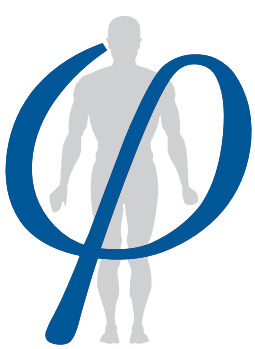
Annales de la Fondation Fyssen

N° 30



Annales de la Fondation Fyssen

2015

Fondation Fyssen

Directeur de la publication : Daniel LALLIER

Administration : 194, rue de Rivoli – Paris 1er
Tél. : 01 42 97 53 16

Secrétariat de rédaction : Julie RUBIN
e-mail : j.rubin@fondationfyssen.fr

Copyright : Les Annales de la Fondation Fyssen 2015
Cette publication ne peut être vendue / *Publication not for sale*

Tous droits réservés pour tous pays : toute reproduction, diffusion ou représentation, en tout ou partie, sous quelque forme que ce soit, est interdite sans accord préalable et écrit de la Fondation Fyssen.

All rights reserved for all countries : no part of this publication may be reproduced or distributed in any form or by any means without the prior written permission of the Fyssen Foundation.

Activités de la FONDATION FYSSEN

La FONDATION FYSSEN a pour objectif de promouvoir la recherche et l'étude scientifique des mécanismes logiques du comportement chez les êtres vivants et leur développement ontogénétique et phylogénétique. Elle s'intéresse plus particulièrement aux processus cognitifs chez l'homme et chez les animaux, ainsi qu'aux fondements biologiques et culturels de ces processus.

Cette Fondation soutient toutes les recherches qui permettront de rendre rigoureux et précis ce domaine fondamental qui fait appel à des disciplines telles que l'éthologie, la paléontologie, l'archéologie, l'anthropologie, la psychologie, la logique et les sciences du système nerveux.

La Fondation Fyssen a été reconnue d'utilité publique par décret du 20 mars 1979 et porte le nom de son Fondateur, Monsieur Fyssen, intéressé depuis toujours par la compréhension scientifique de ces questions.

En 1982, Madame A.H. Fyssen lui a succédé à la Présidence de la Fondation. Elle est décédée en 2003.

La Fondation Fyssen a mis au point un dispositif original pour soutenir les sciences cognitives dans les domaines définis plus haut. Il comprend :

– des **ALLOCATIONS POST-DOCTORALES**, qui permettent la formation de jeunes chercheurs français ou étrangers, titulaires d'un doctorat étranger, qui souhaitent réaliser leur projet dans des laboratoires en France ou à des chercheurs, français ou étrangers et titulaires d'un doctorat français, qui souhaitent réaliser leur projet dans un laboratoire étranger ;

– des **SUBVENTIONS DE RECHERCHE**, destinées à des chercheurs français ou étrangers, pour réaliser un projet scientifique collectif au sein d'un laboratoire d'accueil en France dont l'activité entre dans les objectifs de la Fondation ;

Toutes les modalités de ces deux programmes sont disponibles sur le site internet de la Fondation.

– des **COLLOQUES**, des **SÉMINAIRES**, des **PUBLICATIONS** sur des thèmes jugés importants pour atteindre les buts de la Fondation ;

– la parution annuelle des « **ANNALES FYSSEN** » qui comportent des articles originaux dans les domaines soutenus par la Fondation ;

– un **PRIX SCIENTIFIQUE INTERNATIONAL** destiné à couronner une découverte, ou l'ensemble d'une œuvre scientifique, ayant contribué d'une manière décisive aux progrès de la connaissance dans les domaines de recherche soutenus par la Fondation. Ce Prix est attribué chaque année à un chercheur de réputation internationale.

L'ensemble de ce dispositif doit permettre à la Fondation Fyssen de soutenir efficacement la recherche dans les sciences cognitives. Pour sa mise en œuvre, la Fondation dispose d'un Conseil d'Administration composé de scientifiques, juristes, financiers et hauts fonctionnaires, et d'un Conseil Scientifique. Le Conseil Scientifique est chargé de lancer les appels à projets, d'évaluer la qualité des dossiers qui lui sont soumis, de suivre le déroulement des travaux qui bénéficient du soutien de la Fondation et enfin de désigner le lauréat du Prix International de la Fondation Fyssen.

CONSEIL D'ADMINISTRATION AU 01/11/2016

Monsieur Daniel LALLIER, Président,

Inspecteur Général des Finances honoraire

Monsieur Bernard ZALC, Vice-Président,

Directeur de Recherche Emérite à l'Institut du Cerveau et de la Moelle épinière

Madame Jeanne-Marie PARLY, Trésorière,

Ancien Recteur et Professeur d'Université honoraire

Madame Catherine BRUN LORENZI,

Avocat à la Cour, désignée par l'Ordre des Avocats du Barreau de Paris

Madame Sylvie CENDRE,

Représentante du Ministère de l'Intérieur,
Direction des Libertés publiques et des Affaires juridiques

Monsieur Jean-Claude HASSAN,

Conseiller d'État,
Membre du Collège de l'Autorité des Marchés Financiers

CONSEIL SCIENTIFIQUE AU 01/11/2016

Monsieur Daniel LALLIER, Président,

Inspecteur Général des Finances honoraire

Monsieur Carlo SEVERI (Anthropologie), Vice-Président,

Directeur de Recherche CNRS, Directeur d'études, EHESS, et membre du LAS (Collège de France) Paris, France

Monsieur Josep CALL (Primatologie),

Professeur de Psychologie à l'Université de St Andrews, Ecosse,
Directeur du Centre de Recherche Wolfgang Köhler Primate
au Max Planck Institut, Leipzig, Allemagne

Monsieur Vittorio GALLESE (Neurophysiologie),

Professeur à l'Université de Parme, Italie

Madame Sonia GAREL (Neurobiologie),

Directeur de Recherche à l'Institut de Biologie,
École Normale Supérieure, Paris, France

Monsieur Jonathan GRAINGER (Psychologie cognitive),

Directeur de Recherche CNRS, Laboratoire de Psychologie Cognitive
Aix-Marseille Université, Marseille, France

Monsieur Patrick HAGGARD (Neurosciences cognitives),

Professeur à l'University College de Londres, Grande-Bretagne

Monsieur Carl KNAPPETT (Technologie et Histoire des Techniques),

Professeur à l'Université de Toronto, Canada

Monsieur Heonik KWON (Anthropologie Sociale),

Professeur au Trinity College, Cambridge, Grande-Bretagne

Monsieur Jay STOCK (Archéologie-Évolution humaine et développement),

Maître de conférences à l'Université de Cambridge, Grande-Bretagne

Madame Nathalie ROUACH (Neurobiologie),

Directeur de Recherche 2, Inserm, Collège de France, Paris, France

Monsieur Jean-Christophe SANDOZ (Éthologie),

Directeur de Recherche CNRS, Évolution Génomes Comportement Écologie,
Directeur du programme de Recherche EVOLBEE, France

COMITÉ DE LECTURE

Professeur Laurent COHEN,

Professeur de Neurologie, Hôpital de la Salpêtrière, ICM, Paris

Professeur Martin GIURFA,

Directeur du Centre de Recherche sur la Cognition Animale
CNRS – Université Paul Sabatier Toulouse

Docteur Julie GREZES,

Directeur de Recherche INSERM,
Laboratoire de Neurosciences Cognitives INSERM U960,
Institut des Sciences Cognitives, École Normale Supérieure, Paris

Docteur Hélène ROCHE,

Directeur de Recherche Émérite,
UMR 7055, CNRS Université Paris Ouest Nanterre

Professeur Carlo SEVERI,

Directeur de Recherche CNRS,
Directeur d'études, EHESS, et membre du LAS (Collège de France) Paris

EDITORIAL

Avec ce numéro 30, nous célébrons à la fois trois décennies de publications des Annales de la Fondation Fyssen, et 35 ans (1980-2015) d'attribution d'allocations post-doctorales, de subventions jeunes chercheurs et du prix international. Comme il est indiqué sur le site internet renouvelé de la Fondation, c'est à l'heure actuelle 1150 travaux de recherche, couvrant pas loin d'une quinzaine de disciplines, qui ont été financés, dont un peu moins d'un quart (251) a été publié dans les Annales. À la faveur de ces dates anniversaires, nous pensons que le pourcentage des publications par champ de recherche, qui reflète à peu près celui des attributions, se prête tout à fait à un petit bilan à l'usage de la communauté Fyssen.

L'activité éditoriale des Annales a connu deux phases principales, séparées par une phase de transition : au cours de la première décennie, le nombre de 6 articles publiés n'a pas été dépassé ; entre 1995 et 2000, on oscille entre 7 et 9 puis, à partir des années 2000 et jusqu'à maintenant, entre 10 et 13 articles. Pour le contenu, et sans surprise, les différentes branches des neurosciences (neurobiologie humaine, neuropsychologie, neurobiologie cognitive, neurophysiologie, neurologie, neurobiologie animale...) arrivent en tête, suivies de près par l'anthropologie sociale. Ces deux domaines, qui correspondent au socle des objectifs scientifiques de la Fondation, forment la moitié des articles publiés (49,5 %). Ils sont suivis par la psychologie qui, si on y adjoint la psycho-linguistique, devance l'archéologie (respectivement 19,3 % et 17 %). L'éthologie (7,2 %) et la paléontologie (5,7 %) ferment la marche, avec un tout petit 1,36 % pour les études comparées (étho-psychologie ou étho-neurobiologie).

En y regardant d'un peu plus près on peut moduler ce bilan. En premier lieu les deux domaines de recherche « socle » sont présents dans chaque livraison des Annales et ce depuis le début ; cela est un peu moins le cas pour la psychologie et l'archéologie et encore moins pour l'éthologie et la paléontologie. Mais surtout, la neurobiologie animale et les études comparées homme /animal n'y font une timide apparition que très récemment (2008). Or, avant d'écrire ce bref éditorial, j'ai parcouru à nouveau le hors-série des Annales consacré au 30e anniversaire de la Fondation (2009) dans lequel plusieurs chercheurs et amis proches de M. Fyssen ont rappelé quelques éléments de sa pensée, largement fondée sur la philosophie en général et la méthode platonicienne en particulier. Quand il créa la Fondation, M. Fyssen l'envisageait dédiée au raisonnement inductif, mais il souhaitait que les chercheurs s'intéressent à sa genèse, qu'ils fassent « la paléontologie de la logique »[1]. Pour ce qui était des sciences cognitives, « sa vision pionnière était de voir que les animaux pouvaient fournir un modèle pour les processus cognitifs humains »[2]. N'ayant eu de cesse tout au long de ma carrière de clarifier les processus cognitifs qui sous-tendent l'évolution techno-culturelle des hominidés ancêtres de l'homme – c'est à dire des primates à la frontière homme/animal – je ne peux que souscrire à de telles idées et encourager les recherches dans ce domaine !

Hélène Roche, Directeur de Recherche Émérite, UMR 7055, CNRS Université Paris Ouest Nanterre. Lauréate du Prix International Fyssen 2012.

---

[1] Cité dans : Jacques Perriault 2009. Genesis of the Foundation Project. Annales de la Fondation Fyssen, Hors-Série 30e anniversaire 1979-2009 : 9-13.

[2] Jean-Pierre Changeux 2009. Introduction to the Foundation. Annales de la Fondation Fyssen, Hors-Série 30e anniversaire 1979-2009 : 13-17.

With this issue nº 30, we celebrate three decades of the Fyssen Foundation Annals, together with 35 years (1980-2015) of awarding post-doctoral study grants, research grants and the international scientific prize. Today, as shown on the new Foundation website, 1150 research works in about fifteen disciplines have benefited from such awards, with less than a quarter (215) having been published in the Annals. Given these anniversary dates, it is time to assess the percentage of these publications by research fields, which more or less follows that of the grants awarded, for the benefit of the whole Fyssen Community.

The publication of the Annals went through two main phases with a transition one in between: during the first decade, no more than 6 papers were published; between 1995 and 2000, from 7 to 9 articles in each issue and from 2000 onwards, between 10 and 13. About the content, unsurprisingly, the different fields of neurosciences (human neurobiology, neuropsychology, cognitive neurobiology, neurophysiology, neurology, animal neurobiology...) came first, closely followed by social anthropology. These two domains, at the core of the Foundation's scientific goals, account for half (49.5%) of the published articles. Then come papers on psychology which, when merged with psycho-linguistic, are ahead of archaeology (19.3% and 17% respectively). Ethology (7.2%) and palaeontology (5.7%) come last, with a very small 1.36% for comparative studies (etho-psychology or etho-neurobiology).

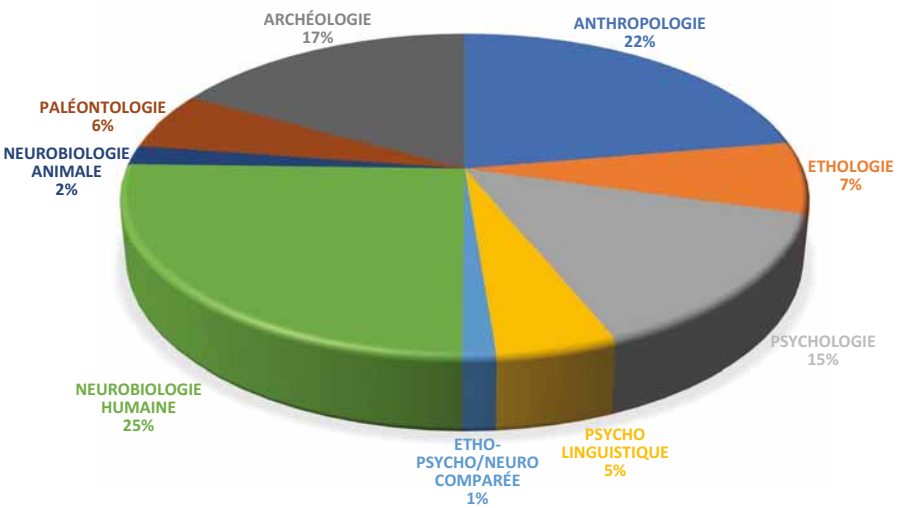
A closer look allows to refine this assessment. First, the two "core" fields of research are present in each issue of the Annals from the beginning. It is not the case for psychology and archaeology, and even less for ethology and palaeontology. But most importantly, it is only recently (2008) that animal neurobiology and human/animal comparative research have made a timid appearance. Before writing this editorial, I went again through the special issue of the Annals dedicated to the 30th anniversary of the Foundation (2009). In this volume, several of Mr Fyssen's scholar friends mentioned essential elements of his mindset, which was mainly built on philosophy and more particularly on the platonic method. When he created the Foundation, Mr Fyssen designed it as anchored on research in inductive reasoning in its genesis, with researchers needing "to start looking at the paleontology of logic"[3]. When it came to cognitive sciences, "his pioneering insight was to see animals as providing a model for cognitive processes"[4]. Having tried all along my career to clarify the cognitive processes that underpin the technological evolution of early hominins –that is to say of primates at the man/animal frontier– I can only be in favour of such ideas and encourage research in this field.

Hélène Roche

---

[3] Quoted in: Jacques Perriault 2009. Genesis of the Foundation Project. Annales de la Fondation Fyssen, Hors-Série 30e anniversaire 1979-2009: 9-13.

[4] Jean-Pierre Changeux 2009. Introduction to the Foundation. Annales de la Fondation Fyssen, Hors-Série 30e anniversaire 1979-2009: 13-17.



ANTHROPOLOGIE / ETHNOLOGIE – ANTHROPLOGY / ETHNOLOGY

GUILLAUME-PEY Cécile

Peindre, lire ou photocopier ? Reconfiguration d'un savoir-faire rituel chez les Sora 11

To paint, read or xerox? The Reshaping of ritual knowledge among the Sora 23

PITROU Perig

Processus vitaux, configurations agentives et anthropologie de la vie 31

Vital Processes, Agentive Configurations and Anthropology of Life 37

ETHOLOGIE / PSYCHOLOGIE – ETHOLOGY / PSYCHOLOGY

BUON Marine

Une perspective duale et développementale de la capacité à intégrer l'intention de nuire dans son jugement moral 43

A dual and developmental perspective of the ability to generate intent-based moral judgment 53

FUREIX Carole

Être « éveillé mais immobile, inactif » indique-t-il chez la souris et le cheval un état qui ressemble à la dépression chez l'homme ? 61

Is being inactive "still but awake" in the home environment a behavioural marker of a depression-like conditions in mice and horses? 69

LECLAIRE Sarah

Odeurs de groupe chez le suricate : une origine bactérienne ? 75

Group odor signature in meerkats: a bacterial mechanism? 82

RAT-FISHER Lauriane

Apprentissage de l'utilisation d'outils chez le bébé animal et humain : facteurs héréditaires, influences sociales et environnementales 88

Developmental learning of tool use in human and animal babies: inherited, social and environmental influences 98

NEUROBIOLOGIE – NEUROBIOLOGY

BATHELLIER Brice

Saillance neuronale et saillance perceptuelle dans l'audition 106

Perceptual and neuronal salience in audition 113

BOBADILLA Ana-Clara

Comment améliorer l'étude de la rechute dans les modèles précliniques d'addiction ? 120

How to better study drug seeking in preclinical models of addiction? 126

EICHENLAUB Jean-Baptiste

Est-ce que le cerveau humain réactive les mémoires nouvellement encodées ? 131

Does the human brain replay memories? 138

PALÉONTOLOGIE / ARCHÉOLOGIE – PALEONTOLOGY / ARCHAEOLOGY

ARD Vincent

Emergence et évolution d'une tradition céramique en milieu insulaire. Le cas des *Peterborough Ware* du Néolithique de Grande-Bretagne (3400-2800 av. J.-C.) 143

Emergence and evolution of a ceramic tradition in an insular context. The case of Neolithic Peterborough Ware in Great Britain (3400-2800 B.C.) 153

SCERRI Eleanor

Le contexte démographique de la première dispersion des hommes modernes : une perspective du Middle Stone Age de l'Afrique du Nord 161

The demographic context of the first modern human dispersals: a view from the North African Middle Stone Age 171

BIBLIOTHÈQUE 177

Peindre, lire ou photocopier ? Reconfiguration d'un savoir-faire rituel chez les Sora

Cécile GUILLAUME-PEY

Post-doctorante Labex CAP (IIAC/MQB)

Résumé

Chez les Sora, un groupe d'agriculteurs tribaux du centre-est de l'Inde, on peut voir des peintures murales tracées avec de la pâte de riz dans la pièce centrale des habitations. Ces images sont désignées par le terme *idisu'ung*, que l'on peut traduire par « maison peinte ». Une bande de motifs géométriques délimite ces peintures au contenu très dense. A des motifs renvoyant à diverses composantes de l'environnement naturel, se mêlent des figures blanches aux contours anthropomorphes ou zoomorphes se livrant à des activités agraires, rituelles, ou sexuelles. Ces images devant lesquelles des sacrifices sont exécutés sont parfois détachées du rituel dans lequel elles s'inséraient. De nos jours, en effet, les peintures sora s'exposent dans les musées, sont mises en vente au marché et s'exportent même à l'étranger. A partir d'enquêtes ethnographiques effectuées entre rituels villageois, musées et marchés, il s'agira de s'interroger sur les modalités de production d'images chargées d'intentionnalités diverses dans un contexte où elles traversent des frontières rituelles, ethniques ou nationales, redéfinissant au fil de leur sinueux parcours les conceptions esthétiques et religieuses de ceux qui les réalisent et les relations entre les savoir-faire rituels.

Mots-clés

Image, transmission des savoir-faire, rituel, art, patrimoine, Inde

To paint, read or xerox? The Reshaping of ritual knowledge among the Sora

Abstract

Among the Sora, a group of tribal farmers of central-eastern India, one can find, in the central room of their houses, rectangular mural paintings. These paintings, made with rice powder, are called *idisu'ung*, a word that can be translated as «painted house». A band of geometric patterns frames the images whose content is particularly dense. Motifs depicting various components of the natural world are mixed among numerous white figures with anthropomorphic or zoomorphic contours engaging in agrarian operations, rituals, and sexual intercourse. These images, in front of which sacrifices are performed, are sometimes disconnected from their original ritual use. Indeed, in present-day society, the Sora paintings are exhibited in museums, sold in local markets, and exported abroad. Based on ethnographic fieldwork in village rituals, museums and markets, this article highlights the production of images which traverse ritual, ethnic, and national boundaries and are imbued with different agencies. Through the sinuous journey of these paintings, the aesthetic and religious concepts of their creators are reshaped, as well as the relationships between the various ritual skills involved in their creation.

Keywords

Image, transmission of knowledge, ritual, art, cultural heritage, India

Figure 1. Peinture rituelle dans une habitation sora (District de Rayagada, Odisha 2013)

Chez les Sora, un groupe d'agriculteurs tribaux résidant dans des villages situés au centre-est de l'Inde – à la frontière de l'Odisha et de l'Andhra Pradesh – on peut voir des peintures murales rectangulaires dans la pièce centrale des habitations **(Fig. 1)**. Une bande de motifs géométriques délimite ces images au contenu très chargé où se mêlent des éléments renvoyant à diverses composantes de l'environnement naturel et de nombreuses figures blanches aux contours anthropomorphes et zoomorphes se livrant à des activités agraires, rituelles, et sexuelles. Dans les villages sora de l'Andhra Pradesh, ces peintures, traditionnellement réalisées avec de la pâte de riz *(bandray)* sont désignées par le terme *idisu'ung*, que l'on peut traduire par « maison peinte ». Dans la langue austroasiatique parlée par les Sora, le verbe « *id* » renvoie à l'action de tracer, de peindre ou d'écrire et *su'ung* signifie « *maison* »[1]. Ces images devant lesquelles des sacrifices sont régulièrement exécutés constituent, en effet, des sortes de « maisons divines » à l'intérieur des habitations des hommes. Les chants d'invocation des spécialistes religieux qui interviennent lors de la création de l'image, parlent ainsi de « construire une maison à l'intérieur de la maison » à l'attention des puissances invitées à y séjourner (Mallebrein 2001). Leur réalisation s'insère à l'intérieur d'un dispositif rituel complexe dont la mise en œuvre requiert la collaboration entre un peintre et des spécialistes religieux qui invitent par leurs chants des puissances à venir habiter l'image. Au cours de la performance, différents registres d'expression

[1] Chez les Sora de l'Odisha, elles sont plus volontiers appelées *idital*, qui signifie « peinture murale » (Elwin 1955 : chap. X).

s'articulent ainsi. De nos jours, ces peintures qui constituent un mode de relation privilégié avec le divin, sont parfois détachées du faisceau d'intentions mis en branle par le rituel dans lequel elles s'inséraient. Traces éphémères d'un pacte avec des puissances dont il s'agit de satisfaire les désirs, ces images s'exposent dans les musées, sont mises en vente au marché et s'exportent même à l'étranger, notamment sous la forme de films d'animation. A partir d'enquêtes ethnographiques effectuées entre rituels villageois, musées et marchés, il s'agira de s'interroger sur les modalités de production d'images chargées d'intentionnalités diverses dans un contexte où elles traversent des frontières rituelles, ethniques ou nationales, redéfinissant au fil de leur sinueux parcours les conceptions esthétiques et religieuses de ceux qui les réalisent et les relations entre les savoir-faire rituels[2].

1. Du geste à la parole : Entrelacement des savoir-faire en contexte rituel

Les peintures murales que l'on trouve dans les habitations sora ne sont pas de simples décorations destinées à égayer l'espace domestique. Support d'un objectif en cours de réalisation, ces images qui constituent des offrandes à diverses puissances associées à la localité sont toujours réalisées en contexte rituel. Dans les villages sora du nord de l'Andhra Pradesh, elles sont renouvelées environ tous les trois ans à l'occasion d'un rite (*urapur*) au cours duquel les femmes se rendent dans un bosquet pour offrir des mangues aux ancêtres (*elda*) et aux puissances chtoniennes associées aux collines cultivées (*nyonan*). Les peintures tracées dans le cadre de ce rite des prémices ont pour vocation de protéger les membres de la maisonnée ainsi que leurs récoltes. Selon la localité, les occasions rituelles marquées par l'exécution d'une peinture peuvent varier et la fonction qui leur est associée être plus étroitement définie. Chez les Sora du sud de l'Odisha, certaines peintures sont aussi exécutées en contexte thérapeutique ou funéraire **(Fig. 2)**. D'autres, réalisées chez des spécialistes

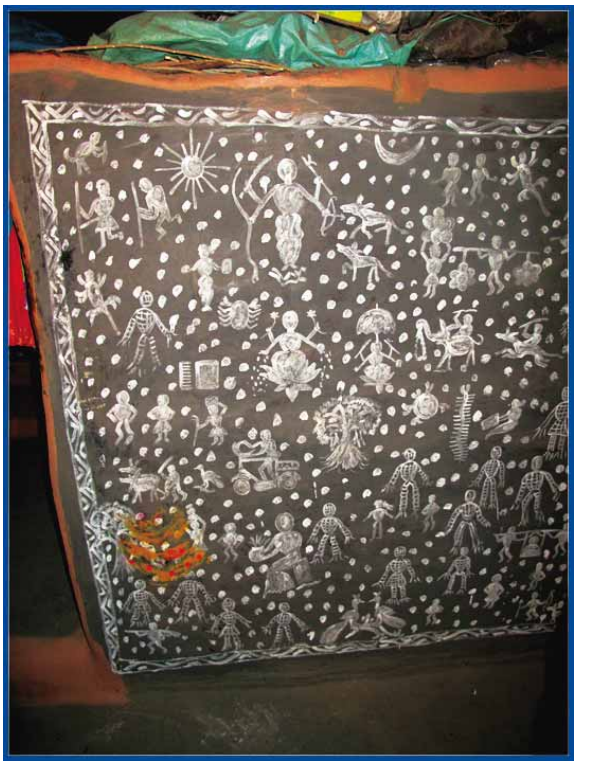


Figure 2. Peinture exécutée en contexte funéraire (district de Gajapati, Odisha 2013)

de la possession (*kuram*), permettent de sceller le mariage entre les officiant(e)s rituels et leurs divinités tutélaires[3].

Peindre est considéré en soi comme un acte rituel important. Dans un mythe collecté par Verrier Elwin (1955 : 402), premier ethnographe à s'être intéressé aux peintures sora, la confection de ces images est présentée comme un savoir-faire transmis par les dieux aux hommes, dont les ancêtres seraient eux-mêmes nés d'une peinture aspergée de sang : Une divinité nommée *Kitung* peint un homme et une femme sur le mur de sa maison, les recouvre de feuilles et fait couler du sang de son auriculaire sur les images. Quelques jours plus tard, les motifs anthropomorphes s'animent et sortent de leur support mural. Si dans le mythe, par un jeu de miroir, c'est un dieu qui héberge, habille et nourrit les hommes, et qui plus est, leur donne vie en

[2] Cet article repose sur deux enquêtes de terrain menées dans des villages sora du nord de l'Andhra Pradesh (district de Srikakulam) et du sud de l'Odisha (districts de Rayagada, Gajapati et Ganjam) de décembre 2012 à avril 2013, puis de juillet à août 2013.

[3] *Cf.* Elwin (1955) pour un cas assez cocasse de réalisation de peintures qui ont pour but de régler les problèmes de ménage d'un médium dont les épouses divines se jalousent.

esquissant des figures auxquelles il offre son propre sang, dans le rite, ce sont les hommes qui tracent les contours des puissances invitées à habiter une image régulièrement abreuvée du sang sacrificiel et devant laquelle sont déposées des offrandes végétales et animales.

Comprendre ce qui confère à ces images leur efficacité nous oblige à les resituer à l'intérieur du dispositif rituel dans lequel elles s'insèrent et à prendre en considération l'ensemble des savoir-faire et compétences mobilisés par leur production et leur entretien. L'image, en effet, n'est opératoire qu'accompagnée de paroles et de gestes efficaces. La peinture, à elle seule, ne suffit pas à « enchanter » (Gell 1998) les divinités. Du reste, il s'agit moins ici, on le verra, de les « enchanter » que de les contraindre. Chez les Sora, où l'on assiste à une diversification des spécialités rituelles particulièrement poussée (Dumont 1959, Guillaume-Pey 2011), la fabrication et la manipulation d'images ou d'objets qui matérialisent les esprits donnent lieu à des interactions complexes entre divers types d'officiants rituels et leurs clients.

“Comprendre ce qui confère à ces images leur efficacité nous oblige à les resituer à l'intérieur du dispositif rituel dans lequel elles s'insèrent et à prendre en considération l'ensemble des savoir-faire et compétences mobilisés par leur production et leur entretien.”

L'exécution d'une peinture nécessite tout d'abord l'intervention de spécialistes rituels appelés *idisu'ungmar* ou *idisu'ungboy*, termes signifiant littéralement « celui/celle qui peint/écrit/trace ». Chargés de « bâtir » les maisons des esprits, ces derniers sont surnommés « charpentiers » dans les chants rituels qui accompagnent la réalisation des images qu'ils tracent sur les murs. On compte généralement plusieurs officiants spécialisés dans la confection des *idisu'ung* par village[4], lesquels interviennent aussi bien chez leurs consanguins ou leurs alliés que chez leurs simples voisins. A l'issue de leur prestation, ils sont rétribués en riz, alcool, et parts de viande sacrificielle. Il n'est pas donné à n'importe qui de s'improviser *idisu'ungnmar/boy*. Il s'agit d'un savoir-faire spécialisé transmis au sein de certains groupes de parenté patrilinéaires (*birinda*). Au sud de l'Odisha, la transmission se fait généralement de père en fils, ou à défaut, d'oncle paternel à neveu ; et elle est marquée par une cérémonie au cours de laquelle un buffle est sacrifié (Pathy 1996 : 32). A Srikakulam, au nord de l'Andhra Pradesh, l'accession au statut de peintre n'est pas nécessairement sanctionnée par un rituel et les modes de transmission sont plus souples : un oncle, un père, une grand-mère, pouvant transmettre son savoir à un parent, quel que soit son sexe. Cela dit, il ne suffit pas de posséder certaines compétences techniques pour être autorisé à tracer des images destinées à abriter des esprits. Certains officiants expliquent que ce sont leurs divins propriétaires qui leur en ont donné l'ordre en rêve. Avant de se mettre à l'œuvre, les peintres se doivent par ailleurs de respecter certaines règles : jeûner avant d'officier et pour les femmes, renoncer à effectuer leur travail rituel en période de menstrues. Quant aux peintres qui ont renoncé à rendre un culte à leurs ancêtres et aux divinités associées au terroir villageois pour se convertir au christianisme ou à d'autres religions, ils cessent définitivement de tracer des images chez eux ou chez leurs voisins.

Lors de la séquence rituelle au cours de laquelle une peinture est réalisée, le peintre travaille en étroite collaboration avec d'autres officiants rituels – le prêtre-chanteur (*boya*), spécialiste des chants et des sacrifices, et le médium (*kuram),* qui offre sa voix aux esprits. À l'instar des peintures murales des Warli du Maharashtra (Dalmia 1988) ou des femmes *mithila* du Bihar (Singh 2000, Véquaud 1977), la production des *idisu'ung* ne peut, en effet, se dérouler sans l'exécution de performances oratoires diverses : chants, invocations, dialogues avec les esprits. Différents registres d'expression s'articulent ainsi. Les modalités de convergence entre le domaine du sonore et du visuel peuvent, comme l'a souligné M. Leclair (2009), se décliner de

[4] A Ondengsung, village du district de Srikakulam (Andhra Pradesh) où s'est déroulée une partie de mon enquête, on compte six peintres rituels pour 280 habitants.

multiples façons : l'œil peut donner à entendre mais la musique peut aussi donner à voir, déclencher des images mentales, provoquer des phénomènes de synesthésie ou impliquer encore d'autres registres de perception. Dans certaines sociétés, entonner – et transmettre – des chants rituels implique un support visuel, qui sert de dispositif mnémonique (Severi 2007). Dans d'autres, c'est au contraire les chants qui vont guider les gestes des spécialistes chargés de tracer des images. Ainsi, chez les Rathwa du Gujarat (Jain 1984, Pandya 2004, Tilche 2015), des musiciens chantent les mythes de création pendant que les peintres tracent ou « écrivent » (*lakhvu*) – des scènes de ces mythes sur les murs. Pour les peintres, les chants jouent alors le rôle d'aide-mémoire (Jain, *op.cit.*). Les images sont ensuite « lues » (*vachyu*) par des médiums en transe (*badvo*), une lecture critique qui conduit les peintres à corriger leur travail.

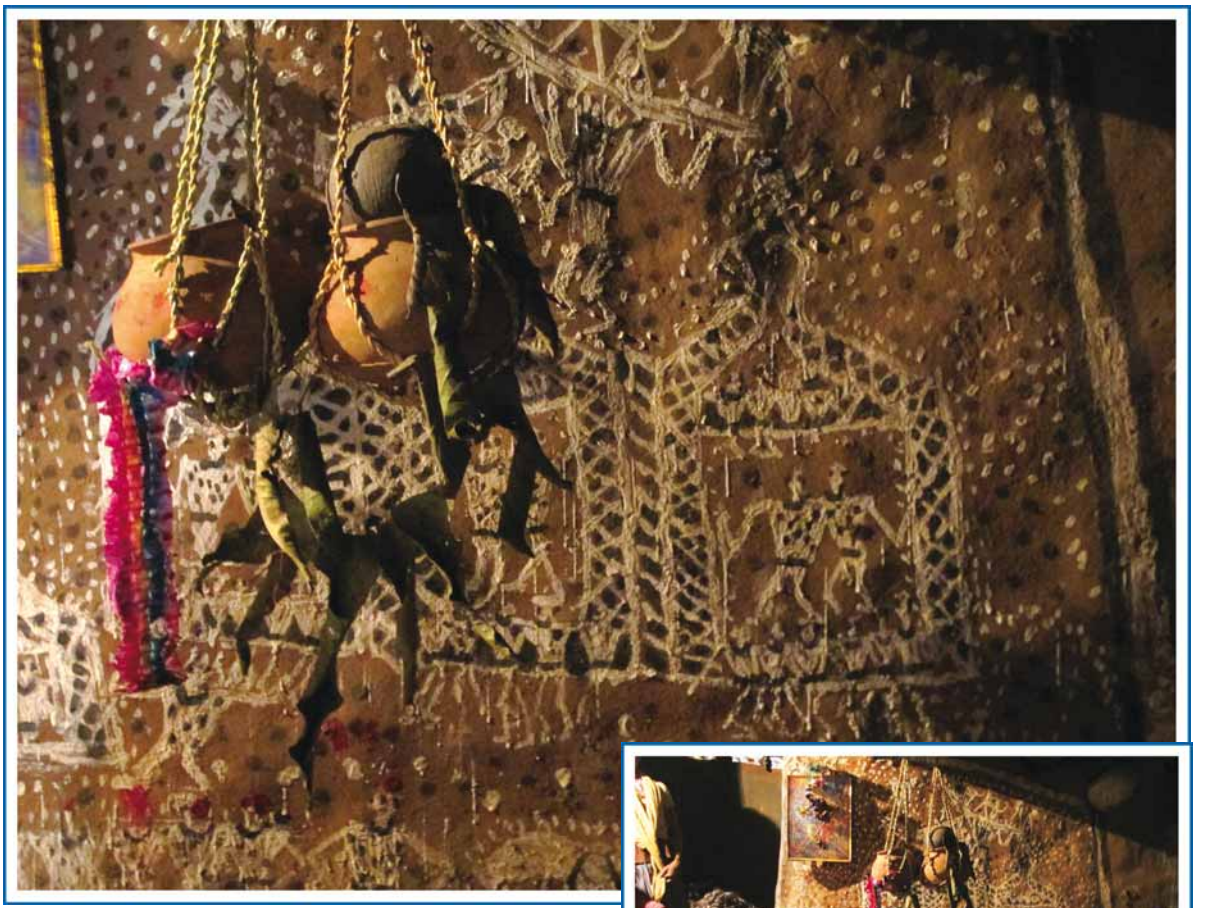
Chez les Sora, le geste du peindre, pour être efficace, doit de même être soutenu par des séquences de chants et de possession. Si le peintre a pour mission de « construire » la maison des esprits, d'autres doivent convaincre ces derniers de l'habiter[5]. Par leurs chants, les *boya* et les *kuram* convoquent les esprits pour les inviter à regarder la peinture qui leur est offerte. Ces derniers peuvent même être conviés en personne à commenter la peinture par la voix d'un médium possédé. Les médiums exercent ainsi un contrôle sur le travail du peintre auquel il peut être demandé de compléter le contenu des images où manquent parfois « des visages » (*munka*). Le savoir-faire des peintres est ainsi évalué lors de l'exécution d'une peinture, performance rituelle semi-privée dont l'accès est réservé aux spécialistes religieux et aux membres du groupe domestique bénéficiaires du rite. Lorsque le contenu de la peinture est jugé satisfaisant, le/la médium lave le visage et les bras du peintre avec de l'alcool et souffle en direction de ses oreilles et de ses yeux, pour ne pas que celui-ci devienne sourd (*kala*) ou aveugle (*kadu*). Puis, le prêtre-chanteur (*boya*) et le médium invitent par leurs chants les puissances résidant dans l'inframonde à venir habiter l'image et le rite s'achève par un sacrifice de bouc ou de volaille. Le *boya* fait gicler le sang de l'animal sur la peinture, ainsi que sur les offrandes et les objets rituels qui l'entourent. Si comme chez les Rathwa, la production d'une image fait l'objet de commentaires, la performance dans son ensemble s'apparente moins à une « lecture » par des spécialistes qui auraient le monopole de l'interprétation qu'à une négociation. Lors des séances de possession qui accompagnent la création des peintures, il s'agit en effet de convaincre les esprits d'accepter la « maison » qui leur est destinée ainsi que le sacrifice qui leur est offert. C'est aux *olangkumboy,* femmes d'âge mûr qu'on dit particulièrement habiles à trouver les « bons mots » pour s'adresser aux esprits que revient la tâche de dialoguer avec le médium possédé.

La performance rituelle s'achève dans l'allée centrale du village, où des médiums possédés se livrent à des danses, entourés par des joueurs de tambour (*tudum*) et de flûte (*pané*). Cette séquence, qui consiste à faire danser les esprits, est celle que les villageois attendent avec le plus d'impatience. Et parfois, certains n'hésitent pas à presser les spécialistes rituels réunis dans l'espace domestique de terminer leur travail au plus vite lorsqu'ils estiment qu'une séance de possession traîne en longueur[6].

Une fois la peinture tracée, son efficacité est entretenue par les attentions quotidiennes que lui procurent les habitants de la maisonnée. Chaque soir, la maîtresse de maison vient déposer des offrandes de riz cuit devant les peintures avant le souper. Et, lors des rituels célébrés à l'échelle du village, le maître de maison assiste le prêtre-chanteur lorsqu'il sacrifie une volaille et asperge de sang l'image et le complexe d'artefacts rituels réunis autour. Loin d'être un support du divin isolé, les peintures sont, en effet, entourées par un ensemble d'objets, de substances rituelles et d'images dont certains constituent une sorte de paravent protecteur qui les

[5] Pour une analyse plus détaillée du rôle médiateur de la parole dans la fabrication d'un support visuel, *cf.* Guillaume-Pey (à paraître), « Tracer des désirs et contraindre les dieux. Réflexions autour de la production et de la circulation d'images rituelles chez les Sora », ASSR.

[6] Les habitants d'un village sora d'Odisha (district de Gajapati) chez lesquels j'avais assisté à la réalisation d'une peinture et promis de leur rapporter un film sur un support DVD avaient été extrêmement déçus par le fait que je n'avais pas filmé les danses, ma caméra n'ayant malheureusement plus de batterie.



Figures 3 a et b. Image rituelle tracée dans un coin sombre de la pièce centrale du foyer (District de Gajapati, Odisha 2012)

dissimule[7]. A la différence de l'image vénérée dans les temples hindous, où le fait de voir (*darshan*) est un acte crucial pour le dévot (Babb 1981, Eck 1981), les peintures murales sora, tracées dans la pièce la plus sombre des habitations (**Fig. 3 a, b**), ne sont pas faites pour être contemplées par les humains. Mais de nos jours, cette relation à l'image se transforme, du fait notamment du processus de patrimonialisation, d'« artification » (Heinich & Shapiro 2012 ; Levanto, Naukkarinen, & Vihma 2005) et de « commodification » (Appadurai 1986, Kopytoff 1986) dont les peintures font l'objet. Offrandes destinées aux esprits dont elles matérialisent la maison, ces images lovées dans la pénombre sont alors exposées aux yeux de tous comme on va le voir à présent.

2. Mise en patrimoine et reconfiguration des savoir-faire

De nos jours, on assiste à de nombreux changements relatifs au statut de ces supports iconographiques destinés à séduire des puissances invisibles, aux techniques employées par les « charpentiers » rituels et aux relations des peintres avec les autres spécialistes religieux. Sur des supports fixes ou mobiles, les peintures sora circulent à l'échelle régionale et nationale.

[7] Les relations entre les peintures et les divers objets rituels – les pots en particuliers – qui les entourent ont fait l'objet d'un article publié dans un numéro des ASSR consacré aux objets rituels (Guillaume-Pey 2016).

A Bhubaneswar, capitale de l'Odisha, on peut les voir dans le Musée des Arts et Artefacts Tribaux de la ville, dans des marchés – en particulier lors de l'*Adivasi Mela*, un festival tribal annuel –, ou encore sur les murs d'enceinte entourant des bâtiments officiels comme le commissariat, où elles figurent à côté de peintures représentant divers objets – bronzes, cuivres, terre cuite, etc. – produits par d'autres communautés locales. Peintes sur tissu, sur papier ou sur toile, certaines de ces images sont également à la portée de tout internaute en mal d'exotisme. Aujourd'hui, en effet, des sites internet proposent un panel plus ou moins large de peintures sora à tous les prix, exportables à l'étranger. La production et la circulation des peintures sont soutenues par le gouvernement indien. En Odisha et en Andhra Pradesh, des festivals d'art tribal sont ainsi organisés chaque année pour promouvoir les pratiques esthétiques des Sora et celles des autres groupes tribaux de la région[8]. Divers acteurs sociaux – personnel des agences tribales (*Tribal Integrated Development Agencies*), membres d'ONG locales ou Sora issus d'une élite urbanisée – jouent le rôle de médiateurs entre les peintres sora et les organisateurs des évènements culturels où ils sont conviés.

Le processus de passage à l'art et de mise en patrimoine a des répercussions importantes sur les modalités de transmission du savoir-faire des peintres. Aujourd'hui, de nombreux peintres effectuent leur apprentissage hors du contexte rituel. A Srikakulam, en Andhra Pradesh, c'est dans le cadre d'ateliers organisés par une ONG locale, destinés à les préparer à des expositions régionales, que de jeunes villageois font leurs premières esquisses sur des feuilles de papier posées à même le sol. Parmi eux, on trouve une proportion de spécialistes féminins supérieure à celle de la génération antérieure. A l'instar des femmes Mithila du Bihar (Fruzzetti, Ostor, Nath Sarkar 2005) et des femmes Bhil du Madhya Pradesh, la commercialisation des peintures constitue pour elles une source d'empowerment.

Introduites dans de nouveaux circuits sur des supports mouvants, le style et le contenu des peintures changent. Ces images, faites pour être vues, sont réalisées avec de nouveaux matériaux. Aux monochromes réalisés en farine de riz se substituent des toiles aux couleurs vives réalisées à l'acrylique et destinées à séduire de nouveaux clients (**Fig. 4**). Ces peintures qui peuvent être reproduites à l'identique à partir du même modèle sont parfois comparées à des « photocopies » par ceux qui les produisent. Si les *idisu'ung* qui sont tracées aujourd'hui dans les villages peuvent servir de référents, des reproductions d'images plus anciennes peuvent être également utilisées. Un peintre d'Odisha a ainsi été chargé de reproduire pour le Musée des Arts et Artefacts Tribaux de Bhubaneswar des photographies de peintures des années 1940, lesquelles figurent dans un ouvrage de Verrier Elwin (1955) consacré aux pratiques rituelles des Sora.

Dans ce contexte de reconfiguration d'un support rituel en image patrimonialisée, le travail des peintres sora n'est plus soumis aux critiques des spécialistes religieux qui prêtent leur voix aux esprits. Le savoir-faire du peintre, qui s'émancipe de l'emprise de puissances ancrées dans la localité et des garants de la tradition que sont les médiums, est dès lors évalué par d'autres acteurs : commissaires d'exposition, organisateurs d'évènements culturels, citadins indiens flânant dans les expositions tribales, etc. Ces derniers ignorent généralement les autres savoir- faire qui, à l'échelle du village, sont impliqués dans l'exécution d'une peinture : celui des médiums, de leurs interlocutrices privilégiées, des prêtre-chanteurs et des musiciens. On observe un phénomène similaire dans le cas des peintures murales des Rathwa du Gujarat, où le savoir-faire de ceux qui « écrivent » l'image est valorisé, alors que les compétences de ceux qui les « lisent » et de ceux qui chantent les mythes de création qu'elles donnent à voir ne font l'objet d'aucune reconnaissance (Tilche 2015). La mise en patrimoine, par laquelle s'opère une dé-ritualisation des peintures sora, occulte ainsi une de leurs principales caractéristiques : leur multisensorialité. A l'instar des *patua* du Bengale (Hauser 2002) ou des *kalam* du Kérala (Tarabout 2003), dont l'exécution est traditionnellement caractérisée par la mise en relation du chant et de l'image, l'importance accordée à la composante visuelle d'un rite par les divers agents de la patrimonialisation occulte totalement les autres registres sensoriels impliqués dans l'exécution d'une image.

[8] Concernant la patrimonialisation des peintures sora en Odisha, voir aussi Rousseleau (2014).

Figure 4. Peinture à l'acrylique destinée à la vente réalisée par Samanto, peintre de Sogeda (district de Rayagada, Odisha 2013)

Il n'y a que lorsqu'elles passent du mur à l'écran, de l'échelle du village à l'échelle globale, que la dimension sonore des peintures est parfois mise en avant. Ces dernières années, les peintures sora ont inspiré des réalisateurs de films d'animation. Leslie Mackenzie, dessinatrice et directrice d'une maison de production écossaise a ainsi intégré les chants d'une médium sora de l'Odisha dans son film d'animation intitulé « *Kenkentid* » – le « chant de l'oiseau » en langue sora[9]. Il s'agit d'un voyage à travers une peinture qui s'anime et devient le support de la narration. Le dessin animé raconte l'histoire d'une fillette qui a recours aux services d'une médium (*kuramboy*) pour communiquer une dernière fois avec son oiseau défunt. La *kuramboy* se saisit d'un van à riz, instrument privilégié des médiums, et fredonne jusqu'à tomber en transe. Son âme se détache alors de son corps et, sous la forme d'un singe, gagne le pays des défunts à la recherche de l'oiseau qui a perdu sa voix. Ce dessin animé, qui fait partie d'un ensemble de cinq films d'animation inspirés par les pratiques esthétiques de groupes tribaux de l'Inde centrale[10], a été diffusé dans des écoles indiennes et écossaises dont les élèves devaient élire le plus beau conte animé[11].

[9] Les peintures rituelles qui ont inspiré ce dessin animé sont celles des Sora de la vallée de Puttasing au sud de l'Odisha.

[10] *Cf.* http ://www.talleststory.com/.

[11] Concernant la transformation des peintures rituelles sora en dessins animés, voir aussi Guillaume-Pey (« From

Si de nos jours les « maisons » pour les esprits sont mises en vente et inspirent des réalisateurs de films d'animation, cela ne signifie pas pour autant que le passage à l'art et la commercialisation des peintures sora s'effectuent au détriment du rite. Le processus d'artification des peintures et de transformation d'une image rituelle éphémère en objet patrimonialisé, permanent et portable, peut être qualifié de partiel puisque de nombreux peintres sora, à l'instar des femmes peintres de Mithila (Mishra & Owens 1978, Hart 1995), commercialisent leurs travaux sans cesser pour autant de produire des images en contexte rituel. Même les peintres les plus jeunes formés hors du village oscillent souvent entre leur statut d'« artiste tribal », qui leur est octroyé à l'extérieur de la communauté villageoise, et celui d'officiant rituel, qui leur est décerné par leurs proches. Aux yeux de la plupart des villageois, en effet, leur parcours d'apprentissage, qui s'effectue dans un contexte très différent de celui de leurs aînés, ne délégitime aucunement leur savoir-faire et son application en contexte rituel. Au village d'Ondengsung[12] en Andhra Pradesh, Tumpi et Rani, deux jeunes femmes d'une vingtaine d'années, mettent ainsi à l'œuvre leurs compétences – acquises dans le cadre d'ateliers organisés par une ONG – lors du rite d'*Urapur* marquant le renouvellement des images rituelles dans l'espace domestique. Elles interviennent aussi bien dans leur propre foyer que chez leurs voisins. Ceux et celles qui commercialisent leurs peintures, et se sont appropriés des codes esthétiques adaptés à une clientèle citadine, introduisent des changements dans les peintures réalisées au village. Les peintres formés hors du contexte rituel tendent à privilégier l'acrylique et les tons vifs au détriment de la farine de riz. L'utilisation de ces nouveaux matériaux a un impact sur la durée du travail rituel, la fréquence de renouvellement des peintures et suscite en outre des conflits autour de la notion d'« efficacité » entre les peintres formés en dehors du village, leurs aînés formés en contexte rituel et les médiums, qui exercent en principe un contrôle sur leur travail. L'« authenticité » des peintures tracées par les premiers est ainsi remise en question par les seconds[13]. A Srikakulam, où les Sora ont fondé une coopérative pour vendre divers objets et vêtements décorés avec des motifs d'*idisu'ung* imprimés, une *kuramboy* remarque que les jeunes qui y travaillent sont incapables de peindre correctement sur les murs : « Ils ne savent pas peindre, ils prennent des tampons pour marquer des sari » **(Fig 5 a,b,c)**.

Mais la patrimonialisation des peintures ayant pour corollaire la valorisation du savoir-faire du peintre au détriment de celui des autres spécialistes rituels, ceux qui commercialisent leurs peintures tout en officiant au village tendent à s'émanciper du contrôle exercé par les spécialistes religieux de leur communauté. Des peintres travaillant régulièrement pour des musées développent aujourd'hui une exégèse particulièrement poussée des images qu'ils produisent, se ré-appropriant parfois le discours des anthropologues[14]. L'image, dont le contenu est, on l'a vu, élaboré au gré des négociations entre des officiants dont les savoir-faire sont complémentaires, est alors pensée comme un récit par ceux qui la tracent et qui s'arrogent le droit de la déchiffrer. Pour Laxman, un peintre sora de l'Odisha, la peinture apparaît comme un repositoire des connaissances et de l'histoire de son groupe. Cet homme me montre un jour un ouvrage sur les peintures sora écrit par deux auteurs odia dont il a été l'interlocuteur privilégié (D.P. Kar & S.N. Agarwal 2004). Il tient en particulier à me faire lire un *mantra* qui, dit-il, « permet à n'importe qui de devenir *kuram* » en m'expliquant que tout comme ce livre qui leur est consacré, les peintures murales montrent toutes les techniques utilisées par les *kuram*, les *boya* et les *regam'maran*[15]. Les premiers spécialistes religieux auraient ainsi, selon lui, acquis leurs connaissances en regardant des peintures. La hiérarchie des savoirs est ainsi renversée dans le discours de ce peintre pour qui l'image, en tant que texte à déchiffrer, apparaît comme la source ultime de tout savoir rituel, y compris celui du médium, qui exerçait jusqu'alors un droit de regard sur son travail.

---

ritual images to animated movies : The transformative journey of the Sora paintings », à paraître).

12 Village situé dans le district de Srikakulam, au nord de l'Andhra Pradesh.

13 *Cf.* Guillaume-Pey (2016).

14 *Cf.* Guillaume-Pey (« Tracer des désirs et contraindre les dieux », à paraître).

15 Spécialiste des amulettes et des plantes médicinales.

Figure 5 a, b et c. Impression de motifs rituels sur des sari (District de Srikakulam, Andhra Pradesh 2013)

Remerciements

La rédaction du présent article et les séjours de terrain qui l'ont inspiré n'auraient pas été possibles sans un financement de la Fondation Fyssen, que je remercie vivement pour son soutien, et sans l'accueil chaleureux que j'ai reçu dans les deux laboratoires de recherche auxquels j'ai été rattachée : The Institute of Cognition and Culture (School of History and Anthropology), Queen's University Belfast, et the Study of Religions Department, University College Cork.

Bibliographie

• Appadurai, A. 1986 *The Social Life of Things: Commodities in Cultural Perspective*. Cambridge University Press.

• Babb, L. 1981 "Glancing: Visual Interaction in Hinduism", *Journal of Anthropological Research*, Vol. 37(4), pp. 387-401.

• Dalmia, Y. 1988 *The painted world of the Warlis: Art and ritual of the Warli tribes of Maharashtra,* Lalit Kala Academy.

• Dumont, L. & Pocock, D. F. 1959 "Possession and Priesthood" (includes a review of Elwin, 1955 on p. 60-74), *Contribution to Indian Sociology*, No. 3: 55-74.

• Eck, D. 1998 [1981] *Darsan: Seeing the Divine Image in India*. New York: Columbia University Press.

• Elwin, H.V.H. 1955 *The Religion of an Indian Tribe*. London, Oxford University Press.

• Gell, A. 1998 *Art and Agency. An anthropological theory*, Oxford University Press.

• Guillaume-Pey, C. 2011 *Du sang à l'écriture. Les pratiques rituelles des Sora, un groupe tribal du centre-est de l'Inde*. Thèse de doctorat d'anthropologie de l'EHESS.

– 2016 « Les Pots-esprits et leurs maisons. Étude d'un complexe d'objets rituels chez les Sora » in *La force des objets – Matières à expériences. Actions rituelles, médiations, substances. Archives de Sciences Sociales des Religions*, nº 174, 2016 : 303-326.

– « Tracer des désirs et contraindre les dieux. Réflexions autour de la production et de la circulation d'images rituelles chez les Sora », in N. Lucas & M.A Polo de Beaulieu (dir.), *Des images pour faire croire, Archives de Sciences Sociales des Religions*, nº 175 (*soumis*).

– "From ritual images to Animated Movies. The transformative journey of Sora paintings", in U. Skoda, B. Lettmann & N. Kumar (Eds.) *Mapping Visualities: India and its Visual Cultures*, SAGE (à paraître).

• Hauser, B. 2002 « From Oral Tradition to "Folk Art": Reevaluating Bengali Scroll Paintings », *Asian Folklore Studies*, Vol. 61, No.1, pp. 105-122.

• Hart, L. M. 1995 "Three Walls: Regional asthetics and the International Art World", in G.E. Marcus & F. Myers (Eds.), *The Traffic in Culture*, London, University of California Press. pp 127-151.

• Heinich, N. & Shapiro, R. (dir.), 2012 *De l'artification. Enquêtes sur le passage à l'art*, Paris, EHESS.

• Jain, J. 1984, *Painted Myths of Creation. Art and Ritual of an Indian Tribe,* New Delhi, Lalit Kala Akademi.

• Kar, D.P. & Agarwal, S.N. 2004 *Saura paintings*, Bhubaneswar, Mahalaxmi publications.

• Kopytoff, I. 1986 "The cultural biography of Things: Commoditization as Process" in Appadurai (Ed.). *The Social Life of Things: Commodities in Cultural Perspective,* pp 64-91.

• Leclair, M. 2009 « Voir la musique », in *Voir la musique, Terrain* nº 53, pp. 4-9.

• Levanto, Y., Naukkarinen, O., Vihma, S. (eds) 2005 *Taiteistuminen,* Taideteollinen korkeakoulu, Helsinki.

• Mallebrein, C. 2001 « Constructing a "House within the House". Reading the wall-paintings of the Lanjia Sora from recitations », in H. Kulke & B. Schnepel (dir.), *Jagannath revisited. Studying Society, Religion and the State in Orissa*, New Delhi, Manohar: 93-122.

• Mishra. G. & Owens, R. 1978 *Mithila Folk Paintings*. Austin, Huntington Gallery, University of Texas.

• Pandya, V. 2004 "Rathwa Pithoro: Writing about Writing and Reading Painted Ethnography", *Visual Anthropology*, 17(2), pp. 117–161.

• Pathy, D. 1996 *The painted icons, Wall paintings of the Sauras of South Asia*, Harman Publishing House. Bhubaneswar, New Delhi, Carft Council of Orissa.

• Rousseleau, R. 2014 « 'Tribal Artisan' and Artists in Odisha: Between Craft Promotion, "Ethnic Tourism" and Indian Primitivism » in *The Politics of Ethnicity in India, Nepal and China*, M. Carrin, G. Toffin and P. Kanungo (Eds.), Delhi, Primus, pp. 121-135

• Severi, C. 2007 *Le principe de la chimère : une anthropologie de la mémoire*. Paris, Éditions rue d'Ulm-Musée du Quai Branly, coll « Aesthetica ».

• Singh, M. 2000 "A journey into pictorial space: Poetics of frame and field in Maithil painting", *Contributions to Indian Sociology* nº 34, pp. 409-442.

• Tarabout, G. 2003 « Passage à l'art. L'adaptation d'un culte sud-indien au patronage artistique », in Y. Escande et J.-M. Schaeffer (Dir.), *L'Esthétique : Europe, Chine et ailleurs*, Paris, Editions You-Feng, pp.37-60.

• Tilche, A. 2015 "Pithora in the Time of Kings, Elephants and Art Dealers: Art and Social Change in Western India", *Visual Anthropology*, 28: 1, pp. 1-20.

• Vequaud, Y. 1977 *The women painters of Mithila*. London, Thames and Hudson.

Films

• Mackensie, L. 2007 "Kenkentid", in *The Tallest Story Competition*, West Highland Animation, animated film, Scotland.

• Fruzzetti, L., Ostor, A., Nath Sarkar, A. 2005 *Singing Pictures,* Documentary Educational Resources.

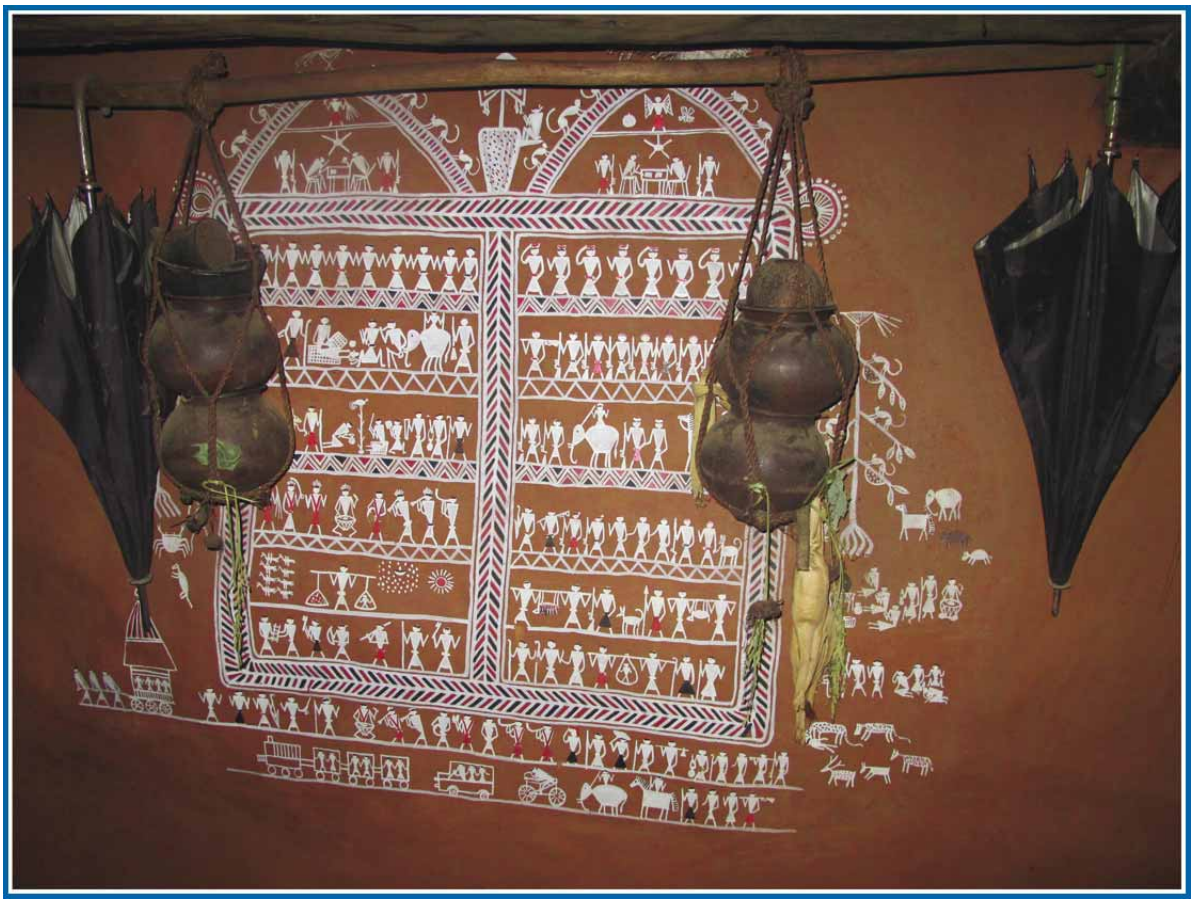


Figure 1. Ritual painting in a Sora house (Rayagada district, Odisha 2013)

Among the Sora, a group of tribal farmers living in villages in central-eastern India –at the Odisha-Andhra Pradesh border–, one can find, in the central room of their houses, rectangular mural paintings (**Fig. 1**). A band of geometric patterns defines the outline of these images whose content is particularly dense. Motifs depicting various components of the natural environment are mixed among numerous white figures with anthropomorphic or zoomorphic contours engaging in agrarian operations, rituals, and sexual intercourse. In the Sora villages of Andhra Pradesh, these paintings, usually made with rice powder (*bandray*), are called *idisu'ung*, a word that can be translated as "painted house". In the Austroasiatic language spoken by the Sora, *id* is the radical form of a verb referring to the action of "tracing", "painting" or "writing" and *su'ung* means "house"[16]. These images, in front of which sacrifices are regularly performed, are indeed a kind of divine dwelling inside the villagers' houses. The prayers chanted by religious specialists, which accompany the gestures of the painter, speak about «constructing a house within the house» (Mallebrein 2001), a house dedicated to the deities who are then invited to lodge inside. The designing of these images is part of a complex ritual system that requires close collaboration between a ritual painter and other religious specialists who, through songs, pray to local deities to inhabit the picture. Visual and aural expressions are interwoven in a unique manner to create 'living' and powerful divine images. Nowadays, these paintings, which are an important mean of communication with the spirits, may be disconnected from the converging agencies set in motion by the ritual to which they belong. Ephemeral traces of a pact with deities whose desires must be satisfied, the Sora paintings are thus exhibited in museums, sold in local markets, and exported abroad, even inspiring the production of animated films. Based on ethnographic fieldwork in village rituals, museums and markets, this article highlights the production of images which traverse ritual, ethnic, and national boundaries and are imbued with different agencies. Through the sinuous journey of these paintings, the aesthetic and religious concepts of their creators are reshaped, as well as the relationships between the various ritual skills involved in their creation[17].

1. From gesture to speech: Interlacing of skills in ritual context

Mural paintings are not mere decoration aiming to brighten up the domestic space. They are always made in a ritual context. Materializing an objective in progress, these images are offerings made for local deities. In the Sora villages located in the northern part of Andhra Pradesh, they are renewed about every three years for a ritual celebrating the ripening of the mangos (*urapur*). During this ritual, the women go to a grove to offer fruits to the ancestors (*elda*) and to the chthonic deities (*nyonan*) associated with the hills where the villagers practice shifting cultivation. The paintings drawn during this ritual are designed to protect the members of each household of the village and their harvests. The occasion for the performance of the rituals in which the paintings are made depends on the locality, as well as the function associated with these images. Among the Sora from Southern Odisha, some images can be made during healing rituals or death rituals (**Fig. 2**). Others are painted in the house of some religious specialists (*kuram*) to celebrate their spiritual weddings with their tutelary gods[18].

The act of painting is considered a religious act in itself. In a myth collected by Elwin (1955: 402), the first ethnographer to study the Sora wall paintings, the creation of these images is described as a skill transmitted by the gods to human beings, which are said to be themselves born from a painting spread by a drop of divine blood: according to the myth, a god called *Kitung* drew a man and a woman on the wall of his house. Then, he covered them with leaves, spraying them with blood from his little finger. Some days later, the anthropomorphic figures came to life and sprang out from the

[16] In South of Odisha, they are also called *idital*, which means "mural painting" (Elwin 1955: chap. X).

[17] This research is based on data collected during fieldwork in Sora villages of the North of Andhra Pradesh (Srikakulam district) and the South of Odisha (districts of Rayagada, Gajapati and Ganjam) from December 2012 to April 2013 and from July to August 2013.

[18] *Cf.* Elwin (*op. cit*) for a quite comical case of paintings made for appeasing the two jealous spirit-wives of a medium.

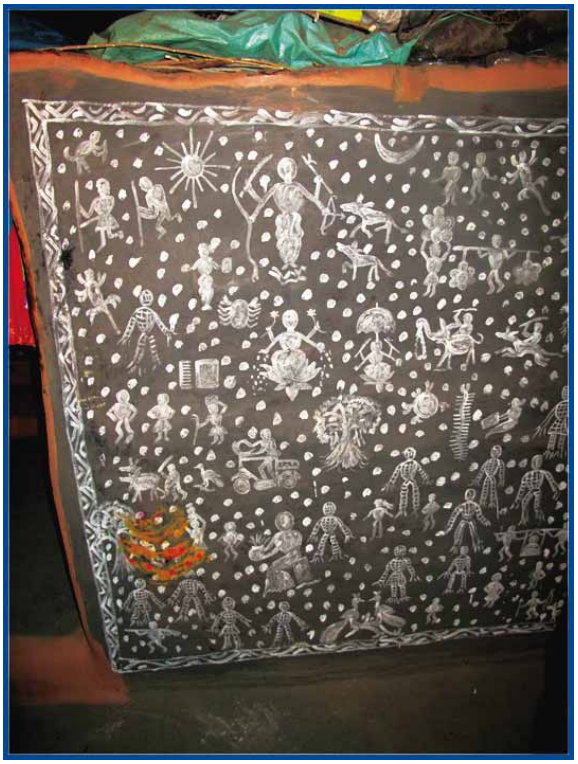


Figure 2. Painting made for a funerary ritual (Gajapati district, Odisha 2013)

wall. The man and the woman born from the god's painting are said to be the ancestors of the Sora. While in the myth a god shelters human beings, provides them food and clothes, and, above all, gives them life by making a picture spread with his own blood, in the ritual, it is humans who draw, invite the gods into their "house-painting", and feed them with blood sacrifice and vegetal offerings.

To understand what confers on the paintings their specific efficacy, we shall focus on the ritual system in which they are embedded and on the set of skills required in their production and their care. The image, indeed, is not effective without being associated with powerful words and gestures. The painting, on its own, is unable to "enchant" (Gell 1998) deities. Besides, as we shall see, it is less a matter of "enchanting" than of "compelling" them. Among the Sora, where the specialization of ritual tasks is particularly strong (Dumont 1959, Guillaume-Pey 2011), the creation and manipulation of images or objects which materialize spirits generate complex interactions between different kinds of ritual performers and their clients.

The production of a painting first requires the intervention of religious specialists called *idisu'ungmar* –for a man– or *idisu'ungboy* – for a woman, terms that literally mean "the one who paints/writes/traces". In charge of "building" houses for the spirits, these specialists are called "carpenters" in the ritual songs that accompany the creation of the images they draw on the walls. There are usually several persons specialized in the execution of *idisu'ung* in a village, who intervene for their family as well as their neighbours[19]. They are remunerated with rice, alcohol, and pieces of sacrificial meat after the performance. In Southern Odisha, according to D. Pathy, the transmission of this skill is patrilineal or avuncular and the access to the status of ritual painter in a patrilineal lineage (*birinda*) is marked by a ceremony during which a buffalo is sacrificed (Pathy 1996: 32). In Srikakulam, Northern Andhra Pradesh, the access to the status of *idisu'ungmar/boy* is not formalised by a ritual and the modalities of transmission are more flexible: a father, mother, uncle, or grand-mother can show any member of their lineage how to paint, whatever his or her gender. It is worth noting that simply having technical competences is not sufficient for one to be allowed to paint houses dedicated to the spirits. Some officiants explain that the latter order them to do it in dreams. Besides, ritual painters have to follow certain rules. Before drawing an image on the wall, they have to fast. In addition, during the performance, the only substance they can consume is the

"To understand what confers on the paintings their specific efficacy, we shall focus on the ritual system in which they are embedded and on the set of skills required in their production and their care."

[19] At Ondengsung, Sora village of Srikakulam where I stayed during my fieldwork, there are six painters, two women and four men, among 280 inhabitants.

alcohol offered to the deities. If the specialist is a woman, she should not be menstruating, as the blood may provoke the wrath of the deities. Finally, painters converted to Christianity or other religions, however technically competent they may be, are not allowed to continue to draw on their walls or those of their neighbours.

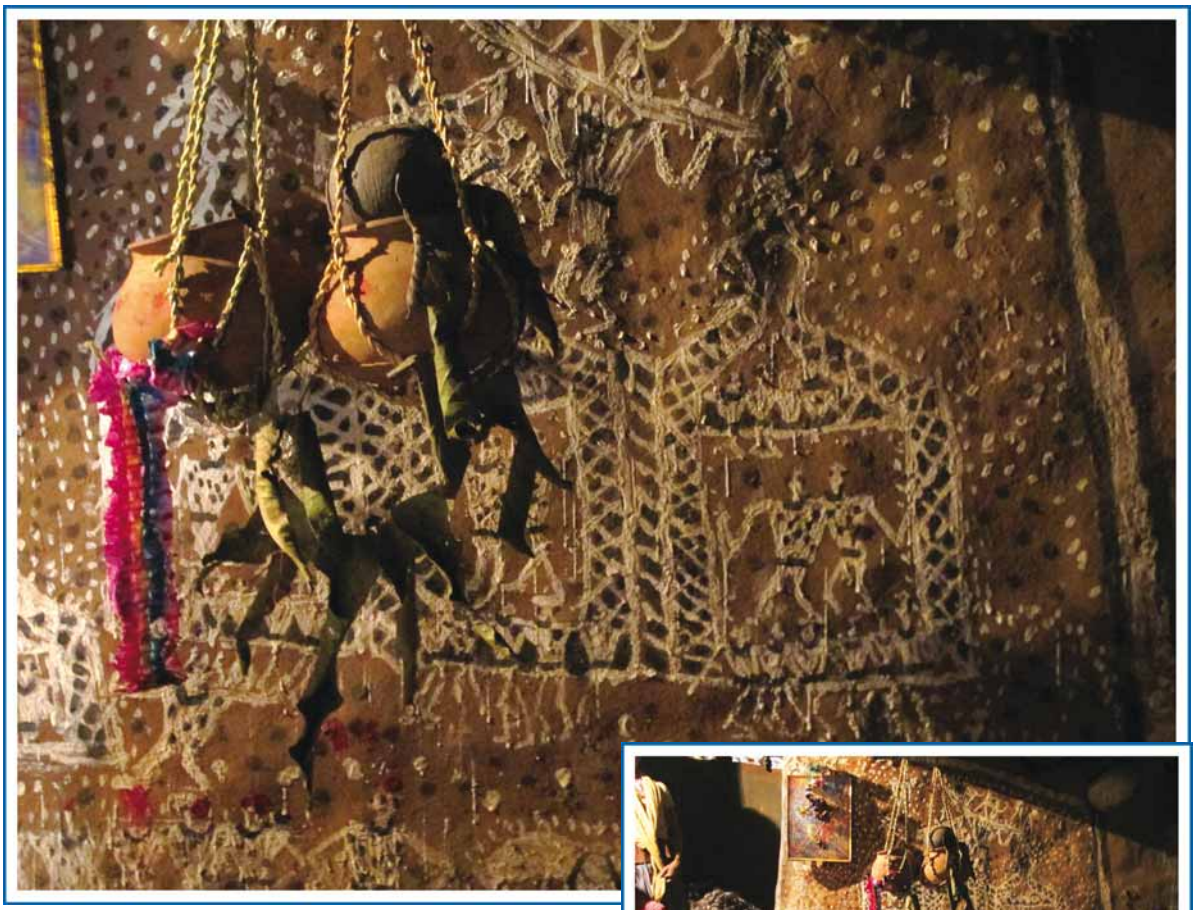
The painter is far from being the only actor on the ritual scene. The execution of powerful images is not an individual but a collective performance involving other religious specialists: it also involves the singer-priest (*boya*), who chants invocations and performs sacrifices, and the medium (*kuram*), who gives his voice to the deities he embodies during rituals. In the manner of the mural paintings made by the Warli of Maharashtra (Dalmia 1988) or by women of Mithila in Bihar (Singh 2000, Véquaud 1977), the production of *idisu'ung* is indeed accompanied by various oral performances: songs, invocations, dialogues with spirits. Different modes of expression are thus combined. The modes of convergence between visual and aural experiences can be expressed, as Madeleine Leclair (2009) emphasises, in various ways: vision can suggest sound but music can also suggest sight, triggering mental images, provoking a synaesthetic phenomenon, or even implying other registers of perception. In several societies, bursting into – and transmitting – ritual songs implies a visual medium, acting as mnemonic device (Severi 2007). In others, on the contrary, the songs guide the gestures of specialists who trace images. Thus, among the Rathwa of Gujarat (Jain 1984, Pandya 2004, Tilche 2015), musicians chant myths of creation while painters draw or "write" (*lakhvu*) – mythical scenes on the walls. For the painters, songs act as "aide-mémoire" (Jain, *op. cit.*). Then, images are "read" (*vachyu*) by mediums in trance (*badvo*), a critical reading that forces the painters to correct their work.

Among the Sora, the painter's action to be effective, must be supported by songs and seances of possession. While the painter has for duty to «build» a house for the spirits, others must convince the spirits to inhabit it[20]. By their songs, the *boya* and the *kuram* summon the spirits and invite them to watch the painting offered to them. The latter may intervene to give their opinion on the painting by the mouth of a possessed medium. Thus, mediums control the painter's work to whom they ask to complete the content of images whenever they feel that "faces" (*munka*) are missing. The painter's skill is thus evaluated during the design process, a semi-private performance whose access is restricted to the ritual officiants and to the inhabitants of the household, beneficiaries of the ritual. When the spirits – and their intermediaries on the ritual stage – are satisfied with the content, the medium washes the painter's face and arms with alcohol and blows on his ears and eyes, to keep him from deafness (*kala*) or blindness (*kadu*). Then, the singer-priest (*boya*) and the medium (*kuram*) summon by their songs one last time the spirits living in the underworld to inhabit the image. The *boya* sacrifices a goat or a chicken and spreads the blood on the painting and on the ritual objects placed around it. As with the Rathwa, the production of an image is the subject of comments, but here the performance as a whole is less a "reading" by specialists who might monopolize its interpretation and more a negotiation between the various officiants. Indeed, the sequences of possession that accompany the creation of paintings aim at convincing the spirits to accept the "house" and the sacrifice offered to them. The *olangkumboy*, mature women who are said to be particularly skilled at finding the "good words" to address the spirits, are the ones who engage the conversation with the possessed medium.

