

Évolution/Evolution

La préhension chez les Primates : précision, outils et perspectives évolutives

Emmanuelle Pouydebat ^{a,*}, Christine Berge ^a, Philippe Gorce ^b, Yves Coppens ^c

^a Laboratoire d'anatomie comparée, Muséum national d'histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris, France

^b LESP, université de Toulon et du Var, avenue de l'université, 83000 La Garde, France

^c Chaire de paléanthropologie, Collège de France, 11, place Marcelin-Berthelot, 75231 Paris cedex 05, France

Reçu le 26 octobre 2004 ; accepté après révision le 13 octobre 2005

Disponible sur internet le 20 mars 2006

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

La préhension dite de « précision », impliquant les phalanges distales du pouce et de l'index, est parfois associée au genre humain [10], à l'usage d'outils [19] et à des critères morphologiques. Ces derniers, identifiés sur les fossiles, sont utilisés pour conclure à leur appartenance au genre humain et à leur capacité à employer des outils [7]. Sur la base d'observations de 67 spécimens de Catarrhiniens et d'un Platyrrhinien, nous quantifions les zones des doigts utilisées au cours de tâches de saisies simples de petits et de gros objets, ainsi que de tâches complexes de proto-usage et d'utilisation d'outils. Nous concluons que la « précision » n'est pas le propre des humains et qu'elle n'est pas systématiquement liée à l'utilisation d'outils. Ceci nous permet de remettre en cause les critères morphologiques utilisés jusqu'à présent pour déduire la « précision », l'utilisation d'outils et donc le caractère humain d'un fossile. **Pour citer cet article : E. Pouydebat et al., C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Grasping among Primates: precision, tools and evolutionary implications. The term 'precision', defined as the ability to oppose the tips of thumb and index, is generally attributed to humans, tool use and associated with morphological criteria. Identified in fossils, those criteria are used to assert that they belong to the genus *Homo* and they manipulated tools. Observations of 67 Catarrhines and one Platyrrhine allowed us to quantify surfaces of fingers used during simple tasks of grasping both small and large objects, as well as during complex tasks of proto-tool and tool use. We concluded that precision handling is not peculiar to humans and that it is not systematically linked to tool use. Moreover, these results allowed us to discuss morphological traits used till now to deduce precision, tool use and hence the human character of a fossil. **To cite this article: E. Pouydebat et al., C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Préhension ; Outil ; Précision ; *Cebus* ; Catarrhiniens

Keywords: Grasping; Tool; Precision; *Cebus*; Catarrhines

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : pouydebat@mnhn.fr (E. Pouydebat).

Abridged English version

The question debated here is whether precision handling is uniquely associated with the human genus; if this capacity is always linked to the use of tools; and accordingly if morphological criteria linked till now to precision handling are really relevant.

The experiment comprised the observations of 68 specimens (18 adult and juvenile *Homo sapiens*, 14 *Pan troglodytes*, three *Gorilla gorilla*, seven *Pongo pygmaeus*, nine *Macaca fuscata*, nine *Papio papio* and nine *Cebus apella*). We quantified surfaces of the fingers used during simple tasks of grasping both small and large objects, as well as during complex tasks of proto-tool and tool use. Statistical analysis (Anova) allowed us to demonstrate that the size of the object and the nature of the task had an influence on the surfaces of fingers used (Fig. 1). We found that all the species studied used the tips of the thumb and index, whereas they did not have the morphological criteria usually assumed to be linked to ‘precision’ handling (opposition of the tips of thumb and index). For example, capuchin monkeys succeeded in tool use and precision handling without having an opposite thumb. Finally, we demonstrated that precision was not always linked to tool use. Precision is not a peculiarity (autapomorphic trait) of the human genus and consequently not always linked with complex tasks such as tool use. Morphological criteria employed till now to demonstrate precision in a fossil and tool use are not relevant anymore. Our results suggested that morphological studies have to be completed by observations and biomechanical studies in living primates in order to infer fossil behaviour.

1. Introduction

La préhension dite de « précision », impliquant les phalanges distales du pouce et de l’index, est souvent associée au genre humain [10,11,15,20], à l’utilisation d’outils [3,8,17,19,20] et à des critères morphologiques. Ces derniers, identifiés sur les restes fossiles, sont utilisés pour conclure à leur appartenance au genre humain et à leur capacité à utiliser des outils [8,11,19].

