al., 1972] Vaughter R.M., Smotherman W., Ordy J.M. (1972). Development of object permanence in the infant squirrel monkey. *Developmental Psychology*. 7, 34-38.
- [Ward et Hopkins, 1993] Ward J.P., Hopkins W.D., eds (1993). *Primate Laterality: Current Behavioral Evidence of Primate Asymmetries*. New York: Springer Verlag.
- [Wood et al., 1980] Wood S., Moriarty K.M., Gardner B.T., Gardner R.A. (1980). Object permanence in child and chimpanzee. *Animal Learning & Behavior*. 8, 3-9.
- [Wynn, 1992] Wynn K. (1992). Addition and subtraction by human infants. *Nature*. 358, 748-750.
- [Zayan et Vauclair, 1998] Zayan R., Vauclair J. (1998). Categories as paradigms for comparative cognition. *Behavioural Processes*. 42, 87-99.

L'auteur



Jacques Vauclair est professeur de psychologie à l'Université de Provence (Aix-Marseille I) et directeur du Centre de Recherche en Psychologie de la Connaissance, du Langage et de l'Émotion à Aix-en-Provence. Ses recherches portent sur la latéralisation hémisphérique, le développement de la catégorisation et

de la représentation de l'espace dans une perspective comparative chez le primate humain et non humain. Il est l'auteur notamment de *L'intelligence de l'animal* (1996), de *L'Homme et le Singe. Psychologie comparée* (1998). Il a reçu la Médaille d'Argent du CNRS en 1994.