The ritual performance ends up in the main street of the village, where possessed mediums dance, surrounded by musicians playing drum (*tudum*) and flute (*pane*). This sequence, which consists in making the spirits dance, is what the villagers wait for with the utmost patience. And sometimes, some of them do not hesitate to press the religious specialists performing the ritual inside the house to finish their work quickly whenever they feel a seance of possession is lasting too long[21].

[20] For a more detailed analysis on the central part played by speech in the creation of visual medium, *cf.* Guillaume-Pey (to be published), "Tracer des désirs et contraindre les dieux. Réflexions autour de la production et de la circulation d'images rituelles chez les Sora", ASSR.

[21] People from a village of Odisha (Gajapati district) where I observed the creation of a painting and promised to give them a DVD of the ritual I filmed were very disappointed because I didn't record the dances (I had unfortunately no more battery to film the ritual until the very end).



Figures 3 a et b. Wall painting made in a dark corner of the central room of the house (Gajapati district, Odisha 2012)

Once the painting is completed, its efficacy is supported by the daily care given to it by the inhabitants of the house. Every evening, the housewife places cooked rice for the spirits in front of the images before serving her family members. And, for main village rituals, her husband assists the singer-priest when he sacrifices a chicken and spreads blood on the image and the complex of artefacts around. The Sora mural paintings, far from being isolated pictures, are instead integrated into a set of ritual objects, substances and images –some of them acting as a protective screen behind which the paintings are hidden[22]. In contrast with the divine images worshipped in Hindu temples, where the act of seeing the deity (*darshan*) is crucial (Babb 1981; Eck 1981), the Sora wall paintings, drawn in the darkest corner of the room (**Fig. 3 a, b**), are not made to be contemplated by human eyes. But nowadays the way images are perceived is changing due to the process of patrimonialization, artification (Heinich & Shapiro 2012; Levanto, Naukkarinen, & Vihma 2005) and commoditization (Appadurai 1986, Kopytoff 1986) of the ritual images and their transformation in cultural heritage. As offerings that give a tangible form as well as a

[22] Concerning the relationships between the paintings and the various objects –and more particularly the pots– by which they are surrounded, *cf*. Guillaume-Pey 2016.

dwelling place to the spirits in any particular village, these images normally concealed in the darkness of a house, as I shall now discuss, come to be exhibited for all.

2. Patrimonialization and reshaping or ritual knowledge

The status of a visual medium made to seduce deities, the techniques employed by the ritual "carpenters" and the relationships between painters and other ritual specialists are currently shifting. In static or mobile formats, images hidden in Sora villages are circulating at a regional and national level. In Bhubaneswar, the capital of the Odisha State, Sora paintings are exhibited at the Museum of Tribal Arts and Artifacts and sold in markets – particularly during the *Adivasi Mela*, an annual tribal festival. One can also see Sora paintings amongst representations of various artefacts – brass, terracotta, wood carving, etc. – made by different local communities, displayed on the walls of official buildings like the office of the Deputy Commissioner of Police. Painted on paper, canvas, or clothes, some of these images are also within reach of any internet surfer in search of exoticism. Indeed, various websites today offer panels largely consisting of Sora paintings at different prices, exportable abroad. The production and the circulation of Sora paintings is supported by the Indian government. In Odisha and in Andhra Pradesh, tribal festivals are organised every year to promote the aesthetic practices of the Sora and other local tribal groups[23]. Various social actors – Tribal Development Agencies staff members, local NGO workers, and urban educated Sora – act as mediators between the Sora painters and the coordinators of the various cultural events in which the former are invited to show their work.

The transformation of ritual images in cultural heritage, handicraft or art affects the modes of transmission of knowledge. Nowadays, it is often outside the ritual and outside the bonds of kinship that the Sora learn to paint. At Srikakulam, in Andhra Pradesh, it is during workshops organized by an NGO that young Sora villagers draw their first sketches on papers placed on the ground. Among them, we find a higher proportion of women than in the previous generation. As with the Mithila women of Bihar (Fruzzetti, Ostor, Nath Sarkar 2005) and the Bhil women of Madhya Pradesh, the commoditization of paintings is a source of empowerment for the Sora women.

Introduced in new circuits on mobile mediums, the style and the content of these paintings are shifting. These images produced to be displayed are made with new materials. Monochromes designed with rice flour are replaced with brightly coloured canvases made with acrylics and aimed at seducing new clients (**Fig. 4**). These images that can be reproduced from the same model are sometimes compared to "Xerox copies" by those who create them. If *idisu'ung* which are still drawn in villages nowadays may be used as examples, more ancient copies of ritual images are also used. Thus, a Sora painter of Odisha working for the Museum of Tribal Arts and Artifacts has been asked to reproduce the photographs of Sora paintings made in the 1940s from Verrier Elwin's book (1955) dedicated to the Sora religious practices.

In this context of reconfiguration of religious media in patrimonialised image, the painter's work is no longer submitted to the critics of ritual specialists possessed by spirits. The painter's skills, liberated from the control of local deities and of the officiants who embody them, is now evaluated by other actors and institutions: museum curators, organizers of cultural events, urban consumers wandering through tribal exhibitions and markets, etc. These new mediators rarely take into account other forms of knowledge which, at the village level, are involved in the production of a painting: the skills of the possessed mediums, the women who dialogue with spirits, the singer-priest and the musicians. The same phenomenon can be observed in the case of the wall paintings made by the Rathwa in Gujarat, where the knowledge of those who "write" the image is highlighted, whereas the expertise of those who "read" or who sing the myths of creation shown in the paintings is not recognized (Tilche 2015). The transformation of Sora paintings in cultural heritage, which brings about a de-ritualisation of the images, eliminates one of their main features: their polysensoriality. As with the *patua* from Bengal (Hauser 2002) or the *kalam* from Kerala (Tarabout 2003), whose designs are traditionally characterized by the connection between sounds and images, the

[23] See also Rousseleau regarding the transformation of the Sora paintings in Odisha (2014).

Figure 4. Acrylic painting made for sell by Samanto, Sora painter of Sogeda (Rayagada district, Odisha 2013)

importance given to the visual component of the ritual completely negates the other sensory registers usually implied in the creation of the image.

It is only when we move from the wall to the screen, from the local to the global level, that the sonorous dimension of the paintings is sometimes enhanced. Over the last few years, Sora paintings have inspired the creation of animated films. Thus, Leslie Mackenzie, cartoonist and director of a Scottish production firm, has included the songs of a Sora female medium (*kuramboy*) of Odisha in her animated movie untitled "*Kenkentid*" – the "Bird Song" in the Sora language[24]. She invites us to travel inside a Sora painting which, through the medium of narration, becomes animated. It tells the story of a young girl who asks a *kuramboy* to help her communicate one last time with her dead bird. The *kuramboy*, a winnowing fan on her lap, starts to sing and falls into a trance. Her soul separates from her body and, in the form of a monkey, reaches the land of the dead in search of the bird which has lost its voice. This cartoon is part of a collection of five animated films inspired by the aesthetic practices of five tribal groups of Central India[25]. These animated movies have been shown in Scottish and Indian schools where children have been invited to vote for their favourite cartoon[26].

[24] The ritual paintings made by the Sora of the Puttasing valley (Southern Odisha) inspired the creation of this cartoon.

[25] *Cf.* http://www.talleststory.com/.

[26] Regarding the transformation of Sora ritual paintings in cartoons, *cf.* Guillaume-Pey ("From ritual images to animated movies: The transformative journey of the Sora paintings" (to be published).

Even though "houses for the spirits" are today exhibited, sold, and inspire the production of animated movies, this does not in any way mean that the patrimonialization, the artification and the commoditization of the Sora paintings are necessarily carried out to the detriment of the ritual performance. As with the *maithil* paintings of Bihar (Mishra and Owens 1978; Hart 1995), the arrival of the Sora pictures on the market does not lead to the disappearance of the ritual paintings. The artification and the transformation of an ephemeral ritual image into a permanent patrimonialized artefact made for exhibition or for sale may be qualified as partial since many Sora *idisu'ungmar/boy*, as with the Mithila painters, commercialise their work without completely ceasing production of wall paintings in a ritual context. Even the youngest painters who learnt to paint out from the ritual juggle their status as "tribal artist", granted to them outside the village, and their status as "ritual specialist", attributed by their kin. At Ondengsung, a village of Andhra Pradesh[27], the learning process of the youngest painters, contextualized very differently from that of their elders, does not at all delegitimate the acquisition of their skills and its application during religious events. Thus, for *Urapur,* the ritual during which the ritual paintings are renewed, Tumpi and Rani, two women in their twenties, put into practice the skills they acquired during workshops organised by an NGO. They perform in their own house as well as in their neighbours' houses. Those who sell their paintings and appropriate aesthetics codes aimed at charming urban customers, introduce some stylistic changes to the wall paintings made in the village. They tend to prefer acrylic and vivid colours to rice powder. The use of these new materials has an impact on the duration of the ritual work, the frequency of the renewal of the paintings and may also generate conflicts regarding the definition of "efficacy" between painters trained out of the village, their elders who acquired their knowledge in a ritual context, and the mediums, who usually control their work[28]. In the district of Srikakulam, where the Sora have funded a cooperative to sell various objects and clothes decorated with printed designs inspired from *idisu'ung*, a *kuramboy* notes that the young painters who work there are not able to paint on the walls: "They don't know how to paint, they just take stamps to mark sari" **(Fig 5 a,b,c)**.

Nonetheless, this reshaping of Sora ritual paintings in commodities, handicraft or art products, which enhances the painter's knowledge at the expense of the skills of other ritual specialists, allows those who sell their paintings to free themselves from the control exercised by the religious specialists of their community. Nowadays, some painters who work regularly for museums construct interpretations built upon the images they produce, sometimes even appropriate the discourse of anthropologists. The image, whose content is, as we saw, created through negotiations between ritual performers whose skills are complementary, is thus thought as a narrative by those who draw it and claim the right to decipher it. Laxman, a Sora painter of Odisha, considers the painting as a repository of the knowledge and the history of his group. This man showed me one day a book on Sora paintings written by two Odia authors for whom he was the main informant (D.P.Kar & S.N. Agarwal 2004). He was particularly eager to show me a *mantra* that would "enable anybody to become *kuram*", and he explained that like this book dedicated to them, the wall paintings display all the techniques used by *kuram*, *boya* and *regam'maran*[29]. The first ritual specialists would have, according to him, acquired their knowledge while looking at paintings. The hierarchy of knowledge is thus inverted in the discourse of this painter for whom the image, as a text to decipher, is considered as the ultimate source of ritual skills, superceding even those of the medium who, until then, still had a right to inspect his work.

Acknowledgements

This research project has been supported by the Fyssen Foundation that I warmly thank. I would also like to thank the two institutions which allowed me to carry out this project: The Institute of Cognition and Culture (School of History and Anthropology), Queen's University, Belfast, and the Study of Religions Department, University College Cork.

[27] Village located in Srikakulam district, Northern Andhra Pradesh.

[28] *Cf.* Guillaume-Pey (2016).

[29] Specialist of amulets and medicinal plants.

Figure 5 a, b et c. Printing of ritual designs on sari (Srikakulam district, Andhra Pradesh 2013)

Processus vitaux, configurations agentives et anthropologie de la vie

Perig PITROU

Chargé de recherche, CNRS Laboratoire d'Anthropologie Sociale, Collège de France

Résumé

Alors que l'anthropologie contemporaine s'attache à aborder la réalité humaine « par-delà nature et culture » (Descola 2005), il convient de réfléchir à la place à accorder aux savoirs biologiques au sein de cette science comparative qui fonde ses connaissances sur des enquêtes ethnographiques. L'enjeu est alors de surmonter la dichotomie nature/culture dans des investigations qui relient, de manière non réductionniste, des faits de culture à des mécanismes naturels. Au sein du programme « Des êtres vivants et des artefacts », soutenu par la Fondation Fyssen en 2013 et 2014, une réflexion collective s'est engagée sur ces questions, lors de deux journées d'études organisées au Collège de France et d'un colloque international qui s'est tenu au musée du quai Branly. En proposant de porter l'attention sur les modalités de l'imbrication des processus vitaux et des processus techniques, ces moments de dialogue interdisciplinaire ont montré qu'il était judicieux d'enquêter sur les « configurations agentives » au sein desquelles se manifestent les phénomènes tels que la reproduction, la croissance, la régénération, ou la sénescence – pour ne mentionner que quelques exemples. La description conjointe de l'agentivité (*agency*) à l'œuvre dans ces processus et des actions réalisées par les humains pour exercer une influence sur eux, constitue en effet une méthode féconde pour contextualiser les savoirs sur la vie. Cette démarche d'inspiration pragmatique offre des instruments analytiques pour comparer des sociétés dissemblables (traditionnelles/modernes ; occidentales/non-occidentales), dans le cadre d'une anthropologie de la vie qui étudie les variations, dans le temps et dans l'espace, des conceptions de la vie.

Mots-clés

Anthropologie de la vie, processus vitaux, processus techniques, biotechnologies

Vital processes, agentive configurations and anthropology of life

Abstract

As contemporary anthropology seeks to address human reality "beyond nature and culture" (Descola 2005), it is necessary to reflect on the place biological knowledge should be given within this comparative science that bases its knowledge on ethnographic fieldwork. The challenge is to overcome the nature/culture dichotomy through investigations that connect cultural facts to natural mechanisms in a non-reductionist way. As part of the "Living Beings and Artifacts" program, supported by the Fyssen Foundation in 2013 and 2014, two workshops were organized at the Collège de France and an international symposium was held at the Musée du Quai Branly to reflect on these issues. In proposing to pay attention to the interweaving of vital processes and technical processes, these moments of interdisciplinary dialogue have shown that it is important to investigate the "agentive configurations" within which phenomena such as reproduction, growth, regeneration, or senescence–to mention only a few–occur. The joint description of the agency at work in these processes and the actions performed by humans to influence them is indeed a fruitful method for contextualizing knowledge(s) of life. This approach, inspired by pragmatics, provides analytical tools for comparing dissimilar societies (traditional/modern, Western/non-Western), as part of an anthropology of life that studies variations in conceptions of life over time and space.

Keywords

Anthropology of life, vital process, technical process, biotechnologies

Le fait que les humains soient des êtres vivants dont l'existence est en partie déterminée par des dynamiques biologiques justifie que les sciences sociales utilisent les connaissances produites par les sciences de la nature, en particulier par la biologie, pour apporter l'éclairage le plus complet possible sur des faits de culture. Les anthropologues Gílsi Pálsson et Tim Ingold ont ainsi récemment appelé de leurs vœux au développement d'une démarche réunissant l'anthropologie sociale et l'anthropologie biologique, afin de mener des enquêtes interdisciplinaires sur les « *biosocial becomings* » (Pálsson & Ingold 2013 ; *cf.* Pitrou 2015b). L'enjeu est alors de préciser comment tirer le meilleur parti de collaborations interdisciplinaires qui prennent en compte des mécanismes naturels pour expliquer des faits sociaux d'une manière non réductionniste[1]. Or, un tel projet est loin d'être évident car, précisément, l'anthropologie sociale s'est développée au XX^e^ siècle en prenant des distances avec l'anthropologie physique, afin de délimiter un domaine propre pour ses recherches. De sorte que la promotion de projets intégrateurs non-dichotomiques (Ingold 2000 ; Descola 2005) soulève des problèmes concernant le rôle que doivent occuper les savoirs biologiques dans les investigations menées à l'interface entre la science et la société. Plus largement, il s'avère aussi crucial de réfléchir à la place que cette discipline doit réserver aux conceptions non-biologiques de la vie, notamment celles forgées dans les sociétés non-occidentales.

Afin d'apporter des éclairages sur ces questions j'ai dirigé, au sein du Laboratoire d'anthropologie sociale du Collège de France, le programme interdisciplinaire « Des êtres vivants et des artefacts », soutenu par la Fondation Fyssen en 2013-2014. Les résultats de ces recherches ont été d'abord présentés au Collège de France, lors de deux journées d'étude réunissant des ethnologues mésoaméricanistes, amazonistes et océanistes. Puis, à l'occasion d'un colloque international au musée du quai Branly, des anthropologues, des philosophes, des écologues ont prolongé cette réflexion, afin d'explorer les modalités de l'imbrication des processus vitaux et des processus techniques. Dans le présent article, je souhaite démontrer qu'à travers cette problématique, on dispose d'un moyen heuristique pour comparer les variations, dans le temps et dans l'espace, des conceptions de la vie (Pitrou, Coupaye et Provost 2016 ; Pitrou 2014, 2016).

Anthropologie et biologie : quelle interdisciplinarité ?

Déjà chez Durkheim, la place réservée à la biologie dans la construction d'une science sociale telle que la sociologie se révèle ambivalente. Elle est d'abord un modèle à imiter : de même que la biologie s'est constituée en se consacrant à l'étude de phénomènes spéciaux, irréductibles aux explications physico-chimiques, la sociologie s'affirme comme une démarche scientifique qui porte sur un domaine propre du réel. Mais, dans le même temps, l'étude de ces « faits sociaux » incite Durkheim (2009 [1895, 1901]) à affirmer que la science qu'il fonde doit développer des explications strictement sociologiques, rompant avec les explications biologiques et sociologiques. Pourtant, en dépit de l'affirmation initiale de l'autonomie des sciences sociales, le projet d'une anthropologie intégrative est rapidement esquissé, par exemple dans « Les techniques du corps » (1985 [1934]), où Mauss trace un programme pour enquêter sur des « montages physio-psycho-sociologiques » ou sur des phénomènes « biologico-sociologiques ». Les pratiques liées à l'éducation ou au cycle de vie constituant des ordres de faits privilégiés pour observer des phénomènes à l'interface entre la nature et la société.

Les pratiques thérapeutiques se révèlent également instructives, en premier lieu parce que les travaux sur les médecines traditionnelles attestent de la diversité des conceptions du corps selon les contextes culturels – la diffusion de la biomédecine occidentale, n'empêchant pas qu'existent des « biologies locales » (Lock & Nguyen 2010). En effet, les savoirs biologiques et médicaux dépendent grandement des contextes culturels au sein desquels ils apparaissent, comme l'établissent les travaux sur les « biosociabilités » (Rabinow 1996) – et plus globalement les recherches menées dans le domaine des *Science and Technology Studies*. Tout en identifiant comment les conditions biologiques, d'un

[1] Comme le déclarait Pálsson il y a quelques années : « *The big challenge for anthropology now is to realign the biological and the social on new terms in a nonreductionist fashion* » (2012 : S 194). Sur cette question, voir par exemple la critique de la sociobiologie par Marshall Sahlins (1976).

individu ou d'une population, exercent une influence sur les manières de créer des collectifs – on pense par exemple aux associations de malades –, ces investigations montrent comment la construction des savoirs scientifiques gagne à être mise en rapport avec des conditions politiques, idéologiques et économiques. Un des enjeux théoriques, pour l'anthropologie de la médecine et pour les STS, est alors d'éclairer comment l'existence des « formes vivantes » (*Life Forms*) coexistant au sein d'un même environnement – les humains, les animaux, les végétaux, mais aussi les micro-organismes – sont organisées selon des « formes de vie » (*Forms of Life*), c'est-à-dire des systèmes de règles qui régissent les rapports entre ces êtres (Helmreich 2009).

Dans la synchronie, cela invite à explorer la collaboration qui s'établit entre diverses espèces. Ainsi, dans *The life of cheese*, Heather Paxson (2013) propose-t-elle d'étudier la production artisanale du fromage dans certaines régions des États-Unis en examinant comment les différents agents (brebis, chiens, microorganismes) interagissent au sein de ce qu'elle appelle des « *Ecologies of Production* ». Sur un axe diachronique, la plasticité du vivant explique que les humains font plus que coordonner leurs actions avec des non-humains : ils participent aussi au façonnage de nouvelles formes élaborées en fonction des fins humaines. C'est pourquoi, dans son introduction à *Industrializing Organisms*, Edmund Russel (2004) suggère que, plutôt que d'opposer le développement des techniques mécaniques et l'utilisation des animaux, il convient de considérer que « *industrialisation was a biological as well as a mechanical process. Machines, plants, and animals coexisted, industrialization needed living organims to suceed* » (2004 :2). Pour ne pas demeurer partielle, l'histoire des techniques ne doit donc pas seulement se pencher sur les relations humains/machines : elle gagne à étudier les interactions « humains-machines-nature ». Au sein de cette « histoire évolutionnaire » ou des « *ecologies of production* », on comprend donc que

Figure 1. Dans sa monographie consacrée aux Abelam de Papouasie-Nouvelle-Guinée, Ludovic Coupaye envisage les ignames comme des "Growing Artefacts" produits lors d'une chaîne opératoire.

la distinction entre « être vivant » et « artefact » devient peu opératoire pour comprendre la complexité des interactions et des évolutions qui caractérisent les rapports entre les humains et les autres êtres vivants. Il s'avère alors plus pertinent de porter l'attention sur l'imbrication des processus vitaux et des processus techniques.

« Les humains ne sont pas seulement soumis à des processus biologiques : en prenant conscience de ces derniers, ils inventent des moyens individuels et collectifs pour agir dessus. »

L'étude des processus

La notion de processus évite de traiter la vie comme un phénomène uniforme. À l'instar de Canguilhem (1992 [1951]), qui la définissait comme un « ordre de propriétés », l'analyse gagne à se pencher sur une variété de phénomènes que les humains perçoivent dans leur corps et dans la nature : par exemple, la reproduction, la croissance, l'animation, la régénération et la sénescence des individus, mais aussi la diversité des relations qui s'établissent entre eux (mutualisme, prédation, parasitisme, etc.). La prise en compte de la pluralité des processus observables chez les êtres vivants permet, de surcroît, d'étudier la vie comme un phénomène dynamique, se déployant à plusieurs échelles spatio-temporelles. Sous cet angle, par-delà le fonctionnement individuel des organismes, c'est l'idée de cycles et de systèmes écologiques qu'on aborde. De surcroît, dans la mesure où la notion de processus permet aussi de décrire la séquentialité et l'hétérogénéité des opérations que les humains exécutent lorsqu'ils sont engagés dans des activités techniques, elle offre un instrument conceptuel commun pour étudier comment les êtres vivants et les artefacts sont produits (Coupaye 2013, Fig. 1).

Une caractéristique essentielle des êtres vivants réside dans leur capacité à établir des relations avec leur environnement, constitué à la fois par d'autres êtres vivants et par des éléments abiotiques. La multiplicité des interactions dans lesquelles ces êtres sont plongés – pour agir sur et réagir – et le fait qu'un environnement soit en définitive la résultante de ces interactions (Margulis 1988), constitue un bon argument pour traiter la vie dans une perspective pragmatique, comme un ensemble d'actions. Or, parmi les êtres vivants, les humains sont sans conteste ceux qui disposent des modalités d'actions les plus sophistiquées à travers les techniques, intellectuelles et matérielles, qu'ils ont développées pour comprendre les processus vitaux et les prévoir. Les humains ne sont pas seulement soumis à des processus biologiques : en prenant conscience de ces derniers, ils inventent des moyens individuels et collectifs pour agir dessus. Que ces techniques renvoient à des procédés cognitifs – par exemple les taxinomies –, à des techniques du corps ou à des dispositifs technologiques employés pour cultiver des végétaux ou utiliser des « produits animaux » (Sigaut 1980), c'est toujours par le biais de médiations, intellectuelles et matérielles, que les humains entrent en relation avec les êtres vivants. Par conséquent, la compréhension de ce qu'est la vie ne peut faire l'économie des connaissances fournies par l'anthropologie qui s'appuie sur des données ethnographiques pour porter un regard réflexif sur les contextes pragmatiques et technologiques dans lesquels les sociétés instaurent divers rapports avec les êtres vivants.

Plutôt que de traiter les êtres vivants ou les processus vitaux comme s'ils étaient détachés d'un environnement humanisé, il se révèle donc instructif de décrire leur agentivité (*agency*) propre, conjointement à l'agentivité déployée par les humains quand ils cherchent à les connaître et les contrôler (Pitrou 2015). Heuristiquement, il est fécond d'intégrer dans un même ensemble analytique, l'examen des processus vitaux en tant que tels, celui des mécanismes et des agents – généralement non-humains – qui produisent ces processus vitaux et, enfin, celui des actions que les humains exercent pour les influencer (Fig. 2).

En mettant en avant l'importance des techniques, un tel schéma aide à affiner la compréhension des types d'interventions que les humains exercent sur le vivant. Cela ne signifie pas pour autant qu'il faille les traiter comme les maîtres et possesseurs d'un tel domaine : où que se situe l'avancée des technologies, les humains font au contraire l'expérience d'une dimension d'altérité et d'incertitude chez les êtres vivants. C'est pourquoi, en toute rigueur, la restitution de

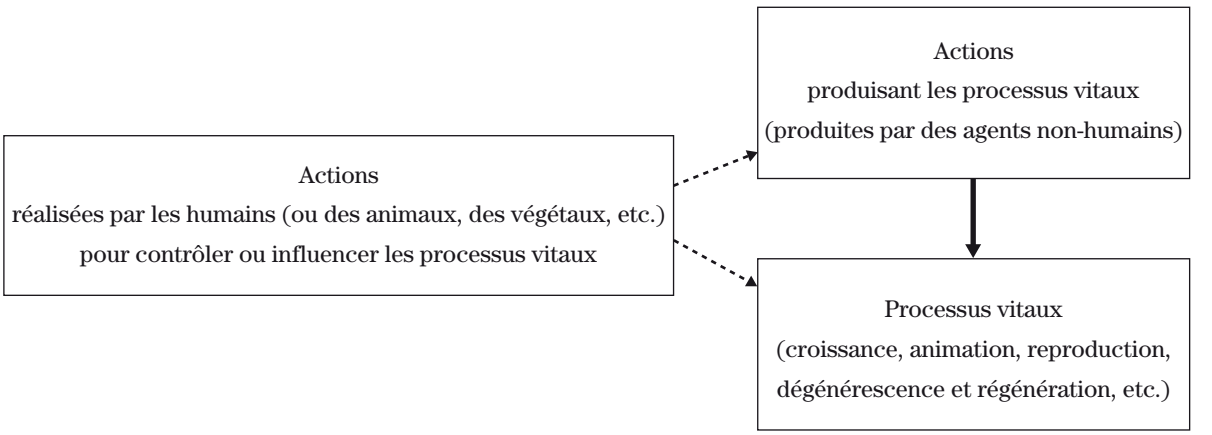


Fig. 2. Processus vitaux et configurations agentives. Les flèches en pointillés indiquent que les humains peuvent agir, directement ou indirectement, sur les processus vitaux pour les orienter, mais seulement lorsqu'ils existent au préalable.

la distribution de l'agentivité peut s'attacher à montrer l'influence des non-humains sur les humains autant qu'à suivre les modalités des actions exercés par les humains sur les non-humains. En tout état de cause, la notion de configuration agentive constitue un élément clé pour engager une réflexion anthropologique : plutôt que de comparer des objets, cette dernière gagne en effet à comparer des relations.

L'anthropologie de la vie et les configurations agentives pour étudier la diversité des conceptions de la vie

En contextualisant les conceptions de la vie, une approche en termes d'agentivité et de processus présente l'intérêt de faire entrer dans un même cadre analytique les savoirs biologiques et les conceptions non-occidentales de la vie. En comparant des données ethnographiques de nombreuses sociétés humaines, Philippe Descola (2005) a démontré l'existence d'une variation, dans le temps et l'espace, des conceptions de la nature. De même, on peut soutenir que les humains ne perçoivent pas partout le vivant de manière similaire et, surtout, qu'ils produisent des explications très diverses pour en rendre compte. Il existe certes des mécanismes cognitifs fondamentaux, grâce auxquels les humains font des inférences, implicites ou explicites, à propos de phénomènes tels que la croissance, la reproduction ou la sénescence. Mais, dans la mesure où les mécanismes produisant ces phénomènes demeurent soustraits aux regards, les hypothèses forgées pour les rendre intelligibles demeurent très variées, y compris dans le domaine scientifique (Helmreich 2011). Pour l'anthropologie de la vie, un des enjeux est donc de comprendre comment des variations culturelles dans la perception des processus vitaux (Bloch 1998) et dans la formulation de ce qu'on peut appeler des théories de la vie s'appuient sur un socle cognitif commun.

Un des principaux écueils menaçant l'anthropologie en général, et l'anthropologie de la vie en particulier, réside dans l'instauration d'une dichotomie entre *The West and the rest* qui interdirait la comparaison entre les sociétés humaines. Il ne saurait être question de méconnaître la spécificité des pouvoirs sur le vivant que la science contemporaine rend possible, dans le domaine de l'agronomie ou de la médecine par exemple. Cela ne veut pourtant pas dire que les innovations scientifiques et technologiques produiraient des effets similaires dans toutes les sociétés modernes. La variété des débats bioéthiques que ces innovations suscitent selon les pays – que l'on pense aux questions relatives aux thérapies géniques ou à la procréation médicalement assistée –, prouve que les institutions sociales et les ontologies propres aux sociétés humaines génèrent une multiplicité de systèmes de valeurs (esthétiques, morales, juridiques) pour régler les rapports avec le vivant. Par ailleurs, même si, du fait d'une illusion de perspective (Lévi-Strauss 1962), les techniques mobilisées dans des sociétés traditionnelles – les « biotechnologies archaïques », comme les appelait Dagognet – apparaissent en général moins sophistiquées que celles des sociétés modernes, il serait illogique de ne pas intégrer l'expérience

multiséculaire de ces groupes humains dans une analyse comparative visant à établir les liens entre les systèmes de pratiques et conceptions du vivant.

Par conséquent, par contraste avec des approches clivées qui étudient soit les biotechnologies contemporaines, soit les savoirs traditionnels, la restitution des configurations agentives et l'étude des processus présentent l'avantage d'insérer dans un même modèle analytique des pratiques anciennes (élevage, jardinage, agriculture) et modernes (biomédecine, biologie de synthèse, *do-it-yourself biology*, biodesign). Ce faisant, on favorise le dialogue entre des traditions méthodologiques très diverses – notamment les STS et l'ethnologie des sociétés non-occidentales. Dans cette perspective, l'enjeu est de déterminer les corrélations entre la pluralité des techniques et la pluralité des conceptions du vivant que les humains élaborent. Il s'avère en particulier pertinent d'étudier la situation de circularité qui existe entre deux rapports unissant le vivant et la technique. D'une part, le fonctionnement des êtres vivants est souvent interprété par analogie avec des activités techniques ou des artefacts ; par exemple : penser la morphogenèse comme une activité de poterie ou l'organisme comme une machine. D'autre part, ce sont les êtres vivants eux-mêmes qui sont traités et manipulés à travers des techniques comme, par exemple, lorsque l'on traite le corps d'un enfant comme un pot (dans certaines sociétés amazoniennes) ou qu'on « répare » le corps humain en greffant certains organes.

De surcroît, la question de la technique ouvre la réflexion épistémologique sur le problème plus vaste de sa place dans les mécanismes évolutifs. L'influence des artefacts sur les capacités cognitives est telle que, par certains aspects, les techniques humaines constituent un opérateur de changement qui introduit une rupture radicale dans l'histoire des espèces (Prochiantz 2012). Cependant, dans la mesure où l'on a pu parler de « bricolage évolutif » (Jacob 1977) pour décrire la manière dont les êtres vivants combinent et assemblent des éléments pour former des organismes, il s'avère aussi possible d'envisager l'inventivité humaine comme une manifestation, certes extrêmement sophistiquée, d'un mouvement plus vaste à l'œuvre dans la nature. Dans cette perspective, l'étude systématique des discontinuités et des continuités existant entre les techniques humaines et les mécanismes biologiques constitue une autre direction dans laquelle l'anthropologie de la vie gagne à développer une approche interdisciplinaire.

Remerciements

Je tiens à remercier la Fondation Fyssen pour le soutien apporté au programme « Des êtres vivants et des artefacts ». Outre les deux journées d'études au Collège de France et le colloque international organisé au musée du quai Branly en 2013-2014, ce projet collectif s'est prolongé dans le cadre des activités de la Pépinière interdisciplinaire CNRS-PSL « Domestication et fabrication du vivant » (https ://domesticationetfabricationduvivant.wordpress.com). Créée par la mission pour l'interdisciplinarité du CNRS pour la période 2014-2016, cette structure, dirigée par Ludovic Jullien (Université Pierre et Marie Curie – UMR Pasteur) et moi-même a pour objectif de fédérer un réseau de chercheurs en sciences de la nature et en sciences humaines et sociales pour réfléchir à des problématiques communes liées à la question du vivant. Au sein de cette configuration, une équipe « Anthropologie de la vie et des représentations du vivant » a été créée par Dimitri Karadimas et moi-même au sein du Laboratoire d'anthropologie sociale (http ://las.ehess.fr/index.php ?2408).

Bibliographie

- Bloch, Maurice. 1998. *How we think they think: anthropological approaches to cognition, memory, and literacy*. Boulder, Westview Press.
- Canguilhem, Georges. 1992 [1951]. *La connaissance de la vie*. Paris, Vrin.
- Coupaye, Ludovic. 2013. *Growing artefacts, displaying relationships: yams, art and technology amongst the Nyamikum Abelam of Papua New Guinea*. New-York ; Oxford, Berghahn.
- Descola, Philippe. 2005. *Par-delà nature et culture*. Paris, Gallimard.
- Durkheim, Emile. 2009 [1895, 1901]. *Les règles de la méthode sociologiques*. Paris, Gallimard.
- Helmreich, Stefan. 2009. *Alien Ocean: Anthropological voyages in microbial seas*. Berkeley, Los Angeles, University of California Press.
- Helmreich, Stefan. 2011. What was life? Answers from three limit biologies. *Critical Inquiry* 37 (4), p. 671-696.

• Ingold, Tim. 2000. *The perception of the environment*. New York, Routledge.

• Ingold, Tim, et Gísli Pálsson (éds). 2013. *Biosocial becomings: integrating social and biological anthropology*. Cambridge, Cambridge University Press.

• Jacob, François. 1977. Evolution and tinkering. *Science* 196, 4295, p. 1161-1166.

• Lévi-Strauss, Claude. 1962. *La pensée sauvage*. Paris, Plon.

• Lock, Margaret, et Vinh-Kim Nguyen. 2010. *An anthropology of biomedicine*. Chichester, Wiley-Blackwell.

• Margulis, Lynn. 1988. *Symbiotic planet: a new look at evolution*. Londres, Weidenfeld & Nicolson.

• Mauss, Marcel. 1985 [1934]. Les techniques du corps, *in Sociologie et anthropologie*. Paris, Presses Universitaires de France.

• Pálsson, Gílsi. 2012. Decode Me! Anthropology and Personal Genomics. *Current Anthropology* 53 (5), p. S185-S195.

• Paxson, Heather. 2013.*The life of cheese*. Berkeley, University of California Press.

• Pitrou, Perig. 2014. La vie, un objet pour l'anthropologie? Options méthodologiques et problèmes épistémologiques. *L'Homme* 212, p.159-189.

• –. 2015. Life as a process of making in the Mixe Highlands (Oaxaca, Mexico): towards a 'general pragmatics' of life. *Journal of the Royal Anthropological Institute* 21 (1), p. 86–105.

• –.2015b. *An anthropology beyond nature and culture?* Review of Biosocial becomings: integrating social and biological anthropology, edited by Tim Ingold and Gisli Pálsson, Cambridge : Cambridge University Press, 2013. *Somatosphere (http ://somatosphere.net/2015/08/an-anthropology-beyond-nature-and-culture-tim-ingold-and-gisli-palssons-edited-volume-biosocial-becomings.html)*.

• –.2016. Numéro Special « Action rituelle, mythe, figuration. L'imbrication des processus vitaux et des processus techniques en Mésoamérique et dans les Basses-Terres d'Amérique du Sud ». *Revista de Antropologia*.

• Pitrou, Perig, Ludovic Coupaye, et Fabien Provost (éds). 2016. *Des êtres vivants et des artefacts. L'imbrication des processus vitaux et des processus techniques*. Paris, Les actes de colloque du musée du quai Branly (https :// actesbranly.revues.org/647).

• Prochiantz, Alain. 2012. *Qu'est-ce que le vivant ?* Paris, Seuil.

• Rabinow, Paul. 1996. Artificiality and Enlightenment: from sociobiology to biosociality. P. Rabinow (éd) *Essays on the anthropology of reason*. Princeton, Princeton University Press.

• Russell, Edmund. 2004. The garden in the machine: Toward an evolutionary history of technology in *Industrializing organisms: Introducing evolutionary history* (Susan R. Schrepfer & Philip Scranton, eds).

• Sahlins, Marshall David. 1976. *The use and abuse of biology: an anthropological critique of sociobiology*. Ann Arbor, University of Michigan Press.

• Sigaut, François. 1980. Un tableau des produits animaux et deux hypothèses qui en découlent. *Production pastorale et société* 7, p. 20-26.

The fact that humans are living beings whose existence is in part determined by biological dynamics justifies using the knowledge produced by the natural sciences, especially biology, within the social sciences in order to attain the most comprehensive insights into cultural facts. Anthropologists Gílsi Pálsson and Tim Ingold have recently called for the development of an approach combining social anthropology and biological anthropology in order to conduct interdisciplinary investigations into "biosocial becomings" (Pálsson & Ingold 2013; see also Pitrou 2015b). The challenge is to make the most of interdisciplinary collaborations that take natural mechanisms into account to explain social facts in a non-reductionist way.[2] But it is far from clear how to do this, since social anthropology developed in the twentieth century precisely by distancing itself from physical anthropology and delineating its own specific area of research. Thus, projects like Ingold's (2000), and Descola's (2005), which promote integrating biology and anthropology in a non-dichotomous way, raise

[2] As Pálsson declared a few years ago, "The big challenge for anthropology now is to realign the biological and the social on new terms in a non-reductionist fashion" (2012: S 194). On this issue, see for example Marshall Sahlins' critique of sociobiology (1976).

questions about the role of biological knowledge in investigations at the interface of science and society. More broadly, it is crucial to reflect on the place anthropology should give to non-biological concepts of life, especially those created in non-Western societies.

To shed light on these issues, with support from the Fyssen Foundation, I led the interdisciplinary program "Living beings and artifacts" in 2013-2014 within the Laboratoire d'anthropologie sociale of the Collège of France. The research results were first presented at the Collège de France over the course of two days of study that brought together ethnologists specializing in Mesoamerica, Amazonia, and Oceania. Then, at an international conference held at the Musée du Quai Branly, anthropologists, philosophers, and ecologists came together to continue this reflection and explore the various ways in which vital processes and technical processes are interwoven. In this article, I wish to demonstrate that this problematic provides us with a heuristic method for comparing various conceptions of life across space and time (Pitrou, Coupaye and Provost 2016; Pitrou 2014, 2016).

Anthropology and biology: what kind of interdisciplinarity?

Ever since Durkheim, biology's place in constructing social sciences such as sociology has been ambivalent. First, it is a model to imitate: just as biology shaped itself by studying phenomena that cannot be reduced to physical-chemical explanations, sociology defines itself as a scientific approach that addresses its own domain of reality. But at the same time, the study of these "social facts" led Durkheim (2009 [1895, 1901]) to maintain that the science he founded had to develop strictly sociological explanations, breaking with biological and physical explanations. Yet despite this initial assertion of the autonomy of the social sciences, plans for an integrative anthropology were soon outlined, for example in Mauss's "Techniques du corps" (1985 [1934]), where the author describes a research program that would investigate "physical-psychological-sociological montages" and "biological-sociological" phenomena. Practices related to education and to the cycle of life are particularly useful for observing phenomena at the interface between nature and society.

Therapeutic practices are also instructive, because works focusing on traditional medicine attest to the diversity of conceptions of the body in different cultural contexts–the spread of Western biomedicine does not mean that "local biologies" (Lock & Nguyen 2010) do not also exist. Indeed, biological and medical knowledge are highly dependent on the cultural contexts in which they appear, as work on "biosociabilites" (Rabinow 1996) and more generally research in the field of Science and Technology Studies (STS) has shown. Such investigations identify how the biological conditions of an individual or population influence the ways in which community is created–here we may think of patients' associations, for example–and show how scientific knowledge can gain by being connected to political, ideological, and economic circumstances. Thus, one of the theoretical challenges for the anthropology of medicine and for Science and Technology Studies is to illuminate how various "Life Forms" that coexist within the same environment–humans, animals, plants, as well as micro-organisms–are organized according to "Forms of Life," that is to say, systems of rules that govern the relations between these beings (Helmreich 2009).

On a synchronic axis, this invites us to explore various forms of inter-species collaborations. Thus, in *The life of cheese* Heather Paxson (2013) studies artisanal cheese production in certain regions of the United States by examining how different agents (sheep, dogs, microorganisms) interact within what she calls "ecologies of production." On a diachronic axis, the plasticity of the living explains the fact that humans do more than coordinate their actions with non-humans: they also participate in shaping new forms which are developed for human purposes. This is why, in his introduction to *Industrializing Organisms*, Edmund Russell (2004) explains that rather than opposing the development of mechanical techniques to the use of animal power, we must understand that "industrialization was a biological as well as a mechanical process. Machines, plants, and animals coexisted, and industrialization needed to living organisms to succeed" (2004, 2). In order to be complete, the history of technology must therefore not only look at relationships between humans and machines, it must also study interactions between human, machines, and nature. By studying "evolutionary history" and "ecologies of production," it

becomes clear that the distinction between "living being" and "artifact" is of little use for understanding the complex interactions and developments that characterize the relationships between humans and other living beings. It turns out to be more important to focus attention on the interweaving of vital processes and technical processes.

The study of processes

The concept of process makes it possible to avoid treating life as a uniform phenomenon. As Canguilhem (1992 [1951]), who defined life as a "class of properties," showed us, analysis benefits from addressing the wide variety of phenomena that humans perceive in their bodies and in nature–for example, reproduction, growth, animation, regeneration, and senescence in individuals–as well as the diversity of relationships that develop between them (mutualism, predation, parasitism, etc.). Taking the plurality of processes observable in living beings into account allows us, moreover, to study life as a dynamic phenomenon, one that occurs at multiple spatial and temporal scales. From this angle, we can go beyond the individual functioning of organisms and begin to tackle the idea of cycles and ecological systems. In addition, to the extent that the notion of process makes it possible to describe the sequentiality and heterogeneity of the operations humans perform when engaged in technical activities, it provides a conceptual tool for studying how both living things and artifacts are produced (Coupaye 2013; Fig. 1).

A key feature of living beings is their ability to build relationships with their environment, which is made up of both other living beings and abiotic elements. The multiplicity of interactions–acting on and reacting–in which these beings are immersed and the fact that a given environment is ultimately the result of these interactions (Margulis 1988) constitute a good argument for treating life from a pragmatic perspective, as a set of actions. But among living beings, it is

Figure 1. In its monography on Abelam of Papouasia-New-Guinea, Ludovic Coupaye studies yams as "Growing Artefacts", produced through a "chaîne opératoire" (operational sequence).

undoubtedly humans who have the most advanced modes of acting, through the intellectual and material techniques they have developed for understanding and predicting vital processes. Humans are not only subject to biological processes: in becoming aware of them, they invent individual and collective means for acting on them. Whether the skills involved are cognitive proceses (such as establishing taxonomies), techniques of the body, or technological devices and strategies for growing plants and making use of "animal products" (Sigaut 1980), it is always through intellectual and material mediations that humans enter into relationships with living beings. Therefore, the understanding of life must draw on the knowledge provided by anthropology, which is based on ethnographic data, to take a reflexive view of the pragmatic and technological contexts in which societies establish relationships with various living beings.

"Humans are not only subject to biological processes: in becoming aware of them, they invent individual and collective means for acting on them."

Rather than treating living beings and vital processes as if they are detached from a humanized environment, it is instructive to describe their specific agencies in conjunction with the agency of the humans who seek to know and control them (Pitrou 2015). Heuristically, it is fruitful to integrate into a single analytic set the examination of vital processes as such, the study of the mechanisms and agents (generally non-human) that produce these vital processes and, finally, the analysis of the actions humans take to influence them.

By highlighting the importance of techniques, such a schema helps refine our understanding of types of human intervention on the living. This does not mean that we should see humans as the masters and rulers of such a domain: no matter where advances in technology occur, humans experience the otherness and uncertainty of living beings. This is why, to be rigorous, a description of the distribution of agency must seek to show the influence of non-humans on humans as well as to trace the modes of human actions on non-humans. In any event, the notion of agentive configuration is a key element of anthropological reflection, which can benefit from comparing relationships rather than objects.

Anthropology of life and agentive configurations for studying the diversity of conceptions of life

By contextualizing concepts of life, an approach based on agency and process presents the advantage of being able to integrate biological knowledge and non-Western conceptions of life into a common analytical framework. Comparing ethnographic data from many societies, Philippe Descola (2005) has demonstrated the variations in conceptions of nature that exist across time and space. Similarly, one can argue that humans

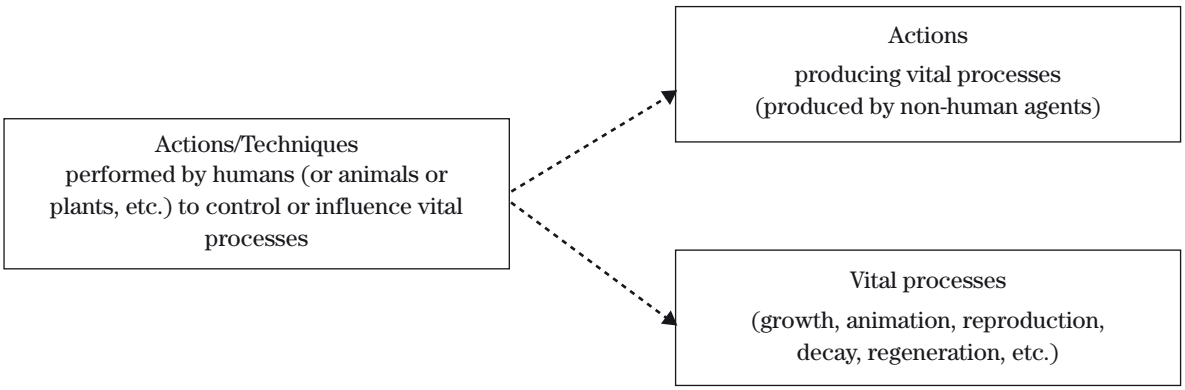


Fig. 2. Vital processes and agentive configurations. The dashed arrows indicate that humans can act on vital processes directly or indirectly, to guide them, but only where they exist beforehand.

across the globe do not perceive the living in the same way and, above all, produce very different explanations to account for life and living beings. Certainly, there are fundamental cognitive mechanisms humans use to make implicit or explicit inferences about phenomena such as growth, reproduction, or senescence. But to the extent that the mechanisms producing these phenomena remain hidden from view, the assumptions created to make them intelligible are highly varied, including within science (Helmreich 2011). One of the challenges for the anthropology of life is to understand how cultural variations in the perception of vital processes (Bloch 1998) and in the formulation of what may be called theories of life share a common cognitive base.

One of the main dangers threatening anthropology in general and the anthropology of life in particular is the establishment of a dichotomy between "the West and the rest" that would prohibit comparison between human societies. There can be no question of not recognizing the specific powers over the living that contemporary science makes possible in the fields of agriculture and medicine, for example. But this does not mean that scientific and technological innovations have similar effects in all modern societies. The variety of bioethical debates these innovations spark in different countries–for example, questions surrounding gene therapy or assisted reproduction–demonstrates that the social institutions and ontologies specific to various human societies generate a multiplicity of values systems (aesthetic, moral, and legal) that regulate relations with the living. Moreover, even if due to an illusion of perspective (Lévi-Strauss 1962), the techniques used in traditional societies–"archaic biotechnology" as Dagognet termed it–tend to appear less sophisticated than those of modern societies, it would be illogical not to include these human groups' centuries of experience in a comparative analysis seeking to establish links between systems of practices and concepts of life.

Therefore, in contrast to divided approaches that study either contemporary biotechnology or traditional knowledge, the advantage of studying agentive configurations and processes is that ancient practices (livestock, gardening, agriculture) and modern ones (biomedicine, synthetic biology, do-it-yourself biology, biodesign) can be integrated into the same analytical model. Doing so promotes dialogue between very different methodological traditions, in particular between STS and the ethnology of non-Western societies. In this perspective, the challenge is to determine the correlation between the plurality of techniques and the plurality of conceptions of the living that humans develop. It is particularly important to study the circularity between two relationships that unite the living and technology. On the one hand, the functioning of living beings is often interpreted by analogy with technical activities or artifacts; e.g., morphogenesis is thought of in terms of pottery-making, or the body is seen as a machine. On the other hand, living beings themselves are treated and manipulated through various techniques: for example, in some Amazonian societies, the body of an infant is thought of as a piece of pottery, while the biomedical grafting of certain organs is thought to "repair" the human body.

Moreover, the question of techniques opens epistemological reflection to the larger issue of their place within the mechanisms of evolution. The influence of artifacts on cognitive abilities (Prochiantz 2012) is such that in certain respects human techniques constitute an operator of change that introduces a radical break into the history of species. However, insofar as it is possible to speak of "evolutionary tinkering" (Jacob 1977) to describe how living things combine and assemble components to form organisms, it is also possible to envision human inventiveness as a manifestation–certainly a highly sophisticated one–of a broader movement at work in nature. Thus, the systematic study of the discontinuities and continuities that exist between human technology and biological mechanisms constitutes another area in which the anthropology of life would benefit from developing a multidisciplinary approach.

Traduction de Daniela Ginsburg

Acknowledgements

I would like to thank the Fyssen Foundation for its generous support of the "Living beings and artifacts" program. In addition to the two days of study at the Collège de France and the international symposium organized at the Musée du Quai Branly in 2013-2014, this collective project continued within the framework of the CNRS-PSL ideas incubator called "Domestication and

fabrication of the living " (https://domesticationetfabricationduvivant.wordpress.com). Created by the CNRS 2014-2016 Mission pourl'interdisciplinarité, this organization, led by Ludovic Jullien (Université Pierre et Marie Curie - UMR Pasteur) and myself aims to bring together a network of scientists from the natural, human, and social sciences to reflect on shared problematics related to the question of the living. As part of this configuration, the team "Anthropology of life and representations of the living" was created by Dimitri Karadimas and myself within the Social Anthropology Laboratory (http://las.ehess.fr/index.php?2408).

Une perspective duale et développementale de la capacité à intégrer l'intention de nuire dans son jugement moral

Marine BUON

Maître de Conférences en psychologie du développement, Université de Montpellier III (Paul Valéry)

Résumé

Les premiers psychologues qui se sont penchés sur la nature de nos capacités morales étaient rationalistes, considérant que seules nos capacités à articuler de manière délibérée et rationnelle différents principes moraux nous permettaient d'acquérir une maturité morale. La perspective intuitionniste a cependant grandement fragilisé ce courant en démontrant que nos jugements moraux reposaient en grande partie sur des processus intuitifs et émotionnels. Dans ce travail, nous explorons la validité théorique et empirique d'une perspective « duale » dans laquelle le développement de la capacité à générer des jugements moraux sur l'intention des agents reposerait sur une interaction complexe entre des processus affectifs/intuitifs et des processus plus coûteux en ressources cognitives, tels que les capacités de théorie de l'esprit et le contrôle inhibiteur.

Mots-clés

Jugement moral, développement moral, intuition, empathie, théorie de l'esprit, inhibition

A dual and developmental perspective of the ability to generate intent-based moral judgment

Summary

The first moral psychologists who worked on the psychological basis on moral judgment were rationalists, claiming that only conscious, deliberate and effortful processes enable us to generate mature moral judgments. Yet, this theoretical perspective has largely been jeopardized by the intuitionist perspective according to which our moral competencies mostly rely on emotional and intuitive processes. In this work, we explored the validity of a dual-process perspective whereby both emotional/intuitive and non-emotional/costly processes may account for the development of our moral competences. More specifically, we propose and explore the validity of a theoretical model according to which the development of intent-based moral judgment relies on critical interaction bewteen emotional processes, theory of mind capacities and inhibitory control resources.

Keywords

Moral cognition, moral development, intuitions, empathy, theory of mind, inhibition

De l'intuition morale à une perspective duale de nos compétences morales

« Julie et Marc sont frères et sœurs. Une nuit, ils se retrouvent sur une plage et décident qu'il serait intéressant et drôle s'ils essayaient de faire l'amour. Au final, ce serait une nouvelle expérience pour tous les deux. Julie prenait déjà la pilule et Marc a tout de même utilisé un préservatif, par précaution. Ils ont tous les deux apprécié de faire l'amour mais ont décidé de ne pas recommencer. Ils gardent cette nuit comme un secret spécial qui fait qu'ils se sentent encore plus proches l'un de l'autre. » (Traduit de Haidt, 2001, p. 814)

La majorité des personnes qui entendent cette histoire considère immédiatement que faire l'amour entre frères et sœurs est moralement inacceptable. Ce n'est qu'après avoir formé un tel jugement qu'ils cherchent des justifications

rationnelles à leur point de vue. Ils peuvent ainsi invoquer le danger d'avoir des enfants entre personnes consanguines, du moins jusqu'à ce qu'on leur rappelle que Marc et Julie utilisent deux moyens de contraception efficaces. Ils peuvent également évoquer la possibilité que l'un des deux protagonistes soit blessé psychologiquement par cette relation en dépit du fait qu'il est clairement précisé qu'il ne leur arrive aucun mal. Certaines personnes répondent, elles, qu'elles ne savent pas, qu'elles ne peuvent pas expliquer leur point de vue, mais qu'elles restent convaincues qu'un tel comportement est mal (traduit de Haidt, 2001).

Ce constat d'un individu affirmant avec certitude qu'une action est immorale, sans pour autant parvenir à fournir de justification raisonnable, a révolutionné l'étude des processus psychologiques impliqués dans la cognition morale. Ce phénomène a en effet largement fragilisé la perspective rationaliste (Kohlberg, 1969 ; Piaget, 1932) selon laquelle nos compétences morales reposeraient sur l'articulation délibérée de principes et de valeurs, particulièrement coûteuse en termes de ressources cognitives. Il a donné lieu à la perspective intuitionniste, selon laquelle nos jugements moraux reposeraient sur nos *intuitions morales*, soit les réponses automatiques et émotionnelles qui surviennent lorsque nous percevons un évènement (a)moral (Haidt, 2001).

Bien que la perspective intuitionniste ait démontré que certaines formes d'évaluations morales reposeraient sur des processus automatiques et émotionnels (Greene, Morelli, Lowenberg, Nystrom, & Cohen, 2008a ; Schnall, Haidt, Clore, & Jordan, 2008), certaines études ont également révélé que d'autres formes de jugements moraux nécessiteraient de déployer des processus analytiques, coûteux en terme de ressources cognitives (Greene et al., 2008a ; Greene, Nystrom, Engell, Darley, & Cohen, 2004). Dès lors, le consensus qui a émergé au sein des sciences cognitives est une perspective « duale », selon laquelle nos jugements moraux reposeraient à la fois sur des processus intuitifs/émotionnels mais également sur des processus non-émotionnels et plus coûteux en terme de ressources cognitives (*par exemple*, raisonnement abstrait, théorie de l'esprit, ressources exécutives, etc.) (Cushman, Young, & Greene, 2010 ; Greene, 2009).

La validité d'une telle perspective duale a d'abord et surtout été étudiée en observant les mécanismes psychologiques impliqués dans la réponse d'adultes face aux dilemmes du *Trolley* (voir **Figure 1**). Dans chacun de ces dilemmes, un train arrive à toute vitesse sur un groupe de cinq individus, qui mourront si personne n'intervient. Dans le dilemme dit du « levier » **(Figure 1a)**, le participant se trouve à côté d'un levier qu'il peut tirer pour dévier le train sur le rail où une seule personne se trouve. S'il ne fait rien, le train continuera sur le rail de droite et les cinq personnes mourront. Dans le dilemme du « pont piétonnier » **(Figure 1b)**, le participant se trouvant sur le pont peut soit ne rien faire soit pousser la personne qui se trouve à ses côtés. Dans ce second cas, la personne mourra écrasée, mais cela permettra d'arrêter le train et de sauver les cinq personnes sur les rails.

Typiquement, lorsque les adultes sont faces au dilemme du levier, la majorité privilégie une réponse dite « utilitariste », décidant de tirer le levier et donc de sauver le plus grand nombre de vies. A l'inverse, face au dilemme du pont piétonnier, la majorité des adultes privilégie une réponse dite « déontologique », préférant ne rien faire plutôt que de pousser une personne sur les voies pour en sauver cinq autres.

Selon Greene (2004, 2009), face au dilemme du pont piétonnier, contrairement à celui du levier, les individus se retrouvent en situation de conflit cognitif : lorsque l'individu s'imagine causer *directement* la souffrance de quelqu'un, une forte réponse émotionnelle négative le mène à condamner l'action proposée. En parallèle à cette évaluation négative, l'individu s'engage dans un raisonnement abstrait – plus coûteux en ressources cognitives – lui permettant d'évaluer le ratio (positif) entre le nombre de vies sauvées et le nombre de vies enlevées résultant de l'action proposée et de l'approuver. Afin de résoudre ce conflit évaluatif en faveur des aspects non-intuitifs et non-émotionnels de la situation, l'individu doit alors déployer d'importantes ressources exécutives lui permettant d'inhiber son intuition émotionnelle négative à l'égard de l'action présentée (Greene, 2004).

Plusieurs études ont rapporté des données remarquables en faveur d'une telle hypothèse

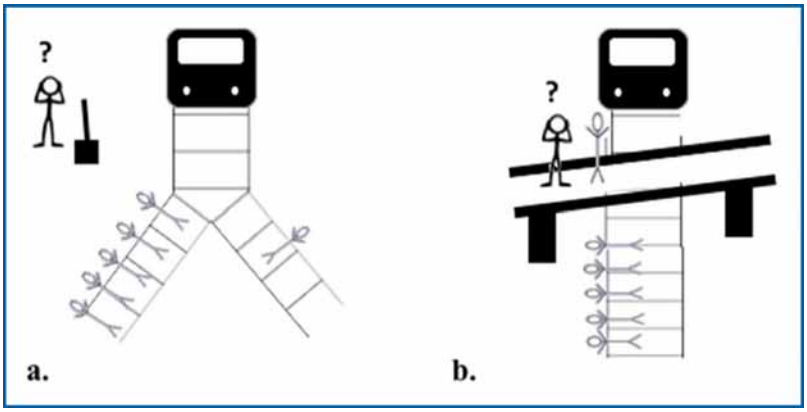


Figure 1 : Représentation schématique des dilemmes du Trolley. **a.** Dilemme du « levier ». **b.** Dilemme du « pont piétonnier ». Source : Buon M., Habib M., F, and Frey D. (sous presse) Moral development : Conflicts and compromises. In J. Sommerville & J. Decety (ed.) Frontiers in Developmental Science : Social Cognition. Psychology Press, Taylor and Francis Group.

(pour revue voir Cushman et al., 2010) : il a notamment été démontré que lorsqu'un sentiment de dégoût était induit chez des participants adultes, ces derniers étaient plus à même de donner une réponse déontologique face au dilemme du pont piétonnier mais non face au dilemme du levier (Schnall, Haidt, Clore, & Jordan, 2008). A l'inverse, lorsqu'une émotion positive est provoquée, la probabilité de donner une réponse utilitariste augmente dans le cas du dilemme du pont piétonnier (Valdesolo & DeSteno, 2006). Ces deux études, en montrant que l'induction d'un état émotionnel modulait sélectivement les jugements à l'égard du dilemme du pont piétonnier, suggèrent que les processus affectifs ont un rôle critique dans notre réponse face à un tel dilemme. Dans une autre étude, les auteurs ont placé des participants adultes dans une situation de double tâche, limitant fortement l'accès à leurs ressources cognitives. Alors que les individus n'étaient pas perturbés pour donner un jugement déontologique face au dilemme du pont piétonnier, le temps qu'ils ont mis à donner un jugement utilitariste s'est fortement allongé, suggérant ainsi que la génération d'un jugement déontologique reposait sur des processus intuitifs, tandis qu'un jugement utilitariste reposerait sur des processus non-intuitifs et plus coûteux en ressources cognitives (Greene, Morelli, Lowenberg, Nystrom, & Cohen, 2008b).

Bien que les études portant sur les dilemmes du pont piétonnier aient permis de soutenir expérimentalement la validité d'une architecture duale de nos compétences morales adultes, plusieurs limitations peuvent être mentionnées. Notamment, les dilemmes du trolley manquant dramatiquement de validité écologique, elles ne

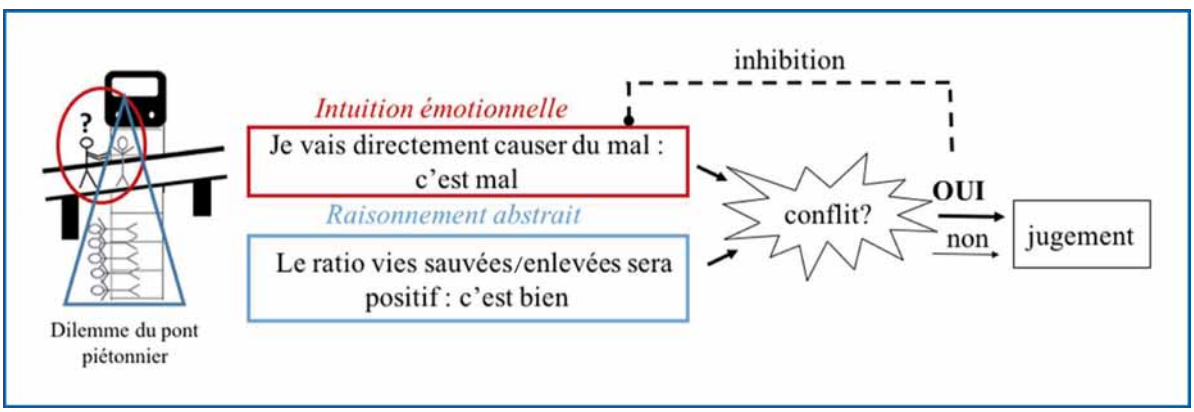


Figure 2 : Modélisation des processus impliqués dans le jugement des individus lorsqu'ils sont face au dilemme du pont piétonnier, selon le modèle duel de Greene (2009). Source : Buon, M., Seara-Cardoso, A & Viding, E. (2016) How (and why) should we study Emotional processes, Theory of mind abilities and Inhibitory Control skills to understand moral cognition ? Psychonomic Bulletin and Review.

permettent pas de rendre compte des processus cognitifs impliqués dans les prises de décisions morales de la vie quotidienne. D'autre part, elles ne permettent pas de démontrer les processus *développementaux* par lesquels les individus acquièrent leurs compétences morales, de tels dilemmes étant difficilement utilisables avec des populations d'enfants.

Vers une généralisation développementale d'un modèle double processus de la cognition morale

Afin de répondre à ces limitations, notre travail a visé à étendre la validité développementale du modèle de Greene à des situations écologiques que les enfants – tout comme les adultes – sont à même de rencontrer quotidiennement. Pour ce faire, nous nous sommes focalisés sur le développement de la capacité à intégrer l'intention de nuire dans ses jugements moraux, une compétence qui était au cœur du premier modèle de développement moral (Piaget, 1932). En tant qu'adultes, nous avons en effet tendance à baser nos jugements moraux *en priorité* sur l'intention de nuire des agents que nous évaluons, ce que les enfants ne semblent pas capables de faire avant l'âge de 7-9 ans (Cushman, 2008 ; Cushman et al., 2011). Par exemple, un individu qui a tenté de causer du mal à autrui sans pour autant y arriver, tend à être blâmé par les adultes au développement typique. A l'inverse, quelqu'un causant accidentellement du mal sera moins puni que ce premier, ou son action sera considérée comme moralement plus acceptable (Cushman, 2008).

Outre que nous sommes à même de rencontrer quotidiennement ces deux actions simples depuis notre plus jeune âge (Killen & Smetana, 2008), générer un jugement moral basé sur les intentions de nuire semble être un facteur critique au développement de la capacité à se comporter de manière appropriée. En effet, plusieurs études ont indiqué que les comportements agressifs étaient associés à un biais d'attribution hostile, soit la tendance à évaluer négativement toute action négative, sans regard sur l'intention innocente pouvant guider cette dernière (Dodge & Coie, 1987). Comprendre les processus sous-tendant la capacité à intégrer préférentiellement les états mentaux dans son jugement moral est donc essentiel à la compréhension du développement moral humain.

Le modèle ETIC, un modèle double processus appliqué au développement moral

Est-il possible qu'un modèle double processus puisse rendre compte du développement tardif de la capacité à intégrer de manière prépondérante l'intention des agents dans son jugement moral ? Une telle hypothèse est tout à fait possible si l'on considère plus particulièrement le cas d'un agent causant accidentellement du mal (quand quelqu'un cause la souffrance d'autrui, sans pour autant en avoir l'intention). Face à une telle situation, il est en effet possible qu'un conflit ait lieu entre :

i) L'évaluation négative de l'agent, émergeant automatiquement de la perception du mal causé à une victime, permise par des mécanismes émotionnels d'empathie (c-à-d., la capacité à partager l'état émotionnel d'autrui).

ii) L'évaluation positive (ou neutre) de l'agent, émergeant de l'analyse de son état mental, permise par des mécanismes de théorie de l'esprit (c-à-d., la capacité à interpréter et expliquer les comportements d'autrui en termes d'états mentaux comme des désirs, des intentions, des croyances ou des fausses croyances).

Face à un tel conflit et afin de générer un jugement moral basé sur les intentions des agents, l'individu devrait alors déployer d'importantes ressources inhibitrices afin de contrôler sa réaction intuitive, au profit d'une évaluation plus rationnelle de ses états mentaux.

Dans un premier temps, nous rapporterons les résultats d'une analyse critique de la littérature neuroscientifique, clinique et développementale qui nous a permis de confirmer la pertinence d'étendre l'architecture duale de nos compétences morales au développement de la capacité à intégrer en priorité l'intention des individus dans nos jugements moraux (le modèle ETIC), dans lequel l'empathie (E), la théorie de l'esprit (T) et le contrôle inhibiteur (pour *Inhibitory control*, IC) ont un rôle clef (voir **Figure 3**, Buon, Seara-Cardoso, & Viding, 2016). Dans un second temps, nous présenterons les résultats d'un travail expérimental que nous avons réalisé avec des enfants d'âge scolaire qui suggère que le contrôle inhibiteur est critique à la capacité des enfants de cet âge à intégrer de manière préférentielle les intentions des agents dans leurs jugements moraux (Gvozdic, Moutier, Dupoux & Buon, 2016).

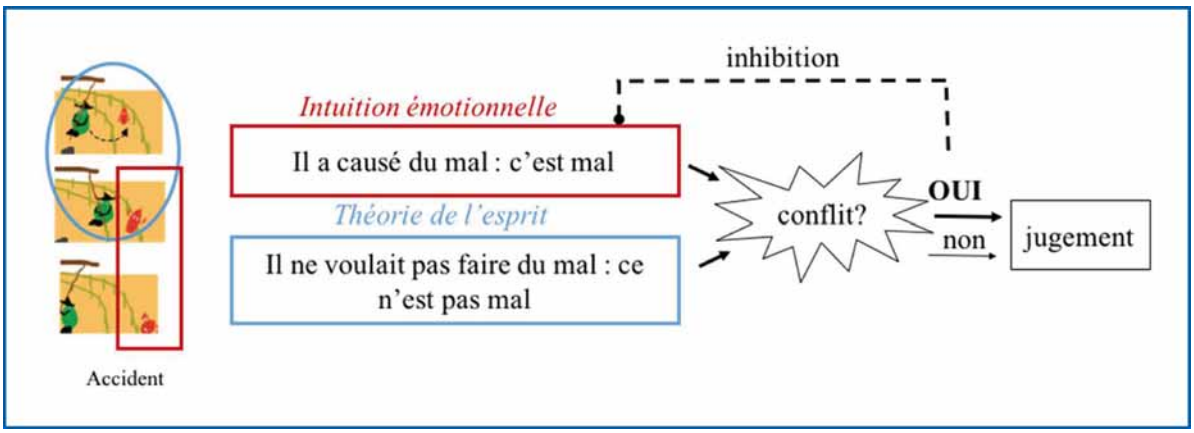


Figure 3 : Modélisation simplifiée des processus impliqués dans le jugement des individus qui ont causé accidentellement du mal selon le modèle ETIC de Buon, Seara-Cardoso & Viding (2016). Dans cet accident, le personnage vert percute le personnage rouge en se balançant sur une balançoire (il a causé du mal) mais il n'avait pas l'intention de lui faire du mal (il n'avait pas vu que le personnage rouge arrivait juste derrière lui).

Arguments scientifiques en faveur de la validité du modèle ETIC

Arguments issus d'expériences réalisées chez l'adulte

Comme évoqué précédemment, le modèle ETIC propose que la sensibilité des adultes vis-à-vis de l'impact négatif d'un agent sur le bien-être d'une victime repose sur des processus émotionnels et intuitifs. En faveur de cette hypothèse, de nombreuses études réalisées chez l'adulte ont souligné l'importance de l'empathie (la capacité à partager automatiquement l'état émotionnel d'autrui en se mettant à sa place) dans l'aversion des adultes à la perception d'une action qui cause du mal (Gray, Waytz, & Young, 2012 ; Young, Koenigs, Kruepke, & Newman, 2012). Par exemple, les psychopathes – individus pour lesquels le déficit d'empathie est largement documenté au sein de la littérature (par exemple Blair, 2008) – sont plus à même que des individus sains à baser leurs jugements moraux sur l'intention des agents (Young, Koenigs, Kruepke, & Newman, 2012). Cela suggère que l'empathie que l'individu au développement typique ressent lorsqu'il perçoit la victime d'une action amorale est critique à l'évaluation négative de l'agent ayant commis cette action qui cause du mal.

En parallèle de ces études, plusieurs travaux ont démontré que les individus présentant des troubles du spectre autistique, dont le déficit de théorie de l'esprit est majeur (par exemple, Baron-Cohen, 2000), étaient plus à même que des individus tout-venants à blâmer quelqu'un causant accidentellement du mal (Buon, Dupoux, et al., 2013 ; Moran et al., 2011). Ainsi, cela suggère que les capacités de théorie de l'esprit sont critiques à l'intégration de l'intention innocente d'un agent ayant causé accidentellement du mal dans son jugement moral.

Enfin, bien que les études explorant le rôle des processus de contrôle cognitif dans la capacité à générer des jugements moraux restent rares et majoritairement corrélationnelles (Young et al., 2007 ; Treadway et al., 2014), plusieurs auteurs ont rapporté l'importance des régions cérébrales impliquées de manière consistante dans des tâches requérant du contrôle cognitif (et notamment le cortex cingulaire antérieur dorsal), lorsque les adultes évaluent des situations nécessitant l'intégration des états mentaux des agents dans leurs jugements moraux (Treadway et al., 2014). Bien qu'en congruence avec les propositions du modèle ETIC, des études supplémentaires restent nécessaires pour confirmer que les fonctions exécutives sont essentielles à la génération de jugements moraux basés sur l'intention de nuire.

Arguments issus des expériences réalisées chez l'enfant

Notre revue de la littérature nous a également permis d'étendre l'hypothèse d'un modèle dual des compétences morales à une perspective développementale. En effet, en observant les différentes trajectoires développementales qui

sous-tendent la maturation des processus que nous supposons impliqués dans le modèle ETIC, nous avons constaté qu'elles concordaient sensiblement avec le développement moral de l'enfant, de l'âge préscolaire à la fin de l'âge scolaire.

Plus spécifiquement, à l'âge préscolaire – période durant laquelle les capacités d'empathie sont déjà en place alors que les capacités de théorie de l'esprit et de contrôle inhibiteur restent encore très fragiles (Best & Miller, 2010 ; Wellman, Cross, & Watson, 2001) – l'enfant base principalement ses jugements moraux sur le mal causé par les individus et l'ampleur des conséquences néfastes de l'action perçue sur le bien-être d'autrui, sans regard pour leurs intentions (Zelazo, Helwig, & Lau, 1996).

A cinq ans, âge auquel les capacités de théorie de l'esprit de l'enfant sont opérationnelles, contrairement à ses capacités inhibitrices, celui-ci parvient à différencier deux individus ayant causé du mal sur la base de l'intention de ces derniers (c-à-d., l'enfant parvient à considérer qu'un agent qui a causé intentionnellement du mal est plus méchant qu'un agent qui cause accidentellement du mal) (Baird & Astington, 2004). Soutenant le rôle critique des capacités de théorie de l'esprit dans cette étape développementale, deux études ont d'ailleurs rapporté une corrélation positive entre la capacité des enfants à distinguer deux agents sur la base de leur intention, et leurs capacités à passer une tâche de fausses croyances (pour réussir cette tâche, l'enfant doit comprendre que la représentation mentale qu'une personne a d'une situation peut être différente de la sienne (Baird & Astington, 2004 ; Killen, Lynn Mulvey, Richardson, Jampol, & Woodward, 2011).

Cependant, contrairement aux adultes ou à des enfants plus âgés, les enfants de cinq ans ne parviennent pas encore à baser préférentiellement leurs jugements sur l'intention des agents : lorsque intentions et conséquences co-varient au sein d'une situation, les enfants de cet âge préféreront baser leurs jugements moraux sur les conséquences perçues des actions des agents (Baird & Astington, 2004). Bien que ces données indiquent que les capacités de théorie de l'esprit ne sont pas suffisantes à l'acquisition d'une maturité morale, et pourraient laisser penser que les ressources inhibitrices, dont la maturation continue jusqu'à tardivement au cours du développement (Best & Miller, 2010), y sont critiques, aucune étude n'a encore évalué la validité de cette hypothèse. Tel était l'objectif de l'étude expérimentale (Gvozdic, Moutier, Dupoux, & Buon, 2015) que nous vous décrivons dans la section suivante.