La question principale posée par ce travail est de savoir si la « précision » est exclusivement humaine, si elle est liée à l’utilisation d’outils et si les espèces actuelles dépourvues des traits morphologiques correspondants sont réellement déficientes en terme de « précision » et d’utilisation d’outils, afin d’inférer les aptitudes préhensiles des fossiles. Dans ce but, nous développons une approche essentiellement basée sur

des expérimentations et des observations, incluant une analyse des zones des doigts sollicitées en fonction d’une des propriétés fondamentales de l’objet (sa taille) et de la tâche accomplie.

2. Spécimens étudiés

Les spécimens étudiés regroupent 68 primates humains et non humains observés en captivité, soit neuf capucins (*Cebus apella*), 14 chimpanzés (*Pan troglodytes*), trois gorilles (*Gorilla gorilla*), sept orangs-outans (*Pongo pygmaeus*), neuf macaques (*Macaca fuscata*), neuf babouins (*Papio papio*), neuf enfants humains âgés de deux à cinq ans (*Homo sapiens*) et neuf adultes humains (*Homo s.*). Les primates non humains observés ne possèdent pas les traits morphologiques habituellement associés à la précision et à l’utilisation d’outils (asymétrie des têtes de métacarpiens II et V, muscle long fléchisseur du pouce, muscles du pouce développés, pouce relativement long, large extrémité des phalanges distales et pouce opposable en ce qui concerne les capucins).

3. Méthodes

3.1. Définition des zones des doigts

Les zones des doigts ont été définies suivant la terminologie anatomique classique : 1, pouce ; 2, index ; 3, majeur ; 4, annulaire ; 5, auriculaire ; ex, extrémité ; ;p, pulpe ; d, distale ; pr, proximale ; lat, latérale ; int, articulation interphalangienne ; m, moyenne ; med, médiale ; paume, paume de main.

3.2. Protocole d’observations

Les zones des doigts impliquées dans la saisie de petits et de gros objets (leur dimension a été calibrée selon la taille des espèces) par les primates non humains ont été quantifiées selon la méthode de l’échantillonnage par sujet (*Focal animal sampling* [1]). Chez les humains adultes et enfants, un protocole expérimental a été mis en place, au cours duquel chaque individu devait se saisir des objets posés sur une table. Au total, 7863 saisies ont été analysées.

Les zones des doigts impliquées dans la saisie de gros objets (noix ou noix de coco, selon l’espèce) afin de les casser contre un support (proto-usage d’outils) ont été quantifiées selon la méthode de l’échantillonnage par sujet pour les capucins, suivant un enregistrement à volonté (*ad libitum sampling* [1]) pour les go-

rilles et selon le protocole expérimental décrit ci-dessus pour les humains adultes. Au total, 1272 saisies ont été analysées.

Les zones des doigts impliquées dans la saisie de bâtons pour extraire de la nourriture (outils) ont été quantifiées selon un protocole expérimental comparable en ce qui concerne les gorilles et les humains. Pour les gorilles, des bûches aménagées de trous étroits, au fond desquels étaient écrasées des figues ont été disposées dans l'enclos, avec des branches pourvues de feuilles. Les gorilles ont effeuillé ces branches pour s'en servir comme outils afin de récolter les fruits. Chez les humains, une petite bouteille en plastique, remplie de chocolat mou leur a été présentée avec une baguette en plastique dur. Les individus avaient pour unique consigne de goûter ce qui se trouvait dans la bouteille. En tout, 1298 saisies ont été analysées.

3.3. Analyse statistique

Les données ont fait l'objet d'une analyse de variance Anova de type I, après contrôle des conditions d'application d'un test paramétrique [6]. L'analyse de l'effet croisé de la taille et de l'espèce (facteurs fixes), puis de la tâche et de l'espèce (facteurs fixes), sur le pourcentage relatif de chaque zone de doigt (facteurs dépendants) a été effectuée. La valeur F (Fisher) a été calculée en divisant le carré moyen de chaque facteur (et de l'interaction) par le carré moyen résiduel ou erreur [6,16]. Une comparaison des moyennes deux à deux a ensuite été réalisée à l'aide d'un test de Newman–Keuls. Le seuil de signification usuel (p) a été sélectionné à 0,05. Nous avons également pris en compte le seuil de signification calculé d'après la correction de Bonferroni, afin de limiter le risque d'erreur d'évaluation des résultats expérimentaux (*overall experiment wise error* [16]).