Apports expérimentaux : recréer un micro-développement des compétences morales

Dans ce travail, notre objectif était de mettre en évidence le rôle de l'inhibition dans la capacité d'enfants d'âge scolaire à intégrer de manière préférentielle l'intention des agents dans leurs jugements moraux. Plus spécifiquement, nous avons voulu démontrer qu'entre cinq et sept ans, l'enfant n'échouait pas à intégrer en priorité l'intention des agents dans ses jugements moraux par manque de sensibilité ou de capacité à se représenter des états mentaux d'autrui, mais par difficulté à inhiber la réponse intuitive et émotionnelle émergeant de la perception d'une action causant du mal.

“Plus spécifiquement, nous avons voulu démontrer qu'entre cinq et sept ans, l'enfant n'échouait pas à intégrer en priorité l'intention des agents dans ses jugements moraux par manque de sensibilité ou de capacité à se représenter des états mentaux d'autrui, mais par difficulté à inhiber la réponse intuitive et émotionnelle émergeant de la perception d'une action causant du mal.”

Pour répondre à cet objectif, nous avons utilisé un paradigme d'apprentissage métacognitif à l'inhibition, précédemment validé dans le cadre d'études ayant exploré les processus sous-tendant le développement des compétences logico-mathématiques chez l'enfant d'âge scolaire (Houdé et al., 1999 ; Moutier, 2000 ; Moutier, Angeard, & Houde, 2002). Notamment, ce paradigme avait déjà permis de démontrer que l'enfant ne parvenait pas à résoudre les tâches

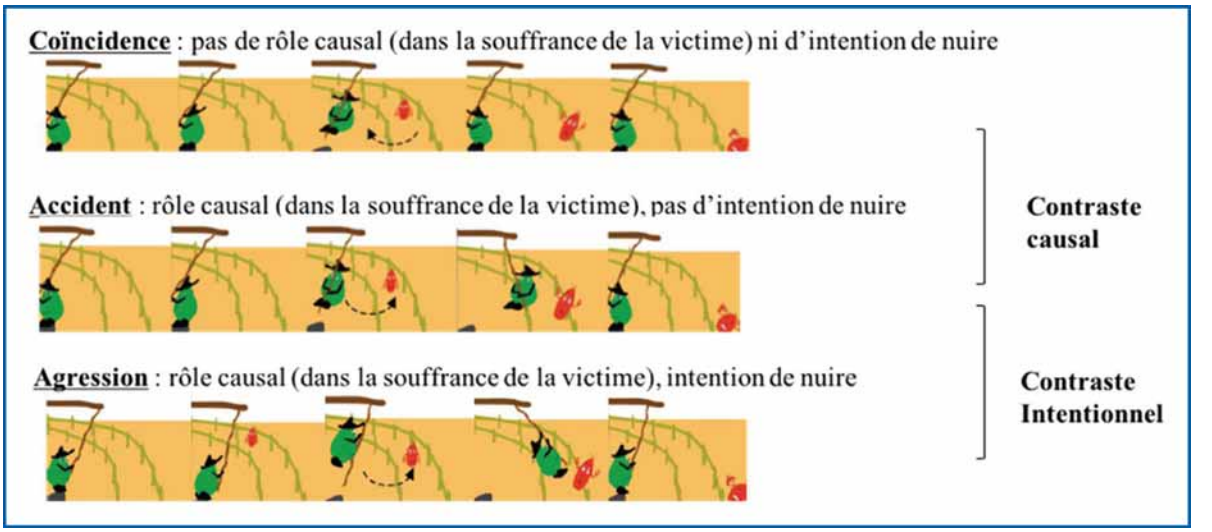


Figure 4 : Synopsis des stimuli utilisés dans la tâche morale présentée en pré-entrainement et en post-entrainement. Dans cette tâche, les participants visionnaient trois différentes conditions : une condition Coïncidence, dans laquelle un agent ne cause pas de mal, ni n'avait l'intention de nuire à la petite victime rouge qui se fait mal seule ; une condition Accident, dans laquelle un agent cause du mal mais n'en avait pas l'intention (il ne voit pas le personnage arriver derrière lui) ; une condition Agression dans laquelle un agent cause intentionnellement du mal. Les conditions étaient présentées deux à deux, formant deux contrastes : le contraste causal et le contraste intentionnel. Dans le contraste causal, seul le rôle causal des agents diffère entre les deux agents présentés. Dans le contraste intentionnel, seule l'intention de nuire des agents diffère. Pour chaque contraste, le participant évaluait chaque agent individuellement en répondant aux questions « Est-ce qu'il est gentil ? », « Est-ce qu'il est méchant ? », « Est-ce que tu veux jouer avec lui ? », « Est-ce que tu veux lui donner un cadeau ? ». Puis, on demandait au participant de comparer directement les deux agents présentés dans chaque contraste (« C'est lequel le gentil ? », « C'est lequel le méchant ? », etc.). Source : Buon, M., Jacob, P., Loissel, E., & Dupoux, E. (2013). A non-mentalistic cause-based heuristic in human social evaluations. Cognition, 126(2), 149–155.

classiques de raisonnement déductif (*c-à-d.*, tâche de Wason), non par défaut de logique, mais par défaut d'inhibition. Soutenant le rôle clef de l'inhibition dans l'accès à la logique déductive, ces expériences ont démontré qu'alors qu'un entrainement métacognitif à l'inhibition[1] permettait à des enfants et à des adultes donnant des réponses illogiques en pré-entrainement d'accéder à des réponses logiques en post-entrainement, un entrainement à la logique pure (donc sans entrainement à l'inhibition) n'avait aucun effet bénéfique sur la capacité des participants à résoudre la tâche de raisonnement logique proposée.

Utilisant la même logique expérimentale, nous avons créé une procédure originale visant à entrainer l'enfant à déployer des processus de contrôle cognitif pour évaluer des cas d'accident. Dans un premier temps, nous avons présenté à 72 enfants âgés de 5 à 7 ans une tâche morale (Buon, Jacob, Loissel, & Dupoux, 2013) qui constituait notre pré-entrainement. Cette tâche morale nous permettait de mesurer la capacité des enfants à accorder un poids préférentiel aux intentions des agents dans leurs jugements moraux (**Figure 4**). Un groupe contrôle de 24 adultes a également été testé afin de mesurer la validité développementale de notre tâche.

Dans un second temps, le groupe d'enfants était soumis à un « entrainement » dans lequel il était expliqué aux enfants comment évaluer au mieux un individu impliqué dans une interaction aux conséquences moralement aversives. Les enfants étaient répartis aléatoirement dans une de nos trois conditions d'entraînement :

i) L'entraînement **Contrôle** consistait à conseiller à l'enfant de bien observer tous les éléments de

[1] Instructions soulignant aux participants la nécessité de faire attention aux pièges inclus dans la consigne et orientant l'attention sur les aspects perceptifs du problème logico-mathématique posé.

la situation (pas de focalisation sur un aspect particulier du stimulus).

ii) L'entraînement **Mentaliste** consistait à conseiller à l'enfant de bien faire attention à ce que voulait vraiment faire la personne qui a causé du mal. Une analyse approfondie des détails permettant d'inférer l'intention de l'agent était alors entreprise avec l'enfant.

iii) L'entraînement **Exécutif** comprenait la composante mentaliste (voir ii) à laquelle était ajoutée une composante inhibitrice consistant à conseiller à l'enfant de faire attention à ne pas tomber dans le piège de ne regarder que les conséquences de ce que voulait faire la personne évaluée.

Dans une troisième étape (post- entraînement), afin de mesurer l'effet de nos différents entrainements, les enfants devaient réaliser la même tâche morale que celle réalisée en pré-entraînement.

Comme indiqué **Figure 5**, les résultats que nous avons obtenus en pré-entraînement reflètent tout à fait le profil développemental des compétences morales décrites précédemment : alors que les jugements moraux des adultes étaient majoritairement basés sur les intentions des agents, ceux des enfants âgés de 5 à 7 ans accordaient un poids équivalent au rôle causal des agents et à leur intention de nuire dans leurs jugements moraux.

Concernant l'effet de nos entraînements sur les jugements moraux, nous avons constaté que ceux-là agissaient différemment sur réponses des participants en post-entraînement. Notamment, alors que les entraînements *contrôle et mentalistes* n'ont pas semblé avoir d'impact sur la capacité des enfants d'âge scolaire à générer des jugements moraux basés sur les intentions des agents, l'entraînement exécutif a provoqué une augmentation de la prise en compte des états mentaux des agents par les enfants d'âge scolaire, et donc à une prise en compte préférentielle de ce facteur dans les jugements moraux. Ces résultats suggèrent donc que l'inhibition est critique au développement de la capacité à intégrer en priorité les intentions dans ses jugements moraux.

Conclusions

Les compétences morales sont essentielles à la vie sociale humaine, permettant à l'individu d'interagir en harmonie avec ses pairs et son environnement social en général. Comprendre les processus cognitifs responsables de notre

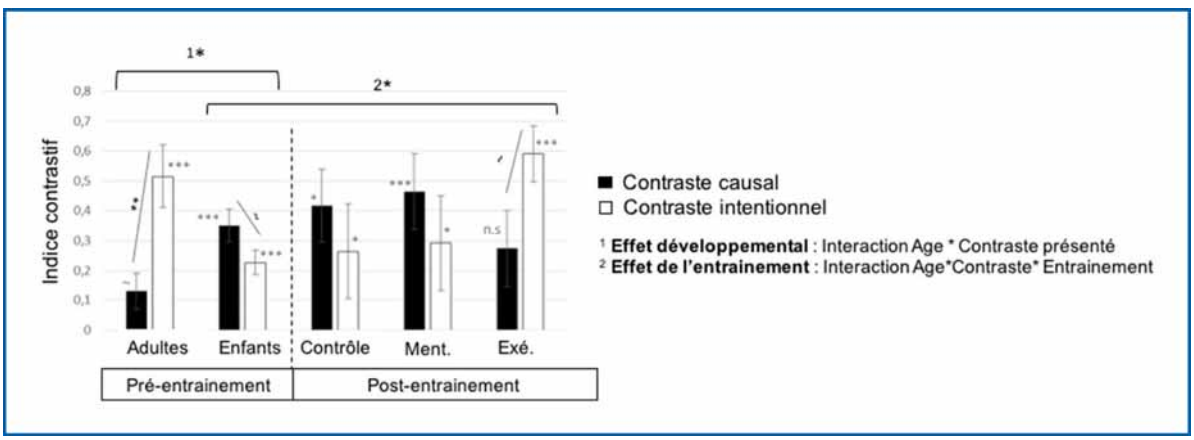


Figure 5 : A **gauche** : indice contrastif moyen obtenu en pré-entrainement en fonction de l'âge des participants (enfants vs. Adultes) et du contraste présenté (contraste causal vs. intentionnel). A **droite** : indice contrastif moyen obtenu chez les enfants en post-entraînement en fonction du contraste présenté et du type d'entrainement administré (Contrôle, Mentaliste, Exécutif). L'indice contrastif est une mesure composite indiquant l'ampleur avec laquelle les participants distinguent les deux agents présentés dans chaque contraste. Un indice de +1 pour le contraste causal indique que toutes les réponses du participant étaient en faveur de l'agent de la condition Coïncidence et/ou en défaveur de l'agent de la condition Accident (forte sensibilité au rôle causal des agents). Un indice de +1 pour le contraste intentionnel indique que toutes les réponses des participants étaient en faveur de l'agent de la condition Accident et/ou en défaveur de l'agent de la condition Agression (forte sensibilité à l'intention de nuire). —; $p < .1$ * $p > .05$, ** $p > .01$, ***, $p > .0001$. Source : Gvozdic, K., Moutier, S., Dupoux, E. & Buon, M. (2016) Priming children's use of intentions in moral judgement with a metacognitive training. Frontiers in Developmental Psychology.

capacité à évaluer moralement autrui et à nous comporter de manière moralement appropriée constitue donc un enjeu majeur pour les chercheurs en sciences cognitives. Pendant longtemps, les chercheurs qui se sont penchés sur la nature de nos compétences morales étaient soit rationalistes, soit intuitionnistes, attribuant à ces compétences spécifiquement humaines une origine unique. Depuis peu, cependant, un consensus nouveau a émergé au sein des sciences cognitives : nos compétences morales reposeraient sur une interaction complexe entre des processus intuitifs et émotionnels, et des processus plus rationnels et couteux en ressources cognitives. Or, cette perspective duale était jusqu'alors restreinte à des situations écologiquement peu viables, et non applicables au développement de la cognition morale. Notre travail de recherche nous a permis de contribuer de manière inédite à ce courant intégratif en démontrant théoriquement et empiriquement qu'une perspective duale pouvait tout à fait rendre compte de la capacité des enfants à intégrer de manière prépondérante l'intention des agents dans leurs jugements moraux, une étape essentielle au développement moral de l'enfant (Piaget, 1932).

Remerciements

Je tiens à remercier la Fondation Fyssen pour m'avoir permis de mener à bien ces études. Je tiens également à remercier Essi Viding et Ana Seara Cardoso de l'University College of London pour leur aide et leur soutien durant ces deux années de recherches. Merci également à Sylvain Moutier de l'Université Paris Descartes, Katarina Gvozdic de l'Université Paris 8 et Emmanuel Dupoux du département d'études cognitives de l'Ecole Normale Supérieure de Paris pour leur collaboration précieuse dans la réalisation de mon travail expérimental.

Bibliographie

- Baird, J. A., & Astington, J. W. (2004). The role of mental state understanding in the development of moral cognition and moral action. *New Directions for Child and Adolescent Development, 2004* (103), 37–49.
- Baird, J. a, & Astington, J. W. (2004). The role of mental state understanding in the development of moral cognition and moral action. *New Directions for Child and Adolescent Development*, (103), 37–49. http ://doi.org/10.1002/cd.96
- Baron-Cohen, S., Lombardo, M., & Tager-Flusberg, H. (Eds.). (2000).*Understanding other minds : Perspectives from developmental social neuroscience*. OUP Oxford.
- Best, J. R., & Miller, P. H. (2010). A developmental perspective on executive function. *Child Development*, *81*(6), 1641–60. http ://doi.org/10.1111/j.1467-8624.2010.01499.x
- Blair, R. J. R. (2008). The amygdala and ventromedial prefrontal cortex : functional contributions and dysfunction in psychopathy. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *363*(1503), 2557–65. http ://doi.org/10.1098/rstb.2008.0027
- Buon, M., Dupoux, E., Jacob, P., Chaste, P., Leboyer, M., & Zalla, T. (2013). The Role of Causal and Intentional Judgments in Moral Reasoning in Individuals with High Functioning Autism. *Journal of Autism and Developmental Disorders*, *43*(2), 458–470. http ://doi.org/10.1007/s10803-012-1588-7
- Buon, M., Jacob, P., Loissel, E., & Dupoux, E. (2013). A non-mentalistic cause-based heuristic in human social evaluations. *Cognition*, *126*(2), 149–155. http ://doi.org/10.1016/j.cognition.2012.09.006.
- Buon, M., Seara-Cardoso, A., & Viding, E. (2016). Why (and how) should we study the interplay between emotional arousal, Theory of Mind, and inhibitory control to understand moral cognition ? *Psychonomic Bulletin & Review*. http ://doi.org/10.3758/s13423-016-1042-5
- Cushman, F. (2008). Crime and punishment : distinguishing the roles of causal and intentional analyses in moral judgment. *Cognition*, *108*(2), 353–80. http ://doi.org/10.1016/j.cognition.2008.03.006
- Cushman, F., Sheketoff, R., Wharton, S., & Carey, S. (2013). The development of intent-based moral judgment. *Cognition*, *127*(1), 6–21. http://doi.org/10.1016/j.cognition.2012.11.008
- Cushman, F., Young, L., & Greene, J. D. (2010). Multi-System Moral Psychology. In *The Moral Psychology Handbook* (pp. 48–71). Oxford University Press.
- Dodge, K. a., & Coie, J. D. (1987). Social-information-processing factors in reactive and

proactive aggression in children's peer groups. *Journal of Personality and Social Psychology*, *53*(6), 1146–1158. http ://doi.org/10.1037//0022-3514.53.6.1146

• Gray, K., Waytz, A., & Young, L. (2012). The Moral Dyad : A Fundamental Template Unifying Moral Judgment. *Psychological Inquiry*, *23*(2), 206–215. http ://doi.org/10.1080/1047840X.2012.686247

• Greene, J. D. (2009). Dual-process morality and the personal/impersonal distinction : A reply to McGuire, Langdon, Coltheart, and Mackenzie. *Journal of Experimental Social Psychology*, *45*(3), 1–4. http ://doi.org/10.1016/j.jesp.2009.01.003

• Greene, J. D., Morelli, S. a, Lowenberg, K., Nystrom, L. E., & Cohen, J. D. (2008a). Cognitive load selectively interferes with utilitarian moral judgment. *Cognition*, *107*(3), 1144–54. http ://doi.org/10.1016/j.cognition.2007.11.004

• Greene, J. D., Morelli, S. A., Lowenberg, K., Nystrom, L. E., & Cohen, J. D. (2008b). Cognitive load selectively interferes with utilitarian moral judgment. *Cognition*, *107*(3), 1144–1154. http ://doi.org/10.1016/j.cognition.2007.11.004

• Greene, J. D., Nystrom, L. E., Engell, A. D., Darley, J. M., & Cohen, J. D. (2004). The neural bases of cognitive conflict and control in moral judgment. *Neuron*, *44*(2), 389–400. http ://doi.org/10.1016/j.neuron.2004.09.027

• Gvozdic, K., Moutier, S., Dupoux, E., & Buon, M. (2015). Priming Children's use of Intentions in moral judgment with a metacognitive training. http ://doi.org/doi : 10.3389/fpsyg.2016.00190

• Haidt, J. (2001). The emotional dog and its rational tail : a social intuitionist approach to moral judgment. *Psychological Review*, *108*(4), 814–834.

• Houdé, O., Zago, L., Mellet, E., Moutier, S., Pineau, A., Mazoyer, B., & Tzourio-mazoyer, N. (1999). Shifting from the Perceptual Brain to the Logical Brain : The Neural Impact of Cognitive Inhibition Training. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 721–728.

• Killen, M., Lynn Mulvey, K., Richardson, C., Jampol, N., & Woodward, A. (2011). The accidental transgressor : morally-relevant theory of mind. *Cognition*, *119*(2), 197–215. http ://doi.org/10.1016/j.cognition.2011.01.006

• Killen, M., & Smetana, J. (2008). Moral Judgment and Moral Neuroscience : Intersections, Definitions, and Issues. *Child Development Perspectives*, *2*(1), 1–6. http ://doi.org/10.1111/j.1750-8606.2008.00033.x

• Kohlberg, L. (1969). Stage and sequence : the cognitive-developmental approach to socialization. In D. A. Goslin (Ed.), *Handbook of Socialization Theory and Research.* (Rand McNal, pp. 347–480). Chicago.

• Moran, J. M., Young, L. L., Saxe, R., Lee, S. M., O'Young, D., Mavros, P. L., & Gabrieli, J. D. (2011). Impaired theory of mind for moral judgment in high-functioning autism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(7), 2688–2692. http ://doi.org/10.1073/pnas.1011734108

• Moutier, S. (2000). Deductive reasoning and experimental matching-bias inhibition training in school children.

• Moutier, S., Angeard, N., & Houde, O. (2002). Deductive reasoning and matching-bias inhibition training : Evidence from a debiasing paradigm. *Thinking & Reasoning*.

• Piaget, J. (1932). *Le jugement moral chez l'enfant*. (Presse Universitaire de France, Ed.) (Presse Uni). PUF.

• Schnall, S., Haidt, J., Clore, G. L., & Jordan, A. H. (2008). Disgust as embodied moral judgment. *Personality and Social Psychology Bulletin*, *34*(8), 1096–1109. http ://doi.org/10.1177/0146167208317771

• Schnall, S., Haidt, J., Clore, G. L., & Jordan, A. H. (2008). Disgust as Embodied Moral Judgment. *Personality and Social Psychology Bulletin*, *34*(8), 1096–1109. http ://doi.org/10.1177/0146167208317771

• Treadway, M. T., Buckholtz, J. W., Martin, J. W., Jan, K., Asplund, C. L., Ginther, M. R., ... Marois, R. (2014). Corticolimbic gating of emotion-driven punishment. *Nature Neuroscience*, *17*(9), 1270–1275. http ://doi.org/10.1038/nn.3781

• Valdesolo, P., & DeSteno, D. (2006). Manipulations of Emotional Context Shape Moral Judgment. *Psychological Science*, *17*(6), 476–477. http ://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2006.01731.x

• Wellman, H. M., Cross, D., & Watson, J. (2001). Meta-analysis of theory-of-mind development : the truth about false belief. *Child Develop-*

ment, *72*(3), 655–684. http ://doi.org/10.1016/0010-0277(83)90004-5

- Young, L., Koenigs, M., Kruepke, M., & Newman, J. P. (2012). Psychopathy increases perceived moral permissibility of accidents. *Journal of Abnormal Psychology*, *121*(3), 659–667. http ://doi.org/10.1037/a0027489
- Young, L. L., Koenigs, M., Kruepke, M., & Newman, J. P. (2012). Psychopathy increases perceived moral permissibility of accidents. *Journal of Abnormal Psychology*, 1–33.
- Zelazo, P. D., Helwig, C. C., & Lau, A. (1996). Intention, Act, and Outcome in Behavioral Prediction and Moral Judgment. *Child Development*, *67*(5), 2478–2492. http ://doi.org/10.2307/1131635

From intuitionist to dual-processes models of human moral competencies

"Julie and Mark are brother and sister. They are traveling together in France on summer vacation from college. One night they are staying alone in a cabin near the beach. They decide that it would be interesting and fun if they tried making love. At the very least it would be a new experience for each of them. Julie was already taking birth control pills, but Mark uses a condom too, just to be safe. They both enjoyed making love, but they decide not to do it again. They keep that night as a special secret, which makes them feel even closer to each other. What do you think about that? Was it OK for them to make love?" (p.814, Haidt, 2001).

Most people who hear the above story immediately say this is wrong for siblings to make love. Then, they will seek for rational justifications for their judgments. For instance, they may evoke the danger of imbredding or point out that the siblings may be emotionally hurt by this relationship. However, Julie and Marc are using two forms of birth control and this is clear that none of them have been harmed by what happens. Other people will just claim: "I don't know, I can't explain it; I just know it's wrong" (Haidt, 2001).

This phenomenon, that shows that people are unable to provide correct justifications to some of their robust moral judgment, is called "moral dumbfounding". It deeply challenged the study of the psychological mechanisms underlying moral cognition and largely jeopardized the rationalist perspective, according to which our moral competences rely on deliberate and conscious articulation of moral values and principles, especially costly in cognitive resources (Kohlberg, 1969; Piaget, 1932). It gave rise to the intuitionist perspective according to which moral judgments rely on moral intuitions, that is our gut feelings, the automatic and (probably) emotional reactions triggered by the perception (a)moral events (Haidt, 2001).

In line with Haidt's proposition (Haidt, 2001), a substantial number of works demonstrate that at least some forms of our moral judgments rely on automatic and emotional processes (e.g., Greene, Morelli, Lowenberg, Nystrom, & Cohen, 2008a; Schnall, Haidt, Clore, & Jordan, 2008). However, several studies also revealed that some forms of moral judgments required individuals to deploy analytic strategies that are especially costly in cognitive resources (Greene et al., 2008a; Greene, Nystrom, Engell, Darley, & Cohen, 2004). Together, those two lines of results gave rise to the idea that human morality may be better explained by a dual-processes architecture: our moral competencies may rely on both automatic/emotional processes and non-emotional/costly processes (e.g., abstract reasoning, theory of mind, executive resources) (Cushman, Young, & Greene, 2010; Greene, 2009).

To date, the validity of such a dual-process model has mostly been investigated by studying the mechanisms responsible for adults' evaluation of the now famous Trolley dilemmas (see **Figure 1**). In the classical Trolley dilemmas, participants are told that a runaway trolley is headed for five people. In the "switch" dilemma (**Figure 1a**), people are told they can pull a lever that will divert the trolley onto a different set of tracks that has only one person on it. In the "footbridge" dilemma (**Figure 1b**), people are said they are standing next to a man on a footbridge spanning the tracks. The only way to save the five people is to push this man off the footbridge and into the path of the trolley. The man will die but the five other people will be safe.

Typically, when faced with the "switch" dilemma, most adults give an utilitarian response: they decide to pull the lever and thus to save the majority of people of the tracks. By contrast, when faced with the Footbridge dilemma, people tend to give a deontological

response: they prefer not to act, leading to the death of the five people and saving the life on one.

According to Greene (2004, 2009), faced with the footbridge dilemma, individuals undergo a strong cognitive conflict: when they imagine themselves pushing someone to death, an automatic emotional aversion is triggered, leading to quickly condemn the action proposed. In parallel, a system responsible for the rational evaluation of the consequences of the action leads them to assess the (positive) ratio lives saved/deaths and consider this action as permissible. Critically, in order to solve this conflict in favor of evaluation, people need to deploy inhibitory control to override the initial strong negative emotional aversion to pushing someone off the bridge.

Several researches have supported Greene's theoretical propositions (for a review, see Cushman et al., 2010): for instance, inducing disgust lead adults to generate more deontological when faced with the Footbridge dilemma. By contrast, placed in a state of happiness, individuals are more likely to generate utilitarist moral judgments. By showing that affective priming manipulations selectively interferes with moral judgment, those experiments suggest that affective processes are critically involved in moral decision making when faced with the Footbridge dilemma. In another study, adults participants were asked to decide whether to push the man off the Footbridge under cognitive load, strongly limiting the availability of their cognitive resources. Whereas individuals' tendency to generate deontological moral judgments remained unchanged, their tendency to give utilitarian responses were strongly jeopardized, which strongly argues in favor of the role of intuitive and costly processes in adults' ability to generate deontological and utilitarian response in this situation (Greene, Morelli, Lowenberg, Nystrom, & Cohen, respectively 2008b).

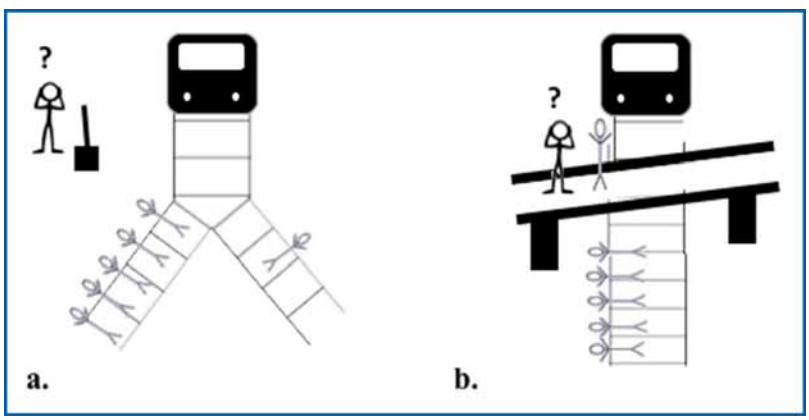


Figure 1: Schematic illustration of the Trolley dilemmas **a.** the "switch" dilemma and **b.** the "footbridge dilemma". Source: Buon M., Habib M., F, and Frey D. (in press) Moral development: Conflicts and compromises. In J. Sommerville & J. Decety (ed.) Frontiers in Developmental Science: Social Cognition. Psychology Press, Taylor and Francis Group.

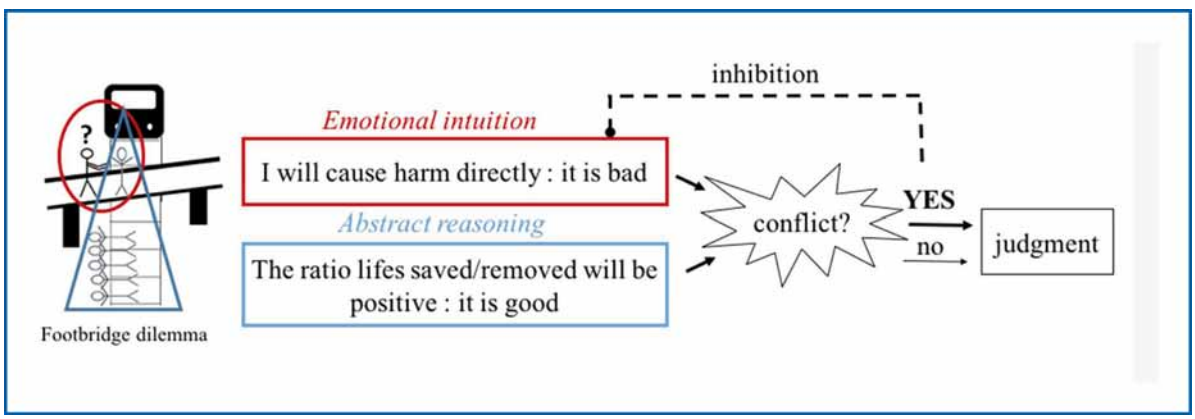


Figure 2: Schematic representation of Greene's dual processes model of moral judgment. This figure describes the processes underlying individuals' judgment about **(a)** the Trolley dilemma and **(b)** the Footbridge dilemma. Source: Buon, M., Seara-Cardoso, A & Viding, E. (2016) How (and why) should we study Emotional processes, Theory of mind abilities and Inhibitory Control skills to understand moral cognition? Psychonomic Bulletin and Review.

While there is substantial experimental evidence supporting Greene's dual processes model of moral judgment, the explanatory power of this theoretical proposition remains restricted to judgment of highly complex and highly specific moral situations (i.e., Trolley dilemmas), which prevents the generalization of such an architecture of moral cognition to other moral situations. In addition, even though dual-processes models architecture may have an important impact in the understanding of moral *development*, this type of dilemma is arguably too complex to be used with young children, restricting the developmental validity of this type of model.

Toward a developmental extension of dual-processes models of moral cognition

In order to address those limitations, our work aimed at extending the developmental validity of Greene's dual model of moral judgment to more ecological situations that most children –as well as adults– are likely to encounter in their everyday life. We thus focused on the developmental of the ability to generate intent-based moral judgment. Indeed, a critical component guiding adults' moral judgments about moral transgressions is intention (i.e, whether an agent wanted to cause harm or whether he/she inflicted harm by accident) (Piaget, 1932). For instance, adults tend to evaluate individuals that accidentally caused harm more leniently than individuals that wanted to cause harm but failed to do so (Cushman, 2008).

First, we are all likely to encounter those two situations on a daily basis and so, from an early age (Killen & Smetana, 2008). Suprinsingly however, it takes a long time for children to be able to prioritize information about intentions in their moral judgments, studies indicating that this is not before the age of 7 and 9 that children are able to generate full intent-based moral judgments (Cushman et al., 2011, Piaget,1932). Second, generating an intent-based moral judgment is critical to behave in a morally appropriate way. For example, research indicated that children who presented a high rate of reactive aggression were more prone than their peers to have an hostile attribution bias. That is, those kids would tend to interpret all provocation as it seems guided by malevolent intent (Dodge & Coie, 1987). Understanding the processes underlying our ability to generate intent-based moral judgment is thus critical to discover human moral development.

The ETIC model of morality, a dual-processes model applied to the development of morality

Could a dual-processes model account for the protracted development of the ability to generate intent-based judgment? Such a hypothesis is highly plausible, especially when we deeply analyze the case of accidental harm (e.g., when an individual causes harm without the intention to do so). In this case, individuals arguably undergo an evaluative conflict between:

i) the automatic negative evaluation arising when they perceived that harm has been caused, thanks to empathic mechanisms (i.e., our ability to share other's emotional state).

ii) the positive evaluation of the agent arising from the consideration of his/her mental state, thanks to our theory of mind capacities (i.e., the ability to explain and interpret others' behavior by appealing to their mental states such as knowledge, intentions and beliefs).

Faced with such a conflict and in order to generate intent-based moral judgments, individuals may thus need to deploy inhibitory control resources allowing them to:

i) override the negative intuition triggered by the perception that harm has been caused.

ii) favor the most costly and non-emotional considerations (i.e., the agent's (innocent) intention).

This model providing a critical role to empathic processes (E), Theory of mind capacities (T) and inhibitory control mechanisms (IC), we called it the ETIC model of morality see **Figure 3** (Buon, Seara-Cardoso, & Viding, 2016).

In the following, we will first explore the validity of the ETIC model by reporting the results of a critical review of neuroscientific, clinical and developmental studies that allowed us to confirm the relevance of extending the dual-processes architecture to the ability to generate intent-based moral judgments (Buon, Viding & Sear-Cardoso, 2016). Then, we will present further empirical evidence in favor of the ETIC model by describing a recent experimental work that suggested the critical role of inhibitory control in the development of children's ability to generate intent-based moral judgment (Gvozdic, Moutier, Dupoux & Buon, 2016).

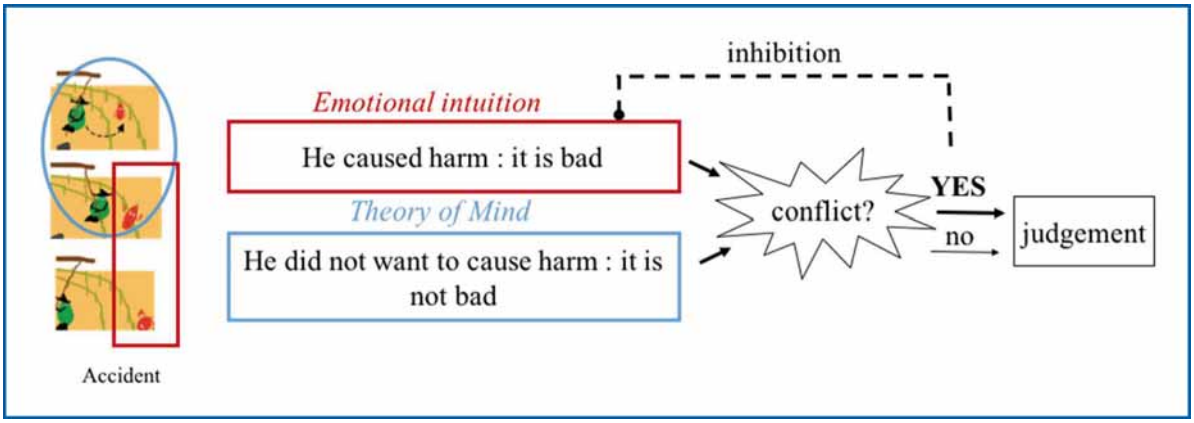


Figure 3: Schematic representation of the processes involved in moral judgment about agents who committed accidental harm according to the ETIC model proposed by Buon, Seara-Cardoso & Viding (2016). In this accident, the green character is on a swing with his back to the red character (the green character cannot see the red one arrived) and hits him accidentally. His intention is neutral (to swing) but his causal role is negative (he swings back and hits Mr. Red).

Does the current literature argue in favor of the ETIC model?

Insights from adults' samples

As outlined earlier, the ETIC model proposes that empathy is critical for individuals to be sensitive to the harm caused by an agent. In line with this hypothesis, several studies conducted on adults samples have demonstrated that adults' emotional and intuitive reactions were critical to express aversion to harm (Gray, Waytz, & Young, 2012; Young, Koenigs, Kruepke, & Newman, 2012). For instance, psychopaths –whose empathy impairments is well documented (e.g., Blair, 2008)– seem to be more likely than healthy participants to generate intent-based moral judgments when faced with someone who committed accidental harm (Young, Koenigs, Kruepke, & Newman, 2012). This suggests that the empathic responses that healthy individuals have when they perceive the victim of an immoral act is critical for the negative evaluation of the person who is responsible for it.

Other studies demonstrate that individuals with autism spectrum disorder whose theory of mind deficit is also substantially documented (e.g., Baron-Cohen, 2000), were more likely than control participants to blame people who caused accidental harm (Buon, Dupoux, et al., 2013; Moran et al., 2011). This supports the hypothesis that theory of mind capacities is critical to integrate in its moral judgment agents' innocent intentions.

Studies supporting the role of cognitive control mechanisms in the ability to generate intent-based moral judgment are not numerous and mostly correlational (Young et al., 2007; Treadway et al., 2014). However, it is worth pointing out that a recent fMRI study has reported that when participants judged accidental harm, the dorsal anterior cingulate cortex –whose involvement in regulation processes is well documented– exhibited top-down connectivity with the amygdale that plays a critical role for affective computations (Treadway, 2014). Even though further studies are needed to support the critical role of cognitive control in the development of moral competencies, this result is in line with the critical role of regulatory mechanisms in the ability to generate intent-based moral judgment when faced with accidental harm.

Insights from developmental studies

Importantly, our critical review allowed us to extend the validity of the ETIC dual-processes models in a developmental perceptive. Indeed, focusing on the different processes that we have proposed to be involved in the ability to generate intent-based moral judgment, we have noticed that their relative development were precisely in line with the development of children's moral competences from preschool age to late childhood.

During preschool years, children's empathic abilities are already "on line" whereas theory of

mind capacities (Wellman, Cross, & Watson, 2001) and inhibitory control efficiency (Best & Miller, 2010) are still strongly limited, which allows us to predict that preschoolers would be unable to evaluate agents based on their intention to harm. In line with this hypothesis, during this period, children mostly based their moral judgment on the outcomes of an agent's action (Zelazo, Helwig, & Lau, 1996).

By the age of 5, children's ToM capacities appear to be fully efficient as they are able to explicitly infer desires, intentions beliefs and false beliefs. (Wellman, Cross, & Watson, 2001). From a moral standpoint, this is around the same age that children start being able to distinguish between agents based on whether they wanted to cause harm or not (i.e., children evaluate more severely someone who caused accidentally compared to someone who caused harm intentionally (Baird & Astington, 2004)). In favor of the critical role of theory of mind in this developmental step, two studies have reported a significant association between 4 to 5 year-olds' performance at the classical False Belief Task (to pass this task, the child must understand that another person's mental representation of a situation can be different from his or her own, and must be able to predict behaviour based on that understanding) (Baird & Astington, 2004; Killen, Lynn Mulvey, Richardson, Jampol, & Woodward, 2011) and their ability to generate intent-based moral judgment.

At 5 years, however, children's moral judgments are not yet comparable with adults' ones. They appear to focus on consequences as soon as the agents' intentions and the outcomes of the action carried out co-vary between the two scenarios they have to compare (Baird & Astington, 2004). Furthermore, Cushman et al. (2013) explored children's individual judgments (that is, judgments that are made about each agent separately instead of comparative judgments where the child is asked to compare two agents) about attempted harm and accidental harm and found that whereas 5 year-olds were comparable to adults in their judgment of attempted harm, it is not before the age of 7 years that children exculpate agents who committed accidental harm as adults do. This suggests that Theory of mind competences are not sufficient to fully acquire the ability to generate intent-based moral judgment. Since difficulties remain for situations in which one need to override a prepotent intuition (accidental harm) and since inhibitory control is known to follow a protracted development until late childhood (Best & Miller, 2010), it is plausible that 5 year-olds relative moral immaturity is due to their limited inhibitory control skills. To date, however, this hypothesis has never been explored empirically. This was the aim of the experimental work (Gvozdic, Moutier, Dupoux, & Buon, 2015) described in the following section.

Experimental insights: creating a micro-development of moral competences

In this experimental work, our aim was to demonstrate the critical role of inhibitory control in school-age children's ability to generate intent-based moral judgment. More specifically, we wanted to show that 5 to 7 year-olds difficulty to prioritize information about intentions in their moral judgment was not due to mentalizing difficulties but to their difficulty at inhibiting their automatic and emotional response arising from the perception of harmful outcomes.

"More specifically, we wanted to show that 5 to 7 year-olds difficulty to prioritize information about intentions in their moral judgment was not due to mentalizing difficulties but to their difficulty at inhibiting their automatic and emotional response arising from the perception of harmful outcomes."

To this aim, we constructed a carefully controlled metacognitive training paradigm that was already used in previous studies to show the critical role of inhibition in the development of logico-mathematical skills of both adults and school-age children (Houdé et al., 1999; Moutier, 2000; Moutier, Angeard, & Houde, 2002). In particular, this paradigm has been successful at demonstrating that school-age children failure to solve deductive reasoning tasks (e.g., a Wason task) was not due to a lack of logic but instead to an inability to inhibit a perceptual bias triggered by task instructions. In this work, the authors

show that whereas children's reasoning performance did not improve between a pre and a post test when they were explicitly taught to use a logical truth table (logical component training), they were much better at solving the task during a post-test when logical rules were paired with explicit alerts about the need to inhibit[1] perceptual bias during the training (logical + inhibitory components training).

Using the same experimental logic, we have created an original procedure designed to train children's use of inhibitory control when judging cases of accidental harm. In a pre-training step, 72 5 to 7 years-old children first underwent a moral task designed to prime their ability to generate intent-based moral judgment (Buon, Jacob, Loissel, & Dupoux, 2013) (**Figure 4**). In order to assess the developmental validity of our paradigm, a group of 24 healthy adults also underwent this first part of the experiment.

Then, children underwent a metacognitive training in which they were taught how to better evaluate an agent involved in a harmful situation. Children were randomly assigned one of our 3 training conditions:

i) in the **Control training**, the child was explicitly instructed to look carefully at all the elements of the situation perceived (no specific focus).

ii) in the **Mentalising training**, the child was explicitly instructed to focus on the agent's mental state. In this training, the experimenter also explained to the child the best way to infer the agent's mental state.

[1] This training aimed at warning the children about the need to inhibit their automatic reaction toward the victim's suffering, alongside with reinforcing the child's capacities to focus on mental states.

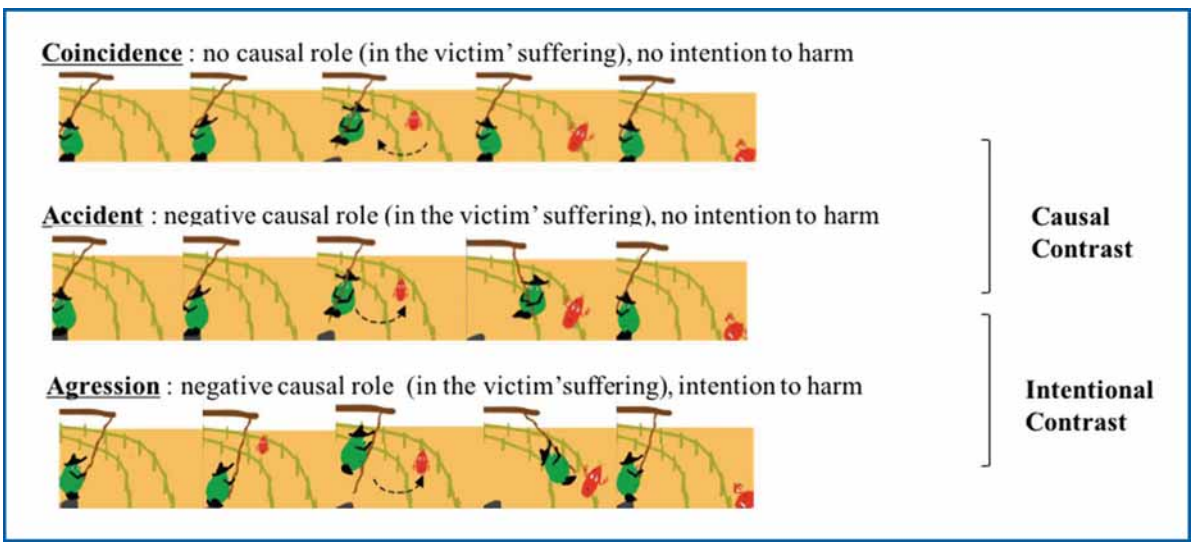


Figure 4: Synopsis of the three scenarios used in the moral task. In this task, participant watched 3 conditions. In the Coincidence condition, the agent is coincidentally present when the patient hurts himself. In the Accident condition, the agent unwillingly harms the patient. In the Aggression condition, the agent intentionally harms the patient (scenario: the agent hits Mr. Red without knowing that Mr. Red was on the road). The conditions were presented by pair, forming two contrasts (the causal and the intentional contrast). When presented with the causal contrast, participants were required to compare the accident and the coincidence conditions. These scenarios only differed in whether the agent causes the victim's suffering, yielding a measure of the influence of the agent's causal role in moral/social evaluations. When presented with the intentional contrast, participants were required to evaluate and compare the agent in the accident and the aggression scenarios yielding a measure of the influence of intention ascription in moral/social evaluations. For each contrast, participant first assessed each agent individually ("Is he a good guy?", "Is is a bad guy?", "Do you want to play with him?", "Do you want to give him a gift?"). Then, there were required to compare the two agents by answering contrastive questions ("Who is the good guy?", etc.). Source: Buon, M., Jacob, P., Loissel, E., & Dupoux, E. (2013). A non-mentalistic cause-based heuristic in human social evaluations. Cognition, 126(2), 149–155.

iii) in the **Executive alarm training**, the child was explicitly warned about the trap consisting of focusing too much on its reaction toward the victim' suffering. This executive alarm was paired with the explicit instructions about the agent's mental state (see ii).

In a final step (post-training phase), in order to assess the impact of our different metacognitive trainings, children performed the same moral task they performed before during the pre-training.

As indicated on the left of **Figure 5**, the results obtained during the pre-training step confirmed the developmental pattern described in the above: while adults' moral judgments clearly prioritize information about intentions, 5 to 7 year-olds give an equal weight to information about intentions and outcomes. That is, although it seems that school-age children start to be sensitive to information about intention, they remain unable to generate full intent-based moral judgments.

Regarding the impact of our metacognitive training on children's moral judgment, the results showed that neither the control training, nor the mentalizing training significantly impacted on children's ability to generate intent-based moral judgment during the post-training. By contrast, the results indicated that only the executive alert training successfully enabled children to favor information about intentions in their moral judgment, which thus suggests that inhibition is critical for the development of the ability to generate intent-based moral judgment.

Conclusions

Human morality is a critical feature of human social life, allowing us to harmoniously interact with our peers and more broadly with our social environment. Understanding the processes responsible for our moral judgment abilities and behavior is thus an important challenge for cognitive sciences. For a long time, scholars studying morality were either intuitionists or rationalists, regarding our moral competences as depending on only one type of cognitive process. Yet, this is now clear that our moral competences rely on a complex interaction between intuitive/emotional and more rational and costly processes.

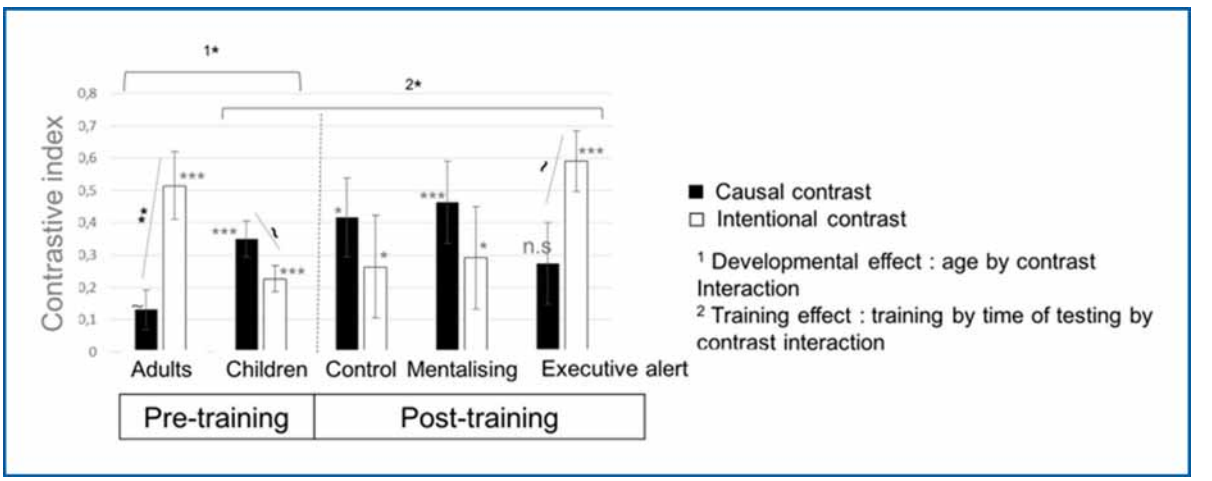


Figure 5: On the **left**: mean contrastive index obtained during the pre-training as a function of the age group (children vs. adults) and the contrast presented (causal vs. intentional contrast). On the **right**: mean contrastive index obtained for children during the post-test session as a function of the contrast presented and the type of metacognitive training they previously underwent (control vs. mentalising vs. executive alert). The contrastive index is a composite measure indicating how much the participants distinguish the two agents presented in each contrast. An index of +1 for the causal contrast indicates all the participants' responses were in favor of the agent from the coincidence condition and/or in disfavor of the agent from the accident condition (strong sensitivity to the agents' causal role). An index of +1 for the intentional contrast indicates that all the participants' responses were in favor of the agent from the accident condition and/or in disfavor of the agent from the aggression condition (strong sensitivity to the agents' intentions). ~ $p < .1$ * $p > .05$, ** $p > .01$, ***, $p > .0001$. Source: Gvozdic, K., Moutier, S., Dupoux, E. & Buon, M. (2016) Priming children's use of intentions in moral judgement with a metacognitive training. Frontiers in Developmental Psychology.

Until now, however, this dual-processes perspective was restricted to non-ecological situations that were difficultly applicable to the study of the development of morality. Our work allowed us to demonstrate that a dual processes perspective could account for the development of the ability to generate intent-based moral judgment. It not only provides an original extension of Greene's model of moral judgment but also substantially contributes to the understanding of ability is considered as a critical landmark of children's moral development (Piaget, 1932).

Acknowledgments

I would like to thank the Fyssen Foundation for enabling me to carry out this work. I am also very grateful to Essi Viding and Ana Seara-Cardoso from the University College of London, Sylvain Moutier (Paris Descartes University); Katarina Gvozdic (Paris 8 University) and Emmanuel Dupoux (Department of Cognitive Studies, Ecole Normale Supérieure, Paris) for their help and support during these two years.

Être "éveillé mais immobile, inactif" indique-t-il chez la souris et le cheval un état qui ressemble à la dépression chez l'Homme ?

Carole FUREIX

Marie Skłodowska-Curie Fellow, University of Bristol (UK) ; travaux de recherche réalisés au laboratoire du Prof G. Mason, University of Guelph (Canada)

Résumé

Ces travaux ont été réalisés sur deux espèces animales, la souris *Mus musculus* et le cheval domestique *Equus caballus*. Nous avons testé l'hypothèse que certaines formes d'inactivité exprimées dans l'environnement de vie habituel (la cage, le box) indiquent chez l'animal un état qui ressemble à de la dépression chez l'Homme. Nos résultats indiquent chez ces deux espèces que des états où l'animal est éveillé mais immobile, inactif dans son lieu de vie habituel co-varient avec des « symptômes » typiques de la dépression chez l'Homme, tels que la résignation acquise chez la souris et l'anhédonie (réduction des capacités à ressentir du plaisir) chez le cheval. Ces formes spécifiques d'inactivité pourraient donc être des indicateurs visibles d'une pathologie chez l'animal qui ressemblerait à un état dépressif chez l'être humain : une première étape cruciale pour améliorer à terme le bien-être de ces animaux.

Mots-clés

Dépression, indicateur comportemental, formes spécifiques d'inactivité, souris, cheval

Is being inactive "still but awake" in the home environment a behavioural marker of a depression-like conditions in mice and horses?

Abstract

Working with the laboratory mouse *Mus musculus* and the domestic horse *Equus caballus*, we have tested the hypothesis that specific forms of inactivity in animals represent clinical depression-like conditions. Our results highlighted specific forms of inactivity, being "still but awake" apparently doing nothing in the home environment, which covary with two key symptoms of the pathology in humans, namely with learned helplessness (the tendency to give up when facing with challenge, another feature of human clinical depression) in the mouse, and anhedonia (reduced abilities to experience pleasure) in the horse. Our results identifying a behavioural (non-invasively measurable) marker of depression-like conditions are the crucial first step if we are about to cure and modify the management of these animals in order to improve their welfare.

Keywords

Depression, behavioural marker, specific forms of inactivity, mouse, horse

La dépression clinique est une grave pathologie mentale, fréquente (d'autant plus chez la femme) et diagnostiquée par la coexistence d'un ensemble de symptômes affectifs, cognitifs et comportementaux. D'un point de vue étiologique, le stress chronique (résultant par exemple d'évènements aversifs tels qu'un stress psychosocial, ou d'une maladie chronique) joue

un rôle majeur dans le développement de la maladie[1, 2]. En dépit de décennies de recherche visant à développer des modèles animaux de cette pathologie [modèles qui permettent de développer des traitements pharmacologiques et d'étudier les mécanismes génétiques et neuronaux sous-jacents à la maladie[3, 4]], la validité des modèles animaux actuels de dépression est de plus en plus contestée[5, 6]. En effet, des études mettent en évidence une divergence quant à l'efficacité des médicaments au stade préclinique (où le médicament semble être efficace pour réduire le symptôme chez l'animal) et clinique (où le médicament s'avère inefficace à réduire les symptômes chez l'être humain)[7]. De plus, les paramètres classiquement mesurés chez l'animal ne modélisent pas l'entière complexité de la pathologie chez l'être humain, mais seulement certains de ses symptômes. Afin de mieux appréhender un état dépressif chez l'animal, il semble pertinent de considérer l'ensemble des altérations psychologiques, cognitives et neuro-anatomiques connues chez l'être humain[3, 4].

Une baisse d'activité, ou en d'autres termes une inactivité accrue, fait partie des phénomènes étayant un diagnostic de dépression chez l'être humain[8-12], chez qui une forme de retrait vis-à-vis de l'environnement extérieur permet de distinguer la dépression d'un état anxieux[13], avec une étude mettant plus spécifiquement en évidence un regard « dans le vide », un retrait vis-à-vis de l'environnement extérieur et une absence de mouvement oculaire comme marqueurs comportementaux de la maladie[10]. De façon surprenante, les animaux non-humains peuvent également devenir profondément inactifs lorsqu'ils sont exposés à certains contextes aversifs. C'est par exemple le cas chez certains chiens et chats domestiques séparés de leurs propriétaires[14] (p. 357), chez des moutons confinés en intérieur suivant une période de non-confinement en pâture extérieure[15], ainsi que chez des primates non-humains maintenus en conditions de vie appauvries ou exposés à des évènements traumatisants[16, 17]. **Nous proposons[18] que certaines formes d'inactivité exprimées par l'animal dans son environnement de vie habituel indiqueraient un état qui ressemble à de la dépression chez l'être humain**, une hypothèse que nous avons testée ici chez la souris *Mus musculus* et le cheval domestique *Equus caballus*.

Les souris « éveillées mais immobiles » dans leurs cages sont-elles dans un état qui ressemble à la dépression chez l'être humain ?

Pour ce projet, nous nous sommes basées sur la compréhension de la dépression chez l'être humain, sur des moyens conventionnels de créer des conditions de vie plus ou moins stressantes chez le rongeur de laboratoire, et sur l'utilisation validée du modèle souris pour étudier certains des symptômes de la maladie exprimés par l'être humain, afin de tester l'hypothèse que certaines formes d'inactivité exprimées dans l'environnement de vie habituel indiqueraient chez l'animal un état qui ressemble à de la dépression humaine. La forme spécifique d'inactivité qui reflèterait chez la souris un état qui ressemble à de la dépression humaine serait être « éveillée mais immobile » dans la cage lors de la phase active (c.-à-d. dans le noir, les rongeurs étant des animaux nocturnes). Ce comportement a été précédemment observé chez des souris C57BL/6 (une lignée de souris obtenue par croisements consanguins fréquemment utilisée en recherche, dénommées « C57 » dans le reste de cet article), et ce particulièrement en conditions de logement standards (environnement appauvri en stimulations) comparé à des conditions de logement dans de grandes cages enrichies, préférées par les animaux[19]. Des formes atypiques d'inactivité ont également été observées chez des souris C57 exposées à un stress social (« défaites répétées », un modèle animal classique de dépression, où les sujets sont régulièrement exposés à un congénère dominant). Ces formes atypiques d'inactivité sont par ailleurs atténuées par l'administration d'antidépresseurs[20]. De plus, les souris C57s sont particulièrement enclines à exprimer rapidement de la résignation acquise (attitude « résignée » résultant d'un apprentissage dans lequel le sujet apprend que son comportement ne lui permet pas de contrôler son environnement, un phénomène rapidement observé chez les patients dépressifs), comparées à d'autres lignées de souris telles que les souris DBA/2 (« BDA »), qui à l'inverse tendent à réagir par de l'hyperactivité et des comportements stéréotypiques lorsqu'elles sont exposées à des situations stressantes[21] (une réaction qui n'est clairement pas typique de la dépression chez l'être humain). Nous avons testé notre hypothèse qu'être « éveillée mais immobile » reflète chez la souris un état qui ressemble à de la dépression

humaine, en mesurant si ce comportement était atténué par des conditions de vie enrichies (moins stressantes) ; plus exprimé par les souris C57s que les DBAs, et co-variait positivement avec l'immobilité lors d'un test de nage forcée[22]. Le test de nage forcée est basé sur le fait que les rongeurs de laboratoire placés dans un contenant rempli d'eau duquel ils ne peuvent s'échapper finissent par flotter, immobiles en adoptant une posture caractéristique. Cette immobilité lors du test de nage forcée est exacerbée chez les individus exposés à des facteurs de stress, et à l'inverse atténuée par l'administration d'antidépresseurs, et est donc classiquement considérée comme un indicateur de résignation dépressive[5, 23, 24].

Des souris femelles C57s et DBAs provenant du laboratoire Charles River (Québec), toutes de parents différents, et étudiées en deux cohortes, ont été réparties entre deux conditions de logement post-sevrage (3-5 semaines) jusqu'à l'âge adulte. La nourriture (régime alimentaire standard en laboratoire) et l'eau étaient fournies *ad libitum*. Les souris étaient logées par trios en mélangeant les lignées au sein de chaque cage, un design expérimental qui permet de mesurer les interactions entre facteurs génétiques et environnementaux sans altérer le bien-être et la validité expérimentale, ni nécessiter un grand nombre d'animaux[25, 26]. Les souris étaient logées soit en cages standards, non-enrichies (« NE »), soit dans de grandes cages enrichies (« EE », décrites en détail dans[27]). Les enrichissements étaient des objets pertinents pour les souris d'un point de vue biologique (permettant par exemple de se cacher ou de construire un nid), et sélectionnés sur la base de recherches publiées indiquant une amélioration du bien-être chez les souris disposant de ces objets *e.g.*[19]. Ces objets étaient par exemple un abri en plastique, une roue à rongeur, un tunnel, des tasses en papier, des morceaux de tissu, des mouchoirs et un « hamac » (un morceau de chaussette accroché en hauteur au couvercle de la cage). Suite à l'occurrence de quelques malocclusions (anormalité dentaire) ayant nécessité d'exclure les animaux atteints de l'étude, les tailles d'échantillons finales étaient de 75 C57s (37 logées en cages EE, 38 en cages NE) et 47 DBAs (23 en cages EE, 24 en cages NE). Le comportement dans l'environnement habituel (la cage) était observé *via* des méthodes éthologiques classiques (scan sampling, associé à 15s d'observation focale pour les souris « éveillées mais immobiles », un comportement caractérisé par l'absence de mouvement – méthodes décrites en détail dans[26]). Les tests de nage forcée ont été réalisés comme décrits dans *e.g.*[23, 24]. Les souris étaient placées individuellement dans trois cylindres remplis d'eau côte-à-côte séparés visuellement (**Fig. 1**), et leur comportement enregistré pendant 6 min (2 min d'habituation, 4 min de test[23, 24]).

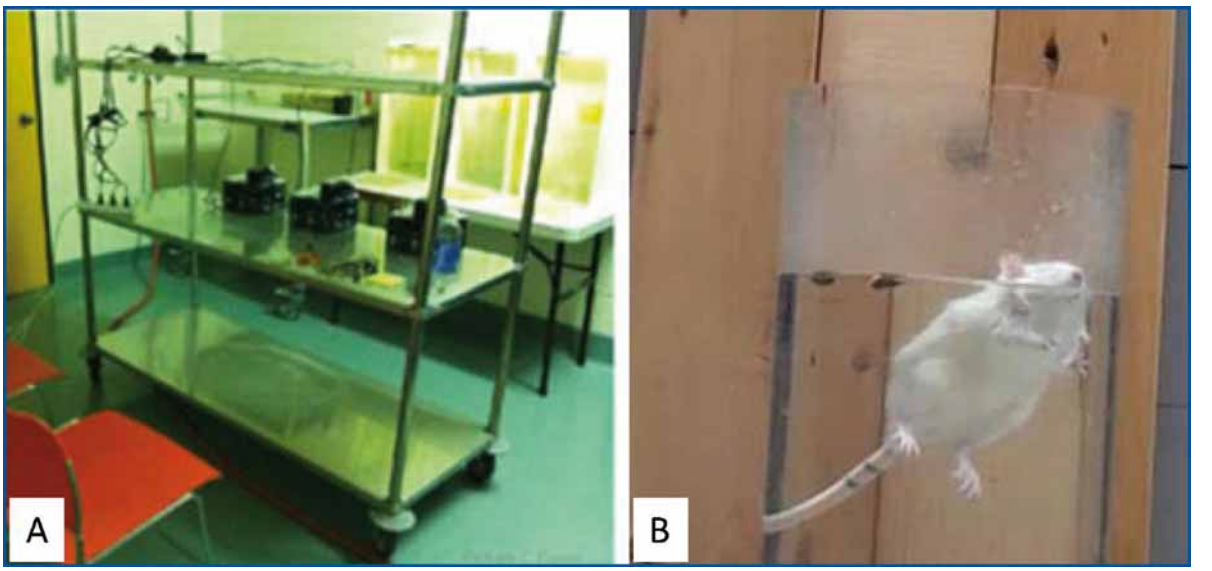


Figure 1 : Dispositif expérimental du test de nage forcée **(A)** ; souris flottant lors d'un test de nage forcée **(B)**.

Les conditions de logement (EE et NE) étaient contrebalancées au sein de chaque jour et heure de test et entre les trois cylindres. La durée totale d'immobilité (flotter pendant au moins 2 sec. avec au moins 3 pattes immobiles[23]) pendant les 4 min. de test était extraite *a posteriori* des vidéos par des observateurs « aveugles » aux hypothèses testées dans cette étude.

Les résultats montrent que le temps passé « éveillée mais immobile » était plus important dans les cages non enrichies NE comparé aux cages EE moins stressantes ($F_{1, 34} = 20.369$; $p < 0001$) ; que le comportement était plus prononcé chez les souris D57s que les DBAs ($F_{1, 56} = 6.993$; $p = 0.011$), et que même en contrôlant statistiquement pour ces effets de cage et de lignée, les souris qui passaient le plus de temps « éveillées mais immobiles » dans leurs cages tendaient fortement à passer plus de temps immobiles dans le test de nage forcée ($F_{1, 100} = 3.849$, $p = 0.052$, **Fig. 2**).

Ainsi, le génotype et les conditions de vie stressantes qui prédisposent les souris à présenter de la résignation (une caractéristique de la dépression chez l'humain) prédisent également un temps plus important passé éveillées mais immobiles dans la cage. De plus, même en contrôlant statistiquement l'effet de ces facteurs au niveau des groupes de souris, les individus qui passaient le plus de temps éveillés mais immobiles dans leurs cages tendaient fortement à passer plus de temps immobiles dans le test de nage forcée, ce qui suggère fortement que cette forme spécifique d'inactivité pourrait refléter

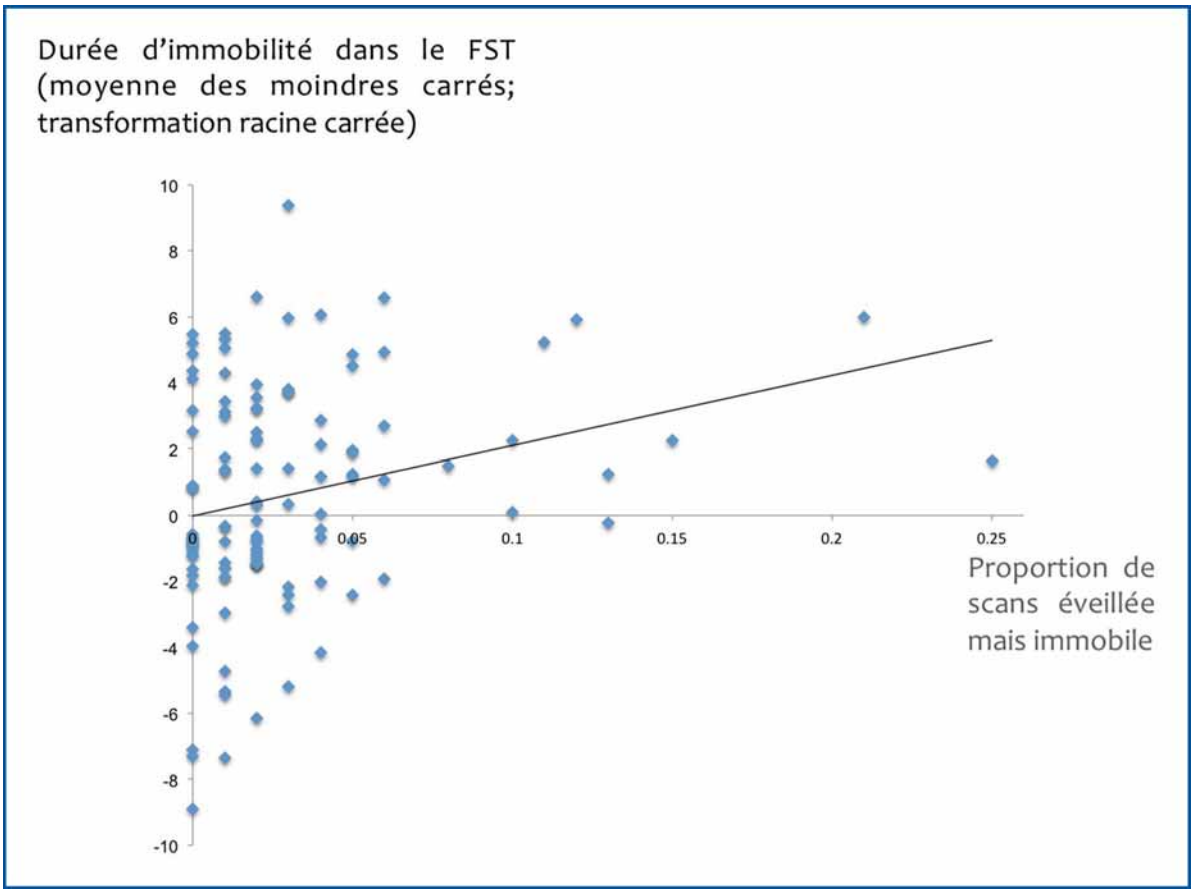


Figure 2 : Relation entre la durée d'immobilité dans le test de nage forcée (« FST » dans le titre de l'axe) et le temps passé « éveillée mais immobile » dans la cage, en contrôlant statistiquement pour le type de cage (enrichie ou non), la cohorte (cohorte 1 ou 2) et la lignée (C57 ou DBA). Les données présentées dans le graphique sont générées par le modèle prenant en compte tous les facteurs (c'est pourquoi certaines valeurs peuvent être négatives).

chez la souris un état qui ressemble à de la dépression chez l'être humain.

Les chevaux de centre équestre présentant une certaine forme d'inactivité expriment-ils des symptômes de dépression ?

Une inactivité accrue et une baisse de réactivité vis-à-vis de l'environnement ont été observées chez des équidés dans des pays en voie de développement[28, 29], chez qui ces états étaient associés à des problèmes de santé, un âge avancé, et, de façon plus spéculative, à l'expérience d'une adversité prolongée. Hall et collaborateurs[30] ont par ailleurs décrit aux USA des chevaux de centre équestre qui semblaient « déconnectés », ne réagissant pas, apathiques et manquant de motivation. Ces auteurs ont suggéré que ces animaux léthargiques avaient généralement été maintenus pour la majorité de leur vie en conditions de vie sous-optimales pour le bien-être, incluant du confinement en box sans possibilité d'interagir avec des congénères, et que cette réponse de retrait vis-à-vis de l'environnement pourrait refléter de la résignation (une caractéristique de dépression, cf. également travaux sur la souris). Nous avons entrepris des recherches pour caractériser cet état chez le cheval de centre équestre de façon plus formelle[31, 32], et avons observé une attitude au box, immobile et particulièrement « en retrait vis-à-vis de l'environnement » (« *withdrawn* » dans le reste de cet article) chez certains animaux, dans laquelle les chevaux présentaient une posture particulière (décrite dans la **Fig. 3**). Cette posture était associée à une absence de mouvement de tête et d'oreilles, et à une fixité du regard.

De plus, hors occurrences de cet état *withdrawn*, les chevaux affectés présentaient, par comparaison avec des chevaux vivant dans les mêmes centres équestres mais ne présentant pas cette attitude *withdrawn*, une réactivité sensorielle tactile moindre (ils étaient moins sensibles lors de l'application de filaments calibrés pour délivrer une force spécifique sur la peau), une indifférence plus marquée à l'apparition soudaine de l'homme dans leur champ de vision, et des taux de cortisol particulièrement bas[31, 32].

Cette baisse de réactivité vis-à-vis de l'environnement ainsi que des taux de cortisol atypiques rappellent certaines des caractéristiques de la dépression clinique chez l'homme. Afin de tester plus loin l'hypothèse que ces chevaux *withdrawn* pourraient présenter un état qui ressemblerait à de la dépression, nous nous sommes interrogées **sur l'existence d'un lien entre cette attitude**

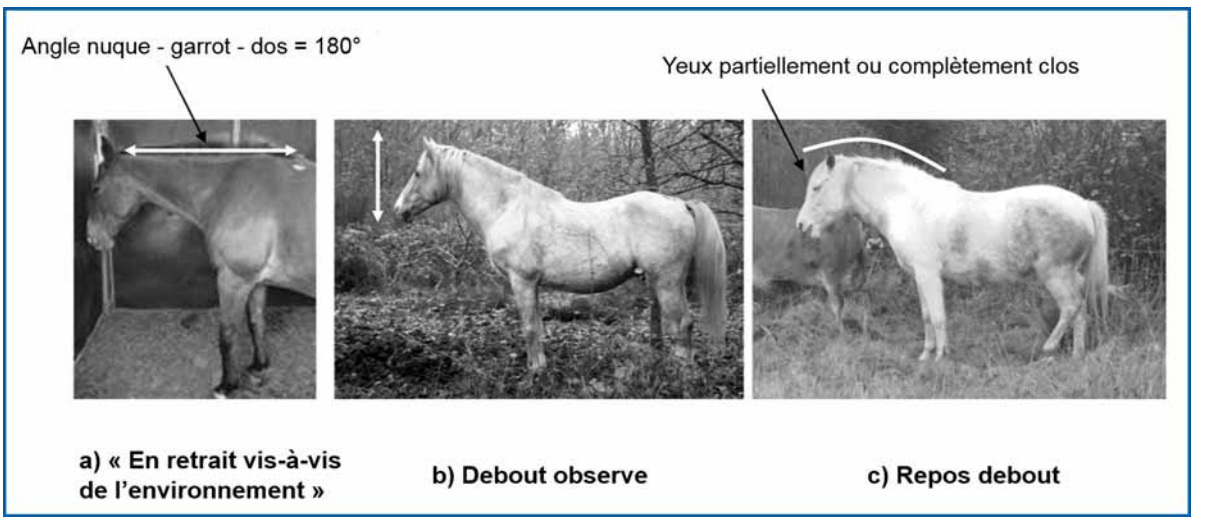


Figure 3 : La posture « en retrait vis-à-vis de l'environnement » (*withdrawn*) chez le cheval. Photos d'un cheval **a)** présentant l'attitude *withdrawn*, **b)** en train d'observer son environnement (« standing observing ») et **c)** au repos debout (« standing resting »). L'état *withdrawn* est caractérisé par une hauteur de l'encolure alignée à celle du dos, un angle tête – encolure ouvert (— 180°) et un report apparent du poids sur l'avant-main. Cette posture diffère de celles associées à de l'observation (où la tête est portée plus haut) et au repos (où les yeux sont partiellement ou totalement fermés, et l'encolure plus arrondie)[33, 34].

***withdrawn* et la présence d'anhédonie**, qui est un symptôme majeur de la dépression clinique chez l'homme[32] se traduisant par la perte de capacité à ressentir du plaisir lors de situations pourtant normalement considérées comme plaisantes.

Nous avons étudié 20 chevaux (*withdrawn* ou non) provenant d'une même écurie en France. Le temps passé à exprimer l'attitude *withdrawn* a été déterminé par un expérimentateur utilisant des méthodes classiques d'éthologie (« instantaneous scan sampling », toutes les 2 minutes sur des périodes d'une heure chacune, répétées à différents moments de la journée pendant 15 jours – méthode décrite en détail dans[32]). Le temps passé *withdrawn* n'était associé ni au genre, ni à l'âge des animaux, mais était corrélé au temps passé à exprimer des comportements stéréotypiques, un marqueur potentiel de stress chronique. Les animaux observés *withdrawn* étaient par ailleurs statistiquement plus enclins à déjà présenter cette attitude lors de notre première étude 5 ans auparavant[31]. Pour tester l'anhédonie, nous avons mesuré la consommation de sucrose chez ces chevaux, une mesure classique d'anhédonie chez le rongeur mais qui n'avait pas encore été appliquée chez les équidés. Pour ce faire, nous avons présenté aux chevaux des blocs de sucre à lécher « Likit » (nouveau pour les animaux étudiés) et avons mesuré la quantité de sucrose ingérée après 3 h, 8 h, 24 h et 30 h au contact du bloc Likit. Si les chevaux *withdrawn* présentent un état qui ressemble à de la dépression chez l'être humain, les animaux présentant le plus cette attitude devraient également être ceux qui consommaient le moins de sucrose. Nos résultats étaient conformes à cette prédiction ($F_{1,18} = 4.65$, two tailed $p = 0.04$). Néanmoins, ceci pouvait également s'expliquer par un appétit général moins important chez ces animaux, et/ou par une réaction néophobique vis-à-vis d'un aliment inconnu (les blocs de sucre étant nouveaux pour les animaux testés). Pour contrôler l'effet de ces facteurs « parasites », nous avons mesuré sur une autre période pour chaque animal sa consommation de foin pendant 5 jours (appétit général), ainsi que sa latence à commencer à consommer un repas de granulés aromatisés avec des odeurs nouvelles (néophobie). Bien qu'une consommation de foin moins élevée et une plus longue latence à consommer un aliment inconnu prédisaient en effet une consommation de sucrose moins importante, contrôler statistiquement (dans le modèle) l'effet de ces deux facteurs n'a pas éliminé notre résultat précédent, à savoir la relation entre être *withdrawn* et consommer moins de sucre (bien que le réduisant à une très forte tendance) : $F_{1,15} = 4.28$, two-tailed $p = 0.056$ (**Fig. 4**).

Cette étude suggère donc une forme d'anhédonie (un symptôme majeur de la dépression chez l'homme) chez les chevaux présentant l'attitude *withdrawn*, et l'ensemble de nos résultats converge vers une forme de mal-être durable chez le cheval qui pourrait ressembler à de la dépression clinique chez l'homme. Cette étude illustre également l'importance de contrôler (statistiquement dans notre cas) d'autres phénomènes susceptibles d'expliquer une consommation de sucre moindre lors des tests d'anhédonie, et suggère une méthodologie qui pourrait être utilisée pour étudier l'anhédonie chez d'autres équidés présentant une profonde inactivité (*e.g.* certains équidés des pays en voie de développement[28, 29]).

« Ces études ont mis en évidence chez deux espèces d'animaux non-humains (souris, cheval) des formes spécifiques d'inactivité exprimées par l'animal dans son environnement de vie habituel qui indiqueraient un état qui ressemble à de la dépression chez l'être humain. »

Conclusion générale

Ces études ont mis en évidence chez deux espèces d'animaux non-humains (souris, cheval) des formes spécifiques d'inactivité exprimées par l'animal dans son environnement de vie habituel qui indiqueraient un état qui ressemble à de la dépression chez l'être humain. Ces formes spécifiques d'inactivité sont être « éveillée mais immobile » dans sa cage chez la souris de laboratoire (un comportement qui co-varie avec une attitude résignée, un phénomène observé chez les patients dépressifs) et, chez le cheval de centre équestre, être immobile, en retrait vis-à-vis de l'environnement (*withdrawn*, caractérisé sur le plan postural par une hauteur de l'encolure

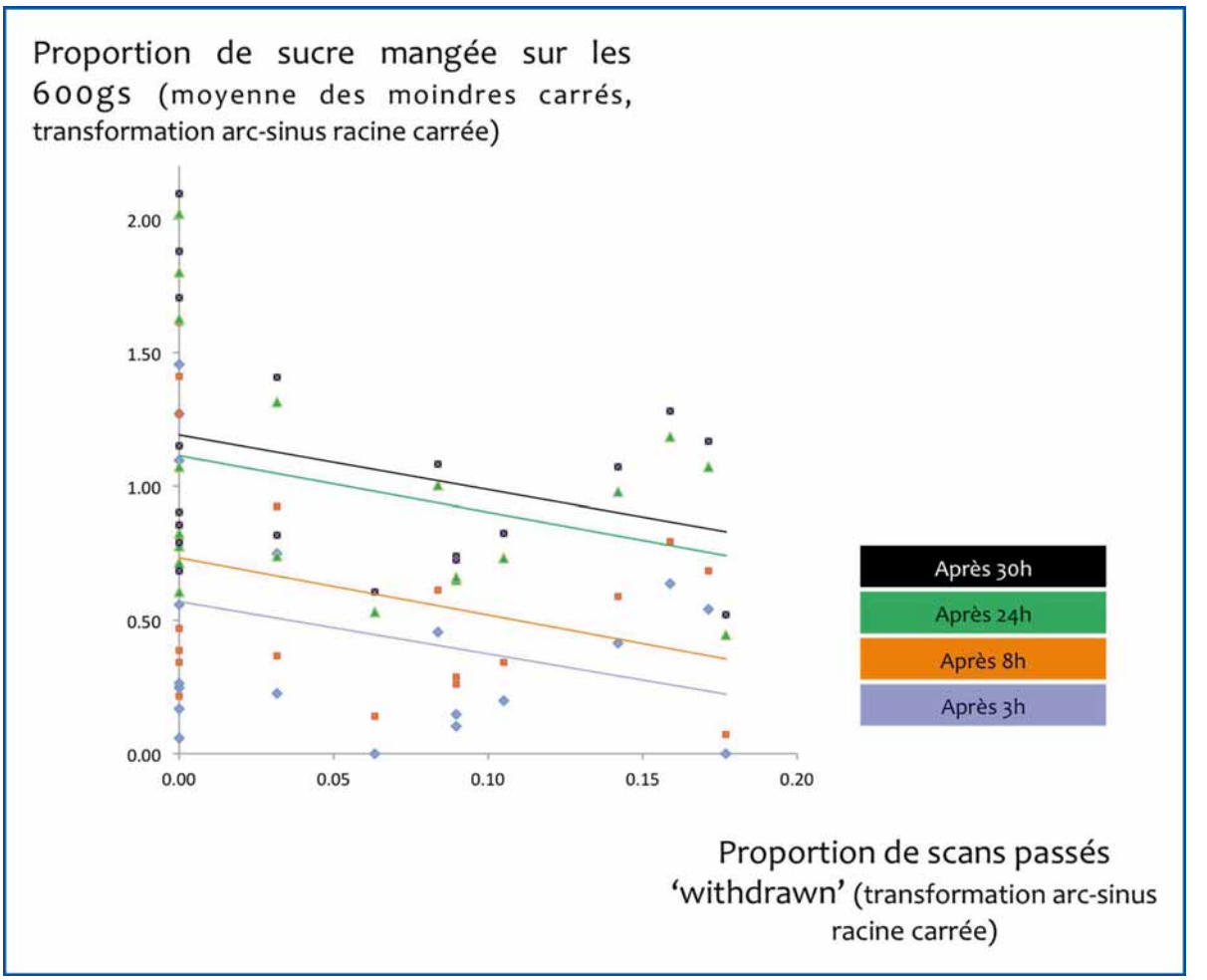


Figure 4 : Relation entre le temps passé dans l'attitude *withdrawn* et la quantité de sucrose ingérée pendant le test d'anhédonie, en contrôlant statistiquement l'effet de l'âge, du sexe, le temps passé dans le box sur les 30 h d'exposition, la consommation de foin (appétit général) et la latence à consommer un aliment inconnu (granulés aromatisés avec des odeurs nouvelles) (néophobie). Données transformées pour satisfaire les conditions nécessaires des analyses paramétriques.

alignée à celle du dos, un angle tête – encolure ouvert et un report apparent du poids sur l'avant-main, et sur le plan comportemental par une absence de mouvement de tête et d'oreilles, une fixité du regard et par une forme d'anhédonie, c.-à-d. la perte de plaisir, un des symptômes majeur de dépression chez l'être humain). Des études complémentaires sont néanmoins nécessaires avant de conclure avec certitude que ces formes spécifiques d'inactivité indiquent un état dépressif chez l'animal. En effet, la dépression est une pathologie complexe diagnostiquée par la cooccurrence de plusieurs symptômes ; les études futures viseront donc à étudier si les souris et chevaux présentant ces formes spécifiques d'inactivité présentent également par exemple des signes d'humeur « triste » (un autre symptôme clé de la pathologie chez l'humain), tels que juger des stimuli ambigus de façon plus négative ou porter plus d'attention aux stimuli négatifs qu'aux stimuli positifs *e.g.*[35]. Il serait également pertinent d'étudier si ces formes spécifiques d'inactivité sont atténuées par l'administration d'antidépresseurs[20].

Si ces résultats futurs supportent nos hypothèses, ces études auront d'importantes conséquences à long terme quant au bien-être animal

(puisqu'identifier cette maladie mentale chez les animaux non-humains est la première étape nécessaire au développement de traitements et pour améliorer les conditions de vie et le bien-être des animaux atteints). Nos études soulignent également la pertinence de s'intéresser au comportement dans l'environnement habituel, qui peut se révéler être un outil non-invasif potentiellement utile aux chercheurs intéressés par la dépression.

Éthique : toutes les procédures utilisées dans ces études ont été validées au préalable par le Comité Éthique de l'Université de Guelph (Protocoles 1398 et 2023), en conformité avec la législation sur l'expérimentation animale canadienne et française, et avec la directive européenne 86/609/CEE.

Remerciements

Ces études ont été réalisées au laboratoire du Professeur Georgia Mason à l'Université de Guelph (Canada) qui m'a accueillie pour cette recherche post – doctorale : un grand merci ! Je remercie également mes collaborateurs M. Walker, L. Harper, K. Reynolds, A. Saldivia-Woo (pour le projet souris) et C. Beaulieu, S. Argaud, C. Rochais, M. Quinton, S. Henry et M. Hausberger (pour le projet cheval). Merci aux soigneurs-animaliers et aux directeurs et membres du personnel des centres équestres pour nous avoir ouvert les portes de leurs établissements. Merci à la Fondation Fyssen d'avoir financé ces projets ; des financements complémentaires pour réaliser cette recherche ont été obtenus *via* une NSERC Discovery Grant (G. Mason), une bourse du Fond pour la Recherche Franco-Canadienne (G. Mason et M. Hausberger) et une bourse de la Caisse Centrale de la Mutualité Sociale Agricole (M. Hausberger).

Bibliographie

1. Blackburn-Munro, G. and R.E. Blackburn-Munro, *Chronic pain, chronic stress and depression: Coincidence or consequence?* Journal of Neuroendocrinology, 2001. **13**(12): p. 1009-1023.

2. Hammen, C., et al., *Chronic and acute stress and the prediction of major depression in women.* Depression and Anxiety, 2009. **26**(8): p. 718-723.

3. Matthews, K., et al., *Animal models of depression: navigating through the clinical fog.* Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 2005. **29**(4-5): p. 503-513.

4. McArthur, R. and F. Borsini, *Animal models of depression in drug discovery: A historical perspective.* Pharmacology Biochemistry and Behavior, 2006. **84**(3): p. 436-452.

5. Slattery, D. and J. Cryan, *The Ups and Downs of Modelling Mood Disorders in Rodents*. ILAR J., 2014. **55**(2) : p. 297-309.

6. Berton, O., C.-G. Hahn, and M.E. Thase, *Are we getting closer to valid translational models for major depression?* Science (New York, N.Y.), 2012. **338**(6103): p. 75.

7. Belzung, C., *Innovative Drugs to Treat Depression: Did Animal Models Fail to Be Predictive or Did Clinical Trials Fail to Detect Effects?* Neuropsychopharmacology, 2013. **39**(5): p. 1041.

8. Knowles, R.D., *Coping with lethargy*. American Journal of Nursing, 1981. **81**(8) : p. 1465-1465.

9. Baker, M., et al., *Depressive disease – Classification and clinical characteristics*. Comprehensive Psychiatry, 1971. **12**(4): p. 354-&.

10. Schelde, J.T.M., *Major depression : Behavioral markers of depression and recovery*. Journal of Nervous and Mental Disease, 1998. **186**(3): p. 133-140.

11. Seime, R.J. and K.S. Vickers, *The challenges of treating depression with exercise: From evidence to practice.* Clinical Psychology-Science and Practice, 2006. **13**(2) : p. 194-197.

12. Lindwall, M., P. Larsman, and M.S. Hagger, *The Reciprocal Relationship Between Physical Activity and Depression in Older European Adults: A Prospective Cross-Lagged Panel Design Using SHARE Data.* Health Psychology, 2011. **30**(4) : p. 453-462.

13. Frazer, A. and D.A. Morilak, *What should animal models of depression model?* Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 2005. **29**(4): p. 515-523.

14. Fox, M.W., *Abnormal behavior in animals*. 1968, Philadelphia : W.B. Saunders Company.

15. Fordham, D.P., et al., *Changes in plasma-cortisol and beta-endorphin concentrations and behavior in sheep subjected to a change of environment*. Animal Production, 1991. **52**: p. 287-296.

16. Hennessy, M.B., et al., *Depressive-like behavioral response of adult male rhesus monkeys during routine animal husbandry procedure*. Frontiers in Behavioral Neuroscience, 2014. **8**.

17. Ferdowsian, H.R., et al., *Signs of Mood and Anxiety Disorders in Chimpanzees*. Plos One, 2011. **6**(6).

18. Fureix, C. and R. Meagher, *What can inactivity reveal about affective states in non-humans? A review*. Applied Animal Behaviour Science, 2015. **171**: p. 8-24.

19. Tilly, S.L.C., J. Dallaire, and G.J. Mason, *Middle-aged mice with enrichment-resistant stereotypic behaviour show reduced motivation for enrichment*. Animal Behaviour, 2010. **80**(3): p. 363-373.

20. Kudryavtseva, N.N., I.V. Bakshtanovskaya, and L.A. Koryakina, *Social model of depression in mice of C57BL/ 6J strain*. Pharmacology, Biochemistry and Behavior, 1991. **38**(2) : p. 315-320.

21. Cabib, S., *The neurobiology of stereotypy II: the role of stress*, in *Stereotypic Animal Behaviour – Fundamentals and applications to welfare, second edition*, G. Mason and J. Rushen, Editors. 2006, CABI: Wallingford, Oxford. p. 227-255.

22. Fureix, C., et al., *Stereotypic behaviour in standard non-enriched cages is an alternative to depression-like responses in C57BL/6 mice*. Behavioral Brain Research, 2016, **305**: 186-190.

23. Porsolt, R.D., A. Bertin, and M. Jalfre, *Behavioral despair in mice – primary screening-test for antidepressants*. Archives Internationales De Pharmacodynamie Et De Therapie, 1977. **229** (2): p. 327-336.

24. Castagné, V., et al., *Rodent Models of Depression: Forced Swim and Tail Suspension Behavioral Despair Tests in Rats and Mice*. Current Protocols in Pharmacology, 2010. **5**(8): p. 1-14.

25. Walker, M., et al., *Co-housing rodents with different coat colours as a simple, non-invasive means of individual identification : validating mixed-strain housing for C57BL/6 and DBA/2 mice*. PloS one, 2013. **8**(10): p. e77541.

26. Walker, M., et al., *Mixed-strain housing for female C57BL/6, DBA/2, and BALB/c Mice: Validating a split-plot design that promotes Refinement and Reduction*. BMC Medical Research methodology, 2016, 16:11.

27. Harper, L., et al., *Stereotypic mice are aggressed by their cage-mates, and tend to be poor demonstrators in social learning tasks.* Animal Welfare, 2015. **24**: p. 463-473.

28. Burn, C.C., T.L. Dennison, and H.R. Whay, *Relationships between behaviour and health in working horses, donkeys, and mules in developing countries*. Applied Animal Behaviour Science, 2010. **126**(3-4): p. 109-118.

29. Swann, W.J., *Improving the welfare of working equine animals in developing countries*. Applied Animal Behaviour Science, 2006. **100**(1-2): p. 148-151.

30. Hall, C., et al., *Is there evidence of learned helplessness in horses?* Journal of Applied Animal Welfare Science, 2008. **11**(3): p. 249-266.

31. Fureix, C., et al., *Towards an Ethological Animal Model of Depression? A Study on Horses.* Plos One, 2012. **7**(6).

32. Fureix, C., et al., *Investigating anhedonia in a non-conventional species: do some riding horses Equus caballus display symptoms of depression?* Applied Animal Behaviour Science, 2015. **162**: p. 26-36.

33. Waring, G., *Horse Behavior, second edition*. 2003, Norwich, New York: Noyes Publications/ William Andrew Publishing. 442.

34. Fureix, C., et al., *Geometric morphometrics for ethologists: improving the comparative study of behavioural postures*. Naturwissenschaften, 2011. **98**: p. 583-592.

35. Beck, A.T., *Depression: Clinical, experimental and theoretical aspects*. 1967, New York: Harper and Row.

Depression is a serious mood disorder with a high prevalence, especially in women and diagnosed by the co-occurrence of several affective, cognitive and behavioural symptoms. In terms of aetiology, a common trigger is chronic stress (*e.g.* aversive life events or chronic pain/illness[1, 2]). Animal models of depression have attracted study for decades, as they allow drug development, and investigation of underlying genetic / brain mechanisms[3, 4]. However, several recent reviews question the validity of current animal models of depression[5, 6]: after decades of use, growing evidence shows discrepancies between the positive outcome of some drugs on these models and their poor efficacy in humans[7]. Moreover, standard animal testing situations do not model the entire complex disorder of human depression: just some of its symptoms. To truly assess animal depression, additional

aspects must be considered: the full suite of psychological, cognitive, neuroanatomical alterations known to occur in humans[3, 4].

Amongst the phenomena supporting diagnosis, reduced activity has been closely associated with depression in humans[8-12], with a lack of engagement with the external environment specifically distinguishing it from anxiety disorders[13], and one study further highlighting "nonspecific gaze, withdrawal, *[no mouth movements, and]* no eye region movement" as behavioural markers of the condition[10]. Compellingly, animals too can become profoundly, strangely inactive when experiencing certain aversive contexts. This has been reported in a number of non-human species, *e.g.* in pet dogs and cats when deprived of their owners[14] (p. 357), sheep moved from pasture to inescapable indoor crates[15], as well as in non-human primates housed long-term in barren environments or exposed to traumatic life events[16, 17]. **We proposed[18]that certain specific forms of inactivity in animals, characterised by "withdrawing" and reduced engagement with the environment, represent markers of depression-like states in non-humans.** We tested this hypothesis working with the laboratory mouse (*Mus musculus*) and the domestic horse (*Equus caballus*) as our animal subjects.

Are mice "doing nothing" in their home-cage in a depression-like state?

For this project, we used the growing understanding of human depression, conventional ways of creating more or less stressful environments for laboratory rodents, and the well-validated use of mice to model some symptoms of this disease, to test the hypothesis that specific forms of inactivity in animals represent clinical depression-like condition. The specific form of inactivity hypothesised to reflect a depression-like condition was "still but awake" in the home-cage during the active (dark) phase; thus apparently alert, but motionless. This behaviour was previously observed in C57BL/6 mice (an inbred strain of mice, henceforth "C57"), especially in standard, non-enriched lab cages compared to large, enriched, highly preferred enclosures[19]. Unusual forms of inactivity were also reported in C57 mice exposed to repeated defeat stress (a classic animal model of depression, where the subjects are submitted to repeated exposures to a dominant conspecific), and reversed with antidepressant treatment[20]. Furthermore, C57s appear prone to "helplessness" (the tendency to give up when facing with challenge, a feature of depression), compared to other strain of mice, for example DBA/2 mice (henceforth "DBAs") which instead react to stress with hyper-activity and abnormal repetitive behaviours[21] (a reaction which is definitely not a feature of human depression). We tested the hypothesis that this specific form of inactivity is a depression-like symptom by seeing whether "still but awake" behaviour was reduced by stress-reducing enrichment; performed more by C57s than by DBAs; and positively co-varied with immobility in Forced Swim Test[22]. The Forced Swim test exploits the observation that rodents in an inescapable cylinder filled with water finally adopt a characteristic immobile posture. This immobility is triggered by exposure to stressors and alleviated by antidepressant, and therefore a well-accepted indication of depression-like helplessness[5, 23, 24].

Unrelated adult female C57 and DBA mice in two cohorts were purchased from Charles River Laboratories (Quebec), and differentially housed from three to five weeks into adulthood. All were fed a standard laboratory rodent diet. Food and water were *ad libitum*. Mice were housed in mixed strain trios, a powerful experimental design we have validated that allows to investigate gene*environment interactions without compromising welfare or experimental validity or requiring excessive numbers of animals[25, 26]. Mice were housed either in standard, non-enriched ("NE") laboratory cages, or in larger enriched ("EE") cages (described in[27]). Enrichments were items biologically relevant to mice (*e.g.* providing additional hiding places and nest building opportunities) and selected on the basis of published research that indicates significant enhanced welfare *e.g.*[19]. They included *e.g.* a mouse house; a running wheel; a tunnel; paper cups, tissues; pieces of fabric and a sock "hammock" (a piece of a sock attached to the cage lid via cable ties).Due to a few instances of malocclusion (teeth growing abnormality) requiring to exclude the affected animals from the study, our final sample sizes were 75 C57s (37 housed in EE cages and 38 in NE cages) and 47 DBAs (23 housed in EE cages and 24 in NE cages).

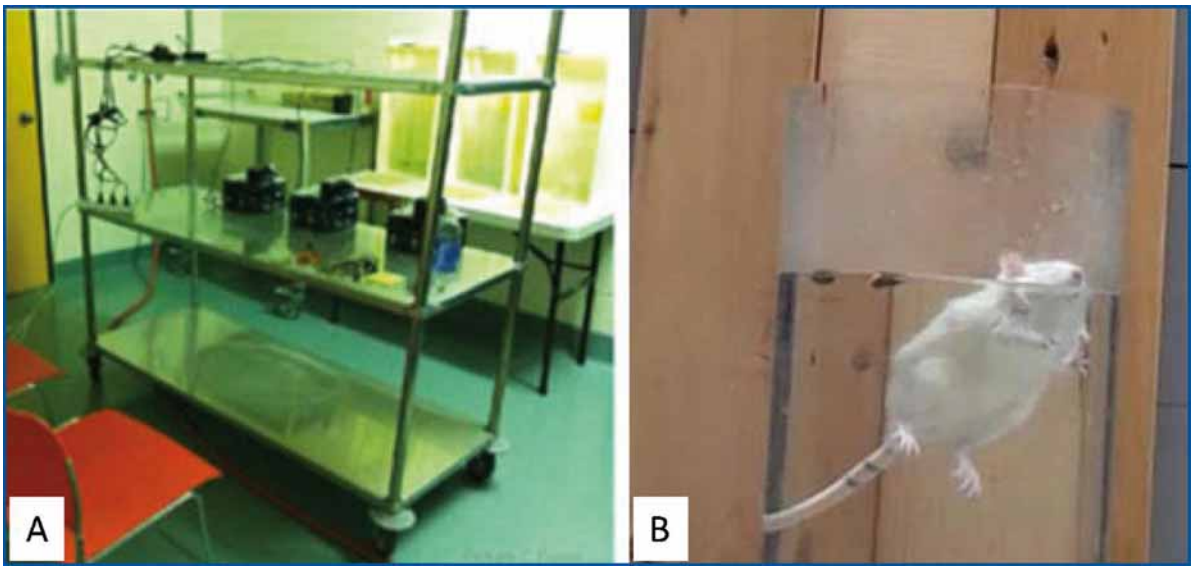


Figure 1: Forced Swim Test experimental apparatus **(A)**; a mouse floating motionless in a FST **(B)**.

In-cage behavioural data were collected *via* using well-validated ethological methods (live scan-sampling, switching to 15 s focal observations for mice displaying the "still but awake" behaviour characterised by a lack of movement; methods described elsewhere[26]). Forced Swim Tests (FSTs) were conducted as described elsewhere *e.g.*[23, 24]. Mice were placed individually in three side-by-side, visually separated glass cylinders, filled with water and were videotaped for 6 min. (2 min. of habituation, 4 min. of test[23, 24]) **(Fig. 1)**, before being returned to their home-cages.

Housing treatment was counter-balanced between test days, test hours and the three cylinders. Each mouse's total duration of immobility (floating for at least 2 seconds with at least 3 legs motionless[23]) in the 4 min. test period was scored from the videotapes.

Results showed that the time spent "still but awake" was higher in NE cages compared to enriched stress-reducing cages ($F_{1, 34} = 20.369$; $p < 0001$); was more frequent in the C57 mice than in DBAs ($F_{1, 56} = 6.993$; $p = 0.011$), and that even controlling statistically for these housing and strain effects, the mice spending the most time still but awake strongly tended to display more immobility in the FST ($F_{1, 100} = 3.849$, $p = 0.052$, **Fig. 2**).

Thus genotypes and housing conditions predisposing mice to helplessness (the tendency to give up when facing with challenge, a feature of depression) predicted more time spent standing still but awake doing nothing in the home-cage. Furthermore, even after controlling for these group level effects, individual mice spending the most time "still but awake" strongly tended to greater immobility in FSTs, strongly suggesting depression-like states in mice displaying this specific form of inactivity.

Do some inactive riding horses display symptoms of depression?

States involving profound inactivity and low responsiveness to external stimuli have been reported in working equids in the developing world[28, 29], associated with illness and advanced age[28] and, more speculatively, with sustained adversity. In North America, Hall and colleagues[30] describe riding school horses "who seem to have 'switched off" (are unresponsive, lack motivation, and are apathetic)". The authors suggested that "apathetic and lethargic" horses have generally been "stabled for the majority of their lives with no opportunity for social interaction", with such responses reflecting stress-induced "helplessness" (a feature of depression). Recently, we have collected data to describe such horses' characteristics more formally[31, 32]. We found that "withdrawn" states are characterised by a stationary, atypical, flat-necked posture **(Fig. 3)**; wide open, unblinking eyes with an apparently fixed gaze; and backwards-pointing ears.

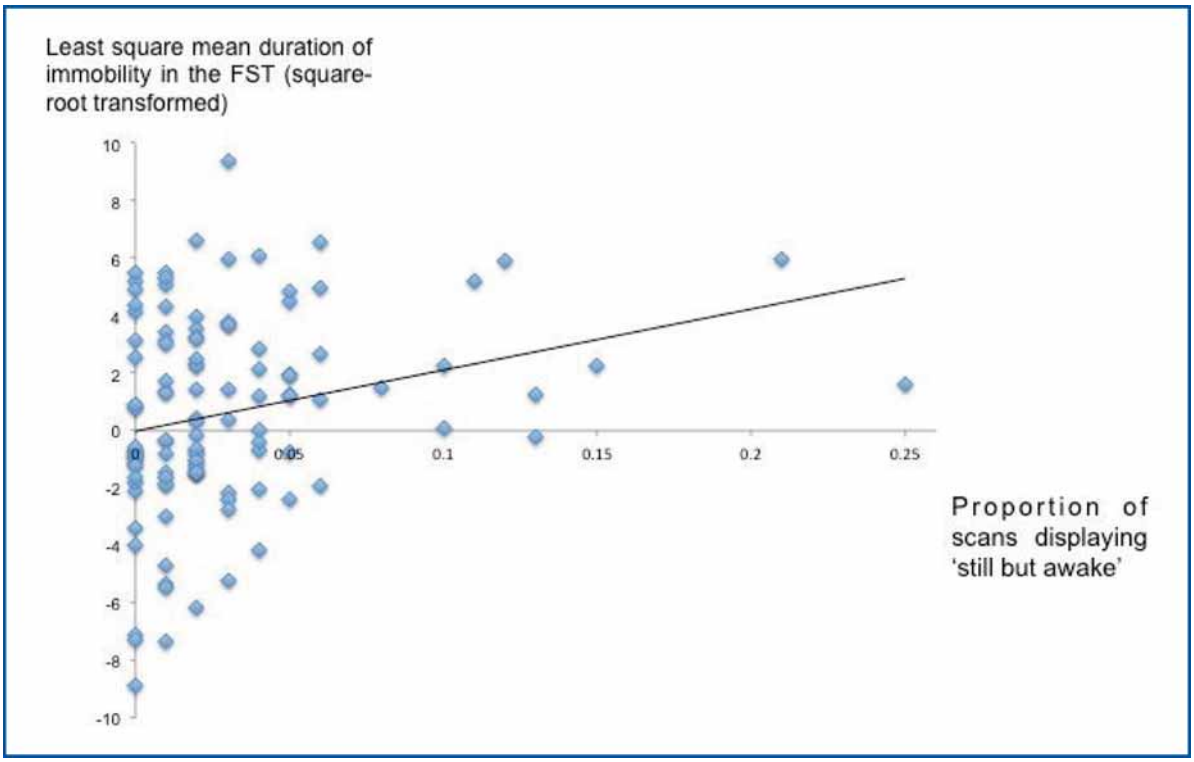


Figure 2: Relationship between duration of immobility in Forced Swim Tests (*FST*) and time spent still but awake in the home-cage, statistically controlling for *e.g.* housing type (non-enriched/enriched), Cohort, Strain. Presented values are generated by the model taking into account all other factors (which is why some values are negative).

Because all of these features are reminiscent of features observed in clinically depressed people, we hypothesised, by analogy with human clinical depression, that certain inactive horses exhibit a depression-like state. We have been testing further this hypothesis that the specific form of inactivity (that we term *withdrawn*) might represent a depression-like condition in horses, by **investigating the relationship between this specific form of inactivity and anhedonia**, *i.e.* the loss of pleasure (a core symptom of human clinical depression)[32].

Subjects were 20 withdrawn and non-withdrawn horses from the same stable in France. The time individuals spent being withdrawn was determined by a trained observer using classical ethological methods (instantaneous scan sampling, every 2 minutes over 1 h long periods repeated daily over 15 days method described in[32]). The time horses spent being withdrawn appeared unrelated to age or sex, but correlated with time devoted to stereotypic behaviour, a possible marker of lifetime stress. Comparison with data collected 5 years earlier[31] also revealed that horses scored as withdrawn then remained significantly likely to display the behaviour. In order to assess anhedonia, we measured sucrose intake, a classic measure of anhedonia never previously applied to horses. Flavoured sugar blocks, novel to these subjects, were mounted in each stall and weighed 3 h, 8 h, 24 h and 30 h after provision. We predicted that if affected by depression-like states, the most withdrawn horses would consume the least sucrose. This prediction was met ($F_{1,18} = 4.65$, two tailed $p = 0.04$). This pattern could, however, potentially reflect general appetite levels and/or food neophobia (because the sugar blocks being novel to the horses). To control for these confounds, hay consumption was measured over 5 days, as were subjects' latencies to eat a meal scented with a novel odour. Although low hay consumption and long latencies to eat scented food did predict low sucrose consumption, statistically controlling for

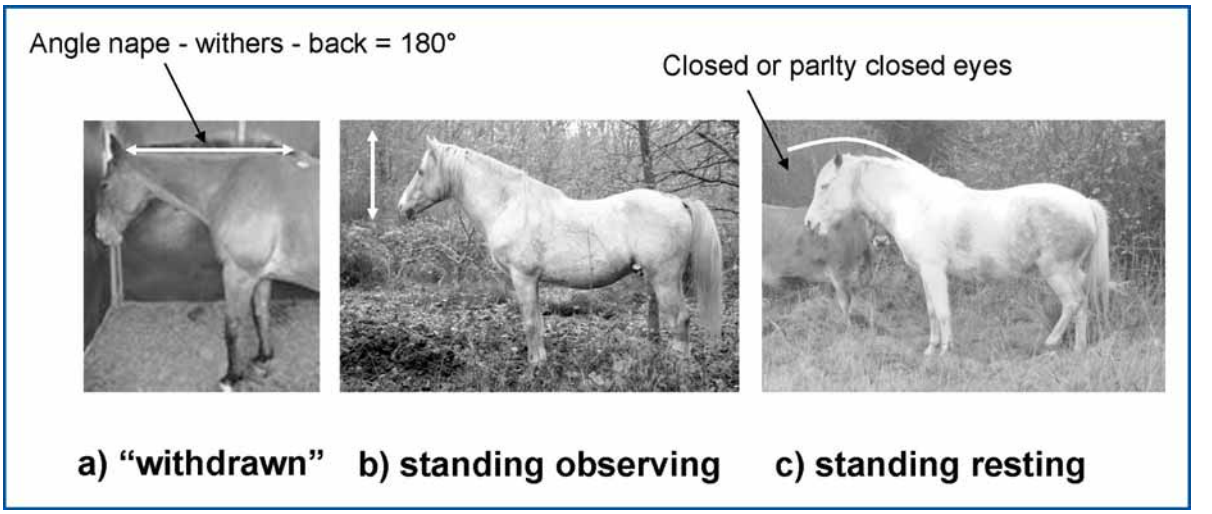


Figure 3: The posture of "withdrawn" horses. Pictures of a horse **a)** in a withdrawn posture, **b)** standing observing and **c)** standing resting. The withdrawn state is characterized by a stretched neck (obtuse jaw-neck angle) and a similar height between the horse's neck and back (a nape–withers–back angle of ~ 180°). This posture is different from those associated with observation of the environment (for which the neck is higher), and resting, when eyes are at least partly closed and the horse's neck is rounder[33, 34].

these confounds did not eliminate the relationship between being withdrawn and consuming less sucrose (although reducing it to a strong trend): $F_{1,15} = 4.28$, two-tailed $p = 0.056$ (**Fig. 4**). This study thus reveals possible long-lasting depression-like conditions in certain riding horses, illustrates the methodological challenges of investigating anhedonia in non-conventional species, and suggests a way of assess anhedonia in other animals showing profound inactivity (*e.g.* in working equids in the developing world).

General conclusions

These studies have highlighted atypical specific forms of inactivity displayed by mice and horses in their home environments which are reminiscent of depression-like conditions. These are being "awake with eyes open doing nothing" in the home cage in the laboratory mouse (a behaviour which co-varies with learned helplessness, *i.e.* the tendency to give up when facing with challenge, a feature of human clinical depression), and in riding school horses, being "withdrawn" (a state characterised by bouts of unresponsiveness, remaining motionless with unblinking eyes with an apparently fixed gaze and anhedonia, *i.e.* the loss of pleasure, a key symptom of the pathology in humans). More research is needed on whether this distinctive inactivity truly indicates depression-like states or not, however. Indeed, human clinical depression is complex, characterised by the *co-existence* of several symptoms. Future work should therefore investigate whether these inactive mice and horses show evidence consistent with *e.g.* low mood, such as making more "pessimistic" judgments about ambiguous situations or attending more to negative stimuli *e.g.*[35]. Further research should also assess whether these specific forms of inactivity diminish after antidepressant drug treatments[20].

"These studies have highlighted atypical specific forms of inactivity displayed by mice and horses in their home environments which are reminiscent of depression-like conditions."

Were such data to support this hypothesis, this would have important animal welfare implications (identifying this condition would be the first step towards developing treatments for these animals and improving their welfare and management) and reveal home pen time budgets as a convenient, non-invasive source of data for researchers interested in animal depression.

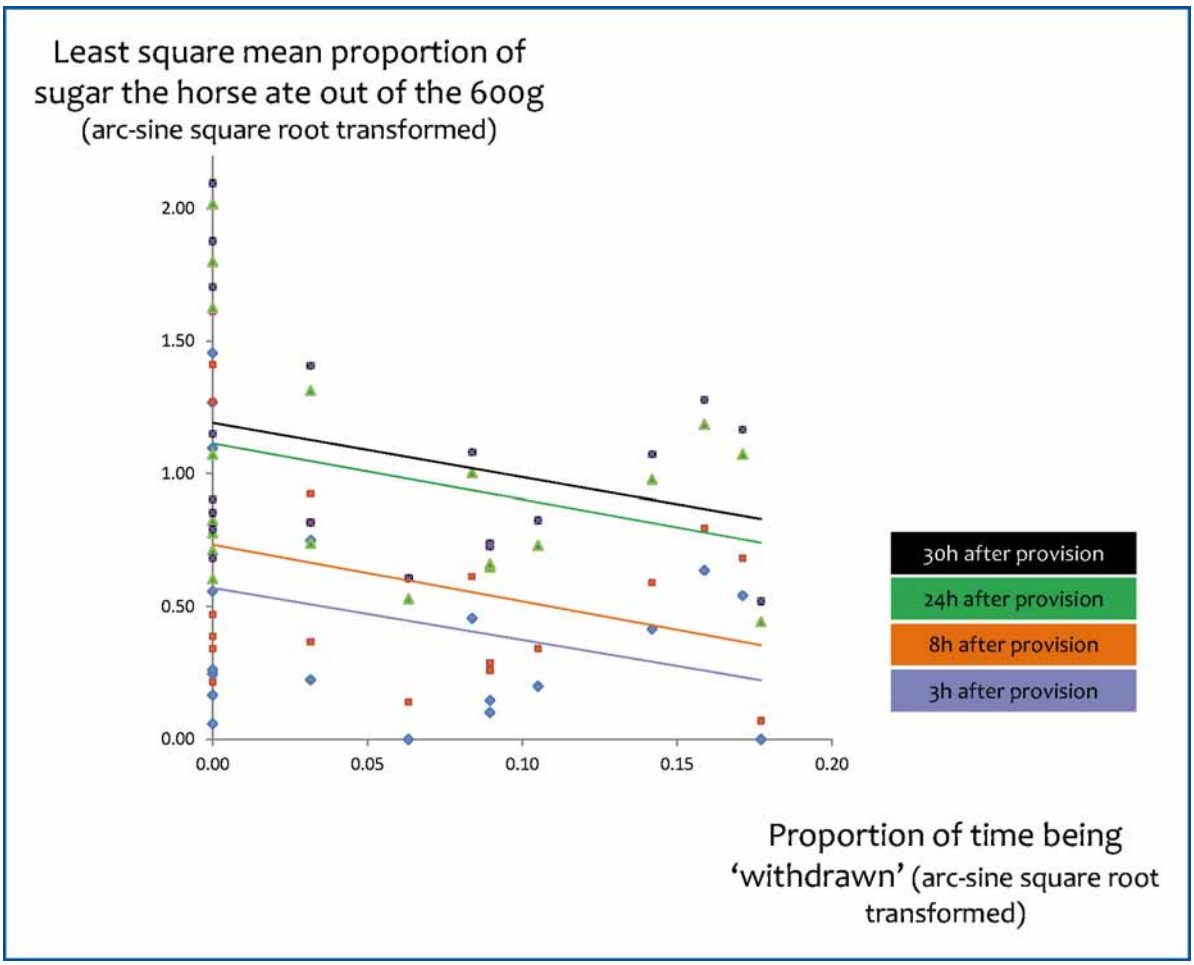


Figure 4. Relationship between the time spent being withdrawn and sucrose intake, controlling for age, sex and time spent in the stall, hay consumption and latency to eat a meal of normal pellets scented with novel aromatics. Black diamonds: after 3 h of exposure; dark grey squares: after 8 h of exposure; lighter grey triangles: after 24 h of exposure; lightest grey crosses: after 30 h of exposure. Data were transformed to fit the parametric assumptions of the statistical models (General Linear Model).

Ethical note: All procedures were approved by the University of Guelph Animal Care Committee (Animal Utilisation Protocols 1398 and 2023) and complied with Canadian Council on Animal Care guidelines, French laws related to animal experimentation and the European directive 86/609/CEE.

Acknowledgments

This research has been carried in the Professor Georgia Mason's lab (University of Guelph, Canada) hosting my postdoctoral position: warm thanks! I also thank my co-investigators, M. Walker, L. Harper, K. Reynolds, A. Saldivia-Woo (mice project) and C. Beaulieu, S. Argaud, C. Rochais, M. Quinton, S. Henry and M. Hausberger (horse project). I am grateful to the animal caretakers, as well as to the director of the riding school and the staff for allowing us to work with their horses and their help and understanding. I thank the Fyssen Foundation for its financial support; additional support came from an NSERC Discovery Grant to G. Mason, a grant from the French Canada Research Fund (held by G Mason and M Hausberger), and a grant from the Caisse Centrale de la Mutualité Sociale Agricole (to M Hausberger).

Odeurs de groupe chez le suricate : Une origine bactérienne ?

Sarah LECLAIRE

Chargée de Recherche au CNRS, laboratoire Evolution & Diversité Biologique (UMR 5174), Toulouse, France

Résumé

Chez les animaux territoriaux, tel que le suricate, l'existence d'une signature odorante du groupe social est importante pour la défense du territoire. Devant être flexible, elle pourrait être produite par des bactéries productrices d'odeurs. Dans cette étude, j'ai tout d'abord montré que les suricates pouvaient différencier les jeunes de leur groupe par rapport à des jeunes étrangers grâce aux odeurs des sécrétions anales. Par des analyses chimiques et microbiologiques, j'ai ensuite mis en évidence une plus grande similarité odorante et bactérienne entre les membres d'un même groupe social, et que les odeurs et les communautés bactériennes co-variaient chez les mâles. Cette étude suggère que les bactéries des sécrétions anales pourraient avoir été sélectionnées secondairement pour produire la signature odorante de groupe chez les suricates.

Mots-clés

Bactéries, Groupe social, Odeurs, Sécrétions glandulaires, Suricates

Group odor signature in meerkats : a bacterial mechanism ?

Abstract

In territorial species, such as the meerkat, a group odor signature is crucial in territory defense. This signature must be reliable but flexible, and has been suggested to rely on a bacterial mechanism. In this study, I showed that meerkats were able to discriminate the pups from their group from the pups from foreign groups using odor cues. Then using chemical and bacterial analyses, I showed that bacterial community and odor of anal gland secretions were more similar within groups than between groups, and that they covaried in males. Altogether, this study suggests that bacteria in anal gland secretion could have been co-opted to produce the group odor signature in meerkats.

Keywords

Bacteria, Social group, Odor, Anal gland secretions, Meerkats

Introduction

Le marquage territorial

La communication intra-spécifique joue un rôle majeur dans les comportements animaux. Néanmoins, comparée à la communication vocale et visuelle, la communication olfactive a longtemps été sous-estimée, probablement car les signaux odorants de nombreux animaux sont souvent inaccessibles à l'homme. L'odorat est cependant le mode de communication privilégié chez la grande majorité des mammifères (Wyatt 2003), où il intervient dans de nombreux comportements sociaux, tel que le choix du partenaire sexuel, le lien mère-enfant, ou la défense du territoire.

Chez les animaux territoriaux, le marquage odorant a souvent lieu aux limites des territoires ou le long de chemins souvent fréquentés (Gosling and Roberts 2001, Jordan 2005). Il permet de défendre une zone privilégiée de nourrissage ou de reproduction en dissuadant les rivaux, et en les informant sur son identité, son statut social ou son statut reproducteur. En outre, afin de déterminer les limites d'un territoire, il est souvent utile de reconnaître si les marques odorantes proviennent des membres de son groupe

ou d'un groupe étranger. Ainsi, chez plusieurs mammifères dont les hyènes (Theis et al. 2012), les otaries à fourrure (Stoffel et al. 2015), les mandrills (Vaglio et al. 2015) ou les rats-taupes (O'riain and Jarvis 1997), les odeurs, qui proviennent de l'urine, des fèces ou des sécrétions glandulaires, contiennent une information sur le groupe d'appartenance.

Une origine bactérienne aux odeurs de groupe ?

Tout animal contient un nombre de bactéries bien supérieur au nombre de ses propres cellules. Chez les animaux, les bactéries colonisent, par exemple, la peau, les poils, le tractus digestif et les glandes exocrines (Burtt and Ichida 1999, Theis et al. 2012). Ces milieux sont en général chauds, humides et riches en matière organique, ce qui les rend favorables à la prolifération bactérienne (Albone 1984). Les bactéries peuvent alors dégrader le substrat organique de ces milieux et produire des composés volatiles (Schulz and Dickschat 2007). Ainsi, chez l'homme, les aisselles sont chargées de sécrétions glandulaires qui ne deviennent malodorantes qu'après leur dégradation par les bactéries (James et al. 2013). Chez la mangouste de Java (*Herpestes auropunctatus*), une diminution de la charge bactérienne dans les glandes odorantes y provoque une diminution de la quantité de composés volatiles (Gorman et al. 1974). L'hypothèse de « fermentation bactérienne pour la signalisation odorante » suggère que les animaux pourraient utiliser ces composés odorants pour communiquer avec leurs conspécifiques. Chez de nombreux mammifères sociaux, les individus se dispersent à l'âge adulte et changent même parfois de groupes plusieurs fois dans leur vie. L'odeur de groupe doit donc être fiable mais flexible. Les communautés bactériennes des poils, de la peau ou des sécrétions glandulaires (appelées le microbiote) étant très dépendantes du milieu environnant et des comportements sociaux de leurs hôtes, sont souvent plus semblables entre les membres d'un même groupe social, et pourraient donc être à l'origine de l'odeur de groupe. Néanmoins, cette hypothèse, bien que récemment très largement suggérée (Archie and Theis 2011, Ezenwa et al. 2012, Douglas and Dobson 2013), a rarement été testée.

Le cas des suricates

Les suricates sont de petites mangoustes sociales vivant dans les zones subdésertiques du sud de l'Afrique (**Fig. 1**). Ils vivent en groupes sociaux de 6 à 30 individus, incluant, en général, un couple de dominants et leur progéniture. Seul le couple de dominants se reproduit et est aidé dans l'élevage des jeunes par les individus subordonnés.

Figure 1 : Photo d'un groupe de suricates dans le désert du Kalahari (Afrique du Sud).

Les suricates sont des mammifères territoriaux. Lors de rencontres entre groupes étrangers, des batailles ont lieu et peuvent aboutir à la mort des plus jeunes. Afin de défendre leur territoire, les suricates en marquent régulièrement les limites avec leur fèces, leur urine ou les sécrétions de leur glande anale (Jordan 2007). Il a été montré que les suricates pouvaient différencier les individus de leur groupe social des individus étrangers grâce aux odeurs provenant des fèces (Mares et al. 2011). Néanmoins, le marquage par les sécrétions de la glande anale est le marquage odorant le plus fréquent sur les territoires. En outre, les suricates reniflent régulièrement la zone anale de conspécifiques, suggérant un rôle important aux odeurs des sécrétions de cette glande. Le rôle des odeurs des

“Comme suggéré chez d'autres mammifères sociaux, la signature odorante de groupe doit être flexible et pourrait être produite par des bactéries contenues dans les sécrétions de la glande anale.”

sécrétions anales dans la reconnaissance du groupe social reste, néanmoins, inconnu.

Chez cette espèce, les mâles émigrent à l'âge de 2 ans, et vont alors former un nouveau groupe avec des femelles errantes ou vont s'intégrer à un groupe déjà existant. Comme suggéré chez d'autres mammifères sociaux, la signature odorante de groupe doit donc être flexible et pourrait être produite par des bactéries contenues dans les sécrétions de la glande anale.

Objectif de l'étude

Dans cette étude, j'ai ainsi testé l'hypothèse selon laquelle 1) les suricates différenciaient les jeunes de leur groupe de jeunes étrangers par le biais des odeurs des sécrétions anales, 2) les odeurs et les communautés bactériennes des sécrétions anales variaient avec le groupe d'appartenance, et 3) les odeurs co-variaient avec les communautés bactériennes.

Méthodes et résultats

Site d'étude

Cette étude a été réalisée au « Kalahari Meerkat Project » situé dans la réserve de « Kuruman River » dans le désert du Kalahari sud-Africain (26°58'S, 21°49'E). Ce territoire est constitué de ranchs fermiers, sur lesquels paît du bétail, incluant chèvres, vaches et chevaux mais aussi gazelles, oryx ou élands. Tous les individus appartenant à 10 groupes sociaux différents sont habitués à une présence humaine à moins de 2 mètres. Ils sont tous marqués par des transpondeurs transcutanés et sont reconnaissables par des marques colorées appliquées sur leur pelage.

Discrimination des odeurs d'individus familiers vs. étrangers ?

Méthodes : Les odeurs de jeunes familiers (c-à-d des jeunes de leur groupe) ont été

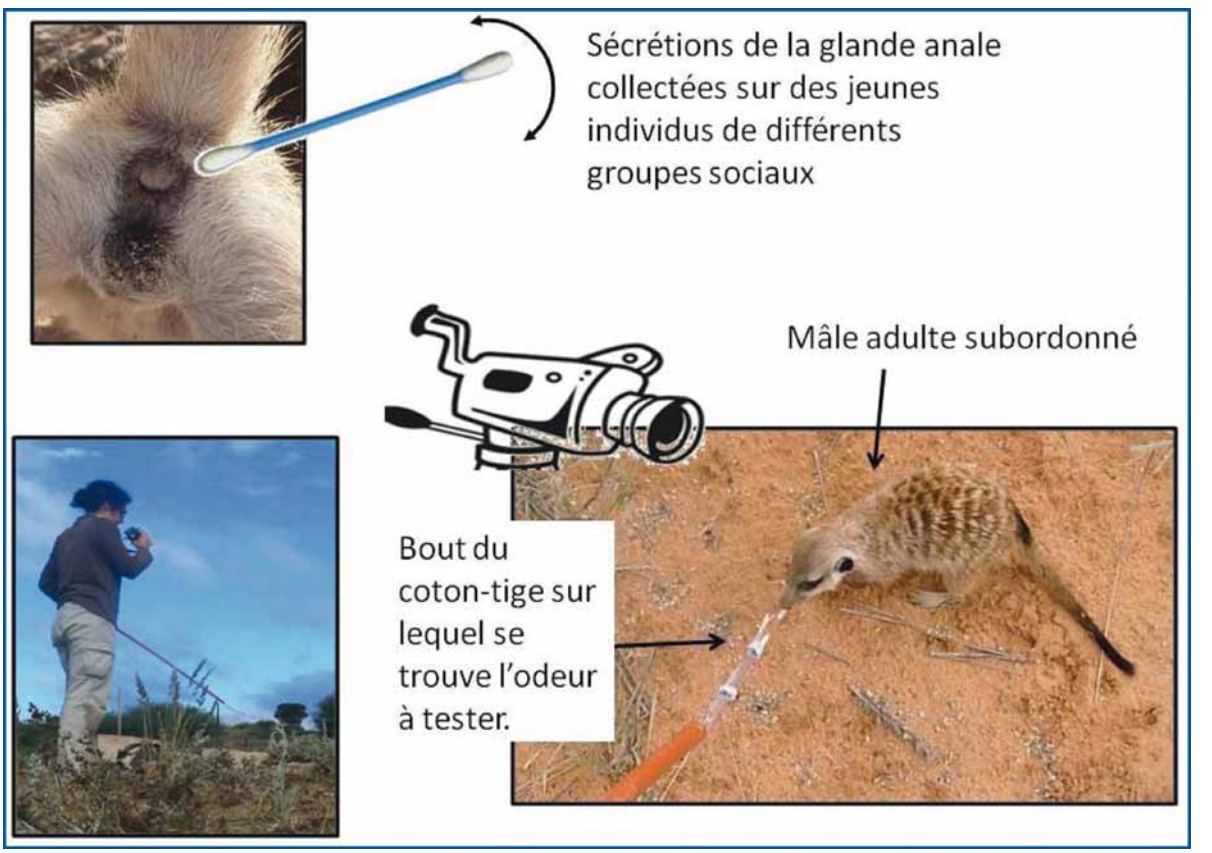


Figure 2 : Photos de l'expérience comportementale de discrimination d'odeur.

présentées à dix mâles subordonnés, tandis que les odeurs de jeunes non-familiers (c-à-d des jeunes de groupes étrangers) ont été présentées à 10 autres mâles subordonnés. Les odeurs ont été récoltées en frottant un coton-tige sur la région anale de 20 jeunes suricates âgés de 28 à 92 jours. Juste avant le test, le coton-tige était inséré dans une pipette en verre attachée à une tige en bois. Le bout de la pipette contenant le coton-tige était placé à 2-5 cm du nez de l'animal, et ce jusqu'à ce que l'animal testé s'éloigne du coton-tige. La réaction comportementale du suricate testé (temps passé à renifler le coton-tige et mise en position de vigilance) était filmée avec une caméra vidéo numérique (**Fig. 2**).

Résultats : Le temps passé par les mâles à renifler l'odeur des jeunes dépendait de l'interaction entre le groupe d'appartenance du jeune et son âge ($F_{1,16}$ = 5.39, P = 0.03 ; **Fig. 3**). En effet, lorsque les jeunes étaient âgés de moins de 70 jours, les mâles passaient autant de temps à renifler l'odeur de jeunes familiers que celle de jeunes étrangers ($F_{1,7}$ = 0.003, P = 0.96 ; **Fig. 3**). Au contraire, lorsque les jeunes étaient âgés de plus de 70 jours, les mâles reniflaient plus longtemps l'odeur de jeunes étrangers que l'odeur de jeunes familiers ($F_{1,7}$ = 9.11, P = 0.019 ; **Fig. 3**). En outre, 44 % des mâles se mettaient en position de vigilance juste après avoir senti l'odeur de jeunes étrangers alors qu'aucun ne se mettait en position de vigilance après avoir senti l'odeur de jeunes familiers (P = 0.013).

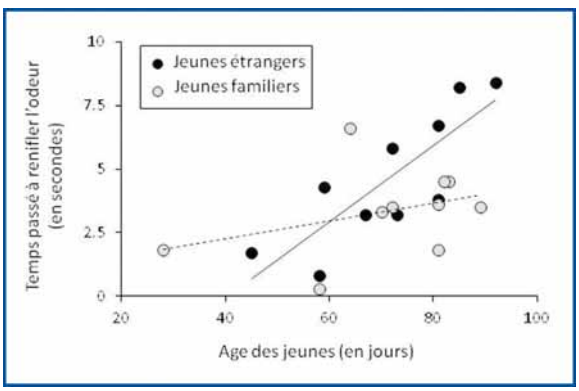


Figure 3 : Temps passé par les mâles adultes à renifler l'odeur de jeunes suricates de leur groupe social ou d'un groupe étranger, en fonction de l'âge du jeune.

Analyse chimique des odeurs de suricates : Une odeur de groupe ?

Méthode : En novembre 2011, les odeurs des sécrétions anales ont été récoltées en frottant un coton-tige propre sur l'intérieur de la région anale de 27 suricates (méthodes décrites dans Leclaire et al. (2014)). Les composés volatiles organiques ont été extraits avec un mélange d'eau et de methyl-tert-butyl ether selon une méthode adaptée de Safi and Kerth (2003), puis les extraits ont été analysés par chromatographie en phase gazeuse – spectrométrie de masse (GCMS).

Résultats : Les odeurs de glandes anales de suricates se composent essentiellement d'acides gras et de dérivés de cholestérols. Les individus d'un même groupe ont des odeurs plus similaires que les individus de groupes différents (**Fig. 4a** ; Mantel test : P = 0.039), suggérant une signature olfactive des membres d'un même groupe social.

Analyse des bactéries des sécrétions anales

Méthode : En novembre 2011, les communautés bactériennes de la poche anale de 30 suricates ont été récoltées en frottant un coton-tige stérile sur l'intérieur de la région anale. Une fois au laboratoire, l'ADN contenu sur les cotons-tiges a été extrait par un kit d'extraction PROMEGA suivant le protocole décrit dans (Leclaire et al. 2014). Les communautés bactériennes ont ensuite été caractérisées par séquençage haut-débit sur plateforme Illumina avec des amorces spécifiques à la région V5-V6 de l'ARNr 16S bactérien.

Résultats : Les communautés bactériennes des sécrétions anales de suricates se composent essentiellement de bactéries appartenant au phyla des Proteobacteria, Actinobacteria, Firmicutes et Bacteroidetes. Les individus d'un même groupe social ont des communautés bactériennes plus similaires que les individus de groupes sociaux différents (**Fig. 4b** ; Mantel test : P = 0.048).

Corrélation entre les communautés bactériennes et les odeurs des sécrétions anales

Afin de déterminer si les odeurs de groupes pouvaient provenir d'une plus forte similitude dans les communautés bactériennes des membres d'un même groupe, j'ai corrélé les profils odorants aux communautés bactériennes. Une corrélation a été détectée chez les mâles (r = 0.36, P = 0.002 ; **Fig. 5**), mais pas chez les femelles

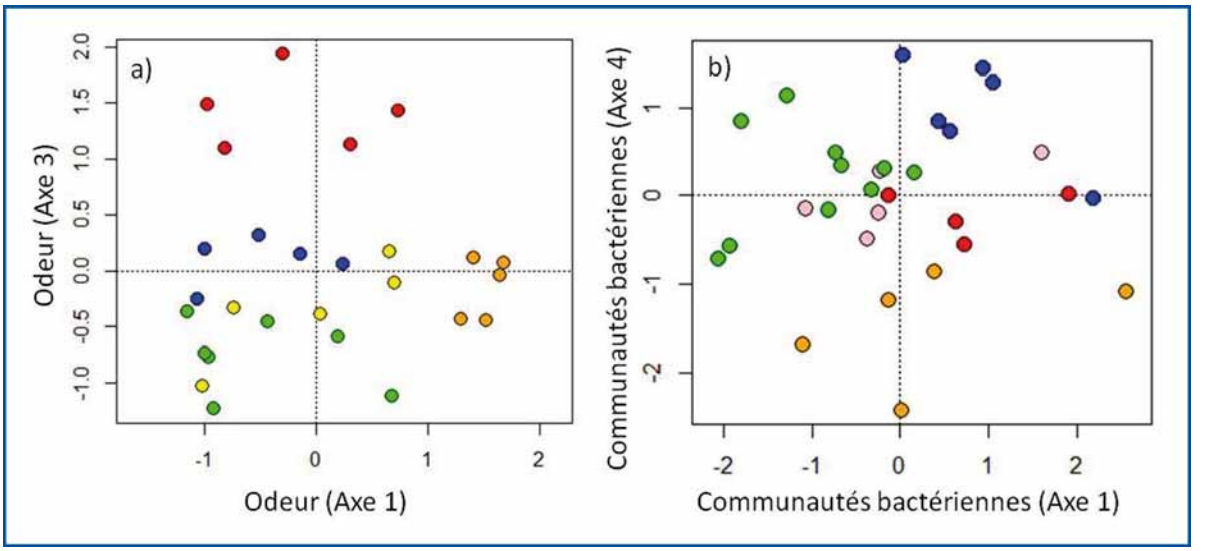


Figure 4 : **a)** Odeur et **b)** communautés bactériennes des sécrétions anales de suricates telles que décrites par deux axes d'une « analyse de redondances basées sur des distances ». Chaque couleur correspond à un groupe social de suricates. Ces figures montrent que les individus d'un même groupe ont des odeurs et des communautés bactériennes plus ressemblantes.

(r = 0.06, P = 0.28). Sept espèces bactériennes, appartenant principalement au genre *Porphyromonas,* expliquent au mieux les profils odorants chez les mâles. **(Fig. 5)**.

Discussion

Cette étude indique que les signaux odorants émanant de la glande anale jouent probablement un rôle important dans la reconnaissance des groupes sociaux chez le suricate, une petite mangouste territoriale du sud de l'Afrique. Il avait été précédemment montré que les suricates pouvaient discriminer les mâles étrangers des mâles familiers grâce aux odeurs de fèces (Mares et al. 2011). Notre étude montre qu'ils en sont également capables grâce aux odeurs de la glande anale, qui sont fréquemment déposées aux limites des territoires. Nos résultats indiquent également que les composés odorants spécifiques aux groupes se mettent en place très tôt. Lors des rencontres entre groupes sociaux différents, les jeunes du groupe, souvent réfugiés dans les terriers, peuvent succomber à l'attaque des membres du groupe étranger. Reconnaître le groupe d'appartenance d'un jeune individu pourrait permettre aux adultes de ne pas se tromper dans leurs comportements (défendre ou attaquer) vis-à-vis des jeunes. Néanmoins, cette odeur de groupe ne semble apparaître qu'à partir de l'âge de 70 jours. La glande anale grossit avec l'âge chez le suricate (Lynch 1980). En outre, des études chez la chauve-souris (*Saccopteryx bilineata*) et le rat de laboratoire montrent que l'odeur des juvéniles contient moins de composés que celle des adultes (Osada et al. 2009, Caspers et al. 2011). Il est donc probable que la glande anale des très jeunes suricates ne soit pas suffisamment développée pour émettre des odeurs permettant aux autres individus de reconnaître le groupe d'appartenance. Il n'est pour l'instant

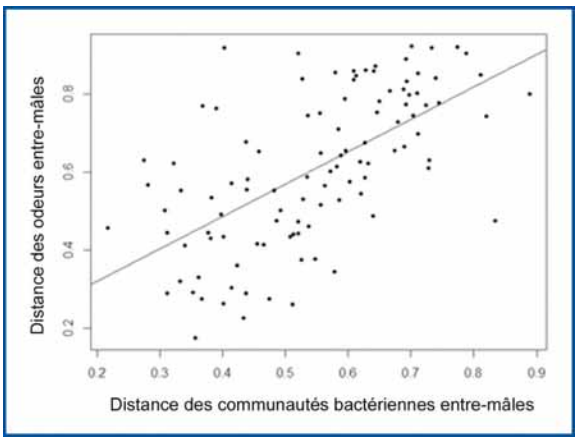


Figure 5 : Corrélations entre les distances en odeurs et les distances des communautés bactériennes au sein des mâles. Seules les septs espèces bactériennes expliquant au mieux les odeurs ont été prises en compte dans le calcul des distances.

Figure 6 : Photo de deux jeunes suricates à l'entrée de leur terrier.

pas connu si, comme les adultes, les jeunes suricates marquent le territoire avec les sécrétions de la glande anale, et participeraient donc aussi à la défense du territoire.

Les suricates étant des animaux territoriaux qui se nourrissent exclusivement avec les membres de leur groupe (Doolan and Macdonald 1996), il est possible que l'odeur spécifique du groupe provienne, en partie, du même régime alimentaire. Néanmoins, les sécrétions anales de suricates abritent une communauté bactérienne très diversifiée. Certaines de ces bactéries appartiennent à des genres connus pour émettre des odeurs, en particulier des acides gras volatiles, chez les mammifères (Natsch et al. 2003, James et al. 2004). Ainsi chez l'homme, des bactéries du genre *Porphyromonas* sont responsables de la mauvaise haleine (Nakano et al. 2002), et des bactéries du genre *Corynebacterium* dégradent la sueur pour former des acides carboxyliques à courte chaîne responsables de l'odeur des aisselles (Natsch et al. 2003). Les bactéries des sécrétions anales pourraient donc être productrices d'odeur chez les suricates. Notre étude montre que, comme chez les hyènes et les blaireaux (*Meles meles*), les communautés bactériennes des sécrétions anales sont plus similaires au sein des membres d'un même groupe (Theis et al. 2012, Buesching et al. 2016). Les suricates se nourrissent exclusivement avec les membres de leur groupe, et partagent le même terrier. En outre, au sein des groupes, les suricates s'engagent dans des comportements sociaux tels que l'épouillage mutuel ou le marquage odorant des autres individus du groupe. L'ensemble de ces facteurs environnementaux et comportementaux pourrait favoriser la ressemblance des communautés bactériennes au sein des groupes.

Mon étude montre également que les odeurs de suricates sont corrélées aux communautés bactériennes en particulier chez les mâles. Chez les suricates, les mâles marquent davantage le territoire que les femelles. En effet, alors que les mâles doivent défendre leur place face à des mâles étrangers qui pourraient s'accaparer les femelles, ces dernières bénéficieraient, quant à

elles, de ces rencontres entre groupes en termes d'accès à la reproduction avec des mâles moins apparentés génétiquement. Les mâles auraient donc un avantage plus important à présenter des odeurs de groupe que les femelles. Si ces odeurs sont produites par les bactéries, alors un micro-environnement favorable à la croissance de ces bactéries serait davantage sélectionné chez les mâles que chez les femelles.

Dans cette étude, nous avons ainsi montré l'existence d'une odeur de groupe émanant de la glande anale chez les suricates, et que les adultes étaient capables d'utiliser ces odeurs pour déterminer si un jeune appartenait à leur groupe social ou pas. Nous avons également montré que les communautés bactériennes des sécrétions anales étaient plus similaires au sein des membres d'un même groupe et co-variaient avec les odeurs chez les mâles. L'ensemble de ces résultats suggère une origine bactérienne aux odeurs de groupe chez les mâles. Néanmoins, des expériences supplémentaires, tels que des cultures *in vitro* de bactéries, sont maintenant nécessaires pour déterminer si les bactéries des sécrétions anales produisent bien les molécules odorantes participant à la signature de groupe.

Remerciements

Cette étude a été financée par une bourse post-doctorale de la Fondation Fyssen et une bourse de recherche de l'ASAB (Association for the Study of Animal Behaviour). Je remercie Tim Clutton-Brock, Christine Drea et Marta Manser pour leur aide tout au long de mon post-doctorat. Je remercie également Staffan Jacob pour son aide lors du séquençage haut-débit des communautés bactériennes, et Nate Thavarajah, Jamie Samson et Audrey Szabo pour leur aide sur le terrain.

Bibliographie

- Albone, E. S. 1984. Microorganisms in mammalian semiochemistry. Pages 135-164 *in* E. S. Albone, editor. Mammalian semiochemistry. John Wiley & Sons, New York.
- Archie, E. A. and K. R. Theis. 2011. Animal behaviour meets microbial ecology. Animal Behaviour **82**:425-436.
- Buesching, C. D., H. V. Tinnesand, Y. Sin, F. Rosell, T. Burke, and D. W. Macdonald. 2016. Coding of Group Odor in the Subcaudal Gland Secretion of the European Badger Meles meles: Chemical Composition and Pouch Microbiota. Pages 45-62 Chemical Signals in Vertebrates 13. Springer.
- Burtt, E. H. and J. M. Ichida. 1999. Occurrence of feather-degrading bacilli in the plumage of birds. Auk **116**:364-372.
- Caspers, B. A., F. C. Schroeder, S. Franke, and C. C. Voigt. 2011. Scents of adolescence: the maturation of the olfactory phenotype in a free-ranging mammal. Plos One **6**:e21162.
- Doolan, S. P. and D. W. Macdonald. 1996. Dispersal and extra-territorial prospecting by slender-tailed meerkats (*Suricata suricatta*) in the south-western Kalahari. Journal of Zoology **240**:59-73.
- Douglas, A. E. and A. J. Dobson. 2013. New synthesis: animal communication mediated by microbes: fact or fantasy? Journal of Chemical Ecology **39**:1149-1149.
- Ezenwa, V. O., N. M. Gerardo, D. W. Inouye, M. Medina, and J. B. Xavier. 2012. Animal behavior and the microbiome. Science **338**:198-199.
- Gorman, M. L., D. B. Nedwell, and R. M. Smith. 1974. Analysis of contents of anal scent pockets of *Herpestes auropunctatus* (Carnivora-Viverridae). Journal of Zoology **172**:389-399.
- Gosling, L. M. and S. C. Roberts. 2001. Scent-marking by male mammals: cheat-proof signals to competitors and mates. Advances in the Study of Behavior **30**:169-217.
- James, A., J. Casey, D. Hyliands, and G. Mycock. 2004. Fatty acid metabolism by cutaneous bacteria and its role in axillary malodour. World Journal of Microbiology and Biotechnology **20**:787-793.
- James, A. G., C. J. Austin, D. S. Cox, D. Taylor, and R. Calvert. 2013. Microbiological and biochemical origins of human axillary odour. Fems Microbiology Ecology **83**:527-540.
- Jordan, N. R. 2005. Meerkat latrines: cooperation, competition and discrimination. University of Stellenbosch, South Africa.
- Jordan, N. R. 2007. Scent-marking investment is determined by sex and breeding status in meerkats. Animal Behaviour **74**:531-540.
- Leclaire, S., J. F. Nielsen, and C. M. Drea. 2014. Bacterial communities in meerkat anal scent secretions vary with host sex, age, and group membership. Behavioral Ecology **25**:996-1004.

• Lynch, C. D. 1980. Ecology of the suricate, *Suricata suricatta* and yellow mongoose, *Cynictis penicillata* with special reference to their reproduction, Bloemfontein, South Africa.

• Mares, R., A. J. Young, D. L. Levesque, N. Harrison, and T. H. Clutton-Brock. 2011. Responses to intruder scents in the cooperatively breeding meerkat: sex and social status differences and temporal variation. Behavioral Ecology **22**:594-600.

• Nakano, Y., M. Yoshimura, and T. Koga. 2002. Correlation between oral malodor and periodontal bacteria. Microbes and Infection **4**:679-683.

• Natsch, A., H. Gfeller, P. Gygax, J. Schmid, and G. Acuna. 2003. A specific bacterial aminoacylase cleaves odorant precursors secreted in the human axilla. Journal of Biological Chemistry **278**:5718-5727.

• O'riain, M. and J. Jarvis. 1997. Colony member recognition and xenophobia in the naked mole-rat. Animal Behaviour **53**:487-498.

• Osada, K., M. Kashiwayanagi, and H. Izumi. 2009. Profiles of volatiles in male rat urine: the effect of puberty on the female attraction. Chemical Senses **34**:713-721.

• Safi, K. and G. Kerth. 2003. Secretions of the interaural gland contain information about individuality and colony membership in the Bechstein's bat. Animal Behaviour **65**:363-369.

• Schulz, S. and J. S. Dickschat. 2007. Bacterial volatiles: the smell of small organisms. Natural product reports **24**:814-842.

• Stoffel, M. A., B. A. Caspers, J. Forcada, A. Giannakara, M. Baier, L. Eberhart-Phillips, C. Müller, and J. I. Hoffman. 2015. Chemical fingerprints encode mother–offspring similarity, colony membership, relatedness, and genetic quality in fur seals. Proceedings of the National Academy of Sciences **112**:E5005-E5012.

• Theis, K. R., T. M. Schmidt, and K. E. Holekamp. 2012. Evidence for a bacterial mechanism for group-specific social odors among hyenas. Scientific Reports **2**.

• Vaglio, S., P. Minicozzi, R. Romoli, F. Boscaro, G. Pieraccini, G. Moneti, and J. Moggi-Cecchi. 2015. Sternal Gland Scent-Marking Signals Sex, Age, Rank, and Group Identity in Captive Mandrills. Chemical Senses:bjv077.

• Wyatt, T. D. 2003. Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste. Cambridge University Press, Cambridge.

Introduction

Territorial marking

Social communication is determinant in regulating animal behavior. Compared to vocal and visual communication, olfactory communication has long been underestimated, probably because odor cues are beyond human sense. Olfaction is, however, the dominant sense in numerous mammals (Wyatt 2003), and is of primary importance in various social behavior such as mate choice, parent-offspring relationships or territorial defense.

In territorial species, scent marking occurs mostly at the territory borders or along the most frequented paths (Gosling and Roberts 2001, Jordan 2005). Its main function is to defend crucial foraging or reproduction sites from rivals, by signaling the identity, social status or reproductive state of the depositor. Discriminating scent marks originating from members from the group or from intruders is also crucial for territory defense, and in several group-living mammals, including hyenas (Theis et al. 2012), fur seals (Stoffel et al. 2015), mandrills (Vaglio et al. 2015) or mole-rats (O'riain and Jarvis 1997), odors convey information on group membership.

A bacterial mechanism to group odor?

Bacteria are fundamental associates of animal bodies living in digestive, respiratory and reproductive tracts, and in skin, fur or scent glands (Burtt and Ichida 1999, Theis et al. 2012). All these integuments are usually warm, moist, organic-rich, and thus highly conducive to the proliferation of symbiotic bacteria (Albone 1984). Symbiotic bacteria ferment the organic-rich substrates and generate volatile fatty acid by-products (Schulz and Dickschat 2007). For instance, in humans, armpits get odorant after the metabolization of organic compounds by bacteria (James et al. 2013). In small Indian mongooses (*Herpestes auropunctatus*), glands in which bacteria are experimentally removed produce volatile fatty acids in reduced quantity (Gorman et al. 1974). The "fermentation hypothesis for animal signaling" posits that these odorants produced by bacteria may be used by animals to

communicate with conspecifics. In several social mammals, individuals disperse after reaching sexual maturity, and may change group affiliation several times in their life. Group odor must therefore be reliable and flexible. Bacterial communities in skin or glandular secretions (called the microbiota) depend on environment and host behavior and are therefore often more similar within members of the same social group than between members of different social groups. Although the hypothesis that odor-producing bacteria may be at the origin of the group odor signature has often been posited (Archie and Theis 2011, Ezenwa et al. 2012, Douglas and Dobson 2013), it has rarely been tested.

Meerkats

The meerkat is a small cooperatively breeding mongoose living in the open thorn savannas of southern Africa (**Fig. 1**). Groups of meerkats consist of a dominant breeding pair and their offspring, which remain in their natal group past sexual maturity and help rear subsequent litters.

Meerkats are territorial mammals, and encounters between groups are usually followed by fights that can lead to the death of the pups. To defend their territory, meerkats scent mark territory boundaries using feces, urine, or anal gland secretions (Jordan 2007). Meerkats have been shown to discriminate the members of their group from intruders using fecal odor (Mares et al. 2011). However, scent marking with anal gland secretions is the most frequent way of territory scent-marking, and it has yet to be determined whether anal gland secretion odors can convey an information on group membership, that can be used by meerkats to recognize intruders from residents.

In meerkats, males leave their natal group at the age of two, when they may join a new social group or form a new group with wandering females. As suggested for other social mammals, group odor signature in meerkats must be flexible and might therefore be produced by bacteria in scent secretions.

“As suggested for other social mammals, group odor signature in meerkats must be flexible and might therefore be produced by bacteria in scent secretions. ”

Figure 1 : Picture of a meerkat group in the Kalahari desert (South Africa).

Aim of the study

In this study, I tested whether 1) meerkats discriminate familiar pups from intruder pups using odor cues, 2) odor and bacterial communities in anal gland secretions vary with group membership, and 3) odors and bacterial communities covary positively.

Methods and results

Study site

This study was conducted on a wild population of meerkats at the Kalahari Meerkat Project in the Kuruman River Reserve (26°58’S, 21°49’E) on ranchland in the South African Kalahari desert. All studied meerkats are habituated to close observation by humans. They are implanted with subcutaneous transponder chips, and are recognizable in the field by unique dye marks applied to the fur.

Odor discrimination of familiar vs. intruder pups?

Methods: Odor of familiar pups (pups from the same social group as the adult male) was presented to 10 subordinate males and the odors of intruder pups (pups from a different social group than the adult male) was presented to 10 other subordinate males. Odors were collected by rubbing a cotton swab in the anal pouch of 20 pups aged between 28 - 92 days. Just before the test, the cotton-swab was inserted into a glass pipette attached to a wooden pole, the tip of the cotton-bud

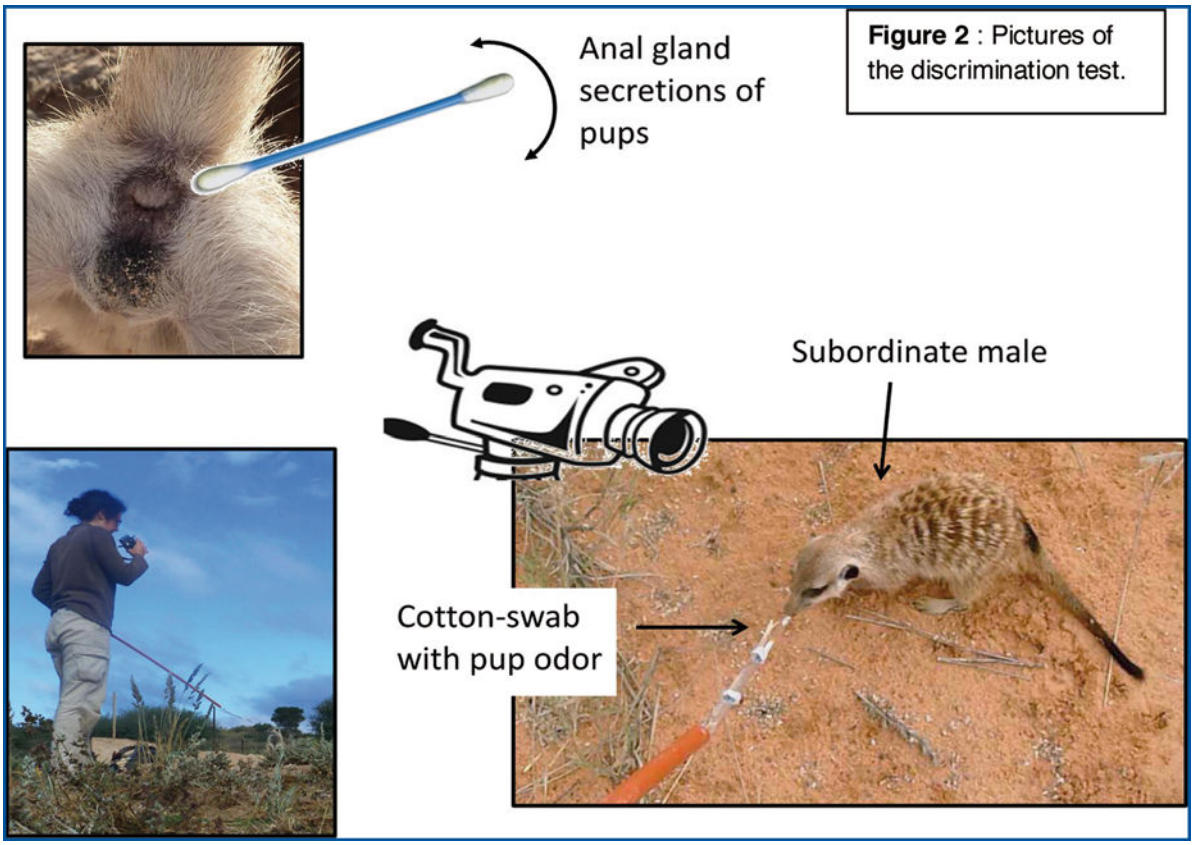


Figure 2 : Pictures of the discrimination test.

protruding the pipette. The end of the pipette was placed at 2-5 cm from the nose of the target male, when the male was foraging and until he moved away. The behavioral reaction of each individual (time spent sniffing and vigilance reaction) was recorded with a digital video camera (**Fig. 2**).