4. Résultats

Nous présentons ici une partie des résultats. Dans un premier temps, nous avons pu constater que la préhension de petits objets engendrait en moyenne une plus forte variabilité de types de saisies (plus de 40 recensés par individu) que la préhension de gros objets (20 en moyenne), d'objets dans le cadre du proto-usage d'outils (un type de saisie) et d'outils comme les bâtons (sept types en moyenne). Quelle que soit la taille de l'objet ou la tâche, les humains adultes se sont avérés être les plus « spécialisés » en termes de faible variabilité des modes de préhension utilisés.

Dans un deuxième temps, nous avons mis en évidence que toutes les espèces étudiées ont fait preuve de « précision », en utilisant les phalanges distales de leur pouce et de leur index pour saisir de petits objets, dans des proportions diverses (de 5% des types de saisie chez les chimpanzés à 52% pour les capucins contre 42% chez les humains adultes).

Dans un troisième temps, nous avons pu montrer que la taille de l'objet avait une incidence très significative sur les zones des doigts utilisées [12], de même que la tâche. À cet égard, les humains adultes et les capucins utilisent leurs phalanges distales de manière quasi exclusive pour saisir les petits comme les gros objets. En outre, les extrémités du pouce et de l'index ne sont pas systématiquement impliquées dans les tâches complexes de proto-usage et d'utilisation d'outils. Afin de rendre compte de ces résultats, nous avons comparé les zones des doigts utilisées dans :

- la saisie de gros objets et de « proto-outils » par les humains adultes, les gorilles et les capucins (Tableau 1) ;
- la saisie de bâtons pour pêcher par les humains adultes, les enfants et les gorilles.

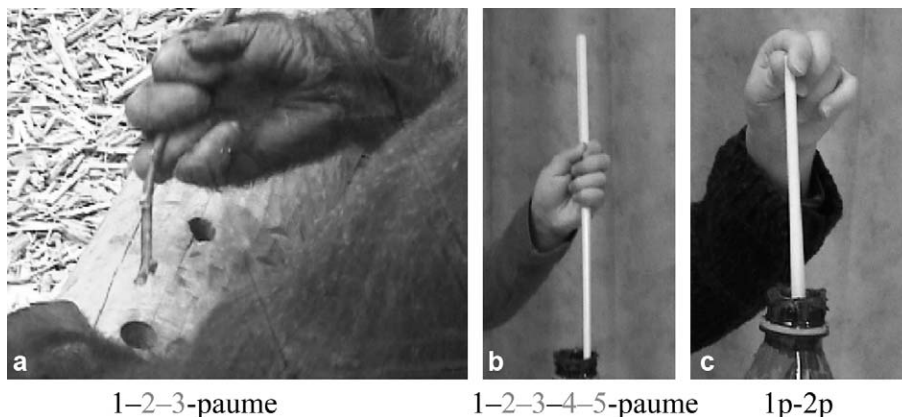
La tâche exerce bien ici un effet très significatif sur les zones des doigts utilisées, quelle que soit l'espèce. En revanche, il ne semble pas exister de différence significative entre les espèces. Le test de Newman–Keuls apporte quelques précisions. Ainsi, *Gorilla g.* n'utilise jamais les phalanges distales de son pouce, de son index et de son majeur.

Tableau 1

Effet de la tâche sur les zones de doigts, toutes espèces confondues. Variables : zones des doigts (p : pulpe ; 1–5 : doigt) ; tâche : saisie simple de gros objets et saisie complexe de proto-outils ; espèces : 68 individus appartenant à sept genres de primates humains et non humains ; F : test de Fisher ; Df : degré de liberté ; * : seuil de significativité $p < 0,05$; ** : seuil de significativité $p < 0,01$ selon les corrections du test de Bonferroni

Task influence on the surface of the fingers for all species. Variables : surfaces of digits (p: pulp; 1–5: digit); task (tâche): simple grasping of small and large objects and complex grasping of proto-tool use; species (espèces): 68 specimens belonging to seven genus of primates and non-human primates; F: Fisher test; SD (df): standard deviation; *: significant difference $p < 0,05$; **: significant difference $p < 0,01$ according to the corrections of the test of Bonferroni