Results: Time spent sniffing varied with the interaction between pup age and pup group membership (intra-group vs. extra-group) ($F_{1,16}$ = 5.39, P = 0.03; **Fig. 3**). When pups were less than 70 days old, subordinate males spent as much time sniffing the odor of intra-group pups than extra-group pups ($F_{1,7}$ = 0.003, P = 0.96; **Fig. 3**). In contrast, when pups were more than 70 days old, males spent more time sniffing the odor of extra-group pups than the odor of intra-group pups ($F_{1,7}$ = 9.11, P = 0.019; **Fig. 3**). In addition, 44% of males displayed a vigilance behavior just after sniffing the odor of extra-group pups, while no males displayed vigilance behavior when sniffing the odor of intra-group pups (P = 0.013).

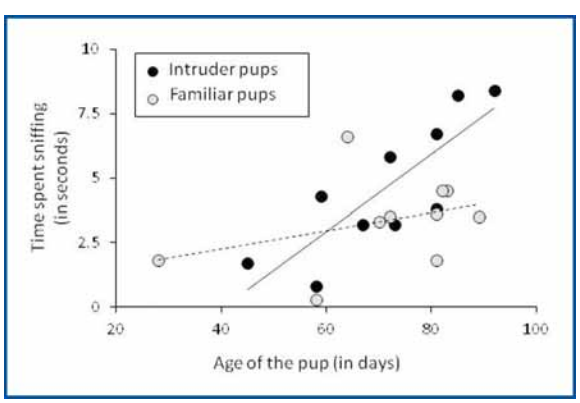


Figure 3 : Investigation time of adult males to the odor of familiar and intruder pups, in function of the age of the pups.

Chemical analyses of meerkat scent

Methods: In November 2011, anal gland secretions were collected by rubbing a clean cotton-swab within the interior wall of the anal

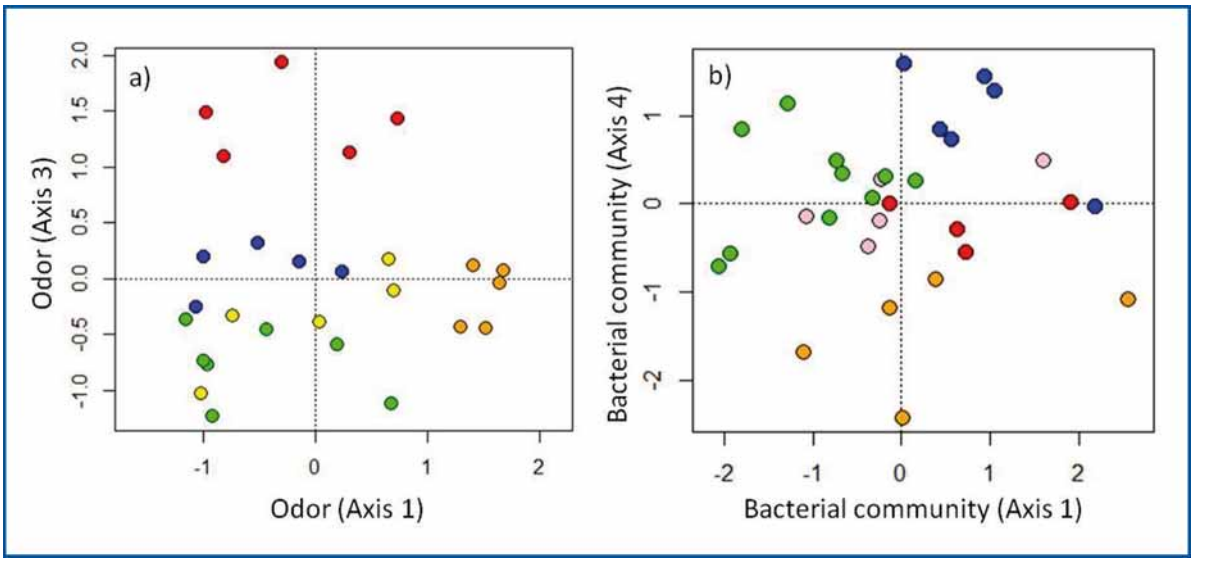


Figure 4 : **a)** Odor and **b)** bacterial community in anal secretions of meerkats as described by two axes of distance-based redundancy analyses. Each color represents a meerkat social group. These figures show that meerkats from the same group harbor more similar bacterial communities in anal pouch than meerkats from different social groups.

pouch of 27 meerkats (methods described in Leclaire et al. (2014)). We extracted the volatile organic compounds following a protocol adapted from Safi and Kerth (2003), Chemical extracts were then analyzed via gas-chromatography and mass-spectrometry (GCMS).

Results: Anal gland secretion odors were mainly composed of fatty acids and cholesterol derivatives. Individuals from the same social group had more similar odor than individuals from different groups (**Fig. 4a**; Mantel test: P = 0.039), which suggests the existence of a group odor signature in meerkats.

Bacterial analyses of anal gland secretions

Methods: In November 2011, bacterial communities were collected by rubbing sterile cotton-swab within the anal pouch of 30 meerkats. DNA was extracted from swab samples using PROMEGA DNA purification kits as described in Leclaire et al. (2014). Bacterial communities were then characterized by deep-sequencing of the V5-V6 region of the bacterial 16S rRNA gene.

Results: Anal gland secretions harbored mainly Proteobacteria, Actinobacteria, Firmicutes et Bacteroidetes. Meerkats from the same social group had more similar bacterial communities than individuals from different groups (**Fig. 4b**; Mantel test: P = 0.048).

Covariation between bacterial community and chemical composition of anal gland secretions

To determine whether group odor signature may originate from higher similarity in bacterial communities within members of the same group, I tested the correlation between odor profiles and bacterial profiles. A significant correlation was detected in males (r = 0.36, P = 0.002; **Fig. 5**), but

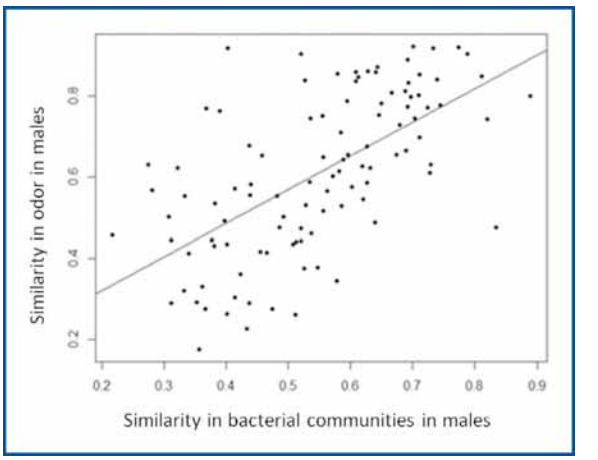


Figure 5 : Correlation between similarities in odor and similarities in bacterial communities in male meerkats. Bacterial communities are described by the seven bacterial species that best explain odors.

not in females (r = 0.06, P = 0.28). A subset of seven bacteria species, most of them belonging to the *Porphyromonas* genus, best explained the chemical composition of male anal pouch (**Fig. 5**).

Discussion

This study shows that odor cues from the anal gland secretions can convey information on group membership in the group-living meerkat, a small territorial mongoose from Southern Africa. A previous study has shown that meerkats discriminate male intruders from male residents using feces odor (Mares et al. 2011). My study shows that meerkats are also able to discriminate intruders from residents using the odor of anal gland secretions, which is the most frequent scent-mark odor deposited at territory borders. My results further suggest that the group-specific odor appears at an early age. During group encounters, pups which are often hidden in burrows can die from physical attacks by intruders. Discriminating between extra-group pups or intra-group pups might allow adults to display the correct behavior towards pups (e.g. defending or attacking them). However, I did not detect a group odor signature in pups aged less than 70 days. In meerkats, the anal gland is known to increase in size with age (Lynch 1980), and in bats (*Saccopteryx bilineata*) and laboratory rats, juvenile odor harbors fewer volatile compounds than adult odor (Osada et al. 2009, Caspers et al. 2011). The anal gland of meerkat pups might, therefore, not be developed enough to produce strong odors that can be used by conspecifics to recognize group membership. Further studies are needed to determine whether pups scent mark the territory, and thus contribute to territory defense like adults.

Meerkats form the same social group commonly forage together (Doolan and Macdonald 1996). The chemical compounds encoding the group signature may therefore stem from similar diet among members of the same social group. Anal gland secretions, however, also harbor a high diversity of bacteria, some of them belonging to genus known to produce volatile fatty

Figure 6 : Picture of two young meerkats resting at the entrance of the burrow.

acids in mammals (*Porphyromonas* and *Corynebacterium*; (Natsch et al. 2003, James et al. 2004), suggesting that bacteria in anal gland secretions might produce the group-odor signature in meerkats. For instance, in humans, *Porphyromonas* bacteria are known to be responsible of the bad breath (Nakano et al. 2002), while some *Corynebacterium* metabolize odorless freshly secreted sweat into compounds responsible of the armpit odor (Natsch et al. 2003).

As in hyenas or badgers (*Meles meles*) (Theis et al. 2012, Buesching et al. 2016), bacterial communities of meerkat anal gland secretions are more similar within members of the same social group. As a territorial and cooperatively breeding species, meerkats from the same group share the same socio-ecological environment. Beyond experiencing the close quarters of subterranean burrows, meerkats engage in social interactions, such as allogrooming, allonursing, and babysitting, that increase the likelihood of bacterial transmission between members of the same group. Moreover, meerkats likely expose one another to the bacterial assemblages in their anal pouches via over-marking previously deposited scent, marking conspecifics, or scent rubbing. All these environmental and behavioral factors could promote similarity in bacterial communities within groups.

Our study also demonstrates that the bacterial and odor profiles covaried among sexes, albeit within males only. In meerkats, the benefits of deterring intruders are highly biased towards males, who therefore scent-mark more often than females. Olfactory advertisement of group membership is therefore probably more important for males than females, and an anal pouch microenvironment favorable to odor-producing bacteria may thus be under stronger selection in males than females.

To conclude, I have demonstrated the existence of a group odor signature in meerkat anal gland secretions, and that adults can use this information to discriminate familiar pups from intruder pups. I have also shown that the bacterial community in scent pouch was more similar within members of the same social group than between groups, and that the bacterial profiles covaried with the odor profiles in males. Altogether, these results suggest a bacterial origin to group odor in males. Further experiments such as *in vitro* cultures of anal gland bacteria are however needed to determine whether bacteria in anal scent secretions produce the odor group signature in meerkats.

Acknowledgments

This study was supported by a postdoctoral fellowship from the Fyssen Foundation and a research grant from ASAB (Association for the Study of Animal Behaviour). I thank Tim Clutton-Brock, Christine Drea and Marta Manser for their invaluable help during my postdoctorat. I thank Staffan Jacob for his help in deep sequencing of bacterial communities and Nata Thavarajah, Jamie Samson and Audrey Szabo for their help in the field.

Apprentissage de l'utilisation d'outils chez le bébé animal et humain : facteurs héréditaires, influences sociales et environnementales

Lauriane RAT-FISCHER

Chercheur post - doctoral à l'Institute for Advanced Study in Toulouse (IAST)

Résumé

L'utilisation d'outils de façon flexible et variée est une capacité avancée qui est présente à la fois chez l'humain et chez l'animal, dont certaines espèces de primates et d'oiseaux. Cependant, la façon dont se développe cette capacité chez des organismes aussi différents reste très mal connue. Chaque organisme développe cette compétence sur la base de facteurs héréditaires ou pré-programmés indépendants de l'expérience individuelle, ainsi que sur des capacités qui se développent en fonction de l'apprentissage et de l'expérience. Au cours de la dernière décennie, quelques études développementales ont tenté d'établir les bases de cet apprentissage, aussi bien chez le bébé humain que chez le jeune animal. Dans cet article, je recense l'ensemble des données existantes dans la littérature développementale et dans mes propres travaux, concernant les facteurs héréditaires, sociaux et ceux liés à l'expérience avec l'environnement. Je propose, en outre, un ensemble de méthodes expérimentales et de perspectives qui pourraient servir de base à des recherches futures.

Mots-clés

Utilisation d'outils, Résolution de problèmes, Développement comparatif, Apprentissage, Bébés

Developmental learning of tool use in human and animal babies: inherited, social and environmental influences

Abstract

Flexible tool use is an advanced skill present in both humans and several non-human animals such as some primate and bird species, but very little is known about how it develops in these disparate organisms. Each system needs to develop this competence by a combination of heritable or pre-designed traits that do not only depend on experience, and abilities that advance as a function of learning and experience. Over the last decade, a few developmental studies have started addressing this issue, both in human infants and infants of non-human species. Here, I review the available data from both the developmental literature and some of my own work that address the inherited, experience-based and social factors influencing the emergence of tool use in several species. I further suggest experimental methods and perspectives that may serve as a basis for future research.

Keywords

Tool use, Problem-solving, Comparative development, Learning, Babies

Introduction

L'utilisation d'outils est généralement définie comme la capacité à employer un objet détaché de l'environnement de façon à modifier avec efficacité la forme, la position ou l'état d'un autre objet, d'un autre organisme, ou de l'utilisateur lui-même (Beck, 1980). L'utilisation d'outils a été observée dans de nombreux groupes d'animaux

tels que les primates, les oiseaux mais aussi les mammifères ou les insectes (**Figure 1** ; voir également Bentley-Condit & Smith, 2010 pour une description exhaustive de l'utilisation d'outils chez l'animal). La plupart des espèces utilisent des outils dans un contexte d'extraction de nourriture, mais ce comportement est généralement peu flexible ou accidentel et nous apporte peu d'éléments quant à la valeur adaptative et les mécanismes cognitifs de l'utilisation d'outils (Meulman, Seed & Byrne, 2013). En revanche, plusieurs espèces, dont l'humain ainsi que certains primates non humains et certaines espèces d'oiseaux, sont connues pour utiliser des outils de façon flexible, routinière et variée (« *habitual tool use* »). Cette capacité est particulièrement intéressante lorsque l'on cherche à comprendre les aspects cognitifs qui sous-tendent l'utilisation d'outils. Pourtant, malgré de nombreuses études sur le sujet, les processus d'apprentissage de l'utilisation d'outils, ainsi que l'origine des différences au sein d'une espèce et entre différentes espèces, restent très peu connus (Keen, 2011 ; Meulman, Seed & Mann, 2013). Quel est le rôle de l'expérience dans l'émergence de l'utilisation d'outils chez l'humain et d'autres animaux ? Pourquoi certaines espèces développent-elles la capacité à utiliser des outils tandis que d'autres espèces proches, et qui savent résoudre des problèmes similaires, n'apprennent-elles jamais à utiliser des outils ? Au cours de la dernière décennie, quelques études développementales ont tenté de répondre à ces questions, à la fois chez le bébé humain et animal. Plusieurs facteurs ont été proposés pour expliquer l'émergence des comportements d'utilisation d'outils, en particulier des capacités de raisonnement avancé, une forte tendance à explorer et manipuler des objets, ainsi que la capacité d'apprendre par observation au sein d'un environnement social. La résolution de problème par l'utilisation flexible d'outils implique manifestement d'être capable de raisonner de façon poussée par le biais de capacités cognitives telles que le raisonnement causal, l'insight (c'est-à-dire la découverte soudaine de la solution à un problème sans passer par une phase d'essais-erreurs), l'inhibition d'actions préprogrammées, et la capacité à planifier une ou plusieurs actions en avance (Hansell & Ruxton 2008 ; Vaesen, 2012). Cependant, aucune étude à l'heure actuelle ne permet de montrer que les animaux utilisateurs d'outils sont meilleurs que les non utilisateurs d'outils pour résoudre des problèmes qui n'impliquent pas d'utiliser des outils (voir Bird & Emery, 2009 ; Seed & Byrne, 2010 ; Teschke et al, 2013 pour des revues de littérature sur le sujet ; et Auersperg et al, 2011 pour une démonstration expérimentale). Par ailleurs, très peu d'études développementales ont mis en évidence un lien direct entre la maturation des fonctions cognitives et l'émergence de l'utilisation d'outils, même chez le très jeune enfant humain. Par conséquent, cet article ne traitera pas des relations entre l'émergence de l'utilisation d'outils et la maturation des capacités cognitives avancées, mais s'intéressera plutôt aux données de la littérature développementale qui traitent des facteurs héréditaires, liés à l'expérience et à l'apprentissage social, qui sont susceptibles d'influencer l'émergence de l'utilisation flexible d'outils chez différentes espèces. La section 1 décrit brièvement les facteurs génétiques susceptibles d'être à l'origine des comportements d'utilisation d'outils. La section 2 souligne les principaux changements de comportements de manipulation d'objets au cours du développement, et plus particulièrement du comportement de combinaison d'objets, qui est considéré comme un des précurseurs de l'utilisation d'outils. La section 3 porte sur l'influence de l'environnement social sur l'apprentissage de l'utilisation d'outils. Chaque section comporte des données développementales qui illustrent l'émergence de l'utilisation d'outils à la fois chez le bébé humain et le bébé animal, en particulier les primates et les oiseaux.

1. L'utilisation d'outils est-elle innée ?

De nombreux facteurs héréditaires ou innés peuvent être à l'origine de comportements complexes tels que l'utilisation d'outils (Shumaker et al, 2011). Dans une étude développementale sur les corbeaux de Nouvelle-Calédonie (« corbeaux de NC » ci-après dans le texte ; voir **figure 1 gauche, figure 2 droite**), une espèce d'oiseaux connue pour être un utilisateur d'outils compétent aussi bien dans la nature qu'en captivité, quatre bébés ont été élevés en captivité par des expérimentateurs humains. Au cours des premières semaines d'élevage, deux d'entre eux ont été exposés

Figure 1. Gauche : Corbeau de Nouvelle-Calédonie utilisant une petite branche pour récupérer des vers cachés au creux d'un tronc d'arbre mort (Crédit Photo : Michael Sibley, Université d'Auckland) **Droite** : Gorille utilisant une branche pour tester la profondeur d'un cours d'eau (Crédit Photo : Breuer et al., *Plos Biology*, 2005).

régulièrement à des démonstrations de l'utilisation de brindilles pour extraire de la nourriture de fissures naturellement présentes dans leur environnement. Les deux autres bébés, qui avaient également accès à ces fissures et ces brindilles sans jamais être exposés à des démonstrations, ont développé des comportements d'utilisation d'outils au même âge que les bébés à qui l'on avait montré comment utiliser les brindilles (Kenward et al, 2006). Ainsi, les démonstrations ne semblent pas être un facteur essentiel à l'émergence de l'utilisation d'outils chez cette espèce, bien que l'influence sociale aura un impact sur la performance liée à l'utilisation d'outils un peu plus tard au cours du développement (voir section 2). L'utilisation d'outils semble donc, chez cette espèce, basée sur des caractéristiques héréditaires qui mèneront progressivement au développement de cette capacité. De plus, tous les bébés corbeaux de cette étude ont d'abord réalisé des manipulations et des combinaisons d'objets en l'absence de but particulier (c-à-d en dehors du contexte d'utilisation d'outils). Par exemple, le comportement de « proto-probing », qui consiste en l'insertion de brindilles dans des trous et interstices présents dans l'environnement, s'est développé de la même façon chez tous les bébés corbeaux sans que les démonstrations aient une influence sur la présence de ce comportement. Sur la base de ces observations, les auteurs ont conclu que ces comportements précurseurs sont de nature stéréotypée et héréditaire, et se développent de manière qualitativement similaire chez tous les individus de cette espèce. Une autre expérience sur les pinsons pics (*Camarhynchus pallidus*), une autre espèce d'oiseaux utilisatrice d'outils, a établi des conclusions similaires : la présence ou non d'oiseaux adultes utilisant des outils n'avait aucun effet sur l'âge auquel les bébés pinsons commençaient à utiliser des outils de façon efficace (Tebbich et al, 2001). De même, les jeunes pinsons réalisaient de nombreux comportements précurseurs de l'utilisation d'outils avant même de réussir à en utiliser dans un contexte de nourriture. Curieusement, les auteurs ont également montré que chez cette espèce, certains adultes n'utilisaient jamais d'outils et n'étaient pas non plus capables d'apprendre ce comportement après observation d'autres individus utilisant des outils. Les auteurs en ont conclu que la capacité à utiliser des outils chez les pinsons pics dépend probablement d'une période critique relativement tôt au cours du développement, pendant laquelle les pinsons peuvent apprendre à utiliser des outils par essais-erreurs. Une fois cette période critique dépassée, les oiseaux qui n'ont pas acquis l'utilisation d'outils pourraient ne plus être capables d'apprendre ce comportement, que ce soit de façon individuelle ou par apprentissage social. Ces deux études développementales suggèrent que l'émergence de l'utilisation d'outils chez ces deux espèces ne dépend pas ou peu de l'aspect social, mais plutôt d'un mélange de facteurs héréditaires et liés à l'expérience individuelle avec l'environnement, ce qui rejoint l'idée de Shettleworth (1998) selon laquelle aucun comportement ne peut provenir exclusivement de composants appris ou innés. Les deux sections suivantes explorent les rôles

des facteurs liés à l'environnement physique et social sur le développement de l'utilisation d'outils.

2. Grandir dans un environnement physique

Du point de vue de la théorie « perception-action », l'utilisation d'outils est le produit cumulatif d'un processus développemental continu qui débute, chez le bébé, avec les premiers comportements d'explorations jusqu'aux manipulations de plus en plus complexes et les comportements de résolution de problèmes (Lockman, 2000 ; Gibson & Pick, 2000). Sur la base de leur expérience quotidienne, les bébés développent continuellement leurs compétences et leur dextérité manuelle. Ils découvrent progressivement les propriétés des objets jusqu'à être capables de percevoir leurs « affordances », un terme introduit par James Gibson (1966, 1979) pour définir les possibilités d'actions relatives aux objets, surfaces, personnes ou tout autre facteur présent dans l'environnement. Ainsi, si l'on se réfère à la perspective « perception-action », l'étude de l'émergence de l'utilisation d'outils devrait commencer dès le plus jeune âge au cours du développement, afin de pouvoir évaluer de façon continue le développement des habiletés perceptuelles et motrices du bébé, depuis les plus simples manipulations d'objets jusqu'aux premières utilisations d'outils (Guerin et al, 2013). Par exemple, l'étude continue de la façon dont le bébé frappe des objets contre diverses surfaces au cours du développement devrait permettre d'obtenir des informations significatives sur la façon dont les bébés apprennent les fonctions que peuvent avoir certains objets, comme le martèlement (Kahrs et al, 2012 ; Greif & Needham, 2011 ; Lockman, 2000). Les comportements de manipulations complexes, tels que la combinaison de plusieurs objets entre eux ou avec des surfaces, ont déjà été identifiés comme un possible précurseur de l'utilisation d'outils. Vauclair and Bard (1983) ont par exemple observé que les bébés humains réalisaient des actions de manipulation d'objets plus complexes (comme l'exploration bimanuelle, l'exploration d'objets que l'on maintient dans sa main, la combinaison d'objets entre eux) que les jeunes chimpanzés (*Pan troglodytes*) et les bonobos (*Pan paniscus*), qui sont considérés comme des utilisateurs d'outils moins flexibles que l'humain. Globalement, la trajectoire développementale des combinaisons d'objets est similaire chez le bébé babouin (*Papio cynocephalus anubis*) et le bébé humain, depuis les premières combinaisons d'objets jusqu'aux insertions d'objets dans des récipients et l'utilisation de récipients pour boire (Westergaard, 1992 ; 1993). Une étude longitudinale portant sur la manipulation d'objets chez trois bébés chimpanzés a également montré que les premiers comportements d'utilisation d'outils apparaissaient approximativement vers l'âge d'un an et 9 mois, c'est-à-dire quatre mois après une hausse significative des comportements de combinaisons d'objets entre eux (Hayashi & Matsuzawa, 2003). D'autres observations longitudinales chez le capucin brun (*Sapajus apella*), un utilisateur d'outils aussi compétent en captivité (Fragaszy & Adam-Curtis, 1991) que dans la nature (de Resende et al, 2008), ont montré que les bébés passent par une longue période d'exploration des textures et des objets, de la plus simple forme de manipulation d'objets, au frottement et au martèlement, jusqu'à l'insertion et la combinaison d'objets contre des surfaces. C'est seulement après cette période relativement longue que les bébés capucins apprennent à utiliser des objets pour casser des noix afin de se nourrir. De façon similaire, les bébés corbeaux de NC commencent par explorer et combiner les objets présents autour d'eux (tels que des brindilles ou des cailloux) contre des substrats dès qu'ils ont quitté le nid, vers l'âge de 6 semaines après leur éclosion (voir **Figure 2**).

Le nombre de comportements de combinaisons d'objets augmente progressivement durant les semaines qui suivent, jusqu'au moment où les corbeaux commencent à utiliser des brindilles pour récupérer de la nourriture dans des fissures (Kenward et al, 2006). Il est intéressant de noter que l'exploration complexe d'objets n'est pas uniquement l'apanage des espèces utilisatrices d'outils. Par exemple, les bébés Grands Corbeaux (*Corvus corax*), une espèce d'oiseaux qui n'est pas connue pour utiliser des outils, passent autant de temps que les bébés corbeaux de NC à manipuler et combiner des objets dès la sortie du nid. Cependant, une étude comparative a mis en évidence une différence significative dans la persistance de ces comportements de combinaisons : leur nombre décroit rapidement au cours des six premières semaines jusqu'à disparaître complètement, contrairement aux corbeaux de NC (voir **figure 2 gauche**).

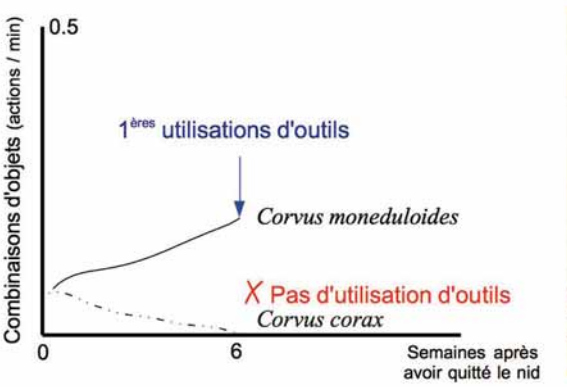


Figure 2. Gauche : Développement des actions de combinaisons d'objets chez quatre bébés corbeaux de NC (ligne continue) et douze bébés Grands Corbeaux (ligne pointillée) ; adapté de Kenward et al (2011). **Droite** : jeune corbeau de NC explorant spontanément une brindille avec son bec tout en le maintenant avec sa patte. Pendant la longue période juvénile d'environ 2 ans, les jeunes corbeaux de NC passent beaucoup de temps à explorer leur environnement tout en portant une brindille dans leur bec, combinant parfois cette brindille avec diverses surfaces. Ce type de comportements, spécifique à l'espèce, a été proposé comme un précurseur de l'acquisition des comportements d'utilisations d'outils. Crédit photo : L. Rat-Fischer.

Comparer les trajectoires développementales des espèces utilisatrices d'outils avec celles des espèces qui n'en utilisent pas, mais qui sont proches phylogénétiquement et qui ont un système social et cognitif similaire, est une approche fondamentale pour mieux comprendre les schémas développementaux de l'utilisation d'outils. Cependant, ne s'intéresser qu'aux comportements d'utilisations d'outils pourrait entrainer un risque de sous-estimer les capacités des espèces non utilisatrices d'outils. Idéalement, on mesurera donc les différences et les similitudes très tôt au cours du développement, jusqu'à l'émergence des comportements d'utilisation d'outils. En parallèle, seront étudiés d'autres comportements de résolution de problèmes n'impliquant pas l'utilisation d'outils mais comportant une difficulté similaire (par exemple, comportant un nombre similaire d'actions à effectuer pour résoudre la tâche, un but similaire, un taux de difficulté proche, etc). Dans une étude pionnière, nous avons comparé le développement de bébés de deux espèces proches de corvidés (le corbeau de NC, utilisateur d'outils, et le choucas des tours (*Corvus monedula*), espèce non-utilisatrice d'outils) ainsi qu'une espèce utilisatrice d'outils mais lointaine phylogénétiquement (bébés humains ; Rat-Fischer et al, *en préparation*). Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle chez ces organismes disparates, les premières combinaisons d'objets au cours du développement soutiennent l'émergence de la capacité à utiliser des outils. Une série de tâches de résolution de problèmes a été spécialement conçue pour présenter différents niveaux de difficulté, le but principal étant d'extraire une récompense avec un outil vs. sans outil, avec la présence d'un ou plusieurs objets, et impliquant des choix ou la planification de plusieurs actions à l'avance (voir **Figure 3** pour une illustration d'une tâche d'utilisation d'outils et d'une tâche sans utilisation d'outils chez les trois espèces testées).

« Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle chez ces organismes disparates, les premières combinaisons d'objets au cours du développement soutiennent l'émergence de la capacité à utiliser des outils. »

Dans une étude pilote chez des bébés humains de plusieurs groupes d'âges et des corbeaux de NC et choucas adultes, nous avons d'abord vérifié que chacune de ces espèces était capable de

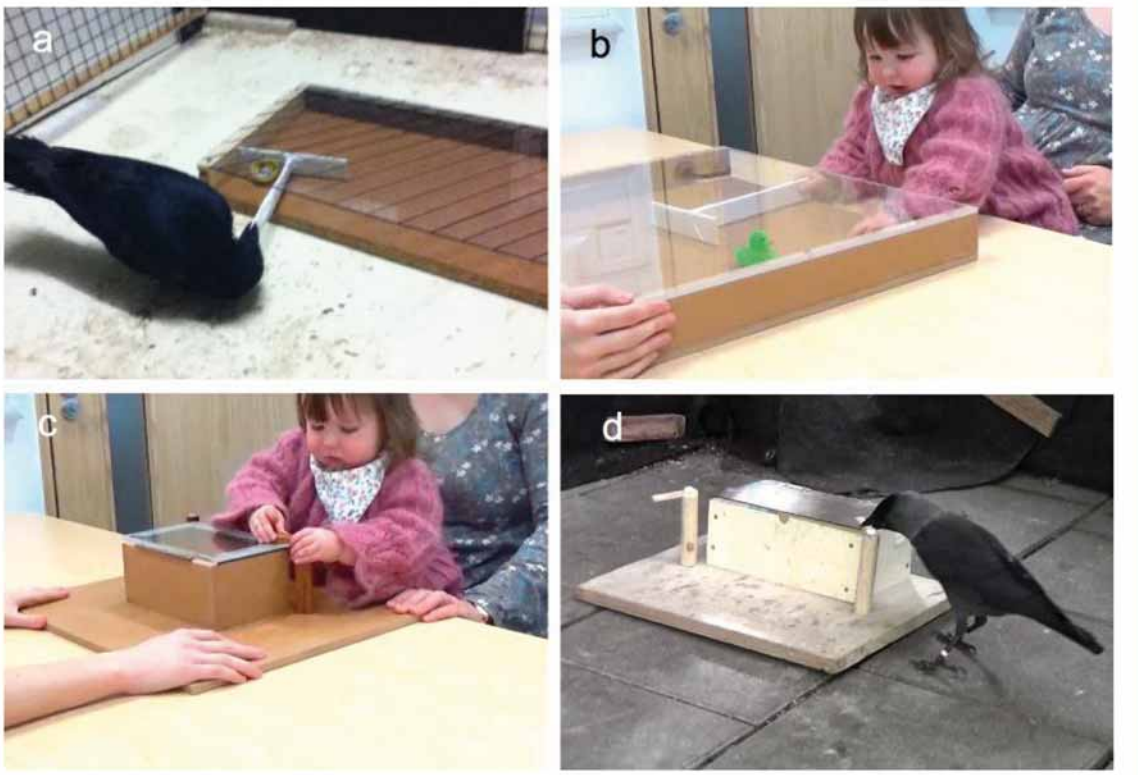


Figure 3. Illustration des tâches du râteau et de l'ouverture de boite, extraites de la série de tâches de résolution de problèmes. **(a)** Jeune corbeau de NC utilisant un râteau pour récupérer une récompense sous forme de nourriture hors d'une boîte. **(b)** Bébé de 21 mois essayant de récupérer un jouet avec la main gauche tout en tenant le râteau dans sa main droite. **(c)** Le même bébé retirant un verrou bloquant le couvercle d'une boîte avant de réussir à soulever le couvercle pour récupérer un jouet. **(d)** Choucas adulte retirant le même verrou avant de réussir à ouvrir la boîte. Crédits photos : L. Rat-Fischer.

résoudre cette série de tâches, afin d'en vérifier la pertinence pour des espèces aussi différentes que l'humain et les corbeaux. Dans l'étude finale, les bébés de chaque espèce étaient également exposés à une séance de jeux avec une sélection d'objets (**Figure 4**), certains bébés étant exposés à des démonstrations de combinaisons d'objets par un expérimentateur humain (groupe « Comb »), tandis que les autres bébés recevaient des démonstrations de simples manipulations d'objets sans combinaisons (groupe « NoComb »). La nature de ces démonstrations n'a cependant pas eu d'effet sur les comportements de combinaisons pendant les sessions de jeu chez les bébés choucas non utilisateurs d'outils. Conformément à notre hypothèse de départ concernant cette espèce non utilisatrice d'outils, nous n'avons pas observé de différence de performance dans la série de tâches entre les groupes « Comb » et « NoComb » : aucun des bébés choucas n'a été capable de résoudre des tâches incluant des outils, tandis que certains des individus de chaque groupe ont réussi à résoudre des problèmes n'impliquant pas d'utiliser un outil. Chez les bébés corbeaux de NC, les comparaisons n'ont pas encore pu être effectuées dû à une taille d'échantillon trop réduite pour le moment. Cependant, des observations préliminaires ont déjà permis de montrer des différences importantes dans le nombre de combinaisons spontanées effectuées par les bébés corbeaux de NC et les choucas, en lien avec les différences déjà observées entre les jeunes corbeaux de NC et les jeunes Grands Corbeaux (Kenward et al, 2011). Chez le bébé humain, l'effet des démonstrations pendant les sessions de jeu est confondu avec des différences

Figure 4. Bébé choucas **(gauche)** et bébé de 18 mois **(droite)** jouant avec le même set d'objets utilisé pour cette étude, composé d'items en bois et en plastique. Crédits photos : L. Rat-Fischer.

pré-existantes entre les bébés dans la quantité et la nature des actions de combinaisons d'objets, même au sein du plus jeune groupe d'âge de 15 mois. Cette limite d'âge basse de 15 mois a été délimitée d'après la littérature indiquant que les bébés n'utilisent généralement pas d'outils dans un contexte de résolution de problème avant l'âge de 18 mois (Fagard et al, 2014). Cependant, les bébés commençant généralement à combiner des objets plus tôt au cours de la première année de vie, il serait intéressant de répliquer cette étude sur une base longitudinale et avec des bébés plus jeunes.

Pour conclure, les mécanismes d'apprentissage basés sur l'expérience de l'utilisation d'outils restent encore très peu connus, bien que certaines études récentes aient commencé à apporter des éléments de réponse quant aux relations entre l'expérience de manipulation d'objets complexes et le développement de l'utilisation d'outils. Par ailleurs, plusieurs chercheurs ont insisté sur le fait que l'expérience de manipulation, bien que souvent considérée comme un élément essentiel à l'émergence de l'utilisation d'outils (voir Keen, 2011 pour une revue détaillée du développement de l'utilisation d'outils chez le bébé humain, en particulier de la cuillère pour se nourrir), n'est pas forcément l'unique facteur en jeu. Comme mentionné dans la section précédente, Kenward et al (2006) ont également observé un effet des démonstrations sociales chez les bébés corbeaux de NC, qui avaient une tendance plus élevée à réaliser des actions de combinaisons après démonstration que les bébés qui n'ont pas été exposés à ces démonstrations. Dans leur étude sur l'émergence du comportement de cassage de noix chez les jeunes capucins, de Resende et al, (2008) ont noté que les bébés singes passaient de plus en plus de temps au cours du développement à observer d'autres individus plus âgés et plus expérimentés pendant qu'ils cassaient des noix avec des objets, leur offrant ainsi davantage d'opportunités d'apprendre ce comportement par observation. Cet aspect social est présenté dans la section suivante.

3. Grandir dans un environnement social

Toutes les espèces mentionnées jusqu'à présent ont un point commun : la présence d'un système social complexe. Les primates humains et non humains ainsi que les oiseaux vivent en groupes sociaux variant de par leur taille et leur structure hiérarchique, qui leur offrent de nombreuses et fréquentes opportunités d'observations de manipulations et autres comportements chez d'autres congénères. On sait que chez l'humain, le bébé développe la capacité à utiliser des outils vers la fin de la seconde année de vie (Rat-Fischer et al, 2012). Cependant, les bébés sont également capables d'apprendre à utiliser des outils dès 18 mois si on leur montre explicitement leur utilisation (Rat-Fischer et al, 2012 ; Esseily et al, 2010). Dans certaines circonstances, les bébés peuvent également apprendre à un plus jeune âge si l'on ajoute des gestes spécifiques ou une composante émotionnelle aux démonstrations de l'utilisation d'outils (Esseily et al, 2013 ; Esseily et al, 2015). De même lorsque les bébés sont exposés à un certain nombre de démonstrations sur plusieurs semaines, sans pour autant être autorisés à manipuler eux-mêmes l'outil avant d'être testés (Somogyi et al,

2015). L'influence sociale joue probablement un rôle important dans la propagation de l'utilisation d'outils chez de nombreuses espèces, cependant différents mécanismes d'apprentissage sont impliqués selon l'espèce. Au plus haut niveau d'influence sociale, l'utilisation d'outils peut être apprise par *réel* apprentissage par observation, c'est-à-dire par l'apprentissage d'un comportement nouveau dans le répertoire de l'individu par l'observation d'un autre individu réalisant ce comportement, que ce soit pour lui-même, ou pour enseigner. Ce mécanisme d'apprentissage par observation comporte plusieurs degrés de complexité. Par exemple, les bébés humains âgés de deux ans sont capables d'imiter l'action d'utiliser un outil significativement plus souvent que d'imiter le but de cette action (ce que l'on appelle couramment « réelle imitation »), tandis que les bébés chimpanzés vont plus souvent reproduire le but de l'action plutôt que l'action en elle-même (autrement appelé « émulation », Nagell et al, 1993). En reproduisant l'action du démonstrateur (par exemple utiliser un râteau pour récupérer un objet hors de portée), un individu est plus à même de découvrir les affordances de l'outil qu'en reproduisant uniquement le but de l'action (par exemple récupérer un objet hors de portée par n'importe quel moyen). À un niveau plus bas d'influence sociale, l'observation d'autres individus occupés à réaliser une action avec un outil peut simplement agir en qualité de facilitateur social plutôt que de réelle instruction, dans le sens où cette action peut attirer l'attention de l'observateur sur l'objet à utiliser en tant qu'outil, et potentiellement pousser l'observateur à manipuler cet objet en particulier, le menant éventuellement à découvrir l'action d'utilisation d'outils par essais-erreurs. Dans le cas des bébés capucins observant des individus plus expérimentés cassant des noix, l'amélioration de l'apprentissage en contexte social peut être expliqué soit par apprentissage par observation *réel* (c'est-à-dire en observant des congénères réaliser l'action et en essayant directement de reproduire cette action), soit plus simplement par ce qu'on appelle « local enhancement », c'est-à-dire par la facilitation du repérage de l'outil en association avec les noix, et le recyclage de cet outil une fois que l'individu expérimenté est parti (de Resende et al, 2008). De façon similaire, les bébés corbeaux de NC suivent leurs parents constamment, ce qui leur donne de multiples occasions de les observer en train d'utiliser des outils dans les lieux où se trouve de la nourriture, et de manipuler/réutiliser les outils délaissés par leurs parents à ces endroits en particulier. Cette facilitation sociale pourrait être l'explication la plus simple de l'influence sociale sur l'utilisation d'outils observée dans la nature (Holzhaider et al, 2010).

Il est difficile d'évaluer précisément l'impact de l'aspect social sur l'apprentissage individuel de l'utilisation d'outils, non seulement chez l'animal non humain (Meulman et al, 2013) mais aussi chez l'humain. Le bébé a en effet de multiples occasions d'observer d'autres individus utiliser des outils au quotidien, de la plus simple utilisation de couverts lors des repas, de balais pour le ménage, jusqu'à l'utilisation d'outils pour rapprocher des objets hors de portée. Ainsi, il est extrêmement difficile de déterminer si l'apprentissage par observation est une condition *sine qua non* pour l'émergence de l'utilisation d'outils chez l'humain, ou s'il est seulement un facilitateur. Les primates non-humains aussi se livrent à différentes formes de transmission socioculturelle, mais de façon plus limitée en comparaison à l'humain. Une autre différence sociale entre l'humain et les primates au cours du développement est que les bébés humains et adultes communiquent énormément pendant les événements de jeux et d'exploration, tandis que les chimpanzés adultes n'interviennent généralement pas lors des explorations de leurs bébés (Bard & Vauclair, 1984). L'enseignement direct est également relativement rare chez l'animal non humain (voir cependant Humle et al, 2009 ; et Boesch, 1991, pour des observations d'apprentissage par la mère chez de jeunes chimpanzés, par exemple pour des actions de pêche de fourmis et de cassage de noix). Ces différences socioculturelles entre humains et animaux non humains ont été proposées pour expliquer l'importante variabilité et la complexité de l'utilisation d'outils chez l'humain en comparaison à l'utilisation d'outils chez l'animal non humain (e.g. Vaesen, 2012 ; Vauclair, 1993).

Conclusions

Jusqu'à présent, seules quelques études ont permis de décrire l'émergence d'une utilisation flexible d'outils chez l'humain, les primates non

humains et quelques espèces d'oiseaux utilisatrices d'outils, mais la plupart de ces études ne porte que sur une seule espèce et une seule tâche, tout en n'apportant que des éléments très descriptifs de ces comportements. En revanche, les sources de différences inter-espèces et inter-individuelles, ainsi que le rôle exact de l'expérience sur le développement de la capacité à utiliser des outils restent très mal connus. On ne peut également que spéculer sur les raisons pour lesquelles certaines espèces développent des comportements d'utilisation d'outils tandis que d'autres espèces très proches et avec des capacités similaires en matière de résolution de problèmes n'utilisent jamais d'outils, ou comment l'expérience avec les objets façonne la capacité à les utiliser comme des outils. Par ailleurs, mieux connaître les relations entre les facteurs héréditaires, ceux liés à l'expérience individuelle et à l'expérience sociale intervenant dans ces processus d'apprentissage pourraient avoir un impact considérable dans la recherche future sur l'humain. Dans la plupart des organismes, les comportements complexes tels que celui de l'utilisation d'outils se développent chez chaque individu par l'interaction entre un savoir-faire pré-programmé et le déploiement du processus de développement et d'apprentissage dans un environnement physique et social. Déchiffrer de tels processus nécessite inévitablement des comparaisons inter-espèces, sur une base longitudinale depuis la naissance jusqu'aux premières utilisations d'outils, entre individus et groupes expérimentaux, et entre systèmes biologiques et artificiels. Une approche récente et pertinente pour l'enrichissement de ce domaine de recherche est la collaboration avec des roboticiens développementalistes, qui tentent de reproduire dans leurs modèles artificiels les compétences comportementales observées chez les organismes vivants. Tandis que ces roboticiens trouvent leurs inspirations et défis dans les travaux réalisés en cognition comparée et en développement chez des organismes vivants, nous pouvons en retour extraire des informations cruciales des solutions algorithmiques qu'ils implémentent dans leurs systèmes artificiels (Chappell & Sloman, 2007). Le champ de recherche en robotique développementale crée un lien entre deux communautés de recherches : ceux qui étudient l'apprentissage et le développement chez l'humain, et ceux qui conçoivent des processus comparables sur des systèmes artificiels. Relier les disciplines de la robotique, de la biologie et de la psychologie développementale est à la fois un défi considérable et une excellente opportunité d'approfondir la connaissance sur la façon dont l'humain et d'autres organismes vivants apprennent de nouvelles capacités complexes telles que l'utilisation d'outils et la capacité plus générale de résolution de problèmes.

Remerciements

Je souhaite remercier la Fondation Fyssen pour le financement de mes recherches de post-doctorat. Je remercie le Prof. Alex Kacelnik pour son soutien enthousiaste et ses discussions scientifiques inspirantes. Je remercie également Dr. Auguste von Bayern et l'équipe de l'Avian Cognition Research Station au Max Planck Institute for Ornithology (Allemagne), ainsi que le Prof. Kim Plunkett et l'équipe du BabyLab à l'Université d'Oxford (Royaume-Uni). Enfin, je remercie Dr. Jacqueline Fagard et Berenika Mioduszewska pour leurs commentaires sur une version antérieure de cet article.

Bibliographie

- Auersperg, A.M.I., von Bayern, A.M.P., Gajdon, G.K., Huber, L. & Kacelnik, A. (2011). Flexibility in problem-solving and tool use of Kea and New Caledonian crows in a multi-access box paradigm. *PLOS One* e20231
- Bard, K.A., & Vauclair, J. (1984). The communicative context of object manipulation in ape and human adult-infant pairs. *Journal of Human Evolution, 13*(2), 181-190.
- Beck, B.B. (1980). *Animal tool behavior.* NewYork: Garland.
- Bentley-Condit, V., Smith, E.O. (2010). Animal tool use: Current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour, 147,* 185-221.
- Bird, C.D., & Emery, N.J. (2009). Insightful problem solving and creative tool modification by captive non tool-using rooks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106*(25), 10370-10375.
- Boesch C. (1991). Teaching among wild chimpanzees. *Animal Behaviour, 41,* 530–532.
- Chappell, J. & Sloman, A. (2007). Natural and artificial meta-configured altricial information-processing systems. *International Journal of Unconventional Computing, 3,* 211-239.

• Deak, G.O. (2014). Development of Adaptive Tool-Use in Early Childhood: Sensorimotor, Social, and Conceptual Factors. *Advances in Child Development and Behavior, 46*, 149–181.

• de Resende, B.D., Ottoni, E.B., Fragaszy, D.M. (2008). Ontogeny of manipulative behavior and nut-cracking in young tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): a perception–action perspective. *Developmental Science, 11*, 828–840.

• Esseily, R., Nadel, J., & Fagard, J. (2010). Object retrieval through observational learning in 8- to 18-month-old infants. *Infant Behavior & Development, 33*(4), 695-699.

• Esseily, R., Rat-Fischer, L., O'Regan, J.K., & Fagard, J. (2013). Understanding the Experimenter's Intention Enables 16-month-olds to Successfully Perform a Novel Tool Use Action. *Cognitive Development, 28*(1), 1-9.

• Esseily, R., Rat-Fischer, L., Somogyi, E., O'Regan, J.K., & Fagard, J. (2015). Humor production may enhance observational learning of a new tool use action in 18-month-old infants. *Cognition and Emotion, 30*(4), 817-825.

• Fagard, J., Rat-Fischer, L., & O'Regan, J.K. (2014). The emergence of use of a rake-like tool: a longitudinal study in human infants. *Frontiers in Psychology*, doi: 10.3389/fpsyg.2014.00491

• Fragaszy, D.M., & Adam-Curtis, L.E. (1991). Generative aspects of manipulation in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology, 4*, 387-397.

• Gibson, E.J. & Pick, A.D. (2000). *An Ecological Approach to Perceptual Learning and Development.* Oxford University Press, New York.

• Gibson, J.J. (1966). *The senses considered as perceptual systems*. Boston: Houghton-Mifflin.

• Gibson, J.J. (1979). *The ecological approach to perception.* Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.

• Greif, M.L., & Needham, A. (2011). The development of human tool use in early life. In McCormack, T. (Ed.). *Tool use and causal cognition*, (pp. 51-68). Oxford, UK: Oxford University Press.

• Guerin, F., Krüger, N., & Kraft, D. (2013). A Survey of the Ontogeny of Tool Use: From Sensorimotor Experience to Planning. *IEEE T. Autonomous Mental Development, 5*(1), 18-45.

• Hansell, M., & Ruxton, G.D. (2008). Setting tool use within the context of animal construction behaviour. *Trends in Ecology and Evolution, 887*, 73-78.

• Hayashi, M. & Matsuzawa, T. (2003). Cognitive development in object manipulation by infant chimpanzees. *Animal Cognition, 6*, 225-233.

• Holzhaider, J.C., Hunt, G.R., Gray, R.D. (2010). The development of Pandanus tool manufacture in wild New Caledonian crows. *Behaviour, 147*, 553–586.

• Humle, T., Snowdon, C.T., Matsuzawa, T. (2009). Social influences on ant-dipping acquisition in the wild chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) of Bossou, Guinea, West Africa. *Animal Cognition, 12*, 37–48.

• Kahrs, B.A., Jung, W.P., & Lockman, J.J. (2012). What is the role of infant banging in the development of tool use. *Experimental Brain Research, 218*, 315-320.

• Keen, R. (2011). The development of problem solving in young children: a critical cognitive skill. *Annual Review of Psychology, 62*, 1-21.

• Kenward, B., Rutz, C., Weir, A.A.S & Kacelnik, A. (2006). Development of tool use in New Caledonian crows: inherited action patterns and social influence. *Animal Behaviour, 72*, 1329-1343.

• Kenward, B., Schloegl, C., Rutz, C. Weir, A.S., Bugnyar, T. & Kacelnik, A. (2011). On the evolutionary and ontogenetic origins of tool-oriented behavior in New Caledonian crows (*Corvus moneduloides*). *Biological Journal of the Linnean Society, 102*(4), 870-877.

• Lockman, J.J. (2000). A perception-action perspective on tool use development. *Child Development, 71*(1), 137-144.

• Meulman, E.J.M., Seed, A.M., & Mann, J. (2013). If at first you don't succeed... studies of ontogeny shed light on the cognitive demands of habitual tool use. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 368,* 20130050.

• Nagell, K., Olguin, R.S., and Tomasello, M. (1993). Processes of social learning in the tool use of chimpanzees (*Pan troglodytes*) and human children (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology, 107*(2), 174-186.

• Rat-Fischer, L., O'Regan, J.K., & Fagard, J. (2012). The Emergence of tool use during the second year of life. *Journal of Experimental Child Psychology, 113*(3), 440-446.

• Rat-Fischer, L., O'Regan, J.K., & Fagard, J. (2014). Comparison of active and purely visual performance in a multiple-string means-end task in infants. *Cognition, 133*(1), 304-316.

• Rat-Fischer, L., von Bayern, A.M.P., Mioduszewska, B., Plunkett, K., & Kacelnik, A. Physical intelligence: a comparison of problem-solving behaviours and manipulation abilities in corvids and human infants. *In preparation.*

• Seed, A.M., & Byrne, R.W. (2010). Animal tool use. *Current Biology, 20,* 1032-1039.

• Shettleworth, S. (1998). *Cognition, evolution, and behavior*. New York: Oxford University Press.

• Shumaker, R.W., Walkup, K.R. & Beck, B.B. (2011). *Animal tool behavior.* The Johns Hopkins University Press.

• Somogyi, E., Ara, C., Gianni, E., Rat-Fischer, L., Fattori, P., O'Regan, J.K., Fagard, J. (2015). The Roles of Observation and Manipulation in Learning to Use a Tool. *Cognitive Development, 35,* 186-200.

• Tebbich, S., Taborsky, M., Fessl, B. & Blomqvist, D. (2001). Do woodpecker finches acquire tool-use by social learning? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 268,* 2189e2193.

• Teschke, I., Wascher, C.A.F., Scriba, M.F., von Bayern, A.M.P., Huml, V., Siemers, B., Tebbich, S. (2013). Did tool-use evolve with enhanced physical cognitive abilities? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 368,* 20120418.

• Vaesen, K. (2012). The cognitive bases of human tool use. *Behavioral and Brain Sciences, 35*(4), 203-218.

• Vauclair, J. & Bard, K.A. (1983). Development of manipulations with objects in ape and human infants. *Journal of Human Evolution, 12,* 631-645.

• Vauclair, J. (1993). Tool use, hand cooperation and the development of object manipulation in human and non-human primates. In A. Kalverboer, B. Hopkins & R.H. Geuze (Eds.), *Motor development in early and later childhood: Longitudinal approaches* (pp. 205- 216). Cambridge: Cambridge University Press.

• Westergaard, G.C. (1992). Object manipulation and the use of tools by infant baboons (*Papio cynocephalus anubis*). *Journal of Comparative Psychology, 106,* 398-403.

• Westergaard, G.C. (1993). Development of combinatorial manipulation in infant baboons (*Papio cynocephalus anubis*). *Journal of Comparative Psychology, 107,* 34-38.

Introduction

Tool use is commonly defined as the ability to employ an object detached from the environment to alter the form, position, or condition of another object, another organism, or the user itself (Beck, 1980). Tool use has been observed in a wide variety of animal groups such as primates, birds but also mammals or insects (**Figure 1**; see also Bentley-Condit & Smith, 2010 for an extensive catalogue). Most species use tools in a food extraction context, but their behaviour is relatively inflexible or incidental and provide us with little insight on the adaptive value and cognitive mechanisms of tool use (Meulman, Seed & Byrne, 2013). In contrast, several species including humans, some non-human primates and birds have been reported to use tools in a flexible and routine manner («habitual tool use»), which is of interest when trying to elucidate the cognition underlying tool use. Surprisingly, despite numerous research focusing on flexible tool use in humans and non-human animals, the developmental processes leading to the emergence of tool use in a given species and the sources of within- and between-species differences remain poorly understood (Keen, 2011; Meulman, Seed & Mann, 2013). What is the role of experience in the emergence of tool use in humans and other animals? Why do some species develop tool-use behaviours whereas closely related species with similar problem-solving abilities never use external objects to perform tool-related actions? In the last decade, a few developmental studies have started to address these issues, both in human and animal babies. Several traits have been proposed as likely to be involved in the emergence of tool-use behaviours, in particular the role of advanced reasoning, a high tendency to manipulate objects and the ability to learn by observation in a social environment. The flexible use of tools

Figure 1. Left: New Caledonian crow using a twig-tool to retrieve food from inside a dead tree (Photo Credit: Michael Sibley, University of Auckland); **Right**: Gorilla using a branch to test depth of water (Photo Credit: Breuer et al., *PLOS Biology*, 2005).

to solve physical problems clearly implies advanced reasoning capacities such as causal reasoning, insight, inhibition of prepotent actions and action planning (Hansell & Ruxton 2008; Vaesen, 2012). However, there is no particular evidence that tool-using animals express better performances than closely related non-tool-using species in non-tool-using tasks that also involve a high level of reasoning (see Bird & Emery, 2009; Seed & Byrne, 2010; Teschke et al, 2013 for reviews; and Auersperg et al, 2011 for an experimental test). Furthermore, very few developmental studies have been able to establish a direct link between the maturation of cognitive capacities and the emergence of tool-use capacities, even in very young human babies. Therefore, the current review does not address the relations between the emergence of tool use and the maturation of advanced cognitive skills but focuses instead on available data from the developmental literature that address the inherited, experience-based and social factors influencing the emergence of flexible tool use in different species. Section 1 briefly addresses the genetic causes of variation on the development of tool use. Section 2 outlines gross changes in object manipulation skills during the development, including the emergence of combinatorial actions, considered as behavioural precursors of later tool use. Section 3 examines how the social environment contributes to the developmental learning of tool use. In each section I will consider relevant data that support the ontogeny of tool use both in human and non-human babies, in particular primates and birds.

1. Is tool use innate?

A variety of inherited or innate factors can underlie a complex behaviour such as tool use (Shumaker et al, 2011). In a developmental study on New Caledonian crows («NC crows» hereafter; *Corvus moneduloides*, see **Figure 1 left** and **Figure 2 right**), a bird species known to be a proficient tool user in the wild and in captivity, four captive-bred juveniles were raised by human fosters, half of them being regularly shown how to use twigs to extract food from holes over their first weeks of development. The other half had the same access to holes and twigs, but was never shown how to use them, and yet developed tool-use behaviours at the same developmental period as individuals who had had demonstrations (Kenward et al, 2006). Hence, the social demonstration was not an essential factor for tool-use emergence in this species, although social input did have a later impact on tool-related performance. Tool-use behaviours in this species thus seem to be based on inherited traits that leads to the later development of this capacity. Furthermore, all individuals performed object manipulation action patterns with no direct functions that resembled components of the mature behaviour. For example, the «protoprobing» behaviour, consisting of inserting twigs into crevices and holes naturally present in the substrate, developed in a predictable manner in all juvenile birds without the need to be shaped by successful food extractions. Based on these observations, the authors stressed the stereotyped and inherited nature of these behavioural precursors that developed in a qualitatively similar way in all individuals.

A previous experiment in woodpecker finches (*Camarhynchus pallidus*), another proficient tool-using bird species, has drawn similar conclusions: the presence of adult birds demonstrating tool use for retrieving food made no significant difference to the time that juveniles took to start using tools successfully (Tebbich et al, 2001). Juvenile finches also went through a number of tool-oriented precursors behaviours before successfully using tools. Interestingly, the authors found that not all adult finches were able to use tools, and that these individuals would also not learn to use tools by observing other tool-using individuals. The authors concluded that the expression of tool-use behaviours in woodpecker finches is likely to depend on a trial-and-error learning occurring during a sensitive phase early in development. Once this sensitive phase is over, the birds may not be able anymore to acquire tool-related behaviours, neither individually nor socially. These developmental studies both suggest that the emergence of tool-oriented behaviours does not depend on socially learned components in these species, but is intertwined between inherited factors and experienced-based factors, following Shettleworth's (1998) idea that no behaviour has exclusively learned or innate components. The two following sections explore the roles of social and physical environmental factors in the development of tool-use behaviours.

2. Growing up in a physical environment

According to the perception-action perspective on the development of tool use in infancy, tool use is the cumulative product of a continuous developmental process that runs from early exploratory behaviours in infancy to more complex manipulations and problem-solving behaviours (Lockman, 2000; Gibson & Pick, 2000). On the basis of their everyday life experiences, infants keep developing their manual skills and dexterity, and gradually learn about object properties and perceive their «affordances», a term introduced by James Gibson (1966, 1979) to cover the possibilities for physical actions related to objects, surfaces, persons or anything else in the environment. Following the perception-action view, the study of the emergence of tool use should start at a very early stage during development, to allow for the continuous evaluation of babies' perceptual and motor skills from simple object manipulations until the beginning of tool use (Guerin et al, 2013). As an example, the study of infants' patterns of banging objects on surfaces should provide meaningful information on the way infants learn about the possible functions of objects, such as hammering (Kahrs et al, 2012; Greif & Needham, 2011; Lockman, 2000). The expression of complex manipulatory behaviours such as combining objects with each other or with the substrate has already been pointed out as a possible precursor of tool use. For example, Vauclair and Bard (1983) reported that human infants perform more complex manipulatory behaviours (such as bimanual explorations, exploring objects while holding them, combining objects together) than young chimpanzees (*Pan troglodytes*) and bonobos (*Pan paniscus*), which are less flexible tool users even though they are able to develop tool-oriented behaviours. The developmental trajectory of combinatorial manipulations in infant baboons (*Papio cynocephalus anubis*) seem to follow the development of analogous abilities in human infants, from the first combinations of objects to insertions of objects into containers and the use of containers for drinking (Westergaard, 1992; 1993). A longitudinal study on object manipulation in three infant chimpanzees showed that the first tool-use behaviours appeared at approximately 1 year and 9 months of age, four months after a dramatic increase in object-object combinatorial behaviours (Hayashi & Matsuzawa, 2003). Longitudinal observations of the proficient tool-using capuchin monkeys (*Sapajus apella*) both in captivity (Fragaszy & Adam-Curtis, 1991) and in the wild (de Resende et al, 2008) have shown that juveniles undergo a long period of object and substrate exploration, going from simple manipulations of objects, to rubbing and hitting, to inserting and hitting them against substrates; before they eventually learn to use objects to crack nuts for self-feeding. Similarly, NC crows start to explore and combine available objects such as sticks with the substrate soon after leaving the nest (at about 6 weeks after hatching, see **Figure 2**).

The amount of combinatorial behaviours keeps increasing during the following weeks, until crows start to use the sticks as tools to retrieve food from crevices (Kenward et al, 2006). Interestingly, complex object explorations are also

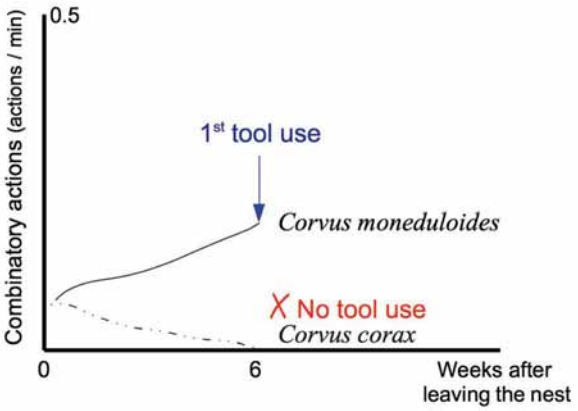


Figure 2. Left: The development of precursor combinations in four NC crows (line) and twelve common ravens (dashed line); adapted from Kenward et al (2011). **Right**: Baby NC crow spontaneously exploring a stick with her beak while holding it with the foot. During their long juvenile period of about 2 years, young NC crows are often seen exploring their surroundings while holding a thin stick in their beak, sometimes combining the stick with the substrate. These kinds of species-specific typical behaviours are suggested as precursors for the acquisition of later tool-oriented behaviours. Photo credit: L. Rat-Fischer.

performed by non-tool-using species. For instance, common ravens (*Corvus corax*), a bird species that do not routinely use tools, spend as much time in object manipulations and combinations at the early stages of development as do NC crows. However, a comparative study showed a significant difference in the persistence of combinatorial behaviours: their amount significantly decreased and almost disappeared across development in common ravens, contrary to the NC crows (**Figure 2 left**).

Comparing the developmental trajectories of habitual tool-using species with those of species that do not use tools but are phylogenetically close and share common social and cognitive grounds is a fundamental approach for a better understanding of the developmental patterns specific to tool use. However, strictly focussing on the development of tool-oriented behaviours might lead to underestimating the capacities of non-tool-using species. Hence, an ideal scenario will measure parallels and differences from close after birth until the emergence of tool-oriented behaviours along with other problem-solving behaviours that do not require the use of tools, but are of similar difficulty (e.g. same number of actions needed to solve the task, same goal, similar level of dexterity, etc). In a pioneer study, we started to address this issue by comparing babies of two closely related crow species (the tool-using NC crows and the non tool-using jackdaws, *Corvus monedula*) and one distantly related tool-using species (human babies; Rat-Fischer et al, *in prep*). We tested the hypothesis that in these disparate organisms, experience with the combination of objects causally supports the emergence of tool-using competence. A battery of problem-solving tasks was specially designed to represent different categories of difficulty, including tool vs. non-tool dependent extractions, single vs. multiple objects, and choice vs. sequential-planning problems (see **Figure 3** for an illustration of a tool-using and a non-tool-using tasks with examples from the three species tested).

> ***« We tested the hypothesis that in these disparate organisms, experience with the combination of objects causally supports the emergence of tool-using competence. »***

In a pilot study, we tested each task on adult NC crows, jackdaws and human babies to assess the suitability of the battery of tasks to test species as different as humans and corvids. In the final study, babies of all species were also exposed

Figure 3. Illustration of the rake- and the box-opening tasks from the battery of problem-solving tasks. **(a)** Juvenile NC crow using a rake to retrieve a food reward from a box. **(b)** 21-month-old infant trying to retrieve a toy with the left hand while holding the rake in the other hand. **(c)** The same infant removing a blocking element from the lid of the box before successfully opening it and retrieving the reward. **(d)** Adult jackdaw removing the same blocking element before successfully opening the box. Photo credits: L. Rat-Fischer

during play sessions to a selected mixture of objects **(Figure 4)**, and some were exposed to additional demonstrations of object combinations («Comb» group) by a human experimenter whereas others received demonstrations with single objects manipulations («NoComb» group). We found no effect of demonstrations on the combinatorial behaviours during play sessions in babies of the non-tool-using jackdaws. Along with our hypothesis, we found no difference of performance in the battery of tasks between the «Comb» and the «NoComb» groups: none of the baby jackdaws was able to solve any problem involving the use of tools, while some individuals in each demonstration group were able to solve problems that did not require the use of tools. The group comparison inside the tool-using NC crows could not be conducted at this stage due to a relatively small sample size. However, preliminary observations already confirmed strong differences in the spontaneous amount of combinatorial actions between baby NC crows and jackdaws, similarly to the difference observed between young NC crows and ravens (Kenward et al, 2011).

In human babies, the effect of demonstrations during the play session was mixed with already pre-existing differences in the quantitative and qualitative patterns of combinatorial actions between groups, even in the younger age group of 15 months. This lower age boundary of 15 months was chosen because babies do not usually start using tools in a problem-solving context before 18 months (Fagard et al, 2014). However, since babies usually start to combine objects much earlier during the first year of life,

Figure 4. Baby jackdaw **(left)** and 18-month-old infant **(right)** playing with a similar object play set consisting of wooden and plastic items. Photo credits: L. Rat-Fischer

it would be worth replicating this experiment on a longitudinal basis with younger babies.

To sum up, the mechanisms of experience-based learning of tool use are not fully known yet but recent studies have started to shed light on the relations between complex manipulatory experience with objects and the development of tool use. Furthermore, several authors have emphasised that manipulatory experience, although being acknowledged as an essential factor in the onset of tool use (e.g. Keen, 2011 for an extensive review of the development of tool use in human babies, in particular with spoons for self-feeding), is not necessarily the only element in play. As mentioned in the previous section, Kenward et al (2006) observed an effect of social tool-use demonstrations in baby NC crows, which were more prone to perform precursor combinatorial actions than juveniles who did not receive such exposure. De Resende et al (2008), in their study on the ontogeny of nut-cracking in young capuchins, observed that juvenile monkeys started to spend more time as they grew older watching skilled individuals performing nut-cracking, giving them opportunities to learn the behaviour socially, as discussed in the section below.

3. Growing up in a social environment

A common characteristic shared by all the species mentioned so far is the complexity of their social systems. Both human and non-human primates and birds live in social groups that vary in sizes and hierarchical structures, where they have numerous opportunities to watch manipulations and behaviours performed by other conspecifics. In humans, infants typically develop the ability to use tools by the end of the second year of life (Rat-Fischer et al, 2012), but are able to use tools at 18 months of age if they have been explicitly demonstrated the target action (Rat-Fischer et al, 2012; Esseily et al, 2010). In certain circumstances, infants can even learn by observation at a younger age when specific gestural or emotional cues are added to the demonstration (Esseily et al, 2013; Esseily et al, 2015) or when they are repeatedly exposed to a certain amount of demonstrations over several weeks while not being allowed to manipulate the tool themselves before being tested (Somogyi et al, 2015). Social influence is likely to play an important role in the propagation of tool use in many species, even though through different mechanisms. On a higher level mechanism, tool use can be learned by true observational learning, corresponding to the learning of a behaviour that is novel in the individual's repertoire by observing another agent performing the behaviour, either for itself, or for teaching purposes. This mechanism of observational learning involves different levels of complexity. For instance, two-year-old human infants were reported to imitate the action of a tool-use demonstration significantly more than its goal (referred as «true imitation»), whereas young chimpanzees are more likely to reproduce the result than the action itself (often referred as «emulation», Nagell et al, 1993). By reproducing the demonstrator's action (e.g. using a rake to retrieve an object), an individual is more likely to discover the affordance of the tool than when by only trying to reproduce the goal (e.g. retrieving

an object by any means). On a lower level mechanisms of social influence, observing others performing a tool action might act as a social facilitator rather than as an instruction, as it may simply cue the observer toward particular objects in a definite location, thus potentially leading the observer to manipulate these objects together and discover the tool action by trial-and-error manipulations. In the case of the juvenile capuchin monkeys watching skilled individuals cracking nuts, the improved learning may be explained by true observational learning (watching the other performing the nut-cracking action and directly trying to replicate the action) but it could as well be simply explained by «local enhancement», namely by finding food and tools in association, and recycling tools after a skilled individual has left (de Resende et al, 2008). Similarly, juvenile NC crows in the wild almost constantly follow their parents and have many occasions to observe them using tools at feeding sites, and to manipulate/reuse tools discarded by their parents, potentially explaining the social influence observed in their learning of food extraction with tools in the wild (Holzhaider et al, 2010).

It is hard to evaluate the precise impact of social input on an individual's learning of tools, not only in non-human animals (Meulman et al, 2013) but also in humans. Infants have indeed many opportunities to watch others using tools in their everyday life, from the regular use of cutleries for self-feeding and brooms for cleaning to the use of stick-like tools to bring out-of-reach objects into reach. Thus, in humans it is very difficult to determine whether learning by observation is a condition *sine qua non* for the emergence of tool use or if it is only a facilitator. Non-human primates engage in different forms of socio-cultural transmission but to a limited extent in comparison to human social behaviours. Another social difference between humans and primates during development is that human infants and adults often engage in mutual communication during manipulatory behaviours, whereas adult chimpanzees do not usually intervene in their infants' explorations (Bard & Vauclair, 1984). Direct teaching is also relatively rare in non-human animals (but see Humle et al, 2009; and Boesch, 1991 for field studies of young chimpanzees' learning of ant dipping and nut cracking from their mother's behaviour). These socio-cultural differences between human and non-human animals have been suggested as a potential explanation for the much greater variability and complexity of human tool use as compared to non-human animal tool use (e.g. Vaesen, 2012; Vauclair, 1993).

Conclusions

A few studies have so far described the ontogeny of flexible tool use in human and non-human primates and in a few tool-using bird species, but most of these studies tend to focus on single species and tasks, and to supply descriptive analyses of the behaviours. Hitherto, we barely know the sources of within- and between-species differences, nor the role of experience in the emergence of tool-using competence. Similarly, we can only speculate on why some species develop tool-use behaviours whereas closely related species with similar capacities for solving problems never use tools, or how experience with objects grounds the ability to use them for a given task. Additionally, we hardly know about the interplay between inherited patterns, individual and social experience in these processes, which is of enormous importance for human research. In most cases, complex behaviours such as tool use develop in every individual through the interaction of pre-programmed know-how and the folding processes of development and learning in a social and physical environment. Unravelling such processes requires comparisons between species on a longitudinal basis from birth to the first use of tools, between individuals subject to special experimental interventions, and between biological and artificial systems. A recent and very relevant opportunity to enrich this area comes from enhancing collaborations with developmental roboticists, who aim to reproduce in artificial models the behavioural competences observed in real organisms. While they find inspiration and challenges in the comparative and developmental work on living organisms, we can derive knowledge from the algorithmic solutions they implement in their systems by design (Chappell & Sloman, 2007). The field of developmental robotics forms a bridge between two research communities: those who study learning and development in humans and those who design comparable processes in artificial systems. Bridging the gap between developmental robotics, developmental biology and developmental psychology

is a challenge and a great opportunity to gain insight on how humans and other organisms learn complex capacities such as the use of tools and the general ability to solve multi-step problems.

Acknowledgments

I am grateful to the Fyssen Foundation for its financial support. I thank Prof. Alex Kacelnik for his enthusiastic support and inspiring discussions. I also thank Dr. Auguste von Bayern and the research team of the Avian Cognition Research Station at the Max Planck Institute for Ornithology (Germany), and Prof. Kim Plunkett and the BabyLab team at University of Oxford (UK). I also thank Dr. Jacqueline Fagard and Berenika Mioduszewska for comments on an earlier version of the manuscript.

Saillance neuronale et saillance perceptuelle dans l'audition

Brice BATHELLIER

Chargé de Recherche (CR1), Unité Neuroscience Information et Complexité, FRE 3693, Centre National de la Recherche Scientifique

Résumé

La saillance d'un stimulus désigne l'intensité avec laquelle il impacte notre perception et donc potentiellement peut se rendre perceptible plus qu'un autre au sein d'un ensemble de stimuli. Le concept de saillance est souvent rapproché de l'intensité physique du stimulus, cependant il s'agit de deux quantités distinctes, car deux stimuli de même nature et de même intensité physique peuvent avoir deux niveaux de saillance. Cependant, il a été souvent suggéré de manière théorique que la saillance d'un stimulus est étroitement liée à la quantité d'activité neuronale produite dans les aires cérébrales responsables de la perception sensorielle. Pour tester cette hypothèse, nous avons combiné chez la souris des méthodes comportementales avec une analyse théorique et des méthodes d'imagerie calcique haut-débit du cortex auditif. Nous montrons que des sons de même intensité physique peuvent être perçus avec différentes saillances précisément corrélés avec le taux d'activité généré par ces sons dans un très large échantillon de neurones du cortex auditif. Nous proposons que le système auditif influence la saillance d'un son en sélectionnant en amont, de manière non-linéaire, certains motifs acoustiques par rapport à d'autres.

> **"Deux stimuli de même nature et de même intensité physique peuvent avoir deux niveaux de saillance."**

Mots-clés

Représentation sensorielle, apprentissage par renforcement, audition, cortex auditif, codage neuronal

Perceptual and neuronal salience in audition

Abstract

The salience of a stimulus designates the intensity with which it impacts our perception and thus can potentially make itself more perceptible in the midst of many stimuli. The concept of salience is often related to the physical intensity of the stimulus, however, these are two distinct quantities as two stimuli of the same nature and physical intensity can have two distinct salience levels. Other factors are actually expected to impact salience, such as the relevance of the information carried by the stimulus. It has however been often suggested on a theoretical level that the saliency of a stimulus is closely related to the amount of neuronal activity generated in the cerebral areas responsible for sensory perception. To test this hypothesis we have combined behavioural methods in the mouse with a theoretical analysis and high-throughput calcium imaging of the auditory cortex. We show that sounds with the same physical intensity can be perceived with different saliencies which are precisely correlated to the mean activity of a large sample of imaged auditory cortex neurons. Based on modelling of the cortical data, we propose that the auditory system acts on saliency by selecting particular acoustic motifs in a nonlinear, "bottom-up" fashion.

> **"Two stimuli of the same nature and physical intensity can have two distinct salience levels. "**

Keywords

Sensory representation, reinforcement learning, audition, auditory cortex, neural coding

Toute scène sensorielle naturelle contient une myriade de stimuli. En conséquence, il est essentiel pour le système nerveux de pouvoir sélectionner les éléments de la scène sensorielle importants pour atteindre ses buts. Une partie de la réponse à cet enjeu se trouve dans les mécanismes attentionnels qui sont capables de focaliser la perception sur des entrées sensorielles particulières (Desimone and Duncan, 1995). Cependant, quels sont les éléments qui dirigent en premier lieu notre attention ? Pourquoi certains stimuli attirent-ils notre focus plus que d'autres ? Pourquoi certains stimuli informent-ils plus efficacement le cerveau et déclenchent plus efficacement des réponses comportementales ? Une manière de répondre à ces questions est d'invoquer le concept de saillance, utilisé dans différents champs des neurosciences sensorielles et comportementales. Schématiquement, le concept de saillance désigne l'intensité avec laquelle un stimulus impacte les systèmes perceptuels, et est utilisé la plupart du temps d'une manière relative pour comparer différents stimuli. Le concept de saillance est simple à comprendre lorsqu'il est rapporté à l'intensité physique d'un stimulus simple, par exemple un son pur. Intuitivement, pour une fréquence sonore fixe, la saillance augmente avec l'énergie portée par l'onde sonore jusqu'à l'oreille : plus son énergie est importante plus il est probable que nous percevions le son. Nous savons aussi intuitivement que plus nous élevons la voix pour appeler une personne, plus il est probable qu'elle nous entende et réagisse. Cependant, bien que la notion de saillance puisse être réduite à l'énergie du stimulus dans ces exemples simples, cela ne se transpose pas au cas général. Par exemple, l'oreille a différents niveaux de sensibilité pour différentes fréquences sonores. Ainsi, deux sons de même énergie mais de fréquence différente peuvent être perçus avec des saillances différentes. Et qu'en est-il de la saillance relative de stimuli auditifs et visuels qui ne sont pas portés par les mêmes substrats physiques ? Comment estimer s'il va être plus efficace d'attirer l'attention d'une personne en l'appelant ou en lui faisant signe ?

Ainsi la notion de saillance dans le cas général nous ramène au traitement du stimulus par les systèmes sensoriels périphériques et centraux, ce qui la rend plus complexe à définir que dans les cas particuliers où elle correspond à l'intensité physique du stimulus. Cependant, une hypothèse simplificatrice souvent proposée est que la saillance d'un stimulus correspond à la quantité d'activité neuronale qu'il génère dans le système neuronal qui utilise ce stimulus pour faire le choix d'une action ou d'une direction attentionnelle. Cette hypothèse est par exemple souvent utilisée dans le contexte des modèles de « carte de saillance » employés pour prédire quel stimulus va attirer l'attention dans une scène visuelle (Desimone and Duncan, 1995).

La notion de saillance est non seulement utilisée dans le contexte des choix attentionnels mais aussi, par exemple, dans le contexte de l'apprentissage. Lorsque des animaux sont entraînés à associer deux stimuli concomitants de deux modalités sensorielles différentes (par exemple un son et un flash lumineux) à une action particulière, il est souvent observé, qu'après l'entraînement les animaux sont conditionnés plus fortement à un stimulus qu'à l'autre (Kamin, 1969). Dans leur modèle théorique du conditionnement classique, Rescorla et Wagner (Rescorla and Wagner, 1972) interprètent cet effet dit d' « overshadowing » en postulant que la vitesse d'apprentissage est proportionnelle à la saillance des stimuli. Ainsi, le stimulus le plus saillant est associé plus vite à l'action conditionnée et bloque ensuite l'association de l'autre stimulus via l'effet bien connu de « blocking » (c'est-à-dire une fois qu'une association est faite avec un stimulus, un second stimulus introduit par la suite et présenté simultanément ne sera pas associé) (Rescorla and Wagner, 1972).

Rescorla et Wagner ont produit un modèle phénoménologique reproduisant ces effets observés dans le conditionnement classique dans lequel la saillance est un paramètre sans interprétation physiologique. C'est donc une question toujours ouverte de savoir si la saillance postulée dans leur modèle correspond à la quantité d'activité produite par les stimuli dans les régions impliquées dans l'apprentissage associatif.

Comparaison de la saillance perceptuelle et de la saillance neuronale chez la souris

Nous avons récemment réalisé que les méthodes de neurophysiologie modernes peuvent nous aider à élucider ces questions et, en particulier, peuvent nous permettre de tester si l'activité globale produite par un stimulus dans une

aire particulière du cerveau est liée étroitement à sa saillance telle que définie plus haut. Un progrès significatif des neurosciences modernes est la possibilité d'échantillonner l'activité des neurones d'une aire cérébrale de manière très extensive grâce aux techniques d'imagerie haute-résolution et haute-densité, du moins chez l'animal. Ainsi il devient possible d'estimer précisément l'activité globale d'une aire cérébrale en réponse à un stimulus.

Spécialisés dans l'étude du traitement de l'information sonore par le cortex auditif de la souris, nous avons imagé de manière extensive de grandes populations de neurones dans cette structure grâce à la technique d'imagerie calcique biphotonique (Bathellier et al., 2012) **(Figure 1A-D)**. Dans une première étude, nous avons collecté les réponses de plus de 4000 neurones dans les couches supra-granulaires du cortex auditif de plusieurs souris. En premier lieu, nous avons observé sans surprise que si l'on augmente l'intensité d'un son donné la réponse corticale augmente aussi. Cependant, en testant un ensemble de sons courts (70 ms) ayant des spectres fréquentiels complexes mais la même énergie d'un point de vue physique (niveaux SPL identiques dans la gamme de fréquence audible pour la souris), nous avons observé que chaque son produisait des niveaux distincts d'activité dans la population enregistrée (**Figure 1E**). Sachant que nous avions échantillonné le cortex de manière aléatoire et homogène, il était peu probable que ces différences reflètent des biais d'échantillonnage. Nous avons donc supposé qu'elles reflétaient plutôt des différences de saillance de ces sons au niveau cortical malgré leur énergie identique.

Nous nous sommes donc demandés si ces différences étaient reflétées dans le comportement auditif des souris. Les études sur l'attention sont très difficiles à contrôler chez la souris. Cependant, il existe de nombreux paradigmes de

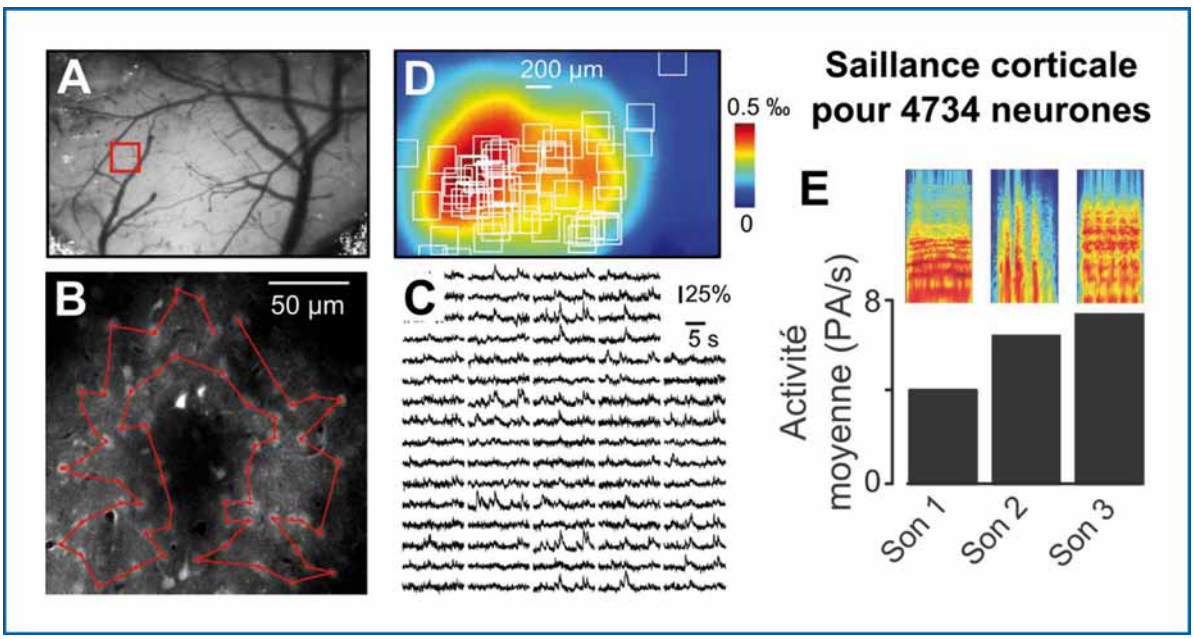


Figure 1 : Mesure de la saillance neuronale globale dans le cortex auditif de la souris.
L'activité du cortex auditif (surface présentée en **A)** peut être mesurée par imagerie calcique biphotonique à une résolution cellulaire **(B)**. L'activité calcique de 50 à 100 neurones **(C)** est suivie le long de ligne de balayage **(B, ligne rouge)** à un taux d'échantillonnage de 30 lignes/s au sein d'une petite zone **(A, carré rouge)**. Pour évaluer l'activité produite par des sons dans l'ensemble du cortex auditif, l'imagerie est répétée à différents endroits **(D, carrés blancs)** et sur différentes souris. **E.** Trois sons de 70 ms ont été testés et dont les spectrogrammes sont montrés dans le haut du panneau. Ces trois sons ont la même intensité sonore (74dB SPL), c-à-d la même intensité physique. Cependant, ils génèrent des réponses corticales globales différentes comme indiqué en dessous par la mesure du taux de décharge global d'une population de 4734 neurones enregistrés chez 14 souris.

conditionnement associatifs impliquant des sons et qui peuvent être utilisés pour mesurer la saillance sonore dans un contexte d'apprentissage. Nous avons par ailleurs découvert qu'une tâche de discrimination de type Go-NoGo permet de comparer la saillance de deux sons de manière bien contrôlée (**Figure 2A**). Dans cette tâche, des souris en restriction hydrique entendent un son S+ ou un son S- lorsqu'elles visitent une zone de récompense. Le son S+ signale la disponibilité d'une goutte d'eau si la souris contacte avec sa langue le tube présent dans la zone de récompense. Le son S- signale qu'aucune goutte d'eau ne sera disponible et qu'il n'est pas nécessaire d'approcher le tube. La manière la plus efficace de faire apprendre cette tâche est d'entraîner d'abord l'animal à répondre correctement au S+. Dans cette phase, la souris peut associer à la fois le son et l'action de contacter le tube à la récompense. Ainsi, cette phase est inappropriée pour mesurer la saillance spécifique du son S+. Cependant, une fois que la souris collecte efficacement ses récompenses après S+, nous pouvons introduire le son S-. Nous observons alors que la souris répond en contactant le tube à la fois pour S+ et S- puis apprend progressivement à ne plus contacter le tube après S-. Dans cette nouvelle phase, la souris associe spécifiquement S- avec la réponse d'évitement (NoGo), ce qui permet d'avoir un accès spécifique à la saillance de S-. Concrètement, pour comparer la saillance de deux sons (par ex. sons 1 et 2, **Figure 1E**), on peut entrainer deux groupes de souris à discriminer les deux sons mais en choisissant le son 1 comme S- pour un groupe, et pour l'autre groupe le son 2. Si les deux sons ont la même saillance, l'apprentissage devrait se faire à la même vitesse dans les deux groupes. Cependant, si un son est plus saillant que l'autre, nous attendons que le groupe ayant ce son comme S- apprenne plus vite la tâche que l'autre groupe. Corroborant cette prédiction, nous avons en effet observé que la discrimination est apprise plus ou moins rapidement suivant le son choisi comme S- (**Figure 2D**). Par ailleurs, lorsque nous avons comparé ces observations à la saillance neuronale des sons telle que mesurée dans le cortex auditif de la souris (**Figure 1E**), il est apparu, que lorsque le son S- avait une saillance corticale plus grande, la tâche était apprise plus vite (**Figure 2D**).

Modélisation de l'apprentissage de stimuli avec différentes saillances

Pour mieux comprendre ce phénomène, nous avons utilisé un modèle de la tâche de discrimination développé précédemment (Bathellier et al., 2013) dans le formalisme de l'apprentissage par renforcement qui étend le modèle de Rescorla-Wagner à un modèle simple mais plus facilement interprétable biologiquement (**Figure 2B**). En bref, le modèle postule que l'apprentissage associatif a lieu par ajustement des poids synaptiques entre une population de neurones sensoriels représentant le S+, le S- et l'entrée dans la zone de récompense, et une population neuronale de décision comportant deux ensembles, l'un entrainant les contacts avec le tube, l'autre les inhibant. L'ajustement des poids synaptiques se fait grâce à une loi d'apprentissage qui inclut des principes Hebbien (les poids augmentent si coïncidence de l'activité pré- et post-synaptique), modulés par la loi introduite par Rescorla et Wagner (1972), qui conditionne la mise à jour des poids à la différence entre les résultats attendus et obtenus (récompense ou pas). La loi d'apprentissage de ce modèle a la particularité d'être multiplicative, à l'opposé des lois d'apprentissage traditionnelles qui sont additives. Concrètement, cela veut dire que la mise à jour du poids des synapses à chaque pas d'apprentissage est proportionnelle au poids de la synapse, de sorte que les petites synapses s'incrémentent moins vite que les grandes. Nous avons montré que l'utilisation de cette loi permet de reproduire le fait que les souris passent par une période sans augmentation de leur performance (phase de latence) avant de commencer à s'améliorer dans la tâche (phase d'apprentissage) comme simulé dans la **Figure 2C**. Mais plus important dans le cas considéré ici, le modèle permet de simuler une saillance différente pour S+ et S- en ajustant l'amplitude de l'activité des ensembles neuronaux codant pour S+ et S-. Les simulations montrent une vitesse d'apprentissage plus rapide lorsque S- est plus saillant (activité double par rapport à S+) que dans la situation inverse (**Figure 2C**). Ceci est aussi observé expérimentalement (**Figure 2D**). Mais de manière plus intéressante encore, le modèle prédit que l'effet est spécifique de la phase d'apprentissage et non de la phase de latence (**Figure 2C**). Nous avons testé cette prédiction sur les courbes d'apprentissage expérimentales et en effet, nous avons pu observer que pour les trois tâches de

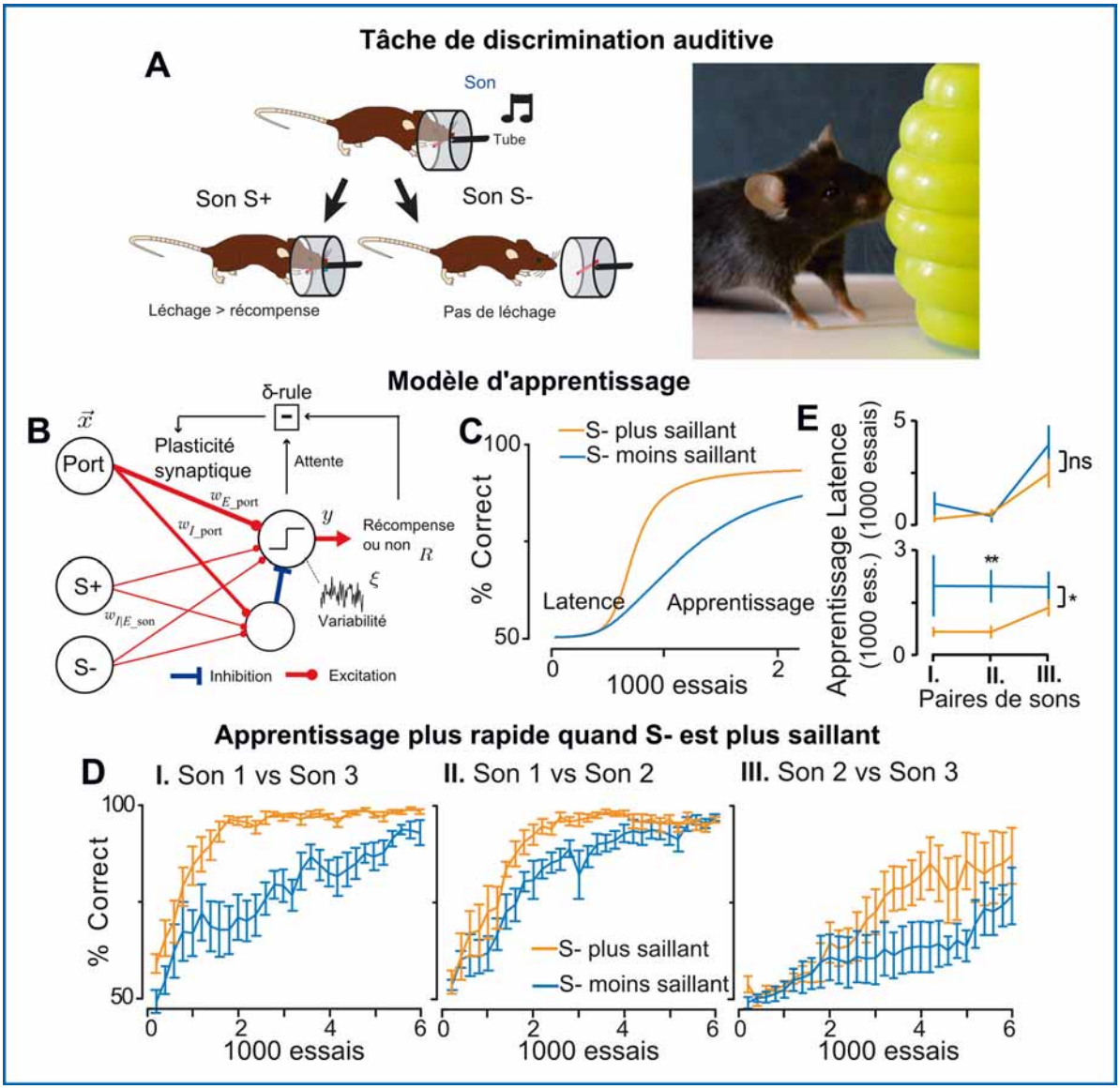


Figure 2 : La saillance corticale prédit la vitesse d'apprentissage d'une tâche de discrimination auditive. Dans une tâche de discrimination de type Go/NoGo les souris apprennent à contacter un tube après un son S+ pour recevoir une récompense et évitent de lécher le tube après un son S- (**A**). Nous avons montré précédemment (Bathellier et al., 2013) que certains aspects de l'apprentissage de cette tâche pouvaient être modélisés grâce à un modèle d'apprentissage par renforcement décrit en **B**. De manière intéressante, le modèle prédit que lorsque deux sons ont des représentations neuronales de saillances différentes, l'apprentissage de la tâche est plus rapide si le son le plus saillant est le son S- comme montré par les courbes simulées en **C**. Nous avons observé cet effet expérimentalement pour chacune des trois paires de sons dont nous avions estimé la saillance corticale comme visible sur les courbes d'apprentissage des six groupes de six souris testés (**D**). Les courbes d'apprentissage ont généralement deux phases (**C**) : une phase de latence où l'animal agit aléatoirement, suivie par une phase d'apprentissage où l'animal améliore graduellement sa performance. La durée de ces deux phases varie fortement d'un animal à l'autre (Bathellier et al., 2013). Cependant, nous observons que seule la durée de la phase d'apprentissage est impactée par la saillance du son (**E**), comme prédit par le modèle (**C**).

discrimination de notre étude, la durée de la phase d'apprentissage était affectée significativement par le choix du S- (**Figure 2E**). De plus, malgré sa simplicité, notre modèle reproduit une troisième observation expérimentale. Dans nos expériences, nous observons une grande variabilité interindividuelle des courbes d'apprentissage. Dans une étude récente (Bathellier et al. 2013), nous avons proposé que les poids initiaux des synapses impliqués dans l'apprentissage pourraient être responsables de cette variabilité. Nous avons mesuré après régression de notre modèle sur les courbes d'apprentissage la distribution interindividuelle de poids initiaux expliquant la variabilité observée dans une cohorte de souris C57Bl6/J. En testant le modèle avec différentes valeurs parmi cette distribution, nous avons observé que le choix du S- avait un fort impact sur la variabilité de la durée de la phase d'apprentissage : la variabilité est plus forte lorsque S- est moins saillant que S+ (voir les barres d'erreurs de la **Figure 3B**, histogramme de droite). Clairement cet effet est observé expérimentalement (voir les barres d'erreurs de la **Figure 2E**).

Ainsi, notre modèle capture quantitativement une large partie du phénomène responsable de l'apprentissage de la tâche de discrimination avec deux sons ayant des saillances distinctes. Dans le modèle, une saillance neuronale accrue correspond à un taux de décharge accru. Puisque la loi d'apprentissage Hebbienne produit des changements synaptiques proportionnels à l'activité coïncidente, les changements synaptiques sont mécaniquement plus rapides lorsque l'ensemble neuronal codant pour S- est plus actif. Ainsi l'impact de la saillance neuronale sur la vitesse d'apprentissage tel qu'observé en conditionnement classique (Kamin, 1965) est expliqué par les propriétés des lois d'apprentissage synaptiques.

Asymétrie de la saillance neuronale et de la saillance perceptuelle de sons temporellement symétriques

Nos données et notre modèle suggèrent que la saillance d'un stimulus définie comportementalement correspond à l'activité neuronale générée par le stimulus plutôt qu'à son intensité physique. Au-delà de cette suggestion intéressante, une question demeure : l'origine des différences observée entre intensité physique et saillance neuronale. Nous avons récemment obtenu des résultats qui éclairent en partie cette question (Deneux et al., 2016).

La psychoacoustique a récemment démontré que le profil temporel d'un son peut influencer son intensité perçue (sonie). Une démonstration élégante en a été obtenue en montrant que des sujets humains trouvent les sons augmentant en intensité plus intenses que leur symétrique temporel (Neuhoff, 1998 ; Susini et al., 2007) bien que les deux sons aient la même fréquence et énergie. En suivant ces résultats, nous avons montré que dans le cortex auditif de la souris, les sons d'intensité croissante ont une saillance neuronale plus grande que les sons d'intensité décroissante (Deneux et al., 2016) comme illustré ici pour deux rampes de bruit blanc (**Figures 3A** et **D**). Cette asymétrie de saillance neuronale se retrouve perceptuellement. Dans une tâche de discrimination de rampes croissante et décroissante, nous avons en effet observé que lorsque la rampe croissante est le son S-, la phase d'apprentissage est plus rapide que dans le cas contraire (**Figure 3B**).

A partir de cette observation intéressante, nous nous sommes interrogés à l'origine de cette asymétrie de saillance. En essayant de modéliser de manière simple le traitement de l'information auditive, nous avons découvert que, lorsque l'information est traitée de manière séquentielle (feedforward) à travers plusieurs couches de traitement non-linéaire permettant la détection de détails temporels précis des sons (par exemple les pentes montantes ou descendantes, **Figure 3C**), il est alors possible d'obtenir une saillance asymétrique pour des sons temporellement symétriques (**Figure 3D**), dans le cas où le système favorise certains détails plus que d'autres (Deneux et al., 2016). Il est à noter que des modèles plus simples, monocouches et linéaires ne peuvent reproduire l'asymétrie (**Figure 3D**). La perspective importante ouverte par ces résultats est que les différences de saillance peuvent apparaître pendant le traitement de l'information sonore de manière non-attentionnelle par la sélection de certains détails ou certaines combinaisons de détails au niveau du système nerveux central. Cette idée n'entend pas exclure le rôle des feedback attentionnels pour la sélection des sons les plus intéressants, mais suggère qu'en parallèle de ces mécanismes il existe des filtres de saillances dans les systèmes sensoriels primaires.

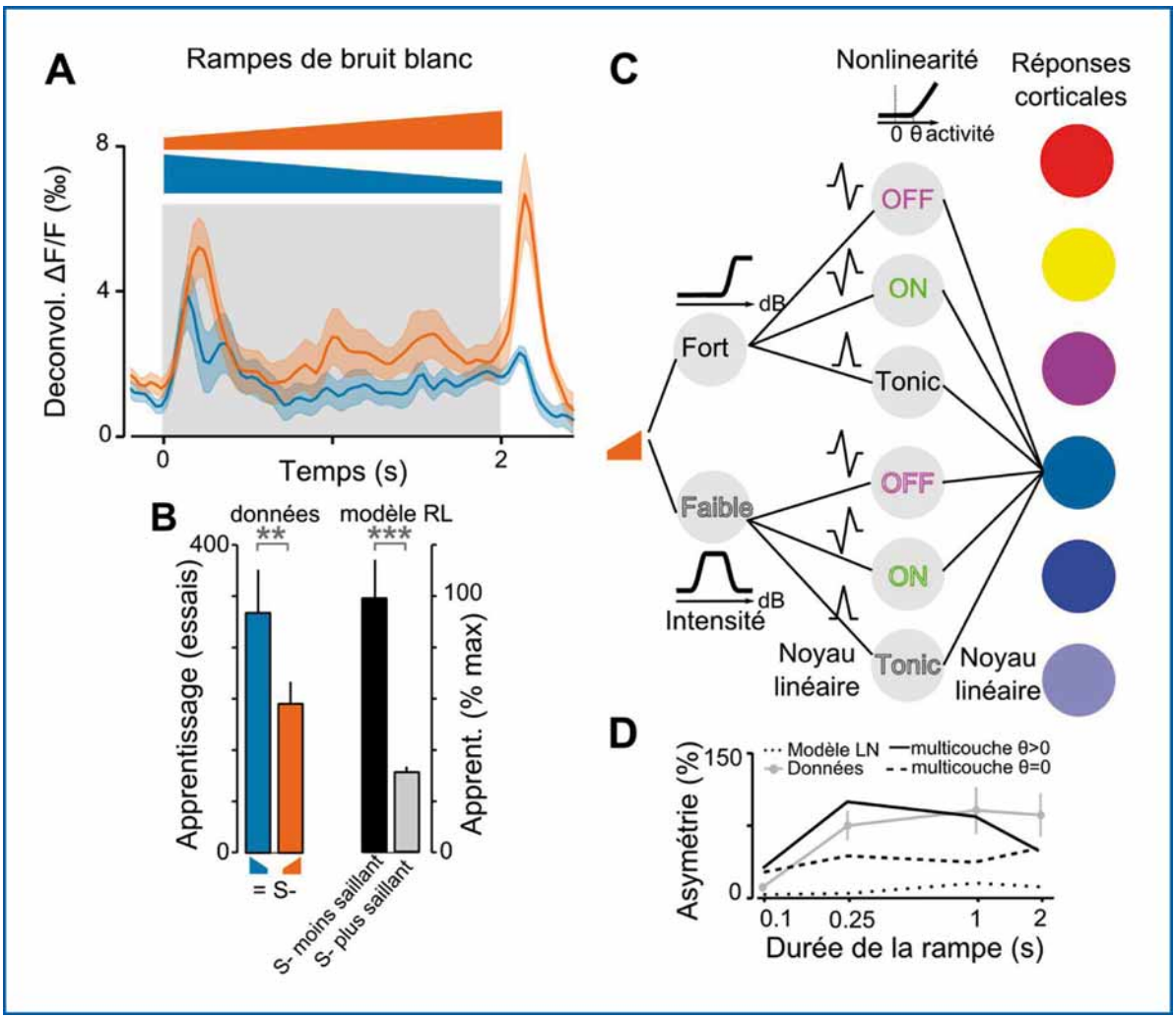


Figure 3 : Saillance asymétrique des rampes sonores d'intensité croissante et décroissante
Les rampes croissantes de bruit blanc produisent une réponse corticale globale plus forte que les rampes décroissantes comme nous avons pu le montrer en enregistrant 4088 neurones par imagerie calcique biphotonique (**A**). Nous observons aussi que la phase d'apprentissage d'une discrimination entre rampe montante et descendante est plus rapide si la rampe montante est le son S- par rapport au protocole inverse (**B**). L'asymétrie des réponses corticales ne peut être reproduite par un modèle de traitement sensoriel à une couche. Deux couches de traitement non-linéaire sont nécessaires pour simuler cet effet comme indiqué en **C** et **D**.

Remerciements

La Fondation Fyssen a soutenu une grande partie des expériences comportementales à travers le projet MOUSECOG. Je remercie tous les membres de mon équipe pour leurs contributions aux résultats résumés dans cet article ainsi que mes collègues de l'IRCAM, Emmanuel Ponsot, Patrick Susini, Jean-Julien Aucouturier pour toutes les discussions que nous avons eues sur la saillance auditive. Je remercie aussi Simon Rumpel et les membres de son équipe avec qui certains des résultats présentés ici ont été obtenus.

Bibliograhie

- Bathellier, B., Tee, S.P., Hrovat, C., and Rumpel, S. (2013). A multiplicative reinforcement learning model capturing learning dynamics and interindividual variability in mice. Proc Natl Acad Sci U S A *110*, 19950-19955.
- Bathellier, B., Ushakova, L., and Rumpel, S. (2012). Discrete neocortical dynamics predict

behavioral categorization of sounds. Neuron *76,* 435-449.

• Deneux, T., Kempf, A., Daret, A., Ponsot, E., and Bathellier, B. (2016). Temporal asymmetries in auditory coding and perception reflect multi-layered nonlinearities. Nature Communications *7:12682*.

• Desimone, R., and Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. Annu Rev Neurosci *18,* 193-222.

• Kamin, L.J. (1965). Temporal and intensity characteristics of the conditioned stimulus. In Classical conditioning, P. W.F., ed. (New York: Appleton-Century-Crofts), pp. 118-147.

• Kamin, L.J. (1969). Predictability, surprise, attention, and conditioning. In Punishment and Aversive Behavior, B.A. Campbell, and R.M. Church, eds. (New York: Appleton-Century-Crofts), pp. 279-296.

• Neuhoff, J.G. (1998). Perceptual bias for rising tones. Nature *395,* 123-124.

• Rescorla, R.A., and Wagner, A.R. (1972). A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In Classical Conditioning II: Current Research and Theory B. A.H., and P. W.F., eds. (New York: Appleton Century Crofts), pp. 64-99.

• Susini, P., McAdams, S., and Smith, B. (2007). Loudness asymmetries for tones with increasing and decreasing levels using continuous and global ratings Acta Acust Acust *93*, 623-631.

Any natural sensory scene contains a myriad of sensory stimuli. Therefore, selecting the elements of sensory scenes which are most relevant is one of the main problems faced by nervous systems to perform goal-driven sensory perception. One part of the solution is the powerful attentional mechanisms which are able to keep perception focused on particular sensory inputs (Desimone and Duncan, 1995). But what is directing attention in the first place? Why some stimuli capture our focus more than others? Why do some stimuli instruct more efficiently the brain than others and more efficiently drive behaviours? Part of the answer to these questions goes through the concept of salience, which is used in several fields of sensory and behavioural neuroscience. Roughly speaking salience designates how much a stimulus impacts the perceptual systems, and is mostly used in a relative manner to compare different stimuli. The idea of salience is simple to understand when related to the physical intensity of a simple stimulus, for example a pure tone. Intuitively, for a fixed tone frequency, salience increases with the energy carried by the pressure wave to the ear: more energy makes it more likely we will perceive the tone. We also know intuitively that the louder one calls a person, the more likely he or she will perceive our call and react to it. However, while in such a simplified context the notion of salience can be reduced to the physical energy of the stimulus, this is not true in the general case. For example, ears typically exhibit different levels of transduction for different frequency ranges. Thus, a tone at a frequency which the ear efficiently transduces can be more salient than a tone with the same energy but at a frequency that is poorly transduced. And what about the relative saliency of a visual and an auditory stimulus which are not carried by the same physical signals? How to estimate if it will be more efficient to attract the attention of a person by calling or by waving?

Thus the notion of salience in the general case brings us back to the processing of stimuli by the peripheral and central nervous system, which makes it much more complex to precisely define than in the few cases in which it matches the intensity of a physical phenomenon. However, one interesting simplifying assumption that is often made is that the salience of a stimulus corresponds to how much activity it propagates to the brain system which will use this stimulus to determine an action or to focus attention. This hypothesis is for example often used in the context of saliency maps models used to predict what stimuli drive attention in a visual scene (Desimone and Duncan, 1995).

The notion of salience is not only used in the context of attention but also, for example, in the context of learning. When animals are trained to associate two simultaneously played stimuli of two different sensory modalities (e.g. a tone and a flash) to a specific reinforced action (e.g. collecting a reward), it is often observed that after training the animal is conditioned more strongly to one stimulus than to the other (Kamin, 1969). In their famous theoretical model of classical

conditioning, Rescorla and Wagner (Rescorla and Wagner, 1972) interpret this so-called «overshadowing» effect by supposing that learning speed follows the saliency of a stimulus. Thus, the more salient stimulus is associated faster to the conditioned action and subsequently blocks association of the less salient stimulus through the well-known blocking effect (i.e. once an association is made with a stimulus, a second, subsequently introduced stimulus played simultaneously will not be associated) (Rescorla and Wagner, 1972).

Rescorla and Wagner gave a very phenomenological mathematical model accounting for these classical conditioning results in which salience is a parameter for which they did not give a physiological interpretation. It is still an open question whether the salience postulated in their model corresponds to the amount of activity driven by the stimuli in the regions implicated in the associative learning.

Comparison of perceptual and neuronal salience in the mouse

We recently realized that modern methods can help us shed a more precise light on these questions, and in particular would give us the possibility to test whether the overall activity produced by a stimulus in particular brain areas is tightly related to its salience as defined in the above. One significant progress of modern neuroscience is the possibility to use high-density imaging techniques, at least in animals, to sample the activity of single neurons in a brain area, much more extensively than with the traditional single neuron electrophysiological recordings. Thus it becomes possible to precisely estimate the global activity of a brain area in response to particular stimuli.

Interested by the processing of sounds in the mouse auditory cortex, we have extensively imaged responses to sounds in large populations of the mouse auditory cortex using two photon calcium imaging (Bathellier et al., 2012) (**Figure 1A-D**). In a first study, we have collected responses of more than 4000 neurons spread across the supragranular layers of auditory cortex in several mice. First, unsurprisingly, we observed that increasing the energy of a given sound led to an increase of the overall cortical activity. However, when taking a set of short (70 ms) complex sounds with different frequency contents but with the same overall physical energy (identical SPL levels) defined in the hearing range of the mouse, we observed that each sound produced distinct global activity levels in the recorded population (**Figure 1E**). Given that we had homogeneously sampled the auditory cortex, it was unlikely that these differences originate from sampling biases. We thus supposed that they reflect true differences in the salience of these sounds at the neuronal (cortical) level despite their identical physical energy.

We were thus intrigued whether these putative neuronal salience differences could be reflected in the behaviour of mice. Attentional studies are difficult to carry out in mice. However, there exist numerous associative behavioural paradigms involving sounds which can be used to assess sound salience in a learning context. We discovered that a well-controlled task for comparing the salience of two sounds is the Go/NoGo discrimination task (**Figure 2A**). In this task, water deprived mice receive either a S+ or S- sound when visiting a reward port. The S+ sound signals the availability of a water drop if the mouse licks at the water spout in the port. The S- sound signals that no water drop will be available and that further licking is unnecessary. The most efficient way to learn this task is to train the mouse in a first phase to visit the port and receive the reward following the S+ sound. In this phase, the mouse can associate both the sound and the visit of the port to the reward. Thus, it is inappropriate to assess the specific salience of the S+ sound. However, once the mouse efficiently collects the rewards we can introduce unrewarded trials with the S- sound. We then observe that mice initially respond by licking to both S+ and S- sounds and then progressively learns to avoid licking to the S- sound. In this phase, the essential association that is learnt is between the S- sound and the avoidance response giving access to the salience of the S- sound. Concretely, to compare the salience of two sounds (e.g. Sounds 1 and 2 shown in **Figure 1E**), one can train two groups of mice to discriminate the two sounds but one group will have Sound 1 as the S- sound while the other group will have Sound 2 as the S- sound. If both sounds have the same salience, learning should

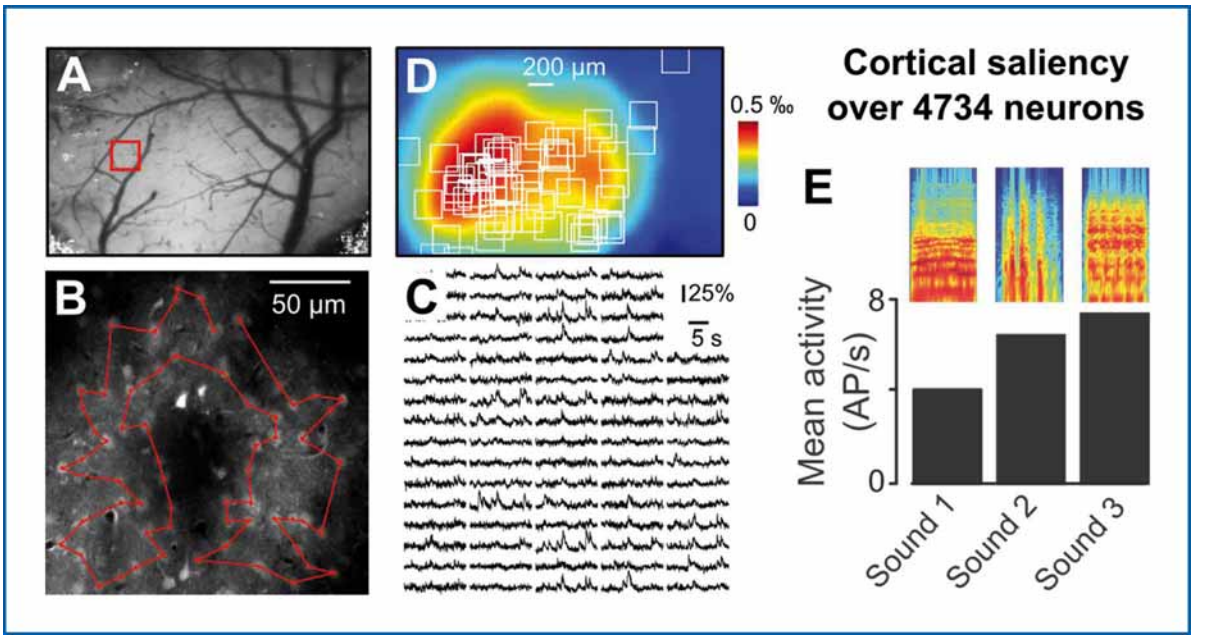


Figure 1: Measurement of global, neuronal sound salience in mouse auditory cortex
Activity in the mouse auditory cortex (see surface image in **A**) can be imaged by two-photon calcium imaging with cellular resolution (**B**). The calcium signals of 50 to 100 neurons (**C**) were tracked simultaneously at 30 samples per second using «linescans» (**B, red line**) within a small imaging field (**A, red square**). To evaluate the activity produced by sounds over the entire horizontal extent of the auditory cortex, imaging was repeated at several locations of the structure within and across different animals as indicated by the white squares in panel **D**. We here exemplify three different 70 ms long complex sounds whose spectrograms are shown in **E**. These three sounds have the same Sound Pressure Level (74dB SPL), i.e. the same physical intensity. However, they generate cortical responses of different strengths as shown below with the mean estimated firing rate of the 4734 neurons recorded across 14 mice.

occur equally fast in both groups. However, if one sound is more salient than the other, we expect the group having this sound as the S- to learn faster the second phase of the task. Corroborating this prediction, we indeed observed frequently that the discrimination of two sounds was learnt at different speed depending on which sound was the S- (**Figure 2D**). But more interestingly, when we compared this observation to the neuronal salience of the sounds measured in mouse auditory cortex (**Figure 1E**), we observed systematically that when the S- sound had a higher cortical salience, the task was learnt faster (**Figure 2D**).

Modelling learning of stimuli with different neuronal salience

To better understand this phenomenon, we have used a previously developed model of the discrimination task (Bathellier et al., 2013) based on the reinforcement learning framework which extends the Rescorla-Wagner model to a simple but more biologically interpretable model (**Figure 2B**). In short, the model postulates that the associative learning occurs by adjusting synaptic weights between a sensory neural population, representing the S+, S- and port visit in three distinct neural ensembles, and a decision neural population with two neural ensembles: one promoting and one inhibiting licking (by inhibiting the first ensemble). The adjustment of the synaptic weights happens via a synaptic learning rule which includes Hebbian principles (weights are updated with the coincidence of pre- and post- synaptic activity) modulated by the d-rule introduced by Rescorla and Wagner (1972) which condition weight updates to the difference between expected and actual outcome of the lick response (reward or no reward). The learning rule of this model also has the particularity that it operates in a multiplicative manner as opposed to traditional additive rules. This

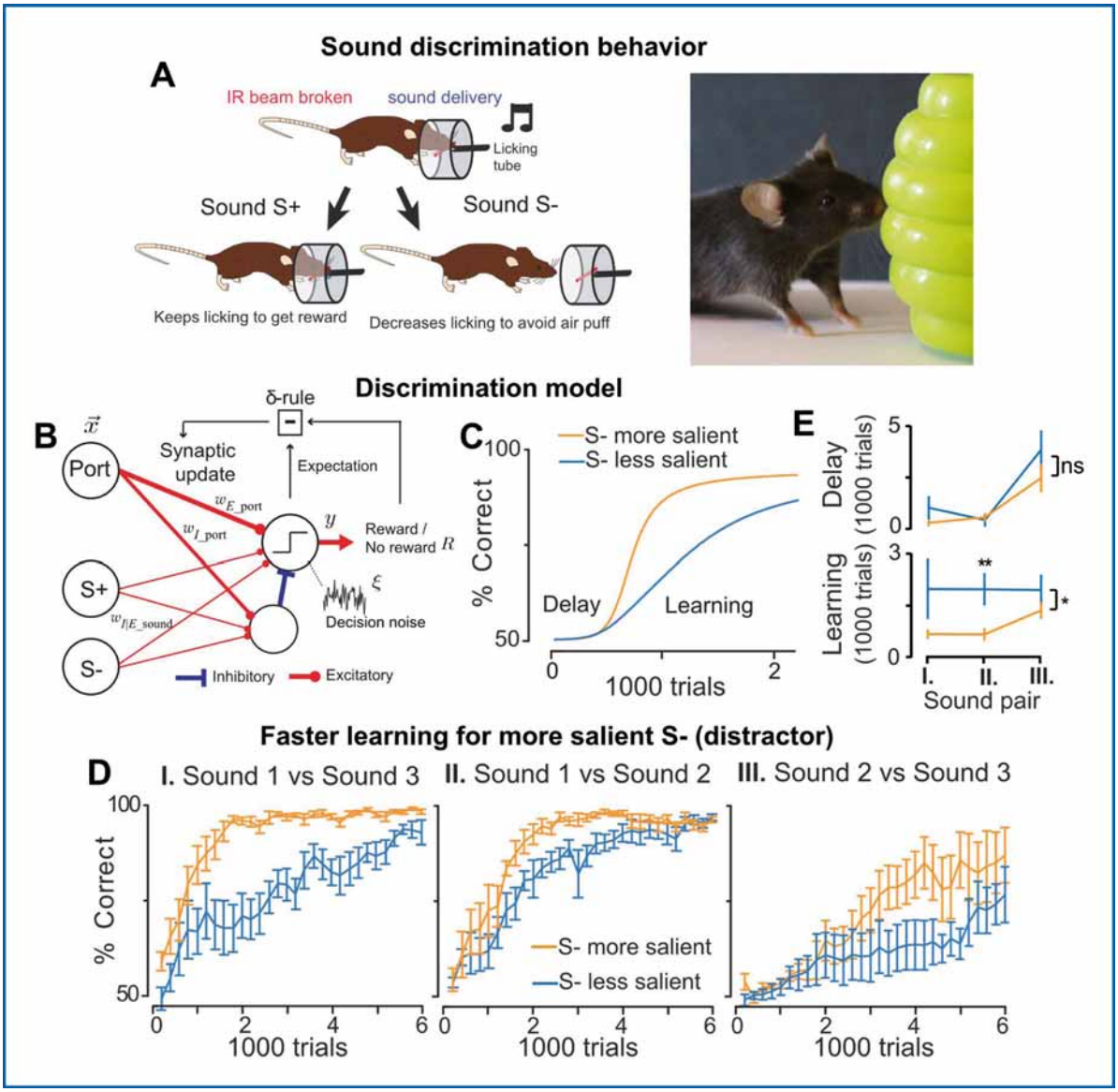


Figure 2: Cortical salience predicts learning speed in an auditory discrimination task
In a Go/NoGo sound discrimination task mice learn to lick at a water spout following a S+ sound to obtain a reward and to avoid licking after a distractor S- sound (**A**). We have shown previously (Bathellier et al., 2013) that some features observed during learning of this task can be modelled using a simple reinforcement learning network described in **B**. Interestingly, the model predicts that when two sounds have representations with different salience, the Go/NoGo discrimination will be learnt faster when the more salient sound is the distractor than when it is the rewarded sound as shown in the simulated learning curves in **C**. This type of effect is observed when training mice to discriminate pairs of sounds chosen among the three sounds for which we had estimated the salience of their cortical representation. In all cases, we observed faster learning when the S- sound was more cortically salient, as seen in population learning curves computed for 6 groups of 6 mice (**D**). Individual learning curves exhibit two phases (**C**): a delay phase in which the animal performs randomly followed by a learning phase in which performance improves gradually. The duration of these phases varies across individuals (Bathellier et al., 2013). However, we observed that only the duration of the learning phase is affected by sound salience (**E**), as predicted by the model (**C**).

concretely means that the weight update is proportional to the current weight value so that small synapses grow slowly and large synapses grow faster. We have shown that the use of such a rule permits to reproduce the observation that mice first perform the task without visible performance improvement (delay phase) before abruptly improving their performance (learning phase) as simulated in **Figure 2C**. But more importantly in our case, the model allows to simulate different saliencies for the S+ and S- sounds by differentially adjusting the mean evoked firing rate of the S+ and S- ensembles. The simulations then result in faster learning when the S- produces more activity (a factor 2 is used for the example) than the S+ as compared to the opposite situation (**Figure 2C**), as observed in the experiment (**Figure 2D**). But even more interestingly, the model predicts that the effect specifically occurs on the learning phase and not on the delay phase (**Figure 2C**). We tested this prediction on experimental learning curves and indeed found that for all three discrimination tasks of our study only the duration of the learning phase was significantly affected by the choice of the S- (**Figure 2E**). However simple, the model could also reproduce one further experimental observation. When running auditory discrimination experiments we have observed a large variability in the learning curves across animals. In a recent study (Bathellier et al. 2013), we have proposed that the initial synaptic weights (for the synapses involved in the association) at the beginning of the task could be responsible for this variability and we have measured by curve fitting the distribution of initial weights that explain typical learning curves variability in a C57Bl6/J mouse cohort. When running the model with different sets of initial weights taken from this distribution, we realized that the choice of S- had a great impact on the variability of the learning phase duration: there is much more variability when S- is less salient than S+ as compared to when it is more salient (see error bars in **Figure 3B**, right-hand side histogram). Strikingly, this effect is clearly observed also in the data (see error bars in **Figure 2E**).

Thus altogether there is much evidence indicating that our model quantitatively captures the structure of the phenonema responsible for discrimination learning of two sounds with different neuronal salience. In the model, increased neuronal salience correspond to higher firing rates. As the Hebbian learning rule yields synaptic updates proportional to the amount of coincident activity, faster synaptic updates mechanically happen when the sensory ensemble coding for S- produces more activity. Thus the impact of neuronal salience on learning speed as observed in classical conditioning (Kamin, 1965) is explained in our model by the properties of synaptic learning rules.

Asymmetry of neuronal and perceptual salience for temporally symmetric sounds

Our data and model suggest that stimulus salience as defined at the behavioural level better corresponds to the actual neuronal activity triggered by the stimulus in the related sensory system than to the physical intensity of the stimuli. Beyond this interesting suggestion, one question remains, which is the origin of the discrepancy between physical intensity and neuronal salience. We have recently obtained results which shed an interesting light on this question (Deneux et al. 2016).

Modern psychoacoustics has recently shown that the temporal intensity profile of a sound can influence its perceived intensity (loudness). An elegant demonstration was obtained by showing that subjects find tones rising in intensity more intense than their temporally symmetric decaying tone (Neuhoff, 1998; Susini et al., 2007) although the two tones have the exact same frequency content and overall physical energy. Following these results we have shown that in mouse auditory cortex rising sounds have a higher neuronal salience than decaying sounds (Deneux et al., 2016) as exemplified here by up- and down-ramping white noise sounds (**Figure 3A and D**). This asymmetry in the neuronal salience is actually reflected perceptually. In a discrimination task involving these two sounds, we indeed observed that, when the up-ramp is the S- sound, the learning phase is faster than when the down-ramp is the S- sound (**Figure 3B**).

Following this interesting observation validated across two mammalian species, we wondered about the origin of such salience asymmetry. Using modelling of sensory processing we

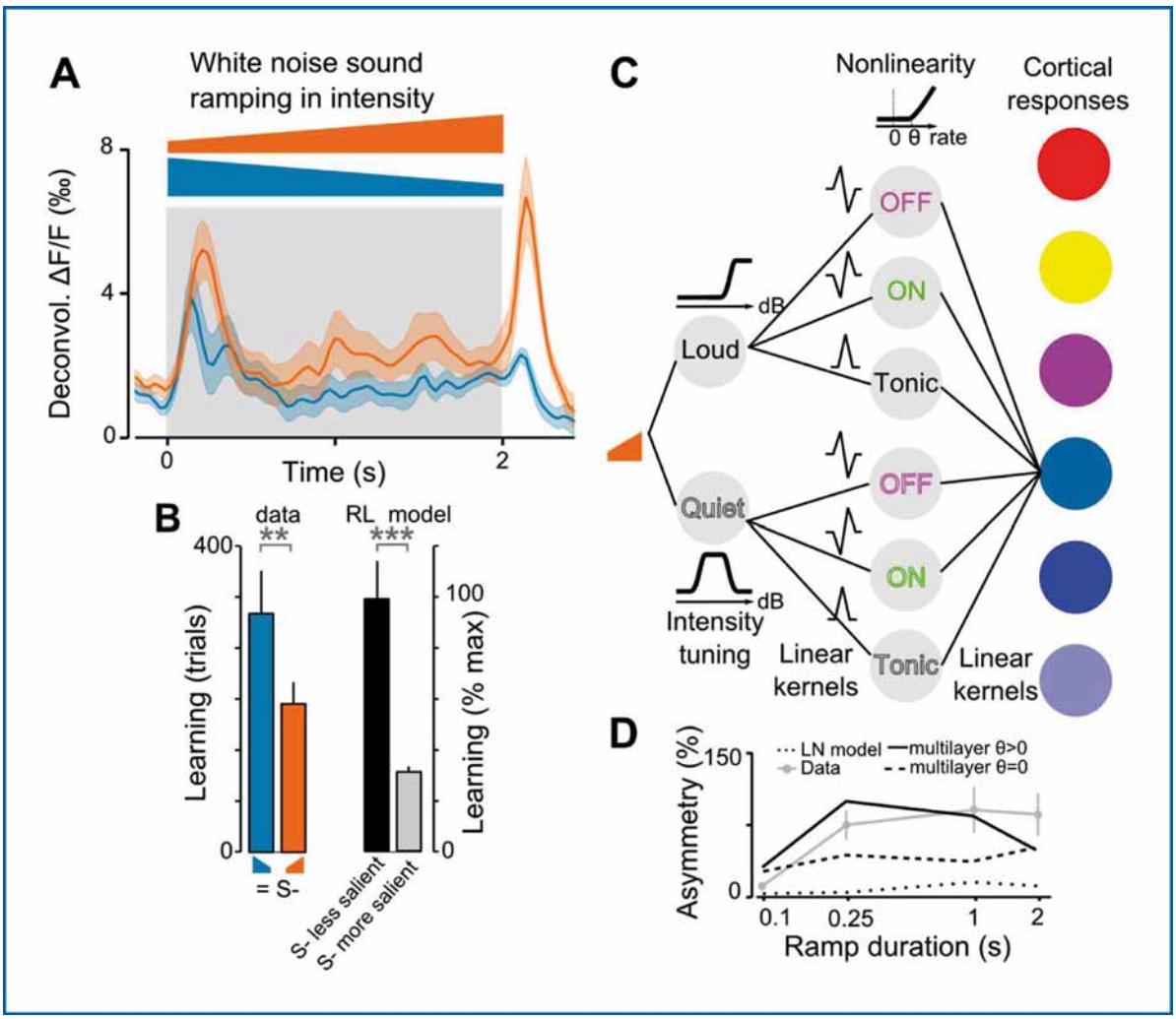


Figure 3: Asymmetric salience of up- and down-ramping sounds
Up-ramping white noise ramps produce stronger global responses than down-ramping sounds in cortex as shown by two-photon calcium imaging of 4088 neurons imaged across many sounds (**A**). As a correlate, we observe that the learning phase of a down- versus up-ramp discrimination is faster when the up-ramp is the S- distractor as compared to when the down-ramp is the distractor (**B**). The asymmetry of cortical responses cannot be reproduced by a simple single layer model but requires at least two non-linear processing layers as illustrated in **C** and **D**.

discovered that when sound information is processed in a feedforward manner through multiple nonlinear neuronal layers progressively detecting precise, oriented temporal features of the stimulus (e.g. onsets, offsets **Figure 3C**), this can lead to asymmetric neuronal salience for sounds that have temporal symmetry (**Figure 3D**) if the system is tuned to particular temporally oriented features more than others (Deneux et al., 2016). Simpler models with a single linear processing layer are however unable to reproduce such asymmetry (**Figure 3D**). The important perspective opened by these results is that salience differences can occur during the processing of sound in a non-attentional manner through the selection of certain sound features by the central auditory system. This idea does not exclude the role of attentional feedback systems in selecting sounds that are more interesting than others, but suggests that parallel to such a system there

pre-exists a salience filter built by the early auditory system.

Acknowledgments

The Fyssen Foundation supported a large part of the behavioural investigations presented here through the project MOUSECOG. I thank all the members of my team for their contribution to the results summarized in this article. I am also very grateful to my IRCAM colleagues Emmanuel Ponsot, Patrick Susini, Jean-Julien Aucouturier for very insightful discussions about the problem of sound salience. I finally thank Simon Rumpel and all the members of his lab with whom some of the measurements presented in this article were acquired.

Comment améliorer l'étude de la rechute dans les modèles précliniques d'addiction ?

Ana-Clara BOBADILLA

Chercheur post-doctoral, Medical University of South Carolina (MUSC), Charleston, South Carolina, USA

Résumé

Le modèle d'auto-administration et induction de la rechute est un modèle communément utilisé en recherche préclinique pour déterminer le rôle de différentes régions du cerveau et étudier l'effet de molécules d'intérêt sur les comportements liés à l'addiction. Bien que l'idée principale reste la même (les animaux apprennent à associer une action à une récompense, souvent la drogue d'intérêt), il existe différents protocoles pour étudier des aspects différents de la rechute. Nous avons étudié ici les effets de l'entraînement d'extinction ou l'abstinence sur la force du comportement de recherche de drogue, chez le rat et la souris, deux des espèces les plus communément utilisées en recherche préclinique. De plus, nous discutons des résultats préliminaires qui suggèrent que le facteur neurotrophique issu du cerveau (Brain-Delivered Neurotrophic Factor ou BDNF), une neurotrophine régulant le développement et le maintien des systèmes nerveux central et périphérique impliquée dans des fonctions physiologiques et pathologiques dans le cerveau adulte, régule de manière aiguë la rechute induite par des indices associés à la drogue.

Mots-clés

Cocaïne, addiction, auto-administration, rechute, entrainement d'extinction, abstinence, recherche de drogue, noyau accumbens

How to better study drug seeking in preclinical models of addiction?

Abstract

Self-administration and induced drug seeking behavior is a commonly used preclinical model to assess the role of different brain areas and promising molecules on drug related behaviors and addiction. Although the core idea stays the same (animals learn the association between an action and a rewarding outcome, usually drug delivery), there are different protocols that can be used to study different aspects of relapse. We study here the effects of extinction training or abstinence on the strength of the drug seeking behavior, in rats and mice, the two more commonly used species in preclinical studies. Moreover, we discuss some preliminary data suggesting that Brain-derived Neurotrophic Factor (BDNF), a neurotrophin regulating development and maintenance of the central and peripheral nervous systems involved in physiological and maladaptative functions in the adult brain, acutely regulates cue-induced reinstatement after drug self-administration followed by extinction training.

Keywords

Cocaine, addiction, self-administration, relapse, extinction training, abstinence, drug seeking, nucleus accumbens

Introduction

L'addiction aux drogues est une maladie chronique qui induit de graves répercussions sanitaires, familiales et pénales. La cocaïne a été consommée par plus de 450 000 usagers en 2014 en France, et l'âge de première exposition diminue chaque année (Observatoire Français des Drogues et des toxicomanies, 2015). L'étude et la meilleure compréhension de ce trouble sont essentielles pour aider les toxicomanes en convalescence, particulièrement l'étude de la rechute. En effet, les toxicomanes restent vulnérables aux drogues ainsi qu'aux indices associés à celles-ci (personnes, contextes ou situations associés à la consommation) durant de très longues périodes. Ces indices peuvent déclencher des envies de consommation difficilement contrôlables et le retour à l'abus. Les taux de rechute sont élevés, ils atteignent 40 à 60 % en considérant toutes les drogues confondues (**Figure 1**).

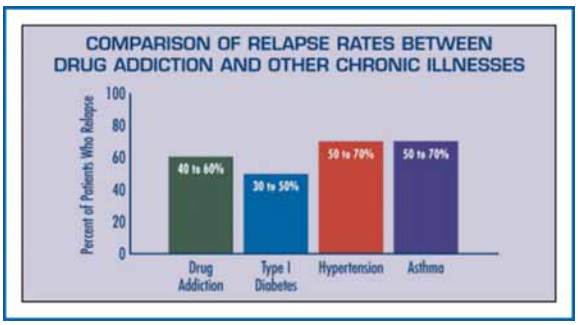


Figure 1 : Taux de rechute aux drogues comparé à d'autres maladies chroniques (JAMA, 284 :1689-1695, 2000).

Il est difficile de caractériser l'addiction chez les modèles animaux, puisque cette pathologie relève tant de modifications neurobiologiques que psychologiques. Cependant, plusieurs modèles animaux cherchent à mieux comprendre les modifications neurobiologiques induites par la prise répétée de drogues. En particulier, le modèle de rechute induite par des indices associés à la cocaïne après une phase d'auto-administration de celle-ci nous permet de mieux comprendre les voies neuronales activées lors de la recherche de cocaïne. Dans ce modèle, les rats apprennent à s'administrer de façon volontaire de la cocaïne en appuyant sur un levier, puis après une phase sans accès à la drogue, le comportement de recherche de cocaïne est induit par la présentation d'indices précédemment associés à la cocaïne lors de l'auto-administration. La période de non-accès à la drogue varie en fonction des protocoles (Cf matériels et méthodes ci-dessous), cependant la caractéristique principale reste l'absence de drogue. Le modèle d'auto-administration de cocaïne présente une bonne validité apparente, puisque les objets (indices dans le modèle) ou les lieux (contexte) peuvent induire un manque irrépressible et faciliter la rechute chez l'humain. Les indices et le contexte associés à la drogue induisent le comportement de recherche de drogue chez les rongeurs.

> **“les toxicomanes restent vulnérables aux drogues ainsi qu'aux indices associés à celles-ci (personnes, contextes ou situations associés à la consommation) durant de très longues périodes.”**

Le but de cette étude est de déterminer les conditions optimales pour étudier et sélectionner les molécules qui diminuent de manière robuste et spécifique la rechute. En diminuant la sensation de manque et la recherche de drogue, les molécules testées deviennent des candidats pour des traitements aidant les toxicomanes à éviter la rechute et prolonger les périodes sans consommation.

Une région cible dans la réponse aux indices associés aux drogues est le noyau accumbens core (NAcore). Cette région reçoit des projections glutamatergiques du cortex préfrontal (CPF), en particulier du cortex prélimbique (PL), et il a été montré que la voie PL-NAcore est essentielle au comportement de rechute induit par des indices associés à l'auto-administration de cocaïne (Kalivas 2009, Stefanik, Moussawi et al. 2013). Le NAcore est donc une région intéressante pour étudier l'impact de différentes molécules sur le comportement de recherche de drogue.

Nous avons comparé le comportement de recherche de cocaïne entre des rats Sprague-Dawley et des souris de fond génétique C57Bl/6J, ainsi que l'impact de l'entraînement d'extinction ou l'abstinence sur le comportement de rechute.

La plasticité synaptique joue un rôle clé dans le comportement de recherche de cocaïne au sein de la voie PL-NAcore, et il a été montré que le facteur neurotrophique issu du cerveau (Brain-Delivered Neurotrophic Factor ou BDNF) module de manière complexe la plasticité synaptique et la réponse à la recherche de cocaïne (Li and Wolf 2015). Ainsi, prévenir l'expression du récepteur du BDNF, TrkB, dans les différents types de neurones du noyau accumbens contrôle la préférence à la cocaïne (Lobo, Covington et al. 2010), et une injection de BDNF dans le CPF des semaines précédant la rechute inhibe la recherche de cocaïne (Berglind, See et al. 2007). La cascade de signalisation activée par le BDNF peut induire l'activation de facteurs de transcription tels que CREB et induire des modifications durables dans l'expression de gènes cibles. Nous avons testé l'effet aigu du BNDF sur la motivation de recherche de cocaïne.

Méthodes

Les protocoles utilisés sont divisés en 3 phases distinctes : acquisition de l'auto-administration, période sans accès à la drogue (extinction ou abstinence) et rechute. Lors de l'acquisition, les animaux apprennent à discriminer entre le levier actif, qui résulte en une infusion intraveineuse de cocaïne (0,25 mg/ infusion chez le rat, 0,8 mg/ infusion chez la souris) et le levier inactif qui n'a pas de conséquences. Chaque infusion de drogue est associée à des indices lumineux et sonores. Lorsque les animaux s'auto-administrent un minimum de 10 infusions par session pendant 10 jours consécutifs, les animaux atteignent le critère nécessaire pour passer à l'étape suivante, pendant laquelle la drogue n'est pas accessible. Une partie des animaux commence alors la période d'extinction, pendant laquelle l'activation des leviers n'a pas de conséquences. Les animaux ne reçoivent plus de cocaïne ni d'indices lumineux ni sonores, et à la fin de l'entraînement d'extinction, le contexte de la boîte opérante n'est plus associé à la cocaïne. Le comportement est considéré comme éteint lorsque le nombre d'appuis sur le levier actif est égal ou inférieur à 30% de la moyenne d'appuis des 3 derniers jours d'auto-administration. Ce critère est généralement atteint après 12 à 15 jours d'extinction pour rats et souris. Le groupe d'animaux destinés au groupe d'abstinence est laissé dans la cage sans aucune session dans les cages opérantes, mais avec des sessions de manipulation quotidiennes. Après 12-15 jours, la présentation des indices (pour le groupe extinction), ou des indices et le contexte (groupe abstinence) induit la rechute, mesurée par le nombre d'appuis sur le levier actif, et interprété comme le comportement de recherche de cocaïne. Il est important de noter que, bien que l'appui sur le levier actif induit la présentation des indices précédemment associés à la cocaïne, il n'y a pas de distribution de cocaïne pendant la rechute. Toutes les sessions comportementales (lors de l'acquisition, l'extinction, ou le test de rechute) durent 2 heures.

Afin de tester les effets de BDNF sur la recherche de cocaïne, nous avons micro-injecté le BDNF dans le noyau accumbens 15 minutes avant d'induire la rechute en présentant les indices associés à la prise de cocaïne.

Résultats

Lors de l'acquisition de l'auto-administration, les rats apprennent rapidement l'association entre le levier actif et la cocaïne (**Figure 2**, session 1 à 10). Les rats discriminent à plus de 80% entre le levier actif et le levier inactif à la fin de l'acquisition, et le nombre d'infusion de cocaïne reste stable autour de 33 infusions par session.

Le premier jour de l'extinction (**Figure 2**, session 11), les rats montrent un pic d'appui sur

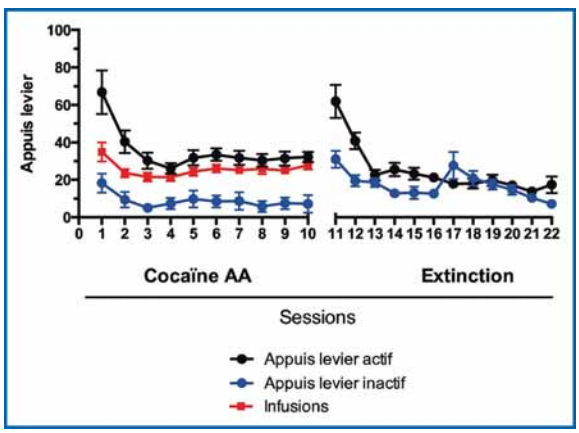


Figure 2 : Auto-administration de cocaïne suivie d'extinction chez les rats (n=14). Au cours de l'auto-administration, (AA), les animaux sont exposés aux infusions de cocaïne ([Cocaïne] = 4mg/mL, 0,25 mg/ infusion), associées avec les indices lors de l'activation du levier actif. Lors de la phase d'extinction, le levier actif n'est plus associé à aucune récompense, ni la cocaïne ni les indices.

le levier actif. Ceci peut être interprété comme un comportement de recherche de cocaïne, puisque c'est la première session où les animaux n'obtiennent pas de drogue ni d'indices lors de l'activation du levier actif. De manière graduelle, les rats arrêtent d'appuyer sur le levier actif dans le contexte éteint.

Chez la souris, l'acquisition de l'auto-administration est plus variable (**Figure 3**), mais les animaux discriminent entre les leviers actifs et inactifs à plus de 94 %. Le premier jour d'extinction les animaux montrent aussi une brève augmentation d'appui sur le levier actif (**Figure 3**, session 11) et l'appui sur le levier actif diminue au fur et à mesure de la progression de l'extinction. Chez les souris, les réponses sont plus variables au sein du groupe, comme cela est reflété dans les barres d'erreurs plus importantes que chez les rats.

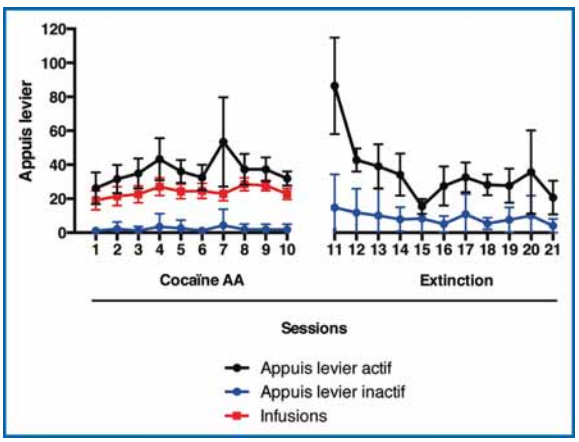


Figure 3 : Auto-administration (AA) de cocaïne et entrainement d'extinction chez la souris (n=7). Durant l'acquisition, l'appui sur le levier actif induit une infusion de cocaïne ([Cocaïne] = 1.5mg/mL, 0,8 mg/ infusion) associée à des indices lumineux et sonores. En extinction, le levier actif n'induit plus d'infusions ni de présentation d'indices.

Les rats et les souris du groupe abstinence montrent le même comportement que les animaux du groupe extinction pendant l'acquisition de l'auto-administration (résultats non présentés), et aucune session n'est enregistrée lors de l'abstinence, puisque les animaux restent dans leur cage.

Dans la **Figure 4**, il est possible de comparer le comportement de rechute entre les rats et les souris, et l'effet de l'extinction ou abstinence. Dans le groupe ayant reçu l'entraînement d'extinction, la présentation, contingente à l'appui du levier actif, des indices précédemment associés avec la cocaïne lors de l'auto-administration, induit un comportement de recherche de cocaïne, mesuré par une augmentation de l'appui sur le levier actif, plus important chez les rats que chez les souris (**Figure 4**, Rechute barres noires).

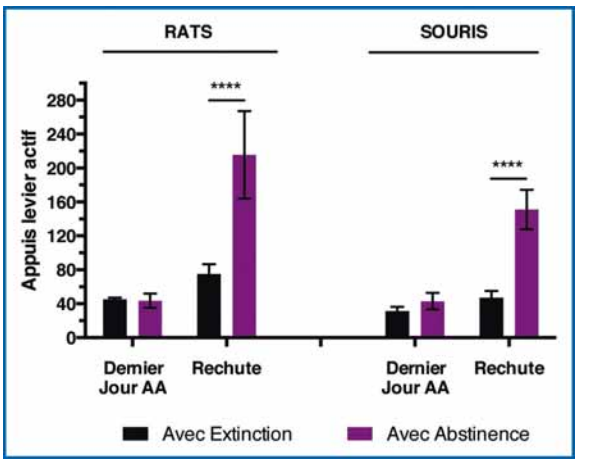


Figure 4 : Comparaison de la rechute induite par les indices précédemment associés à la cocaïne ou induite par les indices en combinaison avec le contexte. Le comportement des animaux (rats et souris) ayant suivi l'entraînement d'extinction est représenté par les barres noires, le groupe abstinence par les barres violettes. L'appui sur le levier actif est interprété comme un comportement de recherche de cocaïne. Les sessions de rechutes durent 2 heures et sont effectuées en absence de cocaïne. AA : Auto-Administration. Analyse statistique : 2-Way ANOVA au sein d'une même espèce, rats facteur jour test $F_{(1,20)}=36.15$, $p<0.0001$, facteur extinction ou abstinence $F_{(1,20)}=16.79$, $p=0.0006$, interaction $F_{(1,20)}=17.98$, $p=0.0004$. Souris facteur jour test $F_{(1,8)}=63.14$ $p<0.0001$, facteur extinction ou abstinence $F_{(1,8)}=16.44$, $p=0.0037$, interaction $F_{(1,8)}=34.98$, $p=0.0004$. Pour les deux espèces, test post-hoc Sidak comparaisons multiples, ****$p<0.0001$

Chez les rats et les souris du groupe abstinence (**Figure 4**, Rechute, barres violettes), la rechute est significativement plus importante que pour le groupe ayant reçu l'extinction. Après l'abstinence, le comportement de recherche de cocaïne est induit par les indices associés à la cocaïne mais aussi par la réexposition au contexte où a eu lieu l'acquisition de l'auto-administration de cocaïne.

La rechute induite par les indices ou par la combinaison d'indices et du contexte est

comparée à la moyenne des 3 derniers jours d'auto-administration. Il est important de souligner que le comportement de recherche de cocaïne est habituellement comparé à la moyenne des 3 derniers jours d'extinction, mais puisqu'une partie des animaux (le groupe abstinence) n'a pas suivi l'entraînement d'extinction, nous avons comparé les rechutes à une variable présente pour tous les groupes, qui est la moyenne des 3 derniers jours de l'acquisition de l'auto-administration. Il n'y a pas de différence significative entre les moyennes d'auto-administration, comme le montrent les 2 premières barres de chaque espèce (**Figure 4**, dernier jour AA).

Enfin, nous avons testé les effets d'injections bilatérales de BDNF dans le noyau accumbens 15 minutes avant l'induction de la rechute par présentation des indices associés à la drogue ou des indices et du contexte associés à la drogue. Une injection aiguë de BDNF diminue de manière significative le comportement de recherche de cocaïne induit par les indices, et on observe une tendance à la diminution pour la rechute induite par la combinaison des indices et du contexte dans le groupe abstinence. Un nombre plus important d'animaux est nécessaire pour confirmer cet effet du BDNF, ainsi que de nombreux groupes contrôles. Il serait intéressant par exemple de micro-injecter un groupe d'animaux avec du BDNF et ANA-12, l'antagoniste du principal récepteur du BDNF, TrkB, afin de déterminer le mécanisme d'action du BDNF.

Discussion

Nous avons montré que chez les rats comme chez les souris, la rechute pouvait être induite par la présentation d'indices précédemment associées avec la prise de cocaïne (groupe extinction) ou une combinaison d'indices et de réexposition au contexte où a eu lieu l'auto-administration (groupe abstinence). Il est intéressant de noter que les indices associés au contexte induisent un comportement de recherche de cocaïne plus fort que l'exposition aux indices dans un contexte éteint.

La rechute induite par les indices ou par l'association des indices et du contexte d'auto-administration a été largement étudiée dans la littérature (Sanchis-Segura and Spanagel 2006), et il a été montré que l'extinction ainsi que l'abstinence induisent des modifications neurobiologiques dans le circuit de la récompense. Ainsi, il a été mis en évidence que l'inhibition du comportement de recherche de cocaïne observée pendant l'extinction résulte des projections glutamatergiques du cortex préfrontal infra-limbique vers la partie du shell du noyau accumbens (Peters, LaLumiere et al. 2008). Un autre phénomène différent, nommé incubation du manque, a lieu pendant l'abstinence (Grimm, Hope et al. 2001). En effet, les animaux montrent un renforcement du comportement de recherche de cocaïne en fonction du temps passé en abstinence, avec le nombre de déclenchements du levier actif double entre 4 jours et 2 mois d'abstinence (Grimm, Hope et al. 2001). Cette incubation semble impliquer une régulation de la cascade de signalisation de la kinase Erk (extracellular signal-regulated kinase) au sein du noyau de l'amygdale, corrélée à la période d'abstinence (Lu, Hope et al. 2005), ainsi que l'insertion de récepteurs AMPA perméables au calcium dans les synapses silencieuses reliant les projections entre l'amygdale et le noyau accumbens (Lee, Ma et al. 2013, Ma, Lee et al. 2014). Le phénomène d'incubation du manque commence à s'établir probablement dans les phases précoces de l'abstinence, mais à notre point de mesure (après 12 à 15 jours d'abstinence), l'incubation n'a pas atteint la potentialisation maximale, habituellement mesurée après 45 et 60 jours d'abstinence (Grimm, Hope et al. 2001).