Variables	Tâche F Df = 1,42	Espèce F df = 2,42	Tâche × Espèce F df = 2,42
1p-2p-3p	58,911**	1,482	143,432**
1p-2p-3p-4p	75,279**	1,249	263,531**
1p-2p-3p-4p-5p	102,650**	1,001	1498,010**
1-2-3-4-5-paume	637,19**	0,198	3372,189**
1-2-3-paume	17,748**	3,957*	591,785**



1-2-3-paume

1-2-3-4-5-paume

1p-2p

Fig. 1. Exemples de zones de doigts utilisées pour pêcher. a : Gorilles. b,c : humains enfants.

Fig.1. Examples of grasps used to extract food: a: gorillas. b, c: children

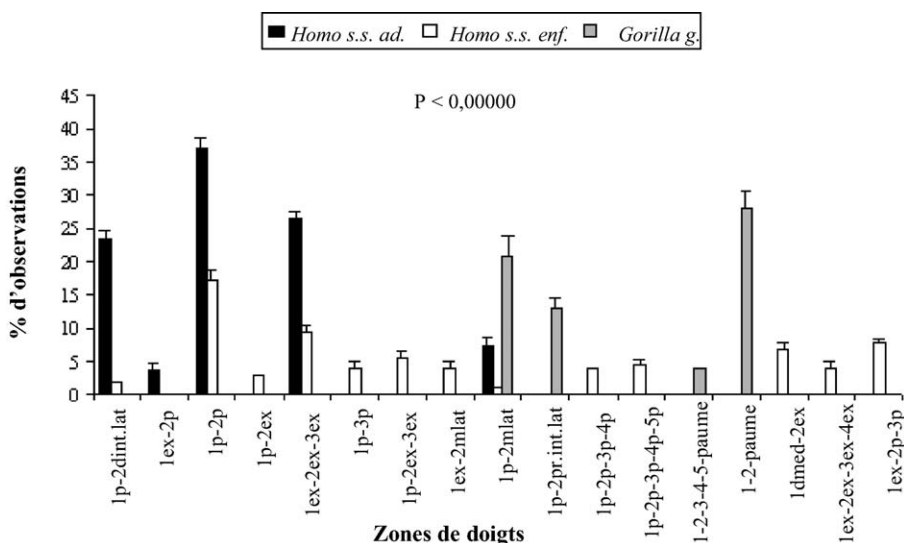


Fig. 2. Zones de doigts utilisées par les humains adultes, les enfants et les gorilles pour saisir une branche afin d'extraire de la nourriture ; cette figure montre la polyvalence des enfants par rapport aux adultes et la précision des adultes humains, contrairement aux gorilles, qui utilisent leur paume et le bord latéral de leur index.

Fig. 2. Surfaces of the fingers used by human adults, children and gorillas to grasp a branch in order to extract food; this figure shows the variability of grip types among children compared to adults, the precision of human adults and the use of palm and lateral surfaces of the index by gorillas.

Enfin, les zones des doigts utilisées par les humains adultes, les enfants et les gorilles dans la saisie de bâtons pour extraire de la nourriture sont comparées (Fig. 1).

Les résultats de l'étude statistique montrent que l'espèce exerce un effet très significatif sur les saisies utilisées pour « pêcher ». Ainsi, les enfants et adultes humains, d'une part, et les gorilles, d'autre part, ne saisissent pas les bâtons de la même manière. Toutes les zones des doigts présentent des différences significatives selon l'espèce (Fig. 2).

Les zones des doigts utilisées le plus fréquemment pas les humains concernent les pulpes distales du pouce et de l'index, ainsi que l'extrémité des trois premiers doigts.

Ce n'est pas le cas chez les gorilles qui, pour cette même tâche, accomplissent des saisies impliquant la paume ou le pouce et le bord latéral de l'index. Cette dernière saisie est également employée par les humains adultes qui, une nouvelle fois, sont susceptibles d'utiliser le bord latéral de leur index pour une tâche complexe.