Il est intéressant de noter qu'il est possible d'induire la rechute par l'exposition au contexte même après un entraînement d'extinction, puisque le comportement de recherche de cocaïne est observé dans un contexte A chez des animaux ayant appris à s'auto-administrer dans le contexte A et ayant suivi un entraînement d'extinction dans le contexte B (différent du contexte A) (Bouton and Bolles 1979, Bouton 2002). Ces résultats prouvent que l'entraînement d'extinction ne prévient pas la rechute induite par le contexte, qui est la force motrice de la rechute après abstinence.

Soulignons que la rechute induite par les indices précédemment associés à la cocaïne semble faible comparée à la moyenne des trois derniers jours d'auto-administration. Cependant, la rechute induite par les indices est habituellement comparée à la moyenne du comportement des derniers jours d'extinction, et au sein

de cette comparaison, le comportement de recherche de cocaïne est significativement potentialisé le jour du test. Bien que cette distinction minimise la force de la rechute induite par les indices associés à la drogue après extinction du contexte, la comparaison directe entre le niveau d'activation du levier actif lors des tests de rechute induite par les indices ou par les indices en combinaison avec le contexte montre un comportement de recherche de cocaïne plus fort après abstinence qu'après extinction.

L'objectif principal de notre recherche est de tester différents outils pharmacologiques qui diminuent la recherche de cocaïne afin de prévenir la rechute. Dans ce but, plus le comportement de recherche de drogue est important, plus il est aisé de mesurer une diminution de ce comportement, induit par des molécules d'intérêt comme le BDNF.

En ce qui concerne la comparaison entre espèces, le comportement d'extinction semble être plus variable chez la souris, et bien que la différence ne soit pas significativement différente, les résultats montrent que le comportement de recherche induit par la présentation d'indices et du contexte après abstinence de drogue est plus faible chez la souris que chez le rat. De manière générale, les rats montrent un meilleur apprentissage, en adéquation avec un cortex préfrontal plus développé. Cependant, les outils génétiques actuels, essentiels pour une meilleure dissection des projections ayant un rôle dans le comportement, permettent des modifications plus variées et précises du génome de la souris.

La relevance de l'application des différents protocoles étudiés ici chez les humains reste une question pertinente. Le protocole le plus similaire au trouble observé chez l'humain paraît être l'abstinence, puisqu'il correspondrait à la mise en centre de réhabilitation où le toxicomane est placé dans un nouvel environnement sans accès aux drogues. Il est remarquable que lors de la sortie de réhabilitation, qui coïncide avec le retour du toxicomane au contexte associé à la prise de drogue, les taux de rechute soient élevés. Il est cependant important de ne pas anthropomorphiser de manière excessive les résultats précliniques, et il est essentiel que toutes les molécules qui montrent un effet dans les modèles précliniques soient soumises aux points de contrôle inclus dans les études cliniques. De plus, les molécules biologiquement actives comme le BDNF étudié ici régulent le comportement de manière complexe, souvent de manière dépendante aux structures où la molécule est injectée (Li and Wolf 2015). L'étude des effets de l'administration systémique des molécules examinées est une étape essentielle qui doit précéder l'étude clinique.

Comment cette étude s'inscrit-elle dans les valeurs et engagements de la Fondation Fyssen ?

Cette étude adhère fermement aux objectifs de la Fondation Fyssen. En effet, la Fondation Fyssen encourage « l'analyse scientifique des mécanismes logiques du comportement chez les êtres vivants ». L'analyse détaillée du comportement de recherche de cocaïne effectuée dans cette étude, qui compare des rechutes induites par différentes amorces et entre des espèces différentes, propose des options précises pour l'étude du comportement de recherche de cocaïne, induit par des indices sensoriels ou contextuels précédemment associés à la prise de drogue.

Remerciements

Je souhaite remercier la Fondation Fyssen d'avoir financé mes recherches et de m'avoir ainsi offert l'incroyable opportunité de commencer mon post-doctorat à l'étranger. J'aimerais également remercier le Dr Peter Kalivas de m'avoir accueillie dans son laboratoire, ainsi que tous les membres de l'équipe pour leur aide. Enfin, je remercie le Dr Jean-Pol Tassin, mon directeur de thèse, pour son tutorat.

Bibliographie

- Berglind, W. J., R. E. See, R. A. Fuchs, S. M. Ghee, T. W. Whitfield, Jr., S. W. Miller and J. F. McGinty (2007). "A BDNF infusion into the medial prefrontal cortex suppresses cocaine seeking in rats." Eur J Neurosci **26** (3) : 757-766.
- Bouton, M. E. (2002). "Context, ambiguity, and unlearning : sources of relapse after behavioral extinction." Biol Psychiatry **52** (10) : 976-986.
- Bouton, M. E. and R. C. Bolles (1979). "Role of conditioned contextual stimuli in reinstatement of extinguished fear." J Exp Psychol Anim Behav Process **5** (4) : 368-378.
- Grimm, J. W., B. T. Hope, R. A. Wise and Y. Shaham (2001). "Neuroadaptation. Incubation

of cocaine craving after withdrawal." Nature **412** (6843) : 141-142.

• Kalivas, P. W. (2009). "The glutamate homeostasis hypothesis of addiction." Nat Rev Neurosci **10** (8) : 561-572.

• Lee, B. R., Y. Y. Ma, Y. H. Huang, X. Wang, M. Otaka, M. Ishikawa, P. A. Neumann, N. M. Graziane, T. E. Brown, A. Suska, C. Guo, M. K. Lobo, S. R. Sesack, M. E. Wolf, E. J. Nestler, Y. Shaham, O. M. Schluter and Y. Dong (2013). "Maturation of silent synapses in amygdala-accumbens projection contributes to incubation of cocaine craving." Nat Neurosci **16** (11) : 1644-1651.

• Li, X. and M. E. Wolf (2015). "Multiple faces of BDNF in cocaine addiction." Behav Brain Res **279C** : 240-254.

• Lobo, M. K., H. E. Covington, 3rd, D. Chaudhury, A. K. Friedman, H. Sun, D. Damez-Werno, D. M. Dietz, S. Zaman, J. W. Koo, P. J. Kennedy, E. Mouzon, M. Mogri, R. L. Neve, K. Deisseroth, M. H. Han and E. J. Nestler (2010). "Cell type-specific loss of BDNF signaling mimics optogenetic control of cocaine reward." Science **330** (6002) : 385-390.

• Lu, L., B. T. Hope, J. Dempsey, S. Y. Liu, J. M. Bossert and Y. Shaham (2005). "Central amygdala ERK signaling pathway is critical to incubation of cocaine craving." Nat Neurosci **8** (2) : 212-219.

• Ma, Y. Y., B. R. Lee, X. Wang, C. Guo, L. Liu, R. Cui, Y. Lan, J. J. Balcita-Pedicino, M. E. Wolf, S. R. Sesack, Y. Shaham, O. M. Schluter, Y. H. Huang and Y. Dong (2014). "Bidirectional modulation of incubation of cocaine craving by silent synapse-based remodeling of prefrontal cortex to accumbens projections." Neuron **83** (6) : 1453-1467.

• Peters, J., R. T. LaLumiere and P. W. Kalivas (2008). "Infralimbic prefrontal cortex is responsible for inhibiting cocaine seeking in extinguished rats." J Neurosci **28** (23) : 6046-6053.

• Sanchis-Segura, C. and R. Spanagel (2006). "Behavioural assessment of drug reinforcement and addictive features in rodents : an overview." Addict Biol **11**(1) : 2-38.

• Stefanik, M. T., K. Moussawi, Y. M. Kupchik, K. C. Smith, R. L. Miller, M. L. Huff, K. Deisseroth, P. W. Kalivas and R. T. LaLumiere (2013). "Optogenetic inhibition of cocaine seeking in rats." Addict Biol **18** (1) : 50-53.

Introduction

Addiction is a chronic disease, and addicted individuals often remain sensitive to any drug-related stimuli during a lifetime, which can induce strong craving and lead to relapse, even after long periods of abstinence. The relapse rates are high, reaching 40 to 60% all drugs taken together (**Figure 1**). Thus, studying the neurobiology underlying drug seeking and relapse targets a crucial stage to understand addiction and preventing backsliding.

"addicted individuals often remain sensitive to any drug-related stimuli during a lifetime, which can induce strong craving and lead to relapse, even after long periods of abstinence."

It is difficult to characterize addiction in animal models, since the pathology relies on both neurobiological and psychological changes, the later being hard to gauge in rodents. However, a few preclinical rodent models are used to better understand the biological adaptations induced by chronic drug exposure. In particular, drug self-administration followed by induced reinstatement allows us to better understand the neuronal pathways involved in cocaine seeking. In this model, rats and mice learn to self-administer cocaine, and after a fixed time period without

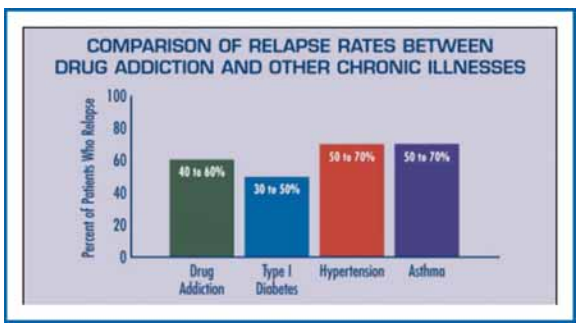


Figure 1: Comparison of relapse rates between drug addiction and other chronic illnesses (JAMA, 284:1689-1695, 2000).

access to cocaine, drug seeking is induced by presenting cues that were associated with cocaine during the self-administration acquisition. The drug-free stage can be different depending on the protocols (details in methods below), the main feature remaining the absence of drug. Cocaine self-administration model has good face validity, since objects (cues in the model) or places (context) can induce an irrepressible seeking and precipitate relapse in human addicts. Both cues and context can induce reinstatement behavior in rodents.

The main aim of this work is to find optimal conditions to study and screen molecules that can robustly and specifically decrease reinstatement. By decreasing drug seeking and craving, tested molecules could become candidates for medication helping addicts avoid relapse, and remain drug-free for longer periods of time.

Glutamatergic projections between the prefrontal cortex (PFC) and the nucleus accumbens core (NAcore), two structures included in the reward system, are essential for drug seeking and relapse behavior. Indeed, inhibiting cortical projection to the NAcore prevents cue or context reinstatement (Kalivas 2009, Stefanik, Kupchik et al. 2016). The NAcore is thus an interesting structure to focus on to study how different molecules could impact reinstatement.

We compared reinstatements between Sprague-Dawley rats and C57Bl/6J mice, as well as the impact of extinction training or abstinence on reinstatement levels.

Synaptic plasticity plays a major role in drug seeking within the cortico-accumbens pathway, and it was shown that Brain-derived Neurotrophic Factor (BDNF), a neurotrophin regulating development and maintenance of the central and peripheral nervous systems, modulates plasticity and drug seeking in a complex fashion (Li and Wolf 2015). Indeed, preventing BDNF high affinity receptor TrkB in the different types of nucleus accumbens neurons profoundly changes cocaine reward and D_1 and D_2 receptors expressing neurons intrinsic activity (Lobo, Covington et al. 2010). It was also shown that a single BDNF injection in the prefrontal cortex weeks previous to reinstatement inhibits cocaine seeking (Berglind, See et al. 2007). The signaling cascade activated by BDNF can induce phosphorylation and activation of several transcription factors like CREB, and induce long-lasting changes in expression of target genes. We tested the capacity of BDNF to acutely affect reinstatement of cocaine seeking.

Methods

The protocols were divided in 3 distinct phases: acquisition of self-administration, drug-free period (extinction or abstinence), and reinstatement. During acquisition, rats and mice learned to discriminate between an active lever, resulting in intravenous delivery of cocaine (0,25 mg/ infusion for rats, 0,8 mg/ infusion for mice), and the inactive lever, which has no consequences. Each drug infusion was associated with discrete cues, a light and a tone, and the daily sessions lasted 2h. To enter the next step, animals needed to reach the criteria of at least 10 days of self-administration with at least 10 infusions per session. After reaching criteria, some animals entered extinction training, which consisted in continuing 2h sessions in the operant boxes, but the active lever presses didn't result in cocaine or cues delivery. At the end of the extinction phase, the operant box context is not associated with the drug anymore. Extinction training is performed until animals press the active lever less than 30% that the mean of active lever pressing during the 3 last days of self-administration. This criterion is usually met between 12 to 15 days of daily extinction sessions in both rats and mice. Animals that entered abstinence were left in the home cage without any daily session in the operant boxes, but with daily handling. After 12-15 days in the drug-free phase, presentation of either the cues (for the extinction groups), or the cues and the context (abstinence groups) induced reinstatement behavior. The number of active lever presses made during the test session was interpreted as cocaine seeking. It is noteworthy that even though active lever press induced cues-delivery, no cocaine was delivered during test sessions.

To test the effects of BDNF on drug seeking, we microinjected BDNF 15 min prior to reinstatement in the NAcore and measured reinstatement behavior.

Results

During the acquisition of self-administration, rats quickly learn to self-administer cocaine (**Figure 2**, session 1 to 10). Rats discriminate between the active and the inactive lever by more

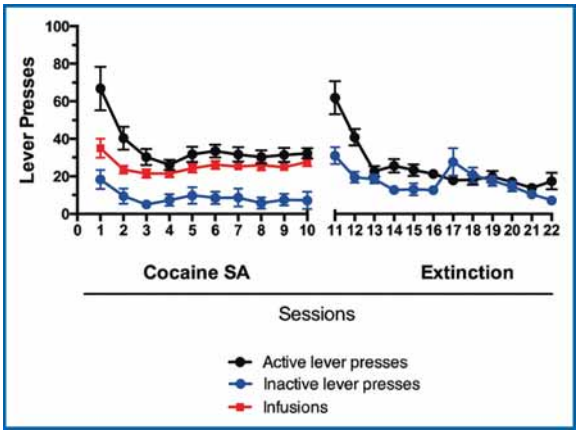


Figure 2: Rats cocaine self-administration and extinction training (n=14). During cocaine self-administration (SA), animals are exposed to cocaine infusions ([Cocaine] = 4mg/mL, 0,25 mg/infusion) paired with cues when pressing the active lever. During the extinction phase, the active lever is not rewarded anymore with cocaine or cues.

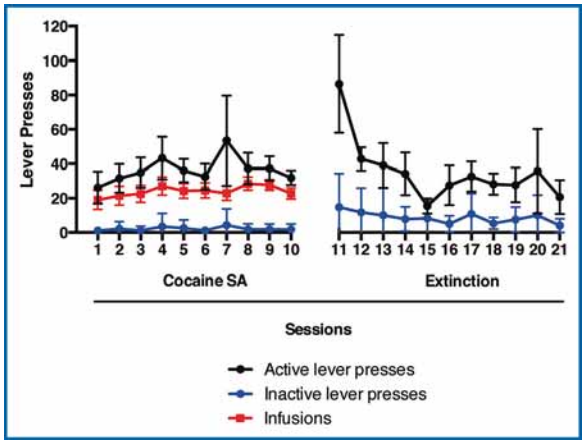


Figure 3: Mice cocaine self-administration (SA) and extinction training (n=7). During cocaine self-administration (SA), animals are exposed to cocaine infusions ([Cocaine] = 1.5mg/mL, 0,8 mg/infusion) paired with cues when pressing the active lever. During the extinction phase, the active lever is not rewarded anymore with cocaine or cues.

than 80% at the end of acquisition, and the number of infusions remains stable around 33 infusions for 2h session.

The first day of extinction training (**Figure 2**, session 11), rats show an extinction burst. This behavior can be interpreted as cocaine seeking, since it is the first session where animals get neither cocaine infusions nor cues after active lever pressing. Gradually, rats decreasing lever pressing in the extinguished environment.

In mice, acquisition of cocaine self-administration is more variable (**Figure 3**), but animals still discriminate between the active and inactive levers up to 94% during the acquisition of cocaine self-administration. The first day of extinction also causes an extinction burst in mice (**Figure 3**, session 11), and lever pressing decreases as mice follow extinction training. During extinction, the variability of responses between mice, reflected in large error bars, is bigger that in rats.

Rats and mice undergoing self-administration followed by abstinence show the same acquisition as groups with extinction (data not shown), and no session is recorded during abstinence since the animals stay in their home cage.

In **Figure 4**, we compare the reinstatements between rats and mice, with or without extinction training. For the group undergoing extinction, reintroducing the cues associated with cocaine during self-administration, contingently to active lever pressing, induced a reinstatement in rats and a more discrete one in mice (**Figure 4**, black bars).

Rats and mice undergoing cocaine self-administration followed by abstinence show a robust reinstatement induced by both re-exposure to the context and the cues previously associated with cocaine self-administration (**Figure 4**, purple bars). The reinstatement observed after abstinence is significantly stronger that the one observed after extinction training.

Cues- and context + cues-induced reinstatements are compared to the mean of the last 3 days of self-administration. Note that reinstatement behavior is usually compared to a mean of the last 3 days of extinction training, but since animals that underwent abstinence in the home cage don't have extinction behavior, we compared all reinstatement behaviors to the mean of the last 3 days of self-administration. There is no significant difference in cocaine self-administration among groups, like we see in the 2 first bars of each species (**Figure 4**).

Finally, we tested the effects of bilateral BDNF microinjections in the NAcore 15 min before cue-induced or context + cue-induced reinstatement. An acute microinjection of BDNF significantly decreased cocaine seeking induced by the cues, and we saw a tendency to decrease cues + context-induced reinstatement. More animals

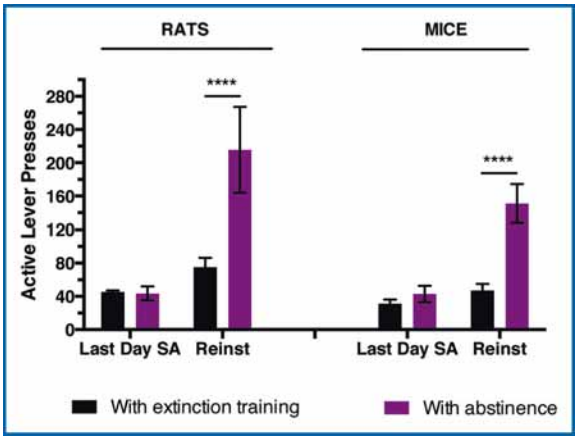


Figure 4: Comparison of cues- or cues + context-induced reinstatement in rats and mice. Animals (rats and mice) that underwent extinction training are represented in the black bars, animals that underwent abstinence in the purple bars. Active lever pressing is interpreted as the motivation to seek the drug, previously associated with the cues and/or the context. The animals are in a drug-free state during the 2h reinstatement sessions. 2-Way ANOVA within species, rats Test Day factor $F_{(1,20)}$= 36.15, $p < 0.0001$, Ext/Abst factor $F_{(1,20)}$=16.79, p=0.0006, Interaction $F_{(1,20)}$=17.98, p=0.0004. Mice Test Day factor $F_{(1,8)}$= 63.14 $p < 0.0001$, Ext/Abst factor $F_{(1,8)}$=16.44, p=0.0037, Interaction $F_{(1,8)}$=34.98, p=0.0004. In both cases, Sidak's multiple comparison test ****$p < 0.0001$

are needed and planned to confirm this effect, as well as more control groups, like a group of animals microinjected simultaneously with BDNF and the BDNF receptor antagonist ANA-12, to determine the mechanism of action of BDNF.

Discussion

We showed that for both rats and mice, the induction of seeking can be driven by both only cues previously associated with cocaine self-administration after extinction training and by an association of cues and context associated with the drug (abstinence group). Interestingly, exposure to the combination of cues and context drives a stronger reinstatement than exposure to cues in an extinguished context.

Cues- and context-induced reinstatement has been largely studied in the literature (Sanchis-Segura and Spanagel 2006), and both extinction training and abstinence provoke neurobiological modifications in the reward circuitry. It was indeed shown that the inhibition of cocaine seeking observed during extinction training relies on the projections from the infralimbic prefrontal cortex to the nucleus accumbens shell (Peters, LaLumiere et al. 2008). A different interesting phenomena, named incubation of craving, occurs during abstinence (Grimm, Hope et al. 2001). Animals show an increase of cocaine seeking in function of the period of time they spent in abstinence, with the seeking response showing a 2-fold increase between 4 days and 2 months of withdrawal (Grimm, Hope et al. 2001). Incubation seems to involve time-dependent regulation of extracellular signal-regulated kinase (Erk) signaling pathway in the central amygdala (Lu, Hope et al. 2005), as well as insertion of calcium-permeable AMPA receptors in silent synapses at projections from the amygdala to the nucleus accumbens (Lee, Ma et al. 2013, Ma, Lee et al. 2014). The incubation of craving probably already starts early in the abstinence phase, but in our time point (12-15 days of abstinence), the incubation has not reached the most potentiated point, usually measured between 45 and 60 days withdrawal period (Grimm, Hope et al. 2001).

Interestingly, context-induced reinstatement can be obtained after extinction training, since seeking will occur in context A in animals that underwent self-administration in context A followed by extinction training took place in context B (different from context A) (Bouton and Bolles 1979, Bouton 2002). This shows that extinction training doesn't prevent context-induced reinstatement, the main driving force of seeking after abstinence.

It is important to note that when comparing the cue-induced reinstatement, the potentiation of seeking behavior is minimal when compared to the mean of the last 3 days of cocaine self-administration. However, the cued-reinstatement is usually compared to the mean of the last days of responding during extinction training, and in that case the increase in seeking is significantly stronger during cued-reinstatement. This difference minimizes the strength of the cue-induced reinstatement after extinction, although if we focus only on the level of responding during the cues- or cues + context-induced reinstatements, the animals undergoing abstinence still show a stronger seeking.

The main goal of our research is to find pharmacological tools to decrease drug seeking, in order to prevent relapse. The stronger the seeking behavior, the easier it will be to measure decreases in that behavior, induced by candidate molecules like BDNF.

Regarding the comparison between rats and mice, extinction training seems to be more variable in mice, and although not significant, cues + context-induced reinstatement is smaller in mice compared to rats. Rats show a better learning, which is consistent with a more developed prefrontal cortex, but actual genetic tools, essential to dissect how specific projections impact behavior, allow for more varied and precise modifications of mice genome.

One interesting question is the relevance of the two different protocols to human addicts. The most relevant protocol appears to be abstinence, since it could correspond to the rehabilitation period when the addict is placed in a new environment, where drugs and the context associated with the drug is no more available. It is striking to observe that relapse rates are high when addicts finish rehabilitation and return home, usually to the context associated with the drug. It is however important not to excessively anthropomorphize preclinical experiments, and any target drug showing positive results is due to pass all the checkpoints of clinical studies. Furthermore, molecules like BDNF regulate behavior in a complex fashion, depending on the target structures where the molecule is delivered (Li and Wolf 2015). The study of systemic administration of molecules of interest is also a necessary step prior considering clinical applications.

How does this study pursue Fyssen Foundation aims?

This study thoroughly incorporates the Fyssen Foundation goals. Indeed, the Fyssen Foundation encourages «all forms of scientific inquiry in cognitive mechanisms, including thought and reasoning, which underlie animal and human behavior; their biological and cultural bases, and phylogenetic and ontogenetic development». By carefully analyzing and comparing reinstatement between different species and protocols, this study offers detailed options to study cocaine-seeking behavior induced by drug-paired contextual and sensory cues.

Acknowledgments

I would like to thank the Fyssen Foundation for funding my research and offering the incredible opportunity of starting my post-doc abroad. I would also like to acknowledge Prof. Peter Kalivas for welcoming me in his lab and for his scientific guidance, as well as all the members of his team for their help. Lastly, I thank Dr. Jean-Pol Tassin, my thesis supervisor, for his mentorship.

Est-ce que le cerveau humain réactive les mémoires nouvellement encodées ?

Jean-Baptiste EICHENLAUB

Chercheur post-doctorant, Department of Neurology, Massachusetts General Hospital, Harvard Medical School, Boston, USA

Résumé

Le proverbe « la nuit porte conseil » révèle l'effet bénéfique du sommeil sur la consolidation de mémoires nouvellement acquises. Le mécanisme de réactivation neuronale, ou « replay », est considéré comme jouant un rôle fondamental dans la consolidation mnésique. Bien que ce mécanisme de réactivation ait été largement démontré chez l'animal, son occurrence et ses caractéristiques sont encore mal connues chez l'Homme. Dans cette courte revue, après avoir abordé les résultats expérimentaux mettant en évidence le mécanisme de « replay » chez l'animal, nous présenterons les recherches récentes qui tentent de démontrer et caractériser ce mécanisme chez l'Homme.

Mots-clés

Sommeil, consolidation de la mémoire, réactivation, « replay », Homme

Does the human brain replay memories ?

Abstract

The wisdom of the phrase "sleep on it" highlights the beneficial effect of sleep on the consolidation of new memories. Memory replay, also called memory reactivation, has been proposed as a key brain mechanism underlying memory consolidation. While such replay has been well-demonstrated in non-human animals, the occurrence and features of this mechanism are still largely unknown in humans. In this short review, after presenting the evidence of replay in rodents, we present the intense research that begins to demonstrate and characterize memory replay in humans.

Keywords

Sleep, memory consolidation, reactivation, replay, humans

Introduction

Lorsque nous sommes confrontés à une décision difficile ou un examen imminent, le proverbe « la nuit porte conseil » suggère de s'octroyer un sommeil réparateur, dans l'espoir qu'un esprit frais et des apprentissages stabilisés nous aideront à surmonter des défis imminents. De nombreuses études confirment la véracité de ce proverbe, en suggérant, entre autres, l'effet bénéfique du sommeil sur la consolidation de mémoires nouvellement acquises (pour revues, voir Diekelmann and Born, 2010 ; Stickgold and Walker, 2013). Le mécanisme de réactivation neuronale, ou « replay », est considéré comme jouant un rôle fondamental dans la consolidation mnésique (Lewis and Durrant, 2011 ; Rasch and Born, 2013 ; Genzel et al., 2014). Bien que ce mécanisme de réactivation ait été largement démontré chez l'animal, son occurrence est encore mal connue chez l'Homme et constitue un champ de recherche très actif. Dans cette revue, nous aborderons tout d'abord les résultats expérimentaux mettant en évidence le mécanisme de *replay* chez le rongeur. Nous présenterons ensuite les recherches récentes qui suggèrent la présence de ce mécanisme neuronal dans le cerveau humain.

Replay neuronal chez le rongeur

Le *replay* neuronal est un concept intuitif pour expliquer le rôle du sommeil dans la consolidation de la mémoire. Selon cette hypothèse, les profils d'activité neuronale observés lors de l'encodage de nouvelles mémoires sont rejoués pendant le sommeil (**Figure 1**). Cette réactivation renforcerait la représentation neuronale de ces mémoires et ainsi faciliterait leur rappel ultérieur. Les résultats expérimentaux qui supportent cette théorie proviennent initialement d'études chez le rongeur, après que les cellules hippocampiques dites « de lieu » aient été identifiées. L'activité de ces cellules étant dépendante de la position de l'animal dans son environnement, elles s'activent de manière séquentielle lorsque celui-ci se déplace selon une trajectoire donnée (O'Keefe and Nadel, 1978). Par la suite, ce pattern de décharge neuronale peut être réactivé, rejouant ainsi au niveau neuronal le déplacement précédemment exécuté par l'animal (e.g. Louie and Wilson, 2001 ; Diba and Buzsaki, 2007 ; Karlsson and Frank, 2009).

Depuis les travaux précurseurs de Pavlides et Winson (1989), de nombreuses études chez le rongeur ont confirmé la présence de ce mécanisme de *replay*, et ont tenté de répondre à de nombreuses questions relatives à ce phénomène : Où (au sein du cerveau) et quand (au travers des états de vigilance) le *replay* se produit-il ? Quelles sont ses propriétés temporelles (compression/extension temporelle, dans le même sens ou en sens inverse) ? Peut-on contrôler/déclencher ce mécanisme expérimentalement ?

Où au sein du cerveau ?

Bien que le *replay* ait été initialement décrit dans l'hippocampe (e.g. Wilson and McNaughton, 1994 ; Skaggs and McNaughton, 1996 ; Louie and Wilson, 2001 ; Lee and Wilson, 2002), ce phénomène a été plus récemment observé dans plusieurs autres régions cérébrales telles que le cortex visuel (Ji and Wilson, 2007), le cortex préfrontal (Euston et al., 2007 ; Peyrache et al., 2009), et le striatum (Lansink et al., 2009), suggérant que ce mécanisme est une caractéristique de nombreuses structures cérébrales.

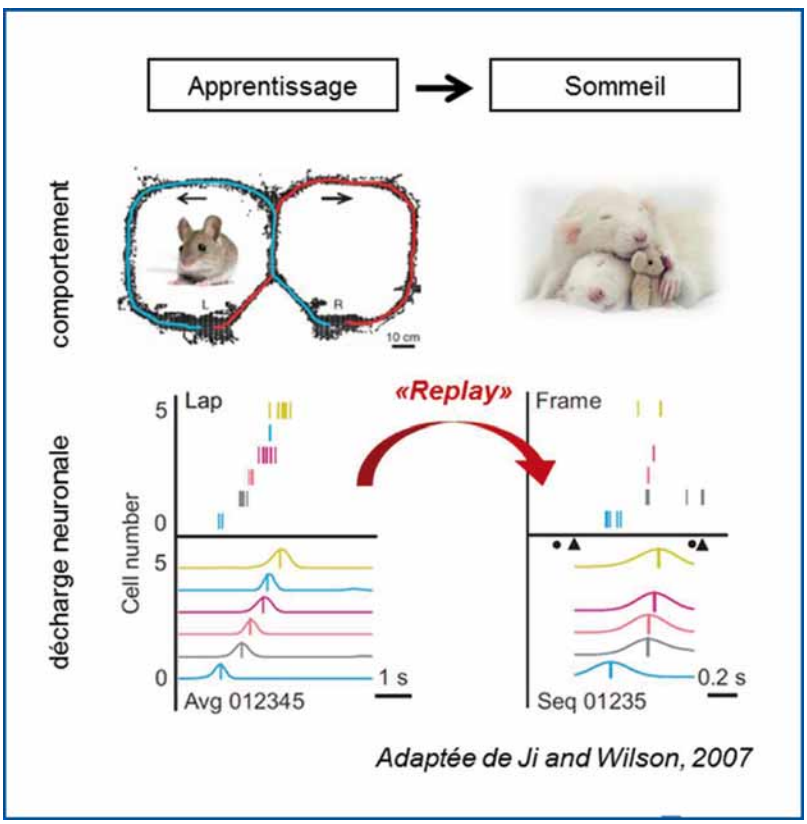


Figure 1 : « Replay » neuronal chez le rongeur. Les patterns de décharge neuronale observés lors de l'encodage d'une nouvelle mémoire sont rejoués pendant le sommeil qui suit cet apprentissage.

Quand, au travers des états de vigilance ?

Le *replay* a été observé au travers de tous les états de vigilance. Bien que très largement décrit en sommeil NREM (e.g. Lee and Wilson, 2002 ; Ribeiro et al., 2004 ; Ji and Wilson, 2007 ; Peyrache et al., 2009 ; Johnson et al., 2010), ce mécanisme a également été observé en sommeil REM (Louie and Wilson, 2001), et à l'éveil (e.g. Foster and Wilson, 2006 ; Csicsvari et al., 2007 ; Diba and Buzsaki, 2007 ; Davidson et al., 2009 ; Karlsson and Frank, 2009). Ces résultats renforcent l'idée selon laquelle le sommeil est un état privilégié mais non exclusif pour l'apparition du *replay*, et que le sommeil et

l'éveil peuvent jouer tous deux un rôle clé dans les mécanismes de consolidation mnésique.

Contrairement à l'idée selon laquelle il apparait dans un état de vigilance particulier, il est considéré que le *replay* apparait en conjonction avec un pattern oscillatoire particulier c'est-à-dire pendant les ripples hippocampiques (sharp wave ripples ou SWRs en anglais) qui peuvent se produire à l'éveil et pendant le sommeil. Ces oscillations transitoires (durant ∼ 100 millisecondes) générées par l'hippocampe comprennent un potentiel négatif (i.e. sharp wave) sur lequel se superposent des oscillations rapides (i.e. ripples ; pour une revue, voir Buzsaki, 2015). Liées à la mémoire (e.g. Girardeau et al., 2009 ; Ego-Stengel and Wilson, 2010), il est admis que ces oscillations constituent un état physiologique optimal pendant lequel les mémoires labiles hippocampiques peuvent être transférées vers des zones néocorticales sous une forme plus stable (Carr et al., 2011 ; Atherton et al., 2015 ; Buzsaki, 2015).

Quelles sont ses propriétés temporelles ?

Le *replay* peut se produire dans la même direction ou en sens inverse. Lors d'un *replay* dans la même direction, l'ordre de la séquence d'activation neuronale observée pendant l'encodage est conservé, alors qu'un *replay* en sens inverse rejoue cette séquence à l'envers. Le sens de réactivation semble être associé à l'état de vigilance. Pendant le sommeil (sommeil REM et NREM), le même sens de réactivation a été très largement décrit (Louie and Wilson, 2001 ; Lee and Wilson, 2002 ; Euston et al., 2007 ; Ji and Wilson, 2007 ; Karlsson and Frank, 2009), alors que les deux directions ont été observées à l'éveil (Csicsvari et al., 2007 ; Diba and Buzsaki, 2007 ; Davidson et al., 2009). Il a été proposé que le sens de réactivation à l'éveil dépende du comportement de l'animal. Un *replay* en sens inverse est préférentiellement observé en fin de déplacement (Diba and Buzsaki, 2007). En revanche, le même sens de réactivation est préférentiellement observé en début de déplacement, et il est suggéré que ce dernier soit impliqué dans la planification des trajectoires empruntées (Diba and Buzsaki, 2007 ; Pfeiffer and Foster, 2013).

A l'exception de certaines études (Louie and Wilson, 2001 ; Ribeiro et al., 2004), le *replay* a été largement décrit comme rejouant la séquence neuronale de manière accélérée c'est-à-dire sur une échelle de temps compressée (Lee and Wilson, 2002 ; Foster and Wilson, 2006 ; Csicsvari et al., 2007 ; Diba and Buzsaki, 2007 ; Euston et al., 2007 ; Ji and Wilson, 2007 ; Davidson et al., 2009 ; Karlsson and Frank, 2009). Ces études n'excluent pas la présence de *replay* à la vitesse observée initialement pendant l'apprentissage, mais ont néanmoins décrit une optimisation (*replay* plus marqué) sur des échelles de temps compressées. Cette compression temporelle est en accord avec l'idée selon laquelle le *replay* apparait durant les ripples hippocampiques qui durent seulement ∼ 100 millisecondes.

Peut-il être contrôlé/déclenché expérimentalement ?

Le *replay* peut être manipulé expérimentalement par des stimulations sensorielles. Dans une tâche d'apprentissage, Bendor and Wilson (2012) ont entrainé des rats à emprunter une trajectoire sur la gauche ou sur la droite en fonction d'un son présenté en début de chaque essai (avec un son spécifique pour chaque direction, respectivement les sons G et D). Pendant une période de sommeil (sommeil NREM) qui a suivi cet apprentissage, la présentation de ces sons modulait le *replay* c'est-à-dire le son D induisait un *replay* de la séquence neuronale associée à la trajectoire droite, alors que le son G un *replay* associé à la trajectoire gauche (Bendor and Wilson, 2012). Cependant, ce *replay* induit par des stimulations sensorielles (c-à-d par des « cues » sensorielles) a été moins exploré que le *replay* spontané (voir ci-dessus), et reste encore aujourd'hui largement inconnu.

Indices en faveur d'un *replay* chez l'humain

Pourquoi est-il difficile de l'enregistrer chez l'humain ?

La découverte du mécanisme de *replay* chez l'animal a été rendu possible grâce à l'utilisation de microélectrodes capables d'enregistrer l'activité neuronale (c-à-d les potentiels d'action, PA ; ou « spikes » en anglais) de plusieurs dizaines à centaines de neurones simultanément. Cependant, ces enregistrements sont invasifs et ne sont pas possibles chez l'humain, à l'exception de certaines conditions cliniques (Cash and Hochberg, 2015). Néanmoins, de nombreuses études ont tenté de surmonter cette limitation et ont testé la présence du *replay* chez l'humain grâce à l'utilisation de protocoles comportementaux et/ou d'enregistrements non-invasifs (e.g. Maquet

et al., 2000 ; Rasch et al., 2007 ; Antony et al., 2012 ; Schreiner et al., 2015). Certaines de ces études sont présentées ci-dessous.

Études comportementales : paradigme de replay induit et parasomnie

Chez l'humain, de nombreuses études ont exploré le *replay* au travers d'études comportementales cherchant à manipuler expérimentalement ce dernier. Celles-ci décrivent une amélioration des performances suite à la présentation, pendant le sommeil, de stimulations ou « cues » sensorielles préalablement associées à un apprentissage donné (Rudoy et al., 2009 ; Antony et al., 2012 ; Cousins et al., 2014 ; Rihm et al., 2014 ; Schonauer et al., 2014 ; Sterpenich et al., 2014). Il est pensé que ces « cues » sensorielles induisent un *replay* des mémoires qui leurs sont associées, expliquant ainsi cette amélioration des performances. Par exemple, Rudoy et al. (2009) ont demandé à 12 participants de mémoriser la position de 50 objets sur un écran, chaque objet étant associé à l'émission d'un son caractéristique (e.g. le sifflement d'une bouilloire). Pendant le sommeil qui a suivi cet apprentissage (sommeil NREM), la moitié des sons a été à nouveau présente, contrairement à l'autre moitié des sons. Finalement, les performances mnésiques pour ces 50 objets ont été évaluées après le réveil. Les auteurs ont mis en évidence une meilleure précision dans la localisation des objets pour lesquels les sons correspondants avaient été présentés pendant le sommeil, montrant ainsi l'influence des sons sur les mécanismes de consolidation des mémoires qui leur sont associés (Rudoy et al., 2009). Cette amélioration des performances est compatible avec les résultats chez l'animal décrivant un *replay* induit expérimentalement par l'utilisation de « cues » (Bendor and Wilson, 2012), malgré l'absence d'évidence électrophysiologique en faveur de cette hypothèse ici.

D'autres données comportementales issues des pathologies du sommeil fournissent des indices en faveur d'un *replay* chez l'Homme. Les parasomnies telles que le somnambulisme et les troubles du comportement en sommeil paradoxal (REM sleep behavior disorder, RBD en anglais) se caractérisent par l'exécution de mouvements ou actions motrices pendant le sommeil (Mahowald and Schenck, 2005). Il est pensé que ces actions motrices reflètent le contenu onirique (e.g. Oudiette et al., 2009a ; Oudiette et al., 2009b ; Valli et al., 2011), mais constituent également un accès priviligé aux processus mnésiques qui se produisent pendant le sommeil. En entrainant des patients somnambules ou patients RBD à une tâche consistant à exécuter une séquence complexe de mouvements, et en comparant cet apprentissage avec les actions motrices réalisées pendant le sommeil, il a été montré que la séquence motrice initialement apprise était rejouée pendant le sommeil (Oudiette et al., 2011), ce résultat étant compatible avec la présence d'un *replay* neuronal.

Études en TEP/IRMf

Une série d'études en Tomographie par Emission de Positons (TEP) a montré que certaines aires cérébrales activées durant l'exécution d'une tâche d'apprentissage étaient significativement plus actives pendant le sommeil chez les sujets initialement entrainés à cette tâche en comparaison avec des sujets contrôles non-entrainés (Maquet et al., 2000 ; Peigneux et al., 2003 ; **Figure 2**). En outre, il a été montré que ce niveau de réactivation corrélait avec l'amélioration des performances (Peigneux et al., 2004).

En combinant Imagerie par Résonnance Magnétique fonctionnelle (IRMf) et l'utilisation de « cues » sensorielles, l'étude pionnière de Rash et al. (2007) a démontré que la diffusion en sommeil NREM d'odeurs préalablement associées à un apprentissage i) activait l'hippocampe et ii) améliorait les performances mnésiques. Conformément à ce résultat, von Dongen et al. (2012) ont montré que l'émission pendant le sommeil de sons préalablement associés à un apprentissage, modulait l'activité et la connectivité des aires parahippocampiques, et que ce niveau de réactivation corrélait avec l'amélioration des performances.

Ensemble, ces études en TEP/IRMf suggèrent la présence d'un *replay* chez l'humain, en montrant l'activation pendant le sommeil d'aires cérébrales initialement recrutées pendant la phase d'apprentissage, et en mettant en évidence le rôle fonctionnel de ces réactivations qui corrèlent avec les performances mnésiques. Cependant, une importante considération méthodologique doit être prise en compte dans ces études. Les signaux détectés en IRMf/TEP prennent leur origine dans les changements hémodynamiques qui sont considérés comme reflétant l'activité

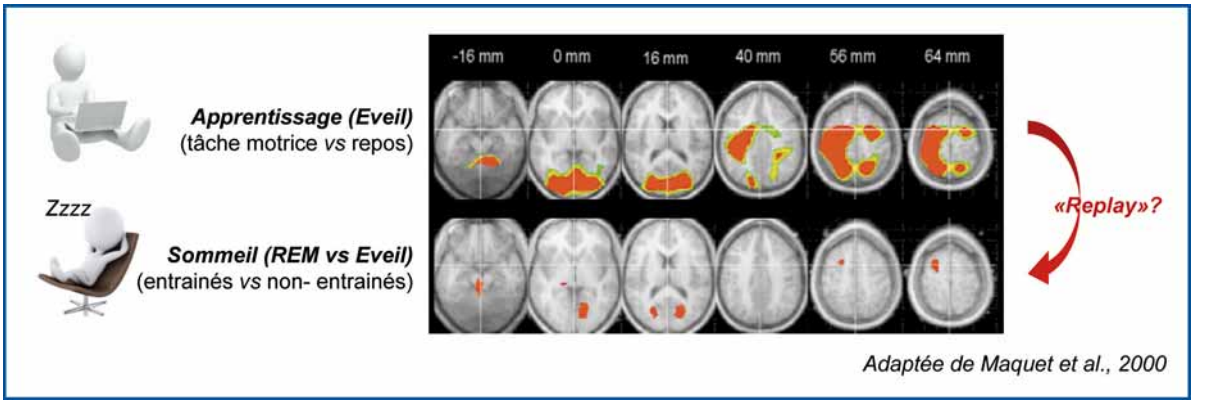


Figure 2 : Exploration du « Replay » neuronal chez l'humain. Les aires cérébrales activées durant l'exécution d'une tâche motrice sont plus actives pendant le sommeil qui suit cet apprentissage.

neuronale locale, mais le couplage entre activité neuronale, changement hémodynamique et signaux détectés en IRMf/TEP est complexe (e.g. Heeger and Ress, 2002). De plus, les résolutions spatiale et temporelle de ces techniques d'imagerie ne permettent pas l'exploration du *replay* comme initialement décrit chez l'animal.

Études en EEG de scalp, MEG et EEG intracérébral

Plusieurs études se sont appuyées sur la résolution temporelle de l'électroencéphalographie (EEG) de scalp et la magnétoencéphalographie (MEG) pour apporter des évidences en faveur de la présence du *replay* dans le cerveau humain endormi (e.g. Molle et al., 2004 ; Piantoni et al., 2015). Par exemple, en explorant la connectivité fonctionnelle de signaux MEG, Piantoni et al. (2015) ont démontré la présence pendant le sommeil d'un couplage cortico-cortical induit par l'exécution préalable d'une tâche visuo-spatiale à l'éveil.

Cependant, une autre approche offre des résolutions spatiale et temporelle inégalées c-à-d l'EEG intracérébral (iEEG). Les enregistrements iEEG proviennent d'électrodes directement implantées dans le cerveau de patients engagés dans certaines procédures médicales (par exemple, chez des patients souffrant d'une épilepsie pharmaco-résistante et qui sont engagés dans une phase d'exploration en vue d'une potentielle résection). Ces enregistrements constituent une opportunité unique pour l'exploration des mécanismes mnésiques chez l'humain (pour une revue, voir Johnson and Knight, 2015). Récemment, nous avons combiné les enregistrements iEEG et l'utilisation d'apprentissages automatiques (« machine learning » en anglais) pour explorer la présence du *replay* chez l'humain. Des patients implantés ont été entrainés à une tâche motrice consistant à reproduire sur un clavier une séquence prédéterminée (« tapping » des doigts ou « finger tapping task », en anglais). Suivant l'apprentissage moteur, les participants ont été invités à faire une sieste avant d'être re-testés sur la même tâche. Une approche de décodage neuronal a ensuite été utilisée : sur la base des données collectées à l'éveil, des modèles ont été construits pour distinguer les périodes de mouvements des périodes de repos (2 classes : moteur *vs* repos). Les modèles ont ensuite été appliqués pendant le sommeil. A l'aide d'une fenêtre glissante, chaque époque de sommeil a été labélisée comme appartenant à la classe dite « moteur » ou « repos », et leurs proportions respectives ont été finalement calculées au travers de toute la durée du sommeil. Nos résultats préliminaires montrent que la proportion d'époques de sommeil labélisées « moteur » est supérieure dans la

« Chez l'Homme, la combinaison des données comportementales, en TEP/IRMf et en EEG fournit des indices convaincants en faveur de la présence du mécanisme de replay dans le cerveau humain. »

période de sommeil qui suit l'apprentissage en comparaison avec une période de sommeil contrôle précédant la tâche (Eichenlaub et al., en préparation). Ces résultats suggèrent la réactivation pendant le sommeil de patterns corticaux observés au préalable au cours d'une tâche motrice.

Conclusions

Les études chez l'animal ont clairement identifié et décrit le *replay* comme étant un mécanisme neuronal clé dans la consolidation de mémoires nouvellement acquises. Ce mécanisme rejoue en repos (à l'éveil ou pendant le sommeil) le pattern de décharge neuronale précédemment observé lors de l'encodage de ces nouvelles mémoires. Chez l'Homme, la combinaison des données comportementales, en TEP/IRMf et en EEG fournit des indices convaincants en faveur de la présence du mécanisme de *replay* dans le cerveau humain. Cependant, aucune évidence directe en faveur d'une ré-occurrence d'un pattern de décharge neuronale, comme décrit dans la littérature chez l'animal, n'a encore été fourni, et de nouvelles études sont nécessaires pour clarifier ce mécanisme chez l'humain.

Remerciements

Je tiens à remercier la Fondation Fyssen pour le financement de mes recherches, ainsi que le Dr. Sydney S. Cash pour m'avoir accueilli dans son laboratoire au Massachusetts General Hospital (Boston, US).

Bibliographie

- Antony JW, Gobel EW, O'Hare JK, Reber PJ, Paller KA (2012) Cued memory reactivation during sleep influences skill learning. Nature neuroscience 15:1114-1116.
- Atherton LA, Dupret D, Mellor JR (2015) Memory trace replay: the shaping of memory consolidation by neuromodulation. Trends Neurosci.
- Bendor D, Wilson MA (2012) Biasing the content of hippocampal replay during sleep. Nature neuroscience 15:1439-1444.
- Buzsaki G (2015) Hippocampal sharp wave-ripple: A cognitive biomarker for episodic memory and planning. Hippocampus 25:1073-1188.
- Carr MF, Jadhav SP, Frank LM (2011) Hippocampal replay in the awake state: a potential substrate for memory consolidation and retrieval. Nat Neurosci 14:147-153.
- Cash SS, Hochberg LR (2015) The emergence of single neurons in clinical neurology. Neuron 86:79-91.
- Cousins JN, El-Deredy W, Parkes LM, Hennies N, Lewis PA (2014) Cued memory reactivation during slow-wave sleep promotes explicit knowledge of a motor sequence. J Neurosci 34:15870-15876.
- Csicsvari J, O'Neill J, Allen K, Senior T (2007) Place-selective firing contributes to the reverse-order reactivation of CA1 pyramidal cells during sharp waves in open-field exploration. Eur J Neurosci 26:704-716.
- Davidson TJ, Kloosterman F, Wilson MA (2009) Hippocampal replay of extended experience. Neuron 63:497-507.
- Diba K, Buzsaki G (2007) Forward and reverse hippocampal place-cell sequences during ripples. Nat Neurosci 10:1241-1242.
- Diekelmann S, Born J (2010) The memory function of sleep. Nat Rev Neurosci 11:114-126.
- Ego-Stengel V, Wilson MA (2010) Disruption of ripple-associated hippocampal activity during rest impairs spatial learning in the rat. Hippocampus 20:1-10.
- Euston DR, Tatsuno M, McNaughton BL (2007) Fast-forward playback of recent memory sequences in prefrontal cortex during sleep. Science 318:1147-1150.
- Foster DJ, Wilson MA (2006) Reverse replay of behavioural sequences in hippocampal place cells during the awake state. Nature 440:680-683.
- Genzel L, Kroes MC, Dresler M, Battaglia FP (2014) Light sleep versus slow wave sleep in memory consolidation: a question of global versus local processes ? Trends Neurosci 37:10-19.
- Girardeau G, Benchenane K, Wiener SI, Buzsaki G, Zugaro MB (2009) Selective suppression of hippocampal ripples impairs spatial memory. Nat Neurosci 12:1222-1223.
- Heeger DJ, Ress D (2002) What does fMRI tell us about neuronal activity ? Nat Rev Neurosci 3:142-151.
- Ji D, Wilson MA (2007) Coordinated memory replay in the visual cortex and hippo-

campus during sleep. Nature neuroscience 10:100-107.

• Johnson EL, Knight RT (2015) Intracranial recordings and human memory. Curr Opin Neurobiol 31:18-25.

• Johnson LA, Euston DR, Tatsuno M, McNaughton BL (2010) Stored-trace reactivation in rat prefrontal cortex is correlated with down-to-up state fluctuation density. J Neurosci 30:2650-2661.

• Karlsson MP, Frank LM (2009) Awake replay of remote experiences in the hippocampus. Nat Neurosci 12:913-918.

• Lansink CS, Goltstein PM, Lankelma JV, McNaughton BL, Pennartz CM (2009) Hippocampus leads ventral striatum in replay of place-reward information. PLoS Biol 7:e1000173.

• Lee AK, Wilson MA (2002) Memory of sequential experience in the hippocampus during slow wave sleep. Neuron 36:1183-1194.

• Lewis PA, Durrant SJ (2011) Overlapping memory replay during sleep builds cognitive schemata. Trends Cogn Sci 15:343-351.

• Louie K, Wilson MA (2001) Temporally structured replay of awake hippocampal ensemble activity during rapid eye movement sleep. Neuron 29:145-156.

• Mahowald MW, Schenck CH (2005) Insights from studying human sleep disorders. Nature 437:1279-1285.

• Maquet P, Laureys S, Peigneux P, Fuchs S, Petiau C, Phillips C, Aerts J, Del Fiore G, Degueldre C, Meulemans T, Luxen A, Franck G, Van Der Linden M, Smith C, Cleeremans A (2000) Experience-dependent changes in cerebral activation during human REM sleep. Nat Neurosci 3:831-836.

• Molle M, Marshall L, Gais S, Born J (2004) Learning increases human electroencephalographic coherence during subsequent slow sleep oscillations. Proc Natl Acad Sci U S A 101:13963-13968.

• O'Keefe J, Nadel L (1978) The Hippocampus as a Cognitive Map. Oxford University Press.

• Oudiette D, De Cock VC, Lavault S, Leu S, Vidailhet M, Arnulf I (2009a) Nonviolent elaborate behaviors may also occur in REM sleep behavior disorder. Neurology 72:551-557.

• Oudiette D, Leu S, Pottier M, Buzare MA, Brion A, Arnulf I (2009b) Dreamlike mentations during sleepwalking and sleep terrors in adults. Sleep 32:1621-1627.

• Oudiette D, Constantinescu I, Leclair-Visonneau L, Vidailhet M, Schwartz S, Arnulf I (2011) Evidence for the re-enactment of a recently learned behavior during sleepwalking. PLoS One 6:e18056.

• Pavlides C, Winson J (1989) Influences of hippocampal place cell firing in the awake state on the activity of these cells during subsequent sleep episodes. J Neurosci 9:2907-2918.

• Peigneux P, Laureys S, Fuchs S, Collette F, Perrin F, Reggers J, Phillips C, Degueldre C, Del Fiore G, Aerts J, Luxen A, Maquet P (2004) Are spatial memories strengthened in the human hippocampus during slow wave sleep ? Neuron 44:535-545.

• Peigneux P, Laureys S, Fuchs S, Destrebecqz A, Collette F, Delbeuck X, Phillips C, Aerts J, Del Fiore G, Degueldre C, Luxen A, Cleeremans A, Maquet P (2003) Learned material content and acquisition level modulate cerebral reactivation during posttraining rapid-eye-movements sleep. Neuroimage 20:125-134.

• Peyrache A, Khamassi M, Benchenane K, Wiener SI, Battaglia FP (2009) Replay of rule-learning related neural patterns in the prefrontal cortex during sleep. Nat Neurosci 12 :919-926.

• Pfeiffer BE, Foster DJ (2013) Hippocampal place-cell sequences depict future paths to remembered goals. Nature 497:74-79.

• Piantoni G, Van Der Werf YD, Jensen O, Van Someren EJ (2015) Memory traces of long-range coordinated oscillations in the sleeping human brain. Hum Brain Mapp 36:67-84.

• Rasch B, Born J (2013) About sleep's role in memory. Physiological reviews 93:681-766.

• Rasch B, Buchel C, Gais S, Born J (2007) Odor cues during slow-wave sleep prompt declarative memory consolidation. Science 315:1426-1429.

• Ribeiro S, Gervasoni D, Soares ES, Zhou Y, Lin SC, Pantoja J, Lavine M, Nicolelis MA (2004) Long-lasting novelty-induced neuronal reverberation during slow-wave sleep in multiple forebrain areas. PLoS Biol 2:E24.

• Rihm JS, Diekelmann S, Born J, Rasch B (2014) Reactivating Memories during Sleep by Odors: Odor Specificity and Associated Changes in Sleep Oscillations. J Cogn Neurosci.

• Rudoy JD, Voss JL, Westerberg CE, Paller KA (2009) Strengthening individual memories by reactivating them during sleep. Science 326:1079.

• Schonauer M, Geisler T, Gais S (2014) Strengthening procedural memories by reactivation in sleep. J Cogn Neurosci 26:143-153.

• Schreiner T, Lehmann M, Rasch B (2015) Auditory feedback blocks memory benefits of cueing during sleep. Nature communications 6:8729.

• Skaggs WE, McNaughton BL (1996) Replay of neuronal firing sequences in rat hippocampus during sleep following spatial experience. Science 271:1870-1873.

• Sterpenich V, Schmidt C, Albouy G, Matarazzo L, Vanhaudenhuyse A, Boveroux P, Degueldre C, Leclercq Y, Balteau E, Collette F, Luxen A, Phillips C, Maquet P (2014) Memory reactivation during rapid eye movement sleep promotes its generalization and integration in cortical stores. Sleep 37:1061-1075, 1075A-1075B.

• Stickgold R, Walker MP (2013) Sleep-dependent memory triage: evolving generalization through selective processing. Nature neuroscience 16:139-145.

• Valli K, Frauscher B, Gschliesser V, Wolf E, Falkenstetter T, Schonwald SV, Ehrmann L, Zangerl A, Marti I, Boesch SM, Revonsuo A, Poewe W, Hogl B (2011) Can observers link dream content to behaviours in rapid eye movement sleep behaviour disorder? A cross-sectional experimental pilot study. J Sleep Res.

• van Dongen EV, Takashima A, Barth M, Zapp J, Schad LR, Paller KA, Fernandez G (2012) Memory stabilization with targeted reactivation during human slow-wave sleep. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 109:10575-10580.

• Wilson MA, McNaughton BL (1994) Reactivation of hippocampal ensemble memories during sleep. Science 265:676-679.

Introduction

When confronted with a difficult decision or an imminent exam, the common sense “Sleep on it” suggests preserving a good night’s sleep, hoping that fresh perspective and stable memories will help overcome upcoming challenges. Numerous studies support the wisdom of this common sense by showing, among other things, the beneficial effect of sleep on memory consolidation (for recent reviews, see Diekelmann and Born, 2010; Stickgold and Walker, 2013). Memory replay, also called memory reactivation, has been proposed as a key brain mechanism underlying the consolidation of new memories (Lewis and Durrant, 2011; Rasch and Born, 2013; Genzel et al., 2014). While such ’replay’ has been well-demonstrated in non-human animals, the occurrence of replay in humans is still largely unknown and constitutes a field of active and intense research. Here, we first review the occurrence of replay in rodents as a neural mechanism for memory consolidation. We then present recent studies in humans that provide promising evidence for memory replay in human brains as well.

Memory replay in rodents

Memory replay is a powerfully intuitive concept for how memory consolidation may occur during sleep. According to this hypothesis, the neural activity patterns underlying the encoding of new memories are reactivated during sleep (**Figure 1**). Such replay reinforces the neural representation of memories and facilitates their subsequent retrieval. Results supporting this concept were initially described in rodents following the identification of ’place cells’ in the hippocampus. These cells respond selectively to locations in space, and consequently fire in a sequential order while animals run through an arena following a given trajectory (O’Keefe and Nadel, 1978). Subsequently, the sequential place cell activation representing that trajectory can be reactivated, ’replaying’ the initial running experience (e.g. Louie and Wilson, 2001 ; Diba and Buzsaki, 2007 ; Karlsson and Frank, 2009).

Since the seminal works from Pavlides and Winson (1989), numerous studies using the rodent model have confirmed the occurrence of replay and addressed critical questions surrounding this mechanism: Where (within the brain) and when (across the brain states) does replay

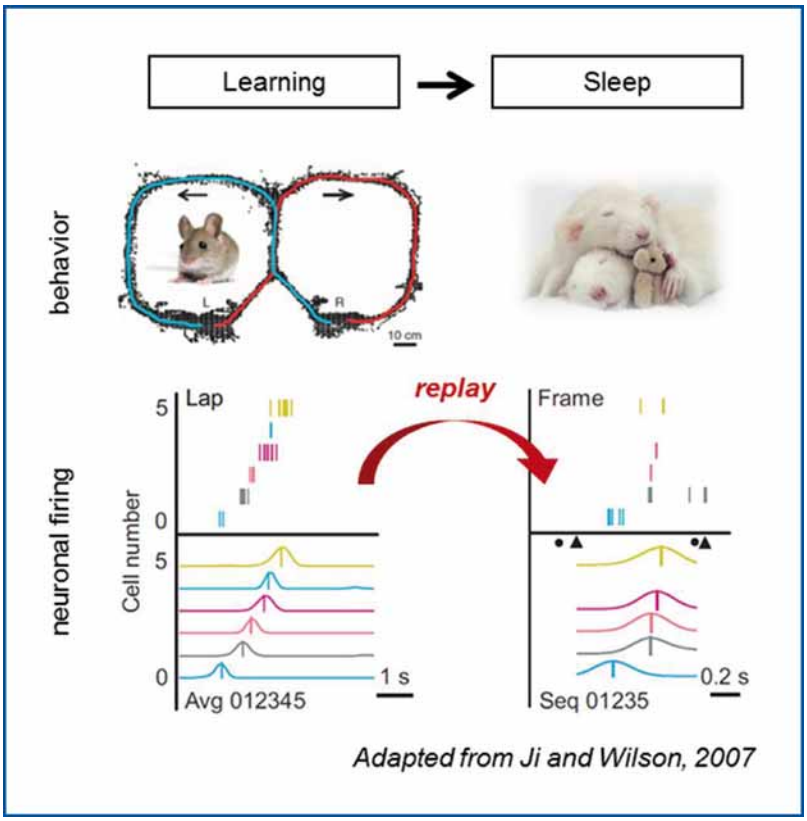


Figure 1 : The occurence of memory replay in rodents. The multicell patterns underflying the encoding of new memories are reactivated during subsequent sleep.

occur? What are the temporal properties of replay (temporal compression/expansion, forward/reverse direction)? Can replay be experimentally controlled/evoked?

Where within the brain?

While memory replay has been primarily observed in the hippocampus (e.g. Wilson and McNaughton, 1994; Skaggs and McNaughton, 1996; Louie and Wilson, 2001; Lee and Wilson, 2002), a number of brain regions such as the visual cortex (Ji and Wilson, 2007), the prefrontal cortex (Euston et al., 2007; Peyrache et al., 2009) and the striatum (Lansink et al., 2009) have been more recently identified as exhibiting replay as well, indicating that replay is a general property of multiple brain structures.

When across the brain states?

Memory replay has been observed across all the states of vigilances. While mainly reported in non-rapid eye movement (NREM) sleep (e.g. Lee and Wilson, 2002; Ribeiro et al., 2004; Ji and Wilson, 2007; Peyrache et al., 2009; Johnson et al., 2010), replay has been also observed in REM sleep (Louie and Wilson, 2001) and in wakefulness (e.g. Foster and Wilson, 2006; Csicsvari et al., 2007; Diba and Buzsaki, 2007; Davidson et al., 2009; Karlsson and Frank, 2009). These results reinforce the idea that sleep is a privileged but not a prerequisite state for memory replay, and that both sleep and wakefulness can support such a memory mechanism.

Instead of occurring during a distinct state of vigilance, replay is thought to occur during transient patterns i.e. during sharp wave ripples (SWRs) that occur in both wakefulness and sleep. SWRs are transient (lasting $\sim$ 100ms) hippocampal events that comprise a negative potential i.e. sharp wave superimposed with fast oscillations i.e. ripples (for a recent review, see Buzsaki, 2015). Linked to memory (e.g. Girardeau et al., 2009; Ego-Stengel and Wilson, 2010), SWRs are thought to constitute an ideal physiological state during when labile hippocampal memories can be transferred to more stable neocortical sites (Carr et al., 2011; Atherton et al., 2015; Buzsaki, 2015).

What are its temporal properties?

Replay can occur in either a forward or backward direction. In a forward direction, the sequential place cell activation representing a given memory is reactivated in the same order while in a backward direction such sequence is reactivated in the reverse order. The direction of replay is related to the states of vigilance. During sleep (both SWS and REM sleep), the forward direction of replay was consistently recorded across studies (Louie and Wilson, 2001; Lee and Wilson, 2002; Euston et al., 2007; Ji and Wilson, 2007; Karlsson and Frank, 2009), while both forward and reverse replay have been observed in

wakefulness (Csicsvari et al., 2007; Diba and Buzsaki, 2007; Davidson et al., 2009). It has been proposed that the direction of replay is related to the animals' behavior in wake. Reverse replay preferentially occurs at the end of runs (Diba and Buzsaki, 2007). By contrast, forward "preplay" is preferentially observed at the beginning of runs, and is possibly involved in planning upcoming trajectories (Diba and Buzsaki, 2007; Pfeiffer and Foster, 2013).

Except for a few studies (Louie and Wilson, 2001; Ribeiro et al., 2004), the literature largely showed that replay evolved at a faster rate than the neural patterns initially recorded during learning (Lee and Wilson, 2002; Foster and Wilson, 2006; Csicsvari et al., 2007; Diba and Buzsaki, 2007; Euston et al., 2007; Ji and Wilson, 2007; Davidson et al., 2009; Karlsson and Frank, 2009). These studies do not exclude the occurrence of replay at around the timescale of the learning, but reported an optimization (i.e. stronger replay) at higher speed. This temporal compression is consistent with the preferential occurrence of replay during the short hippocampal events that constitute SWRs and last ~ 100 milliseconds.

Can sensory input cue replay?

Replay can be manipulated by sensory input. In an auditory-spatial association task, Bendor and Wilson (2012) trained rats to run either to the right or left side of a track based on the sounds (respectively sounds R or L) presented at the beginning of each trial. During subsequent sleep (NREM sleep), re-exposure to the sounds biased hippocampal replay toward the trajectory related to the cues i.e. sound R evoked replay of the right trajectory while sound L evoked replay of the left trajectory (Bendor and Wilson, 2012). However, in comparison with spontaneous replay (see above), cued neural replay has been less investigated in rodents and is still poorly understood.

Evidence of memory replay in humans

Why is challenging to record replay in humans?

The discovery of memory replay in non-human animals has been possible thanks to the use of micro-electrodes enabling monitoring the spike activity from tens to hundreds of neurons. However, these recordings are invasive and are not applied in humans, except in a few clinical conditions (Cash and Hochberg, 2015). Nevertheless, several studies have tried to overcome these limitations and have explored the occurrence of replay in the human brain by applying behavioral and/or non-invasive recording protocols (e.g. Maquet et al., 2000; Rasch et al., 2007; Antony et al., 2012; Schreiner et al., 2015). Some of these studies are presented below.

Behavioral studies: Targeted memory reactivation paradigm and Parasomnia

A large set of studies has explored memory replay in human by using cueing paradigms. These studies have reported a performance improvement following the presentation of sensory cues during sleep, effect that could be attributed to an externally triggered memory replay mechanism (Rudoy et al., 2009; Antony et al., 2012; Cousins et al., 2014; Rihm et al., 2014; Schonauer et al., 2014; Sterpenich et al., 2014). For instance, Rudoy et al. (2009) taught 12 participants to associate 50 object-location pairs on a screen, each object being paired to a characteristic sound (e.g. a whistle for a kettle). In the following sleep period (NREM sleep), half of the sounds were re-exposed (cued objects) while the other half were not (un-cued objects). The authors showed that object placements during final retest were more accurate for the cued than un-cued objects, showing that the presentation of sounds during sleep influenced the consolidation of the related objects (Rudoy et al., 2009). This effect is compatible with an externally triggered memory replay as described in rodents (Bendor and Wilson, 2012), while no direct neural evidence of replay was reported.

Another set of behavioral evidences for a replay mechanism in humans is based on sleep-disorder models. Parasomnias such as sleepwalking and REM sleep behavior disorder (RBD) are characterized by overt behaviors while asleep (Mahowald and Schenck, 2005). It is thought that these nocturnal motor activities are associated with dream mentation (e.g. Oudiette et al., 2009a; Oudiette et al., 2009b; Valli et al., 2011), but also constitute an interesting window into the ongoing, likely memory-related processing during sleep. By training sleepwalkers and patients with RBD on a motor task, and by comparing this learning with the following nocturnal motor activities, signs for the re-enactment of the recently trained motor behavior have been reported (Oudiette et al., 2011), the latter being compatible

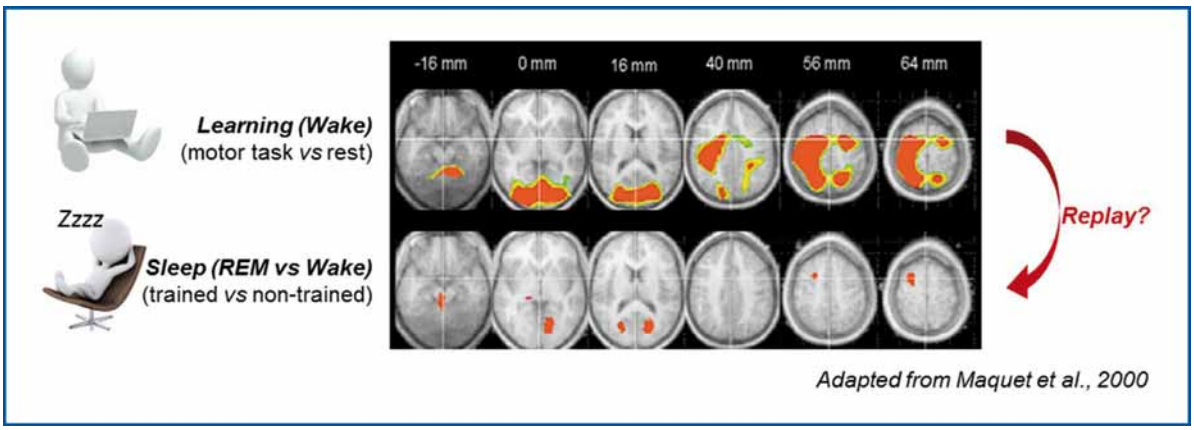


Figure 2 : The exploration of memory replay in humans. The brain areas activated during the execution of a motor task are more active during subsequent sleep.

with the occurrence of replay mechanisms at the neural level.

PET/fMRI studies

A series of positron emission tomography (PET) studies showed that several brain areas activated during the execution of a learning task were significantly more active during sleep in subjects previously trained on that task than in those who were not (Maquet et al., 2000 ; Peigneux et al., 2003 ; **Figure 2**). Further, the level of reactivation was correlated with performance improvement (Peigneux et al., 2004).

Using simultaneously fMRI with cue presentation, the seminal study from Rash et al. (2007) showed that the re-exposure in NREM sleep to odors that had been presented as context during prior learning i) induced an activation of the hippocampus and ii) improved memory retention. Accordingly, von Dongen et al. (2012) reported that the re-exposure of cue sounds during sleep modulate parahippocampal activity and connectivity, and that the level of cued-reactivation in NREM sleep predicted subsequent memory retention.

Together, these PET/fMRI studies suggest the occurrence of replay in humans, by showing the activation during sleep of the brain areas activated during earlier learning, and by highlighting a functional role of this reactivation that correlates with memory performance. However, an important methodological limitation should be mentioned here. The fMRI/PET signals arise from local hemodynamic changes that is thought to reflect local neural activity, but how neuronal activity, hemodynamics and PET/fMRI signals are related is complex (e.g. Heeger and Ress, 2002). Furthermore, both the temporal and spatial resolution of PET/fMRI makes impossible the investigation of replay as initially described in animal models.

EEG/MEG studies

Few studies took advantage of the temporal resolution of scalp EEG/MEG to provide evidence for the occurrence of reactivation mechanisms in human sleep (e.g. Molle et al., 2004 ; Piantoni et al., 2015). For instance, by exploring MEG derived functional connectivity, Piantoni and al. (2015) reported traces during sleep of cortico-cortical coupling induced by performing a visuomotor task during prior waking.

However, another approach offers unparalleled spatiotemporal resolution i.e. intracranial EEG. Intracranial recordings are obtained from electrodes placed directly in the brain of patients undergoing clinical procedures (e.g. epileptic patients undergoing invasive clinical monitoring for pharmaco-resistant epilepsy), and thus provide a unique opportunity for the exploration of memory in humans (for a review, see Johnson and Knight, 2015). Recently, we took advantage of iEEG combined with machine learning algorithms to test for the occurrence of memory reactivation in human sleep. Patients implanted with intracranial electrodes performed a sequential tapping task. Following the motor learning, they were invited to sleep during a $\sim$ 90 minute nap session before being retested on the exact same task. A neural decoding approach was employed i.e. classifiers were trained on the wakefulness

data to decode between fingers movements and no-movement periods (2-classes classification i.e. motor- and rest-class, respectively). The models were then applied on sleep data. Using sliding windows, each sleep-epoch was classified as motor- or rest-class, and the proportions of the two classes were assessed over the all sleep period. Our preliminary results show that the proportion of sleep-windows classified as motor-class (i.e. motor-votes) is higher during post-learning sleep in comparison with a pre-learning sleep control (Eichenlaub et al., in preparation). These results suggest the reactivation during sleep of cortical EEG patterns linked to previous motor learning in humans.

« In humans, the conjunction of behavioral, PET/fMRI and EEG results argues for the occurrence of replay in human brains as well. »

Conclusions

Rodent studies have identified and well-described memory replay as a brain mechanism supporting the consolidation of newly learned memories. Such a mechanism recapitulates during rest (wakefulness or sleep) the spike firing pattern of neurons previously recruited during the encoding of new memories. In humans, the conjunction of behavioral, PET/fMRI and EEG results argues for the occurrence of replay in human brains as well. However, direct evidence for the replay of memory-related firing patterns, as described in the non-human animal's literature, is still missing, and further studies are needed to shed light on the replay mechanisms in humans.

Acknowledgments

I would like to thank the Fyssen Foundation for their support and Dr Sydney S. Cash for hosting me at Massachusetts General Hospital (Harvard Medical School, Boston, US).

Emergence et évolution d'une tradition céramique en milieu insulaire. Le cas des *Peterborough Ware* du Néolithique de Grande-Bretagne (3400-2800 av. J.-C.)

Vincent ARD

Chargé de recherche au CNRS, UMR 5608 TRACES, Université Toulouse Jean Jaurès, France

Résumé

Adoptée tardivement sur les îles britanniques, autour de 4000 av. J.-C., l'économie néolithique se traduit notamment par l'adoption de la poterie. La Grande-Bretagne constitue donc un excellent laboratoire d'étude pour analyser les mécanismes d'évolution et de transformation des traditions céramiques au cours des temps néolithiques en faisant la part entre traits hérités des traditions antérieures et traits nouveaux liés à des contacts avec le Continent. A travers l'examen technologique des céramiques de style *Peterborough Ware* (3400-2900 av. J.-C.), qui succèdent aux premières céramiques dans le sud de la Grande-Bretagne, cette étude s'attache à analyser les caractères techniques et stylistiques de cette tradition insulaire originale et de ses trois sous-styles (*Ebbsfleet*, *Mortlake* et *Fengate*). Ceux-ci présentent des traits totalement inconnus à cette même période en Europe atlantique, tels les décors couvrant d'impressions à la cordelette ou à l'os d'oiseau, controverse de longue date sur leur origine. Sur la base d'un inventaire renouvelé des sites ayant livré des *Peterborough Ware*, un échantillon de 300 récipients a été étudié. Il permet d'aborder les éléments de caractérisation des différents sous-styles et de proposer des hypothèses de filiation entre eux et avec les productions antérieures du premier Néolithique tout en recherchant des évidences d'interactions exogènes aux îles britanniques.

Mots-clés

Néolithique, anthropologie des techniques, tradition technique, filiation, Grande-Bretagne, insularité

Emergence and evolution of a ceramic tradition in an insular context. The case of Neolithic Peterborough Ware in Great Britain (3400-2800 B.C.)

Abstract

The Neolithic economy was adopted at a late stage on the British Isles, at around 4000 B.C., and is mainly characterized by the adoption of pottery. Great Britain is thus an excellent laboratory of study for analysing the transformation of pottery traditions during the course of the Neolithic by differentiating between traits inherited from earlier traditions and new traits linked to contacts with the continent. Through the technological study of Peterborough Ware style pottery (3400-2900 B.C.), which follows on from the first pottery in the south of Great Britain, this study aims to analyse the technical and stylistic characteristics of this original insular tradition and its three sub-styles (Ebbsfleet, Mortlake and Fengate). These potteries present completely different traits to those identified at the same period in Atlantic Europe, such as cord-impressed decorations or bird bone impressions, and long-standing controversy surrounds their origin. Based on a newly-established inventory of the sites with Peterborough Ware, a sample of 300 recipients was studied. This enabled us to address the elements characterizing the different sub-styles and to propose filiations between them and earlier productions from the initial Neolithic, while identifying evidence of exogenous interactions on the British Isles.