5. Discussion

L'utilisation d'outils est fréquemment corrélée à la précision, dans la mesure où toutes deux nécessitent un effort cognitif et manuel considérable [4,9]. Ainsi, pour certains auteurs [5,11], la saisie de précision a

probablement eu des implications dans l'évolution de l'organisation cérébrale et de l'intelligence. Si un fossile présente des dispositions morphologiques propres à la saisie de précision, il s'agit alors probablement d'un Hominidé appartenant à la lignée humaine qui utilisait des outils [7,18,19]. Notre travail montre cependant que la réalité est plus complexe. Tout d'abord, les primates non humains testés (*Pan t.*, *Pongo p.*, *Gorilla g.*, *Maca ca f.*, *Papio p.* et *Cebus a.*) ont tous utilisé l'extrémité du pouce et de l'index, suggérant ainsi que les critères morphologiques (absents chez ces non-humains) utilisés jusqu'ici pour déduire la précision sont à remettre en cause. Il n'en reste pas moins que les humains se distinguent nettement des autres primates par une plus faible variabilité des types de saisie.

Par ailleurs, les saisies de « puissance » impliquant la paume ne doivent plus être nécessairement associées à un aspect primitif. En effet, ces saisies sont utilisées par les gorilles lorsque ceux-ci emploient des outils suivant une optimisation spatiale et temporelle caractéristique d'une activité cognitive élevée [13]. À l'inverse, la précision n'est pas systématiquement associée à l'outil. En effet, lorsque les gorilles effeuillent les branches et s'en saisissent pour « pêcher », ils privilégient des saisies puissantes, contrairement aux humains adultes, qui adoptent des saisies précises. Autrement dit, les gorilles, très précis pour une tâche simple (saisie de petits objets), sont puissants dans une tâche complexe. De même, dans la manipulation de proto-outils et d'outils pour casser des noix, les humains (comme les gorilles et les capucins) utilisent les saisies puissantes. En outre, le chimpanzé, probablement l'espèce actuelle non humaine la plus créative et utilisatrice d'outils [2] est aussi celle (avec l'orang-outan) qui utilise le moins les saisies de précision (5 à 7% des saisies de petits objets). Cet aspect montre bien que l'on peut posséder des capacités manuelles développées (utilisation d'outils variés) sans pour autant être précis. À l'inverse, les babouins ou les macaques sont très précis, mais présentent, jusqu'à preuve du contraire, des aptitudes à fabriquer des outils beaucoup moins développées que le chimpanzé. Enfin, deux saisies impliquant le bord latéral de l'index (1p-2mlat et 1ex-2dint.lat), sont utilisées dans une tâche complexe (pêche) par les humains. Ces saisies ne peuvent donc plus être considérées comme « inefficaces » [11] ou « imprécises » [4].

En termes d'interprétation, il est désormais insuffisant de déduire qu'un fossile est susceptible d'avoir utilisé des outils et donc qu'il est apparenté aux humains, au seul regard du fait que sa main pouvait être précise. À l'inverse, une main, qui ne semble pas avoir

été précise n'est pas nécessairement dépourvue de capacité à fabriquer des outils. De plus, les critères morphologiques utilisés jusqu'à présent ne semblent pas pertinents pour démontrer la précision et l'utilisation d'outils. Par exemple, l'aptitude des capucins à être précis et à utiliser des outils fait de l'opposabilité du pouce un critère morphologique insuffisant, et ce d'autant plus que les capucins ont su mettre en place une véritable stratégie d'utilisation des supports les plus durs, afin de rendre plus efficace le cassage des noix [14]. La planification de l'action témoigne d'une complexité cognitive que nous ne serons malheureusement jamais en mesure d'interpréter via l'analyse morphologique des fossiles.

6. Conclusion

Ce travail montre, dans un premier temps, la nécessité d'intégrer la variabilité de la taille de l'objet et de la tâche dans l'étude de la préhension, dans la mesure où ces paramètres influencent les modes de saisie. Il montre également l'importance de s'extraire quelque peu de la dichotomie entre précision et puissance définie par Napier [10], si l'on prend en compte la variabilité des zones des doigts impliquées.

Par ailleurs, toutes les espèces testées se sont avérées précises, bien que certaines, comme les chimpanzés, le soient dans des proportions moindres que les autres. Ainsi, une espèce peut être peu précise (utiliser davantage le bord latérale de son index) et être fabricante et utilisatrice d'outils. De même, une tâche complexe peut être associée à la puissance (utilisation de la paume). À l'inverse, il ne suffit pas d'être précis pour être un grand fabricant d'outils. Ceci remet en question les études attestant que certains fossiles seraient dans la lignée humaine, parce qu'ils ont les caractéristiques de la précision (corrélées à l'outil), alors que d'autres fossiles en sont écartés parce qu'ils n'ont pas ces caractéristiques. La complexité de la préhension ne peut se résumer aux surfaces des doigts mises en jeu. Nous pouvons cependant chercher les paramètres morphologiques réellement liés aux zones de doigts et développer d'autres méthodes inspirées de l'observation du vivant et de la biomécanique humaine, afin de mieux cerner les paramètres impliqués dans l'évolution des capacités manuelles des primates.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Armand de Ricqlès, Sabine Renous et Jean-Pierre Gasc pour leur invitation à participer à ce numéro thématique.

Références

- [1] J. Altmann, Observational study of behavior. Sampling methods, *Behavior* 49 (1974) 227–267.
- [2] C. Boesch, E. Boesch, Tool use and tool making in wild chimpanzees, *Folia Primatol. (Basel)* 54 (1990) 86–99.
- [3] J.D. Clark, Stone artifact assemblages from Members 1–3 Swartkrans Cave, in: C.K. Brain (Ed.), *Swartkrans: a cave's chronicle of early man*, Transvaal Museum Memorial, 1993, pp. 167–194.
- [4] M.B. Costello, D.M. Frigaszy, Prehension in *Cebus* and *Saimiri*: grip type and hand preference, *Am. J. Primatol.* 15 (1988) 235–245.
- [5] L. Jones-Engels, K.A. Bard, Precision grips in young chimpanzees, *Am. J. Primatol.* 39 (2) (1996) 1–15.
- [6] P.N. Lehner, *Handbook of ethological methods*, Cambridge University Press, 1996 (p. 672).
- [7] M.W. Marzke, Precision grips, hand morphology and tools, *Am. J. Phys. Anthropol.* 102 (1997) 91–110.
- [8] M.W. Marzke, K.L. Wullstein, S.F. Viegas, Evolution of the power grip and its morphological correlates in hominids, *Am. J. Phys. Anthropol.* 89 (1992) 283–298.
- [9] M.W. Marzke, K.L. Wullstein, Chimpanzee and human grips: a new classification with a focus on evolutionary morphology, *Int. J. Primatol.* 17 (1996) 117–139.
- [10] J.R. Napier, The prehensile movements of the human hand, *J. Bone Joint Surgery* 38B (1956) 902–913.
- [11] J.R. Napier, Studies of the hands of living primates, *Proc. Zool. Soc. Lond.* 134 (1960) 647–657.
- [12] E. Pouydebat, P. Gorce, C. Berge, Y. Coppens, Biomechanical study of grip types among primates: object size influence, *Arch. Physiol. Biochem.* 112 (2004) 117.
- [13] E. Pouydebat, C. Berge, P. Gorce, Fittings and use of branches as tools to extract food by captive gorillas, *Folia Primatol. (Basel)* 76 (2005) 180–183.
- [14] E. Pouydebat, P. Gorce, C. Berge, Substrate optimisation in nuts cracking by capuchin monkeys, *Am. J. Primatol.* (in press).
- [15] A.H. Schultz, *The Life of Primates*, Weidenfeld and Nicolson, London, 1969 (p. 341).
- [16] R.R. Sokal, F.J. Rohlf, *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, Freeman and Company, 1995 (p. 887).
- [17] R.L. Susman, Comparative and functional morphology of hominoid fingers, *Am. J. Phys. Anthropol.* 50 (1979) 215–236.
- [18] R.L. Susman, New hominid fossils from the Swartkrans formation: postcranial specimens, *Am. J. Phys. Anthropol.* 79 (1989) 451–474.
- [19] R.L. Susman, Hand function and tool behavior in early hominids, *J. Hum. Evol.* 35 (1998) 23–46.
- [20] R.H. Tuttle, in: *A study of the chimpanzee hand with comments on hominoid evolution*, University of California, Berkeley, 1965, p. 526.