Keywords

Neolithic, anthropology of techniques, technical tradition, filiation, Great Britain, insularity

1. Introduction et problématiques

1.1 État de l'art

La néolithisation tardive de la Grande-Bretagne, autour de 4000 avant J.-C., soit plus d'un millénaire après la majeure partie de l'Europe nord-occidentale, est un champ de recherche et de débat privilégié (Thomas, 1999 ; Pailler et Sheridan, 2009). Les études archéozoologiques et paléo-environnementales des plus anciens restes d'animaux domestiqués et de céréales ont permis de démontrer l'origine transmanche des colons néolithiques porteurs de cette économie agro-pastorale (Rowley-Conwy, 2004). Les premiers cheptels domestiqués du sud de l'Angleterre proviendraient probablement pour l'essentiel du nord de la France et du Bassin parisien (Tresset, 2003). Comme ailleurs sur le continent européen, ce processus de néolithisation s'est déroulé sous forme de vagues successives. Au moins quatre vagues de colonisation transmanche, sont distinguées à l'heure actuelle par certains chercheurs, sur une période de deux à trois siècles entre la fin du Ve et le début du IVe millénaire avant J.-C (Pailler et Sheridan, 2009).

L'origine continentale des premiers colons des îles britanniques est confirmée par les formes des structures funéraires et domestiques ainsi que par la « culture matérielle » du plus ancien Néolithique – haches polies en roche alpine et céramique notamment – qui renvoient au Néolithique moyen du nord et de l'ouest de la France (Piggott, 1954 ; Cooney, 2003 ; Pailler et Sheridan, 2009). L'apparition de la céramique, en Grande-Bretagne et en Irlande, est datée de la plus ancienne vague de colonisation reconnue, entre 4300 et 4000 avant J.-C. Ces productions présentent de fortes affinités morpho-stylistiques avec les céramiques de la phase finale du Castellic, sur la rive opposée de la Manche (Sheridan, 2003). Une seconde vague de

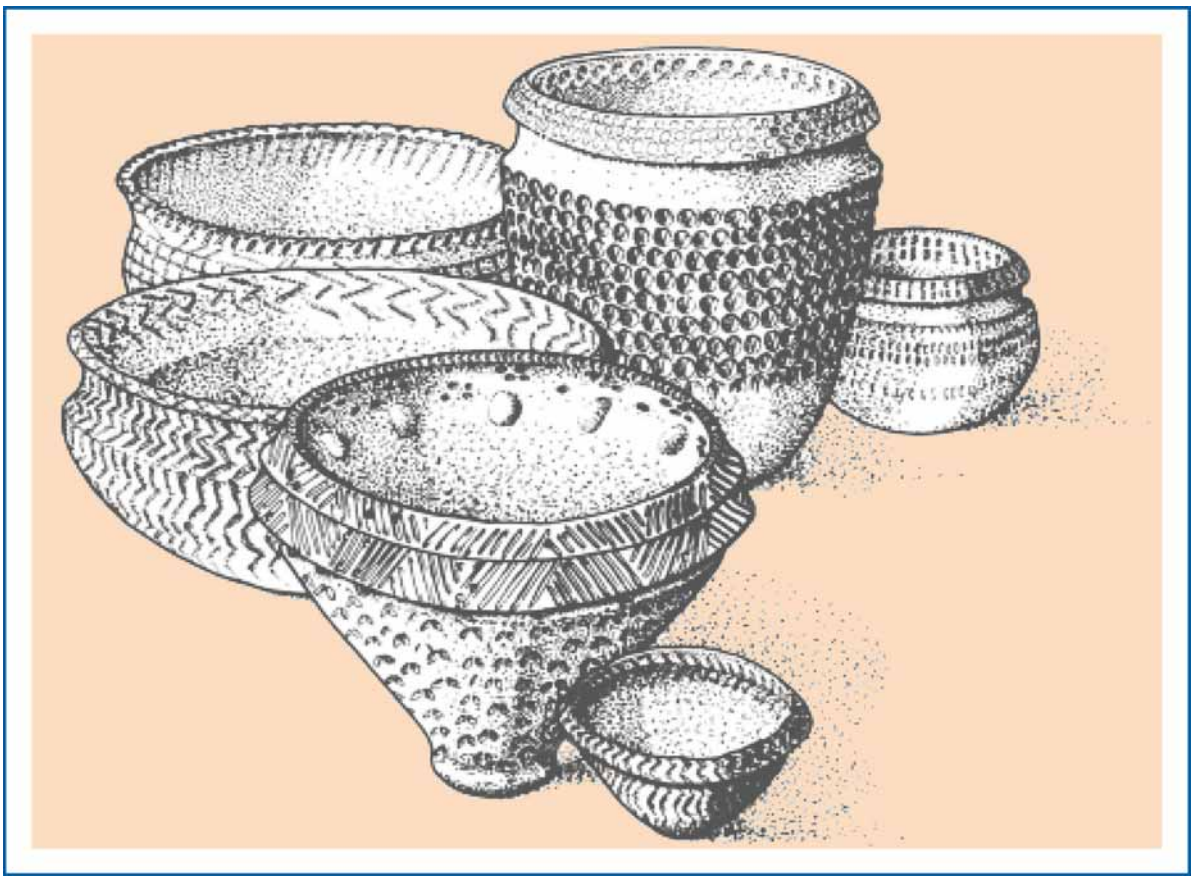


Figure 1. Les *Peterborough Ware* : une tradition céramique originale et richement décorée du sud de la Grande-Bretagne (d'après Thomas 1999, fig. 5.8).

colonisation, vers 4000 avant J.-C., est à l'origine de l'introduction des poteries de type *Carinated Bowls* (ou *Grimston style*) qui s'apparentent quant à elles aux céramiques contemporaines du nord-ouest de la France et des Pays-Bas (traditions chasséenne et Michelsberg). Au cours des premiers siècles du IVe millénaire, la colonisation s'accompagne de la diversification des styles céramiques, dans le sud-ouest – *Hembury* ou *South-Western style* – et dans le sud-est de l'Angleterre – *Decorated* ou *South-Eastern style* – (Smith, 1974 ; Whittle, 1977).

Vers le milieu du IVe millénaire, la disparition de ces styles céramiques s'accompagne de l'émergence d'une tradition à large échelle, la *Peterborough Ware* (**fig. 1**), décrite pour la première fois en détail par Isobel Smith (Smith, 1956, 1974). On la rencontre sur de nombreux sites du sud de l'Angleterre mais également plus au nord et au Pays-de-Galles, majoritairement dans des dépôts secondaires, dans les tombes et les enceintes fossoyées, ainsi que dans des sites d'habitat de plein-air (Thomas, 1999). Plus au nord, d'autres *Impressed Ware* sont connues en Irlande (Herity, 1982) et dans le nord de l'Angleterre (McInnes, 1969).

Cette tradition comprend trois sous-styles décoratifs distincts, considérés dans un premier temps comme successifs lors de leur définition dans les années cinquante : *Ebbsfleet style*, *Mortlake style* et *Fengate style* (Piggott, 1954 ; Smith, 1956, 1974). Le style le plus ancien (*Ebbsfleet*) est supposé être une évolution du *Decorated style* du Néolithique ancien. Tous les sous-styles de la *Peterborough Ware* (**fig. 1**) présentent une facture plus grossière que les productions antérieures et de nouvelles techniques décoratives font leur apparition comme le décor à la cordelette tressée, les impressions à l'aide d'os d'oiseau ou de coquillage. De nouveaux motifs décoratifs apparaissent également comme les chevrons, les zigzags ou les traits obliques. C'est également à cette période qu'apparaissent les premiers récipients à fond plat dans le *Fengate style*. Dès les années soixante, les analyses pétrographiques de certaines de ces céramiques et de celles de la période antérieure, retrouvées dans les grandes enceintes à fossés interrompus du sud de la Grande-Bretagne, ont montré que ces productions locales pouvaient être diffusées régionalement (Peacock, 1969).

Le développement des analyses radiocarbones et la multiplication des nouvelles découvertes ont permis d'attester que les trois styles de la *Peterborough Ware* sont en réalité contemporains ou sub-contemporains, sur une période longue de près de six siècles entre 3400 et 2800 avant J.-C. (Néolithique moyen/final), et que leurs aires de répartition respectives se chevauchent (Gibson et Kinnes, 1997 ; Thomas, 1999). La cohérence de ces trois styles est aujourd'hui discutée.

L'émergence de cette tradition céramique et les éventuelles influences exogènes à l'origine de son émergence n'ont pas réellement été rediscutées depuis S. Piggott (Piggott, 1954) qui avait relevé des analogies avec les productions du Néolithique scandinave (formes coniques, décors à la cordelette).

1.2. Problématiques et objectifs de l'étude

En dépit d'un renouvellement sensible de la documentation lié à l'essor de l'archéologie préventive depuis une trentaine d'années, la *Peterborough Ware* n'a bénéficié d'aucune synthèse récente, contrairement à la *Grooved Ware* qui lui succède chronologiquement (Cleal et MacSween, 1999). Il devenait donc urgent de revisiter cet « *old friend* » du Néolithique britannique à partir de l'ensemble des données disponibles et d'une réévaluation des contextes de découvertes et des caractéristiques techniques et stylistiques des différents sous-styles (Ard et Darvill, 2015).

“À travers l'exemple de la Peterborough Ware, il s'agit d'examiner les conditions d'émergence et les mécanismes évolutifs d'une tradition insulaire originale par le biais d'un regard anthropologique et technologique des productions céramiques.”

À travers l'exemple de la *Peterborough Ware*, il s'agit d'examiner les conditions d'émergence et les mécanismes évolutifs d'une tradition insulaire originale par le biais d'un regard anthropologique et technologique des productions céramiques (Roux, 2010). L'absence de tradition céramique avant l'arrivée des premiers colons continentaux offre par ailleurs une opportunité rare de se placer dans une situation de

laboratoire pour observer l'évolution des savoir-faire et des techniques. Après l'introduction des premières poteries sur les îles britanniques au début du Ve millénaire, un ensemble de mutations et d'évolutions des traditions céramiques *in situ* pendant cinq siècles, lié à des changements de mode de vie, à des déplacements de populations et à l'ouverture de nouveaux réseaux socio-économiques, entraine l'émergence de la *Peterborough Ware*. Cette tradition est d'apparence protéiforme au vu de ses différents sous-styles, couramment retrouvés mêlés dans une même structure archéologique (Thomas, 1999).

Quel est l'ampleur géographique du phénomène *Peterborough Ware* ? La cohérence des productions rassemblées sous l'appellation *Peterborough Ware* résiste-t-elle à un examen approfondi de l'ensemble des étapes de la chaîne opératoire ? S'agit-il d'une unique tradition technique, héritée d'un réseau d'apprentissage partagé par un groupe social, ou d'un agrégat artificiel de céramiques à décors imprimés ?

Pour répondre à toutes ces questions, il a semblé opportun de réévaluer la pertinence de cette tradition céramique originale en menant, d'une part, un recensement bibliographique le plus complet possible des sites ayant livré ces céramiques et, d'autre part, d'engager une analyse technologique de 14 séries de céramiques représentatives. À l'exception de rares études sur le contenu ou les matériaux argileux de ces récipients, l'analyse de cette tradition s'était jusqu'alors uniquement concentrée sur l'étude morpho-stylistique des formes et des décors.

2. Matériel et méthode

2.1. Un bilan documentaire

Le premier inventaire des sites ayant livré de la *Peterborough Ware* a été réalisé par S. Piggott (Piggott, 1931). Il dénombre 51 sites pour la plupart situés dans la moitié sud de l'Angleterre, autour de la vallée de la Tamise et dans le Wessex, avec quelques occurrences en East Anglian, mais aucun témoin en Irlande et en Ecosse. Il s'agit majoritairement de découvertes isolées dans des sites plus anciens ou hors contexte en surface ou dans l'eau. Une vingtaine d'années plus tard, le nombre de sites est porté à plus de 80 et confirme la précédente distribution de ces céramiques, entre le Galloway au nord et la Manche au sud (Piggott, 1954). Par la suite, les inventaires furent cantonnés à des régions : parties sud-est (Smith, 1956 ; Cleal, 1984) et centrale du sud de l'Angleterre (Barclay, 2000) et Pays-de-Galles (Gibson, 1995). Dans tous ces travaux, les trois sous-styles de la *Peterborough Ware* ne sont pas remis en cause et sont étudiés de manière indépendante de façon à rechercher d'éventuelles variations dans leurs caractéristiques morpho-stylistiques, leur statut au sein des sites et leur distribution géographique (Thomas, 1999).

Pour asseoir cette étude sur des bases solides, un nouvel inventaire des découvertes de *Peterborough Ware* couvrant la moitié sud de l'Angleterre et les Pays-de-Galles a été réalisé, en complétant les inventaires existants (e. g., S. Piggott, I. Smith, A. Gibson and I. Longworth) par les données publiées plus récemment et celles disponibles dans la littérature grise et les bases mises en ligne (principalement *Archaeology Data Service, Archaeological Investigations Project* and *PastScape*). Bien que cet inventaire réactualisé soit probablement incomplet vu l'accroissement exponentiel de la documentation, il renouvelle sensiblement notre perception de cette tradition en portant à 600 le nombre de sites ayant livré des *Peterborough Ware* (**fig. 2**) et à 2 750 le nombre minimal de pots identifiés. Toutes ces données ont été compilées dans une base de données et cartographiées par SIG (ArcGIS 10.0). L'analyse critique des contextes de découverte de ces productions céramiques a fait l'objet d'un précédent article (Ard et Darvill, 2015).

2.2. Un réexamen technologique d'un échantillon représentatif

Fort de ce nouvel inventaire, une sélection de 14 assemblages représentatifs a été effectuée (**fig. 3**). Les sites concernés sont principalement répartis dans la partie centrale et orientale du sud de l'Angleterre, particulièrement dans le Wiltshire (West Kennet Long Barrow and Windmill Hill) et le long de la vallée de la Tamise, en particulier autour de l'agglomération londonienne. Deux enceintes fossoyées sont situées hors de ces deux concentrations, Combe Hill au sud, dans le Sussex, et Etton, au nord, dans le Cambridgeshire.

Il s'agit principalement de sites d'habitat, à période d'occupation relativement longue, comprenant trois enceintes fossoyées (Combe Hill, Etton et Windmill Hill), deux sites à fosses (Heathrow et Harlington RMC Land) et deux sites

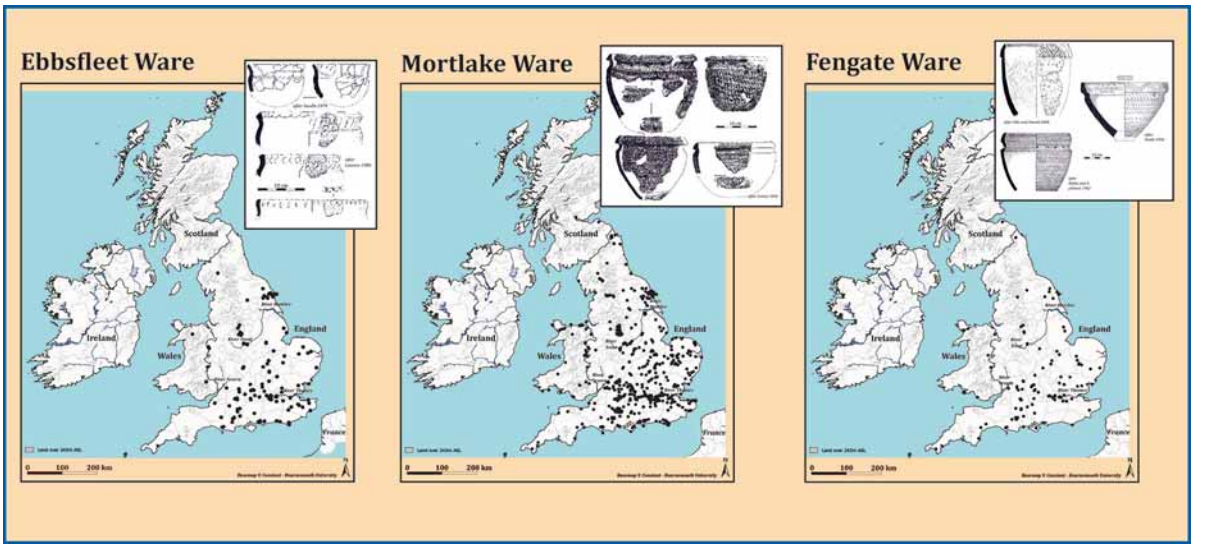


Figure 2. Cartes de distribution des découvertes de *Peterborough Ware* par sous-style effectuées à partir d'un nouvel inventaire réactualisé de 600 sites (d'après Ard et Darvill 2015).

N°	Site	Comté	Type de site	Ebbsfleet	Mortlake	Fengate	Style indet.	Nombre de vases
1	Etton	Cambridgeshire	enceinte fossoyée	7		67		74
2	Avebury, "Windmill Hill"	Wiltshire	enceinte fossoyée	15	10	5	1	31
3	Avebury "West Kennet Long Barrow"	Wiltshire	long tumulus	12	19	17	12	60
4	Wallingford, "River Thames"	Oxfordshire	subaquatique		1			1
5	Hedsor, "River Thames"	Buckinghamshire	subaquatique		1			1
6	Jevington, "Combe Hill"	Sussex	enceinte fossoyée	23				23
7	Northfleet, "Ebbsfleet"	Kent	site ouvert	27				27
8	Mortlake, "River Thames"	Surrey	subaquatique		1			1
9	Harlington, "RMC land"	Greater London	site à fosses		35	1	3	39
10	Heathrow, "Caesar's Camp"	Greater London	site à fosses		22		1	23
11	Staines, "Yeoveney Lodge"	Surrey	enclos circulaire	11				11
12	Thorpe, Mixnam's Pit	Surrey	site ouvert	7				7
13	Horton, "Manor Farm"	Berkshire	enclos circulaire			1		1
14	Putney, "River Thames"	Greater London	subaquatique		1			1
	TOTAL			***102***	***90***	***91***	***17***	***300***

Figure 3. Corpus étudiés.

ouverts (Ebbsfleet et Thorpe). Le corpus est complété par un assemblage funéraire issu d'un long tumulus ou *long barrow* (West Kennet), de deux enclos circulaires (Horton « Manor Farm » et Staines) et de quatre découvertes isolées dans le cours de la Tamise (Wallingford, Hedsor, Putney et Mortlake). Ces dernières nous ont permis d'étudier des récipients complets, alors que dans la majorité des sites les pots sont très fragmentés. Au total, le corpus comprend 300 céramiques : 102 de style *Ebbsfleet*, 90 de style *Mortlake*, 91 de style *Fengate* and 17 de style indéterminé.

Ces assemblages céramiques ont été étudiés en premier lieu à partir des macrotraces de façonnage et de finition observables macroscopiquement sur des tessons et des vases complets : joints entre colombins, empreintes de doigts, microstries ou lustrés de finition,... L'interprétation de ces macrotraces est fondée sur les résultats de nombreux travaux ethnoarchéologiques et expérimentaux (Shepard, 1956 ; Rye, 1981 ; Rice, 1987 ; Livingstone Smith *et al.*, 2005,...). L'observation de l'ensemble de ces macrotraces permet de mettre en évidence des groupes techniques puis des traditions techniques (Roux, 2010). La recherche de « tics techniques » (Ard, 2014), en tant que signatures culturelles et/ou fonctionnelles des producteurs, permet de palier l'impossibilité de reconstituer des chaines opératoires complètes sur des corpus très fragmentés. L'objectif étant à la fois de caractériser les traits communs à la *Peterborough Ware* et de comparer

ses trois sous-styles pour en évaluer la pertinence et l'origine.

3. Résultats : les *Peterborough Ware* au fil de la chaîne opératoire

3.1. Les matériaux employés

Macroscopiquement, quatre catégories principales d'inclusions ont été distinguées dans les pâtes céramiques : le silex, le quartz, les coquilles et la chamotte. Sans recours systématique à des analyses pétrographiques, il est impossible de déterminer si elles ont été ajoutées ou non et quelle est la nature exacte des recettes employées par les potiers. En s'appuyant uniquement sur la comparaison des inclusions majoritaires dans les pots étudiés, des tendances indiscutables sont perceptibles. Le silex, pilé ou sous forme d'esquilles, est très largement dominant dans les céramiques de styles *Ebbsfleet* et *Mortlake* et minoritaire dans les pots de style *Fengate* (**fig. 4**). En revanche, ces céramiques *Fengate* se distinguent par un choix plus diversifié d'inclusions (chamotte, coquille et beaucoup de quartz), comme cela avait été déjà souligné à partir d'analyses pétrographiques de céramiques de la région du Wessex (Cleal, 1995).

Les céramiques *Fengate* se distinguent également par une préparation plus fine de la pâte, faisant sans doute appel à un tamisage pour retirer les inclusions les plus grossières du sédiment argileux. En moyenne les inclusions des céramiques *Fengate* ont en effet une dimension maximale de 2,5 mm contre 4 mm pour celles de style *Ebbsfleet* et 5,1 mm pour celles de style *Mortlake*. À West Kennet Long Barrow, Windmill Hill et Etton, où les trois sous-styles sont représentés, les inclusions des céramiques *Fengate* sont en moyenne plus fines que celles des céramiques *Ebbsfleet* et *Mortlake*.

D'une manière générale, on note que les parois des céramiques *Fengate* sont plus fines que celles du *Mortlake* (8,5 contre 9,1 mm), mais plus épaisses que celles de l'*Ebbsfleet* (6,9 mm).

3.2. Les méthodes de façonnage et de finition

Trop fragmentés, la majorité des assemblages céramiques ne se prête pas à une étude exhaustive de la chaîne opératoire. C'est pourquoi, nos observations se sont concentrées sur les techniques de façonnage des bords, pour lesquels Isobel Smith a proposé une typologie encore opérante (Smith, 1956). Il apparaît clairement que les différents types distingués correspondent à des « manières de faire » différentes dans le façonnage de la lèvre (**fig. 4**).

Pour les vases *Ebbsfleet* observés, qui présentent des macrotraces de façonnage dans 90 % des cas, on note que les récipients sont montés au colombin. Le dernier colombin formant la lèvre est ourlé vers l'intérieur (**fig. 4**) ou vers l'extérieur pour former les différents types identifiés par I. Smith. L'ajout d'un colombin pour épaissir la lèvre permet de former des bords d'un certain type (type E5 d'I. Smith). Nous ne disposons malheureusement d'aucune donnée sur le façonnage des fonds ronds, ces derniers étant rarement isolables dans les corpus fragmentés.

Sur 46 % des vases, issus des assemblages d'Ebbsfleet, Etton, West Kennet Long Barrow et Thorpe, les surfaces présentent encore des traces de finition. Il s'agit de microstries laissées par un traitement à la main mouillée. Un vase du site éponyme d'Ebbsfleet porte des plages lustrées indiquant un brunissage sur pâte plus sèche. L'application d'un engobe est attestée à Ebbsfleet et Thorpe. Le soin apporté à la finition a cherché à faire pénétrer les inclusions à l'intérieur de la pâte les rendant quasi invisibles en surface. Les surfaces peuvent être noires comme à Ebbsfleet ou brun/orangé comme à Combe Hill. Sur ce site, l'altération des surfaces ne permet aucune observation sur les techniques employées. Des dépôts carbonisés liés à l'utilisation des vases sont très bien conservés sur les vases du site éponyme d'Ebbsfleet ainsi que sur un vase du dépôt funéraire de West Kennet Long Barrow.

Pour les vases *Mortlake* étudiés, qui présentent des macrotraces de façonnage dans 83 % des cas, c'est également la technique du colombin qui est employée. Les ondulations horizontales caractéristiques de cette technique ont été mises à profit dans la décoration par bandes horizontales sur les vases de Wallingford et Heathrow. On observe sur 20 récipients l'ajout d'un colombin sur la face interne du bord pour former des lèvres débordantes, à Harlington, Heathrow, West Kennet, Wallingford and Windmill Hill.

Sur la panse, on observe que les colombins sont soit joints en oblique interne, observables sur 8 vases (Harlington, Heathrow et West Kennet), soit joints en oblique externe, observables sur

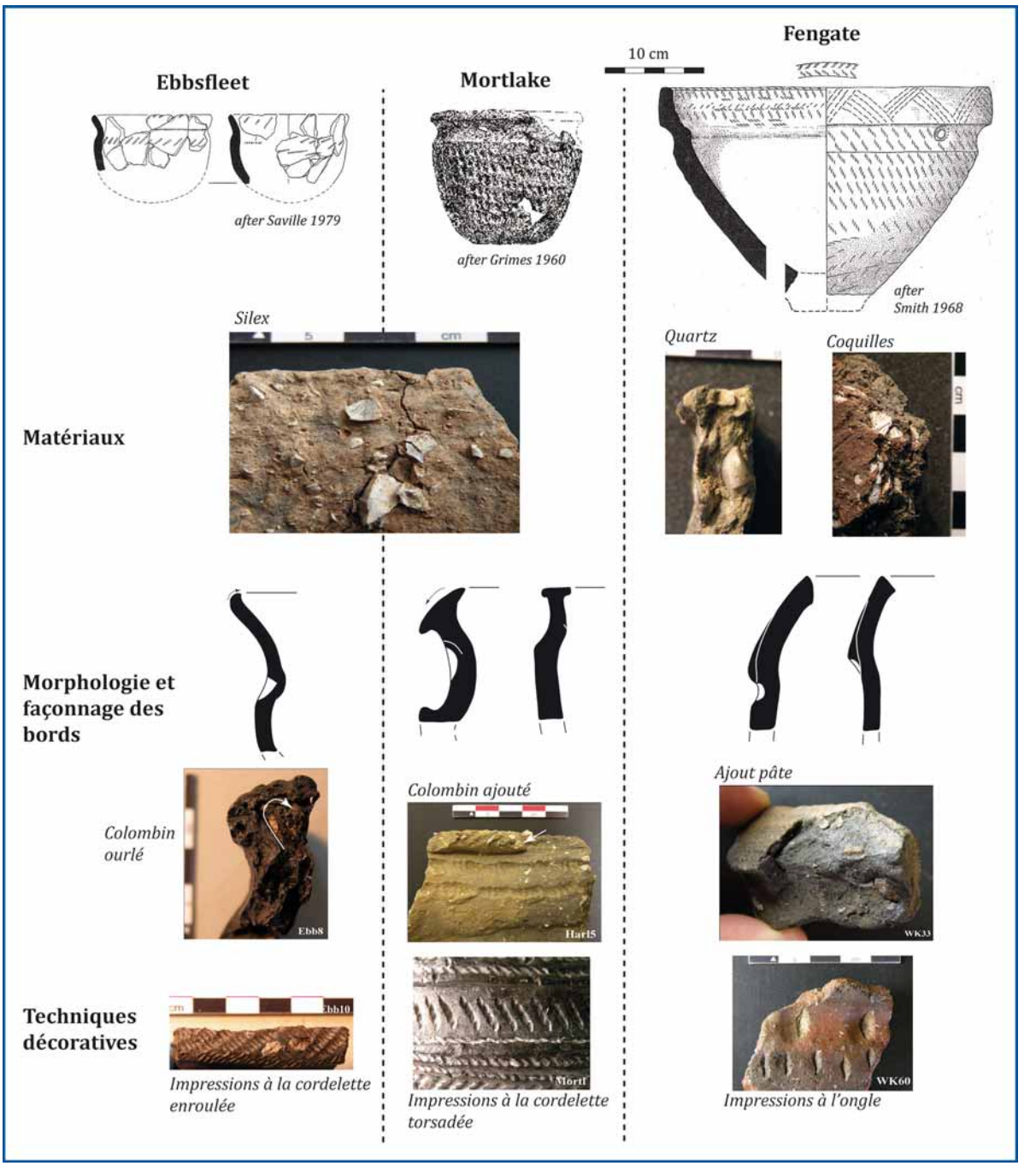


Figure 4. Principaux traits techniques caractéristiques des trois sous-styles de la Peterborough Ware (clichés V. Ard ; profils des bords d'après Smith 1956).

3 vases (Harlington and West Kennet). Le façonnage du fond est également difficile à observer mais il semble qu'il ait été réalisé par modelage sur forme concave (Harlington et Hedsor).

Dans seulement 40 % des cas, les techniques de finition sont observables. On observe que le lissage sur pâte humide est sommaire, avec des microstries bien visibles sur la surface internes

des vases (Heathrow and West Kennet), et que les inclusions majoritairement de silex sont parfaitement visibles. Le choix de laisser visibles ces inclusions de silex carbonisés, dont la couleur blanc/gris tranche avec celle des surfaces sombres brun/noir des vases *Mortlake*, à Harlington surtout, semble volontaire et apporte une esthétique originale. Sur ces surfaces, les dépôts carbonisés sont très courants, y compris dans les vases découverts dans la Tamise, ce qui atteste de leur utilisation avant dépôt.

Nous disposons de moins de données pour les vases *Fengate*, beaucoup plus fragmentés dans les assemblages étudiés. Moins de la moitié des récipients (48 %) portent des macrotraces de façonnage au colombin. Le colombin formant la lèvre est quasi toujours ourlé vers l'intérieur. La face externe du bord est épaissie par ajout de pâte de manière à former une angulation typique des bords *Fengate*. Il s'agit du seul sous-style pour lequel nous disposons d'observation sur le façonnage du fond. Le petit fond plat, si caractéristique du *Fengate*, est fabriqué en fin de montage en retournant le pot et en venant ajouter une petite galette d'argile sur un fond rond. Trois vases portent les traces de cette méthode : celui de Horton « Manor Farm » et deux de West Kennet Long Barrow. Sur les 29 % des vases portant des traces de finition visible, il s'agit d'un lissage humide soigné, masquant parfaitement les inclusions (Etton), plus proche de ce que l'on observe dans l'*Ebbsfleet* que dans le *Mortlake*.

3.3. Les techniques décoratives

Sans entrer dans le détail très complexe des motifs et techniques décoratifs employés pour les *Peterborough Ware*, il est possible de comparer les proportions d'emploi des principales techniques décoratives en fonction des parties du vase pour les trois sous-styles afin de rechercher des habitudes techniques. Sur les 300 vases étudiés, 279 portent des décorations.

Il apparaît clairement qu'une technique d'impression est privilégiée pour chaque sous-style sur l'ensemble du vase, aussi bien sur le bord que la panse : cordelette enroulée pour l'*Ebbsfleet*, cordelette torsadée pour le *Mortlake* et impressions à l'ongle pour le *Fengate* (**fig. 4**). Alors que l'*Ebbsfleet* porte l'essentiel de ses décorations sur le bord, en particulier sur la lèvre, le *Mortlake* présente des décorations réparties sur l'ensemble du vase, aussi bien sur la panse que le bord. On constate également que les vases *Ebbsfleet* ne portent aucune décoration sur le tiers inférieur de la panse. Le *Fengate* correspond à un mixte des deux avec une décoration couvrante et une préférence pour les décors sur le bord, même si la fragmentation importante biaise notre perception de la partie basse de la panse.

On constate que les impressions à l'aide d'os d'oiseau, qui ont bénéficiées d'une étude expérimentale pionnière (Liddell, 1929), sont peu représentées dans l'*Ebbsfleet* et se retrouvent sur l'ensemble des parties des vases *Mortlake*. Aucun vase *Fengate* ne présente de décor de ce type.

Les autres techniques décoratives – incisions et décors au doigt – sont plus ubiquistes. On soulignera toutefois l'utilisation plus fréquente de l'incision dans l'*Ebbsfleet* et le *Fengate* que dans le *Mortlake*.

3.4. Des éléments de filiations entre les trois sous-styles ?

La filiation envisagée depuis longtemps entre l'*Ebbsfleet* et des deux autres sous-styles – *Mortlake* et *Fengate* –, sans doute légèrement plus récents, nous semble tout à fait pertinente, aussi bien en termes de contextes de découverte que de techniques de mise en forme et de décoration. Comme l'a bien montré le récent réexamen des datations radiométriques (Beamish *et al.*, 2009), ces trois sous-styles sont en effet intimement imbriqués et les potiers ont pu se transmettre des savoir-faire et des normes décoratives. Le style *Mortlake* semble en continuité directe du style *Ebbsfleet* dans le choix des matières premières et des techniques décoratives mais l'exubérance de ses décors et la variété des techniques utilisées l'en distingue. C'est probablement avec le *Fengate* que l'on note la principale rupture aussi bien dans les matériaux employés, la préparation de la pâte, les techniques de fabrication du bord et du fond et les décors et morphologies des vases produits qui préfigurent les productions du début de l'âge du Bronze, les *Collared Urns* (Longworth, 1984). Il faut peut-être envisager l'existence de filières d'apprentissage différenciées entre les producteurs de céramiques *Mortlake* et ceux de poteries de style *Fengate*, développées au gré de nouveaux contacts avec les communautés de la fin du III^{e} millénaire (*Grooved Ware* et Campaniforme).

Conclusions

En reprenant l'ensemble de la documentation disponible et en étudiant de manière approfondie un échantillon de *Peterborough Ware* deux constats principaux peuvent être dressés. Il s'agit bel et bien d'une tradition céramique originale, partageant des traits techniques communs (pâtes relativement grossières, surfaces sombres, motifs et techniques décoratives multiples...), au sein de laquelle les trois sous-styles ont toute leur cohérence. Partagée par les communautés de toute la moitié sud de l'Angleterre, où cette tradition céramique apparait comme dominante voire unique pendant près d'un demi millénaire, la *Peterborough Ware* appartient plus largement à la vaste famille des céramiques à décors imprimés (« *Impressed Wares* ») qui couvre la majeure partie de l'Europe du Nord à la fin du 4e et au début du 3e millénaire (Midgley, 1992).

Par leurs caractéristiques techniques et morphologiques, mais surtout par l'exubérance et la diversité des techniques décoratives employées, les *Peterborough Ware* diffèrent totalement des traditions céramiques contemporaines de la rive opposée de la Manche, du nord et de l'ouest de la France actuelle, d'où étaient arrivés les premiers colons néolithiques. Seule l'*Ebbsfleet Ware*, sous-style supposé le plus ancien, partage encore une répartition préférentiellement méridionale (Ard et Darvill, 2015) et quelques traits des productions céramiques de la *Southern Decorated Ware* du premier Néolithique : formes en bol caréné, décors simples et manière de façonner le bord, par repli d'un colombin vers l'intérieur ou l'extérieur de la lèvre (Pioffet, 2014).

Cet héritage est ensuite peu à peu dilué dans les deux autres sous-styles de la *Peterborough* Ware – *Mortlake* et *Fengate* – où la diversification des formes, des techniques et des motifs décoratifs renvoient à d'autres sphères géographiques et culturelles. Il faut alors chercher de nouvelles influences, sans doute dans le sud de la Scandinavie, où un possible fragment de *Peterborough Ware* a été découvert au Camp à Cayeux à Spiennes en Belgique (Verheyleweghen, 1964). Les céramiques *Peterborough Ware* apparaissent comme un excellent marqueur des nouveaux réseaux dans lesquels s'inscrivent les sociétés du Néolithique britannique, qui s'ouvrent vers une grande partie de l'Europe, dès la fin du IVe millénaire, pour atteindre un rayonnement majeur à la fin du IIIe millénaire au Campaniforme puis au Bronze ancien.

Remerciements

Nous tenons à exprimer toute notre gratitude à la Fondation Fyssen pour le financement d'une année de recherche post-doctorale en 2012 au sein de l'Archaeology Group of the School of Applied Science de l'Université de Bournemouth (Angleterre), sous la direction du Pr Timothy Darvill. Un grand merci à Tim pour son accueil et son étroite collaboration qui a permis la réussite de ce travail. Mes remerciements également aux musées et aux conservateurs qui nous ont ouvert leurs portes : British Museum (Gillian Varndell), Eastbourne Museum (Jonathan Seaman), Museum of London (Caroline MacDonald et Dan Nesbitt), A. Keiller Museum (Rosamund Cleal), Devizes Museum (David Dawson et Kerry Nickels) et Wessex Archaeology (A. Barclay). Enfin, je remercie Louise Byrne pour la traduction anglaise de cet article.

Bibliographie

- ARD V. (2014) – Produire et échanger au Néolithique. Traditions céramiques entre Loire et Gironde au IVe millénaire avant J.-C., Paris, CTHS (Documents Préhistoriques ; 33), 393 p.
- ARD V., DARVILL T. (2015) – Revisiting old friends: the productions, diffusion and use of Peterborough Ware in Britain, *Oxford Journal of Archaeology*, t. 34, no 1, p. 1-31.
- BARCLAY A. (2000) – Spatial histories of the Neolithic: a study of the monuments and material culture of southern central England, PhD Thesis, Department of Archaeology, University of Reading, 407 p.
- BEAMISH M. G. (2009) – Island visits: Neolithic and Bronze Age activity on the Trent valley floor. Excavations at Egginton and Willington, Derbyshire, 1998-1999, *Derbyshire Archaeological Journal*, t. 129, p. 18-172.
- CLEAL R. M. J. (1995) – Pottery fabrics in Wessex in the fourth to second millennia BC. In : I. Kinnes et G. Varndell (dir.) – *Unbaked urns of rudely shape. Essays on British and Irish Pottery for Ian Longworth*, Oxford, Oxbow Books (Monograph; 55), p. 185-194.
- CLEAL R., MACSWEEN A. [dir.] (1999) – *Grooved Ware in Britain and Ireland. Neolithic*

Studies Group Seminar Paper 3, Oxford, Oxbow Books, 206 p.

• COONEY G. (2003) – Rooted and routed? Landscapes of Neolithic settlement in Ireland. In: I. Armit, E. Murphy, E. Nelis et D. Simpson (dir.) – *Neolithic settlement in Ireland and Western Britain*, Oxford, Oxbow Books, p. 47-55.

• CURWEN, E. C. (1929) – Neolithic Camp, Combe Hill, Jevington, *Sussex archaeological collections*, t. 70, p. 209-211.

• GIBSON A. (1995) – First impressions: a review of Peterborough Ware in Wales. In: I. Kinnes et G. Varndell (dir.) – *Unbaked urns of rudely shape. Essays on British and Irish Pottery for Ian Longworth,* Oxford, Oxbow Books (Monograph ; 55), p. 23-39.

• GIBSON A., KINNES I. (1997) – On the urns of a dilemma: radiocarbon and the Peterborough problem, *Oxford Journal of Archaeology*, t. 16, nº 1, p. 65-72.

• GRIMES W. F. (1960) – *Excavations on defence sites 1939-1945: mainly Neolithic-Bronze age*, London, HMSO (Archaeological reports; nº 3) 249 p.

• HERITY, M. (1982) – Irish decorated Neolithic pottery, *Proceedings of the Royal Irish Academy*, t. 82C, nº 10, p. 247-404.

• LIDDELL D. M. (1929) – New light on an old problem, *Antiquity*, t. 3, nº 11, p. 283-291.

• LIVINGSTONE SMITH A., BOSQUET D.? MARTINEAU R. [dir.] (2005) – *Pottery Manufacturing Processes : Reconstitution and Interpretation*, Actes du XIVe Congrès UISPP, Université de Liège (Belgique), 2-8 septembre 2001, Oxford, BAR International Series 1349, 228 p.

• LONGWORTH I. H. (1984) – *Collared Urns of the Bronze Age in Great Britain and Ireland*, Cambridge, Cambridge University Press, 600 p.

• MIDGLEY M. (1992) – TRB Culture. The first farmers of the North European Plain, Edinburgh, Edinburgh University Press, 568 p.

• MCINNES I. J. (1969) – A Scottish Neolithic pottery sequence, *Scottish Archaeological Forum*, t. 1, p. 19-30.

• MUSSON, R. (1950) – An excavation at Combe Hill Camp near Eastbourne, *Sussex archaeological collections*, t. 89, p. 105-116.

• PAILLER Y., SHERIDAN A. (2009) – Everything you always wanted to know about... la néolithisation de la Grande-Bretagne et de l'Irlande, *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, t. 106, nº 1, p. 25-56.

• PEACOCK D. P. S. (1969) – Neolithic pottery production in Cornwall, *Antiquity*, t. 43, p. 145-149.

• PIGGOTT S. (1954) – *The Neolithic Cultures of the British Isles*, Cambridge, Cambridge University Press 420 p.

• PIOFFET H. (2014) – *Sociétés et Identités du Premier Néolithique de Grande-Bretagne et d'Irlande dans leur contexte ouest européen : caractérisation et analyses comparatives des productions céramiques entre Manche, Mer d'Irlande et Mer du Nord*, Thèse de Doctorat de l'Université de Rennes 1 et de Durham University, inédit, 756 p.

• PRYOR F. (1998) – *Etton. Excavations at a Neolithic causewayed enclosure near Maxey Cambridgeshire, 1982-2*, London, English Heritage (Archaeological report; 18) 429 p.

• RICE M. (1987) – *Pottery analysis. A Sourcebook*, Chicago, Chicago University Press 559 p.

• ROUX V. (2010) – Lecture anthropologique des assemblages céramiques. Fondements et mise en œuvre de l'analyse technologique, *Les Nouvelles de l'Archéologie*, t. 119, p. 4-9.

• ROWLEY-CONWY P. (2004) – How the West was lost : a reconsideration of agricultural origins in Britain, Ireland and southern Scandinavia, *Current Archaeology*, t. 45, p. 83-111.

• RYE O. S. (1981) – *Pottery technology. Principles and Reconstruction*, Washington D. C., Taraxacum Press (Manuals on Archaeology, vol. 4), 150 p.

• SAVILLE A. (1979) – Further excavations at Nympsfield Chambered Tomb, Gloucestershire, 1974, *Proceedings of the Prehistoric Society*, t. 45, p. 53-91.

• SHENNAN S. (2001) – Ceramic style change and neutral evolution : A case study from Neolithic Europe (with J.R. Wilkinson), *American Antiquity*, t. 66, nº 4, p. 577-593.

• SHEPARD A. O. (1956) – *Ceramics for the archaeologists*, Washington D. C., Carnegie Institution of Washington 414 p.

• SHERIDAN A. (2003) – 2. French connections I: spreading the marmites thinly. In: I. Armit, E. Murphy, E. Nelis et D. Simpson (dir.)

– *Neolithic settlement in Ireland and Western Britain*, Oxford, Oxbow Books, p. 3-17.

• SMITH I. F. (1956) – *The decorative art of neolithic ceramics in south-eastern England and its relations*, PhD Thesis, University of London, inédit.

• SMITH I. F. avec les contributions de Roe, F. E. S. et Westley, B. (1968) – Report on Late Neolithic pits at Cam, Gloucestershire, *Transactions of the Bristol and Gloucestershire Archaeological Society*, t. 87, p. 14-28.

• SMITH I. F. (1974) – The Neolithic. In: C. Renfrew (dir.) – *British Prehistory. A new outline*, London, Duckworth, p. 100-136.

• THOMAS J. (1999) – *Understanding the Neolithic*, Londres/New-York, Routledge, 266 p.

• TRESSET A. (2003) – 2. French connections II: of cows and men. In: I. Armit, E. Murphy, E. Nelis et D. Simpson (dir.) – *Neolithic settlement in Ireland and Western Britain*, Oxford, Oxbow Books, p. 18-30.

• VERHEYLEWEGHEN J. (1964) – Poterie de type Peterborough découverte au « Camp à Cayaux » de Spiennes, *Helinium*, t. 4, p. 235-241.

• WHITTLE A. W. R. (1977) – *The earlier Neolithic of southern England and its continental background*, Oxford, BAR International Series 35, 301 p.

1. Introduction and main issues

1.1. Current state of knowledge

The late Neolithisation of Great Britain, around 4000 B.C., over a millennium later than most of north-western Europe, is a popular field of research and debate (Thomas, 1999; Pailler and Sheridan, 2009). Archaeozoological and palaeoenvironmental studies of the oldest domesticated animal and cereal remains have demonstrated the trans-Channel origin of the Neolithic colonizers introducing this agro-pastoral economy (Rowley-Conwy, 2004). The first domestic herds in the south of England probably mainly come from the North of France and the Paris Basin (Tresset, 2003). Like elsewhere on the European continent, this Neolithisation process occurred in successive waves. At least four waves of trans-Channel colonization have been identified to date by some researchers, over a period of two to three centuries between the end of the fifth and the beginning of the fourth millennia B.C. (Pailler and Sheridan, 2009).

The continental origin of the first colonizers of the British Isles is confirmed by the forms of funerary and domestic structures, as well as the material culture of the earliest Neolithic – in particular polished axes in Alpine rocks and pottery – which are related to the Middle Neolithic in the north and the west of France (Piggott, 1954; Cooney, 2003; Pailler and Sheridan, 2009). The appearance of pottery in Great Britain and Ireland is dated to the earliest known wave of colonization, between 4300 and 4000 B.C. These productions present marked morpho-stylistic affinities with the final phase of the Castellic, on the opposite shore of the Channel (Sheridan, 2003). A second wave of colonization, at about 4000 B.C., led to the introduction of Carinated Bowls (or Grimston style ware) which are related to contemporaneous ceramics in the northwest of France and the Netherlands (Chassean and Michelsberg traditions). During the course of the first centuries of the fourth millennium, colonization was accompanied by the diversification of pottery styles, in the southwest – Hembury or South-Western style – and in the southeast of England – Decorated or South-Eastern style – (Smith, 1974; Whittle, 1977).

Towards the middle of the fourth millennium, the disappearance of these pottery styles is accompanied by the emergence of a widespread tradition, Peterborough Ware (**fig. 1**), described in detail for the first time by Isobel Smith (Smith, 1956, 1974). This ware occurs at many sites in the south of England, but also in the north of the country and in Wales, mainly in secondary deposits, in tombs and ditched enclosures, as well as in open-air habitat sites (Thomas, 1999). Further north, other Impressed Ware is known in Ireland (Herity, 1982) and in the north of England (McInnes, 1969).

This tradition includes three distinct decorative sub-styles, initially considered to be successive when they were first defined in the 1950s: Ebbsfleet style, Mortlake style and Fengate style (Piggott, 1954; Smith, 1956, 1974). The oldest style (Ebbsfleet) is considered to be an evolution of the Early Neolithic Decorated style. All the Peterborough Ware sub-styles (**fig. 1**) are coarser

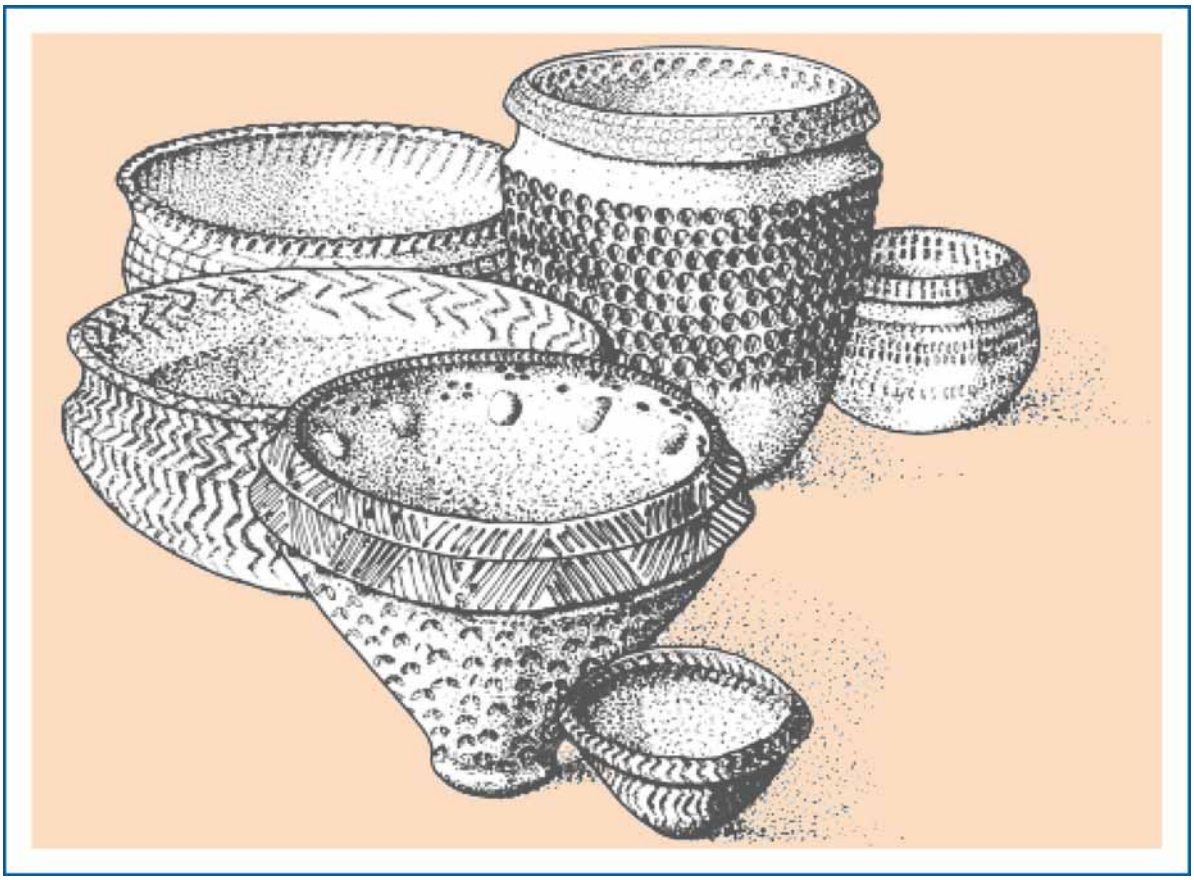


Figure 1. Peterborough Ware: an original and richly decorated ceramic tradition from the south of Great Britain (after Thomas 1999, fig. 5.8).

than earlier productions and new decorative techniques make their appearance, such as plaited cord impressions and bird bone or shell impressions. New decorative patterns also appear, such as chevrons, zigzags or oblique lines. It is also at this time that flat-based Fengate style recipients appear. In the 1960s, petrographic analyses of some of these vessels and pottery from earlier periods found in large causewayed enclosures in the south of Great Britain, showed that these local productions could be regionally diffused (Peacock, 1969).

The development of radiocarbon analyses and the multiplication of new discoveries showed that the three styles of Peterborough Ware were in fact contemporaneous or sub-contemporaneous, over a long period of nearly six centuries between 3400 and 2800 B.C. (Middle/Late Neolithic), and that their respective distribution areas overlapped (Gibson and Kinnes, 1997; Thomas, 1999). Today, the coherence of these three styles is debatable.

The emergence of this pottery tradition and the possible exogenous factors influencing its emergence have not really been discussed since S. Piggott (Piggott, 1954), who revealed analogies with Scandinavian Neolithic productions (conical shapes, cord-impressed decoration).

1.2. Problems and aims of the study

In spite of considerably renewed documentation linked to the development of rescue archaeology over the past thirty years, no recent overview has focused on Peterborough Ware, unlike for the subsequent Grooved Ware (Cleal and MacSween, 1999). It was thus urgent to revisit this "old friend" from the British Neolithic, based on all the available data and a reassessment of the discovery contexts and the technical and stylistic characteristics of the different sub-styles (Ard and Darvill, 2015).

Based on the example of Peterborough Ware, the aim is to examine the conditions of the emergence and the underlying evolutionary mechanisms of an original insular tradition through an anthropological and technological study of the ceramic productions (Roux, 2010). In addition, the absence of pottery before the arrival of the first colonizers provides a rare laboratory situation opportunity to observe the development of know-how and techniques. After the introduction of the first potteries on the British Isles at the beginning of the fifth millennium, a set of mutations and the evolution of *in situ* ceramic traditions over five centuries linked to changes in lifestyles, population movements and the opening of new socio-economic networks, led to the emergence of Peterborough Ware, which is of multi-dimensional appearance given the different sub-styles frequently found mixed together in the same archaeological structure (Thomas, 1999).

“Based on the example of Peterborough Ware, the aim is to examine the conditions of the emergence and the underlying evolutionary mechanisms of an original insular tradition through an anthropological and technological study of the ceramic productions.”

What is the geographic range of Peterborough Ware? Does the coherence of the productions designated as Peterborough Ware stand up to an in-depth examination of all the stages of the operational chain? Is it a single tradition, inherited from a social learning group network or an artificial aggregate of pottery with impressed decorations?

In order to reply to all these questions, it seemed appropriate to reassess the pertinence of this original ceramic tradition by undertaking the most comprehensive bibliographic inventory possible of the sites with these types of pottery, and conducting a technological analysis of 14 representative ceramic series. Apart from rare studies of the contents or clay materials of these recipients, up until now the analysis of this tradition had only focused on the morpho-stylistic study of shapes and decoration.

2. Material and Method

2.1. A documentary overview

The first inventory of sites with Peterborough Ware was conducted by S. Piggott (Piggott, 1931). He counted 51 sites, most of which were in the southern half of England, around the Thames Valley and in Wessex, with several occurrences in East Anglia, but none in Ireland and Scotland. Most of these were isolated discoveries in earlier sites or surface or water finds with no stratigraphic context. About twenty years later, the number of sites reached 80 and confirmed the earlier distribution of these ceramics, between Galloway to the north and the Channel to the south (Piggott, 1954). Subsequent inventories were confined to these regions: the south-east (Smith, 1956; Cleal, 1984) and central zones of the south of England (Barclay, 2000) and Wales (Gibson, 1995). In all these works, the three Peterborough Ware sub-styles are not called into question and are studied independently in order to seek out possible variations in their morpho-stylistic characteristics, their status at the sites and their geographic distribution (Thomas, 1999).

In order to base this study on solid foundations, a new inventory of the discoveries of Peterborough Ware in the southern half of England and Wales was carried out. The aim was to complete existing inventories (e.g., S. Piggott, I. Smith, A. Gibson and I. Longworth) by adding recently published data and data available in the grey literature and on-line databases (mainly *Archaeology Data Service*, *Archaeological Investigations Project* and *PastScape*). In view of the exponential rise in documentation, this revised inventory is probably incomplete, but it significantly renews our perception of this tradition as it brings the number of sites with Peterborough Ware (**fig. 2**) to 600 and the minimum number of identified vessels to 2 750. All these data were compiled in a database and mapped by GIS (ArcGIS 10.0). The critical analysis of the discovery contexts of these ceramic productions was published in an earlier article (Ard and Darvill, 2015).

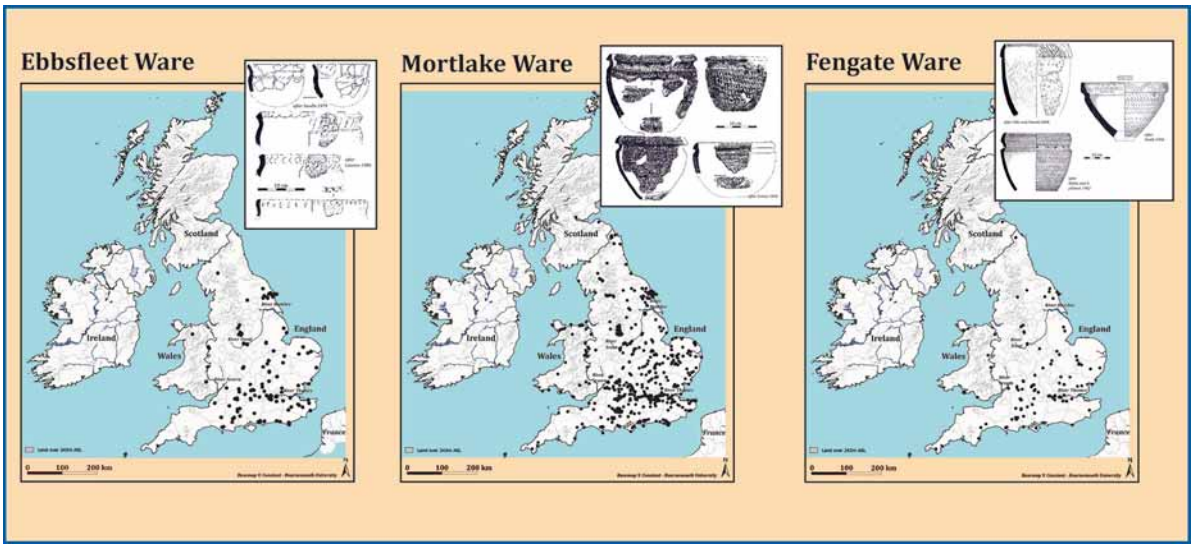


Figure 2. Distribution map of the discoveries of Peterborough Ware by sub-style based on a new updated inventory of 600 sites (after Ard and Darvill 2015).

2.2. A technological reexamination of a representative sample

Fourteen representative assemblages were selected from this new inventory (**fig. 3**). The sites concerned are mainly spread over the central and eastern parts of the south of England, in particular in Wiltshire (West Kennet Long Barrow and Windmill Hill), and along the Thames Valley around the London area. Two ditched enclosures are located outside these two concentrations; Combe Hill in the south, in Sussex, and Etton, in the north, in Cambridgeshire.

These sites are mainly habitat sites, with relatively long occupation periods, and include three ditched enclosures (Combe Hill, Etton and Windmill Hill), two pit sites (Heathrow and Harlington RMC Land) and two open sites (Ebbsfleet and Thorpe). The corpus is completed by a funerary assemblage from a long tumulus or long barrow (West Kennet), two circular enclosures (Horton "Manor Farm" and Staines) and four isolated discoveries from the Thames (Wallingford, Hedsor, Putney and Mortlake). The latter enabled us to study whole recipients as the ceramic remains from most of the sites are very fragmented. Altogether, the corpus comprises 300 ceramics: 102 Ebbsfleet style, 90 Mortlake style, 91 Fengate style vessels and 17 of indeterminate style.

First of all, the macrotraces resulting from shaping and finishing were studied on potsherds and whole vessels: joints between coils, fingerprints, microstriations or finishing polishes,...

N°	Site	County	Type of site	Ebbsfleet	Mortlake	Fengate	Style indet.	Nombre de vases
1	Etton	Cambridgeshire	causewayed enclosure	7		67		74
2	Avebury, "Windmill Hill"	Wiltshire	causewayed enclosure	15	10	5	1	31
3	Avebury "West Kennet Long Barrow"	Wiltshire	long barrow	12	19	17	12	60
4	Wallingford, "River Thames"	Oxfordshire	river		1			1
5	Hedsor, "River Thames"	Buckinghamshire	river		1			1
6	Jevington, "Combe Hill"	Sussex	causewayed enclosure	23				23
7	Northfleet, "Ebbsfleet"	Kent	open site	27				27
8	Mortlake, "River Thames"	Surrey	river		1			1
9	Harlington, "RMC land"	Greater London	pit-cluster		35	1	3	39
10	Heathrow, "Caesar's Camp"	Greater London	pit-cluster		22		1	23
11	Staines, "Yeoveney Lodge"	Surrey	ring-ditch	11				11
12	Thorpe, Mixnam's Pit	Surrey	open site	7				7
13	Horton, "Manor Farm"	Berkshire	ring-ditch			1		1
14	Putney, "River Thames"	Greater London	river		1			1
	TOTAL			***102***	***90***	***91***	***17***	***300***

Figure 3. Studied corpuses.

The interpretation of these macrotraces is based on the results from numerous ethnoarchaeological and experimental studies (Shepard, 1956; Rye, 1981; Rice, 1987; Livingstone Smith *et al.*, 2005,...). The observation of all of these macrotraces brings to light technical groups then technical traditions (Roux, 2010). The identification of "technical tics" (Ard, 2014), as cultural and/or functional signatures of producers, compensates for the fact that it is impossible to reconstruct whole operational chains on very fragmented corpuses. The aim is to characterize recurrent Peterborough Ware traits and to compare the three sub-styles in order to evaluate the pertinence and the origin of each group.

Results: Peterborough Ware throughout the "chaîne opératoire"

3.1. The materials used

Macroscopically, four main categories of inclusions were identified in the ceramic paste: flint, quartz, shells and grog. Without systematic recourse to petrographic analyses, it is impossible to determine whether or not these elements were added to the paste and to define the exact nature of the formulae used by potters. On the sole basis of the comparison of the main inclusions in the studied pots, clear tendencies are perceptible. Crushed or splintered flint is largely predominant in the Ebbsfleet and Mortlake styles and is marginal in Fengate style vessels (**fig. 4**). In contrast, Fengate ceramics can be distinguished by a more diversified choice of inclusions (grog, shells and a lot of quartz), as already highlighted based on petrographic analyses of ceramics from the region of Wessex (Cleal, 1995).

Fengate ceramics also stand out on account of a finer preparation of the paste, undoubtedly as a result of sieving to remove the coarsest inclusions from the clayey sediment. The average dimensions of inclusions in Fengate style ceramics are 2.5 mm, as opposed to 4 mm for those of Ebbsfleet style and 5.1 mm for those of Mortlake style. At West Kennet Long Barrow, Windmill Hill and Etton, where the three sub-styles are represented, the inclusions in Fengate ceramics are on average finer that those of Ebbsfleet and Mortlake ceramics.

Overall, we note that Fengate ceramic walls are finer than those of Mortlake (8.5 as opposed to 9.1 mm), but thicker than those of Ebbsfleet (6.9 mm).

3.2. Shaping and finishing methods

Most of the ceramic assemblages are too fragmented for an exhaustive study of the "chaîne opératoire". For this reason, our observations focused on rim shaping techniques, for which Isobel Smith proposed a still operational typology (Smith, 1956). The different distinguished types clearly appear to correspond to different «ways» of shaping the rim (**fig. 4**).

For the observed Ebbsfleet urns, which present shaping macrotraces in 90% of the cases, we note that the recipients are shaped using the coil method. The last coil forming the rim is hemmed towards the interior (**fig. 4**) or towards the exterior to form the different types identified by I. Smith. The addition of a coil to thicken the rim forms edges of a certain type (I. Smith's type E5). Unfortunately, we have no data concerning the shaping of round bottom, as it is only rarely possible to isolate the latter in fragmented assemblages.

On 46 % of the vessels from the assemblages of Ebbsfleet, Etton, West Kennet Long Barrow and Thorpe, the surfaces still present finishing traces. These are microstriations resulting from smoothing with a wet hand. A vessel from the eponymous site of Ebbsfleet bears polished zones indicating the burnishing of a drier body. The application of a slip is observed at Ebbsfleet and Thorpe. During careful finishing, the inclusions were pushed to the interior of the body so that they are almost invisible on the surface. Surfaces can be black, like at Ebbsfleet or orangey-brown like at Combe Hill. At this latter site, it is impossible to observe the techniques used due to surface alteration. Carbonized deposits linked to the use of pots are very well conserved at the eponymous site of Ebbsfleet and on a vessel from the funerary deposit of West Kennet Long Barrow.

The coil technique is also used for the Mortlake pots studied here, 83 % of which present shaping macrotraces. The horizontal undulations characteristic of this technique were utilized for the horizontal band decoration of the pots from Wallingford and Heathrow. On 20 recipients, we observe the addition of a coil on the internal face of the edge to form overlapping rims, at

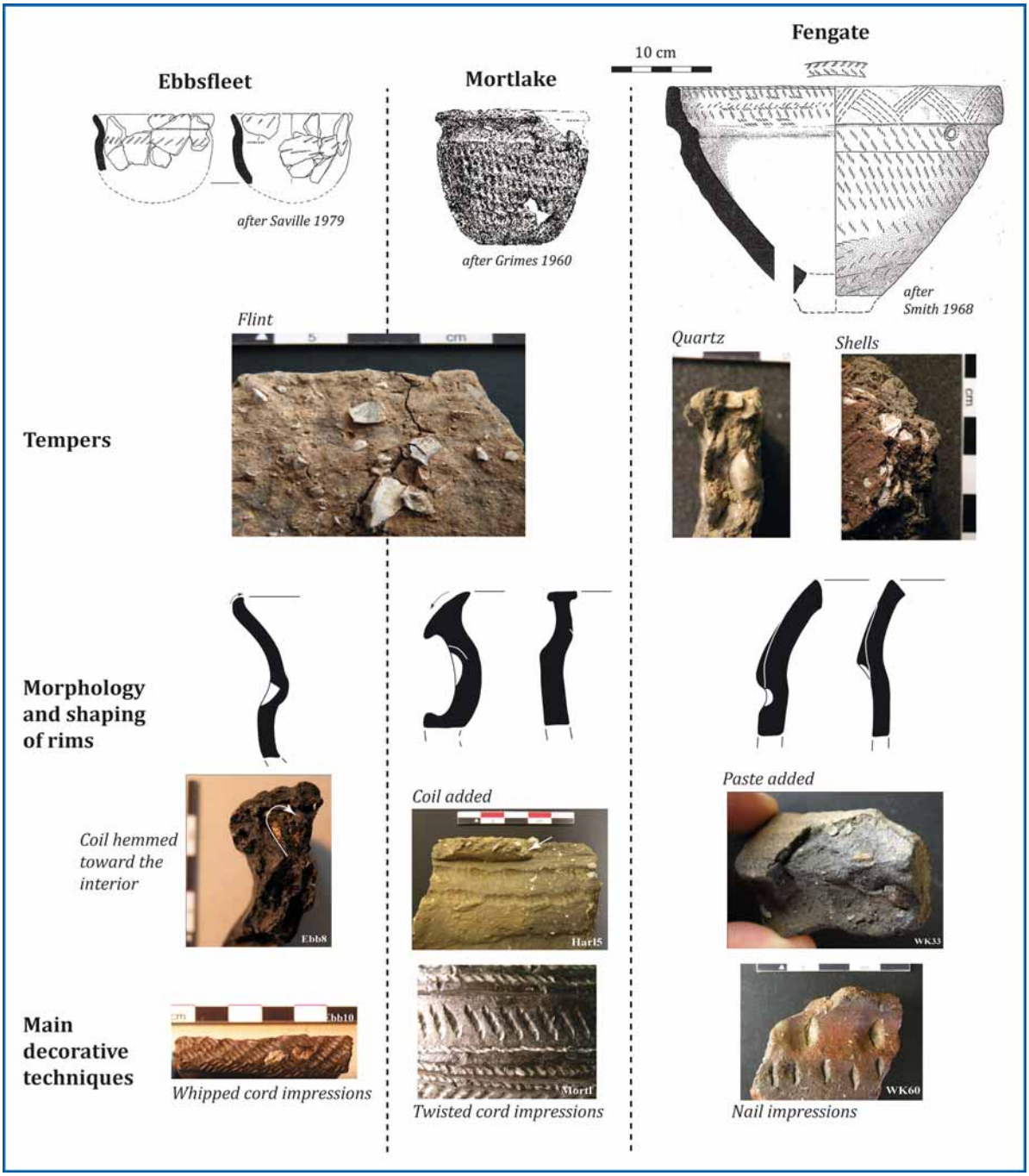


Figure 4. Main technical traits characteristic of the three sub-styles of Peterborough Ware (photographs V. Ard; rim profiles after Smith 1956).

Harlington, Heathrow, West Kennet, Wallingford and Windmill Hill.

On the body, we observe that the coils are either obliquely joined on the inside, observable on eight vessels (Harlington, Heathrow and West Kennet), or obliquely joined on the outside, observable on three vessels (Harlington and West Kennet). The shaping of the base is also difficult to

observe but it seems to have been made by modelling a concave shape (Harlington and Hedsor).

Finishing techniques are only observable in 40 % of the cases. We observe that the smoothing of the moist paste is rudimentary, with visible microstriations on the internal surface of the vessels, (Heathrow and West Kennet), and that the predominantly flint inclusions are perfectly visible. The choice to leave these carbonized flint inclusions visible, with a white/grey colour contrasting with the dark brown/black surfaces of the Mortlake vases, at Harlington in particular, appears to be deliberate and adds an original aesthetic touch. In these surfaces, carbonized deposits are very common, including in the pots discovered in the Thames, which shows that they were used before being deposited.

We have less data for the Fengate vessels as they are much more fragmented in the studied assemblages. Less than half of the recipients (48 %) bear coil shaping macrotraces. The coil forming the rim is practically always hemmed towards the interior. The external surface of the edge is thickened by the addition of paste in order to form typical Fengate edge angles. This is the only sub-style for which we could observe the shaping of the base. The small flat typically Fengate base is made at the end of the mounting process by turning the vessel upside down and adding a small clay galette onto a round base. Three vessels bear traces of this method: the pot from Horton «Manor Farm» and two from West Kennet Long Barrow. The vessels with visible traces of finishing (29 %) indicate the careful smoothing of the moist body, perfectly masking the inclusions (Etton), which is more similar to the methods observed in *Ebbsfleet* than in *Mortlake*.

3.3. Decorative techniques

We will refrain here from providing details about the very complex patterns and decorative techniques used for Peterborough Ware, and confine this section to a comparison of the proportions of the main decorative techniques used for the different parts of recipients for the three different sub-styles in order to identify technical practices. 279 of the 300 studied pots are decorated.

All the recipients of each sub-style clearly show the preferential use of a single impression technique, for the rim and the body: the whipped cord technique for Ebbsfleet, twisted cord for Mortlake and nail impressions for Fengate (**fig. 4**). Most of the Ebbsfleet vessels bear decorations on the rim, whereas Mortlake ware presents decorations on the whole vase, on the body and the edge. We also observe that the lower third of the Ebbsfleet vessels bears no decoration. Fengate vessels correspond to a mixture of the two with a covering decoration and a preference for edge decorations, although widespread fragmentation biases our perception of the lower part of the body.

We note that bird bone impressions, which were the subject of a pioneering experimental study (Liddell, 1929), are not well represented in Ebbsfleet ware and are present on all parts of Mortlake vessels. No Fengate vessel presents this type of decoration.

The other decorative techniques – incisions and finger impressed decoration – are more ubiquitous. However, incisions are more widespread in Ebbsfleet and Fengate ware than in Mortlake ware.

3.4. Elements of filiation between the three sub-styles?

The filiation observed a long time ago between Ebbsfleet ware and the two other, undoubtedly slightly more recent sub-styles – Mortlake and Fengate –, seems to be pertinent, in terms of discovery contexts as well as shaping and decorative techniques. As shown by the recent reexamination of the radiometric dates (Beamish *et al.*, 2009), these three sub-styles are intricately linked and the potters may have communicated their know-how and decorative norms. The Mortlake style seems to be a direct continuation of the Ebbsfleet style as far as the choice of raw materials and decorative techniques are concerned but the exuberance of the decorations and the variety of techniques used are clearly different. The main rupture observed is probably with Fengate ware, in terms of the materials used, the preparation of the paste, edge and base fabrication techniques and the decorations and morphologies of the pots which prefigure the Collared Urn productions from the beginning of the Bronze Age (Longworth, 1984). Perhaps we need to consider the existence of differentiated apprenticeship pathways for Mortlake pottery

producers and Fengate style potteries, developed as a result of new contacts with communities from the end of the third millennium onwards (Grooved Ware and Beaker ware).

Conclusions

After our examination of all of the available documentation and the in-depth study of a sample of Peterborough Ware, two main conclusions can be drawn. This is an original ceramic tradition, with some common technical traits (relatively coarse pastes, dark surfaces, multiple decorative techniques and patterns...) and three perfectly coherent sub-styles. Peterborough Ware was shared by communities in the southern half of England and was the dominant or sole ceramic tradition for nearly half a millennium. It is part of a vast ceramic family of Impressed Ware, which is present in most of Northern Europe at the end of the fourth and the beginning of the third millennia (Midgley, 1992).

On account of its technical and morphological characteristics, but especially because of the exuberance and diversity of the decorative techniques used, Peterborough Ware is totally different from the contemporaneous ceramic traditions on the opposite shores of the Channel, from the North and West of France, from where the first Neolithic colonizers arrived. Only Ebbsfleet Ware, which is assumed to be the earliest style, still displays a more southern distribution (Ard and Darvill, 2015) and several traits of Early Neolithic Southern Decorated Ware ceramic productions: carinated bowl forms, simple decorations and simple edge shaping by folding a coil towards the interior or exterior of the rim (Pioffet, 2014).

This legacy is then gradually diluted in the two other Peterborough Ware sub-styles – Mortlake and Fengate – where the diversification of forms, techniques and decorative patterns relate to other geographic and cultural spheres. We must thus look for new influences, perhaps in the south of Scandinavia, where a possible fragment of Peterborough Ware was discovered, at Camp à Cayeux, Spiennes in Belgium (Verheyleweghen, 1964). Peterborough Ware pottery appears to be an excellent marker of the new networks of British Neolithic societies, which open towards much of Europe from the end of the fourth millennium, and attain their greatest influence at the end of the third millennium during the Beaker culture, then during the Early Bronze Age.

Acknowledgements

We wish to extend our gratitude to the Fyssen Foundation for funding a year of post-doctoral research in 2012 with the Archaeology Group of the School of Applied Science at the University of Bournemouth (England), under the direction of Pr Timothy Darvill. Many thanks for Tim for his welcome and the close collaboration which enable the success of this work. We also thank the museums and curators who opened their doors to us: British Museum (Gillian Varndell), Eastbourne Museum (Jonathan Seaman), Museum of London (Caroline MacDonald and Dan Nesbitt), A. Keiller Museum (Rosamund Cleal), Devizes Museum (David Dawson and Kerry Nickels) and Wessex Archaeology (A. Barclay).

Le contexte démographique de la première dispersion des hommes modernes : une perspective du Middle Stone Age de l'Afrique du Nord

Eleanor SCERRI

Research Laboratory for Archaeology and the History of Art, School of Archaeology, University of Oxford

Résumé

Déterminer l'organisation génétique et culturelle des premières populations d'Homo sapiens en Afrique est une question centrale en paléoanthropologie, afin d'expliquer les origines de la diversification culturelle et la colonisation globale (de la planète) des humains modernes. Dénouer l'histoire des populations du Middle Stone Age de l'Afrique du Nord (MSA , ∼260-30 ka) est un pas fondamental pour comprendre le processus de la dispersion des humains. L'émergence des diversifications technologiques régionales de la culture matérielle symbolique, et, spécialement des réseaux sociaux, pendant le MSA, dans cette région, a suggéré en Afrique du Nord une longue histoire d'échanges entre populations et de dispersions. Toutefois, ces données ont été souvent étudiées en un isolement relatif, et les comparaisons à l'échelle des macro-régions sont restées rares, ayant comme conséquence la difficulté d'évaluer globalement les processus évolutifs que caractérisent le MSA d'Afrique du Nord et également ses relations avec les dispersions humaines. Cet article résume les récentes contributions sur le MSA d'Afrique du Nord et considère leur importance pour la compréhension du contexte démographique des dispersions humaines en Afrique et à partir de l'Afrique.

"Cet article résume les récentes contributions sur le MSA d'Afrique du Nord et considère leur importance pour la compréhension du contexte démographique des dispersions humaines en Afrique et à partir de l'Afrique."

Mots-clés

Paléolithique Moyen, Afrique du Nord, Atérien

The demographic context of the first modern human dispersals: a view from the North African Middle Stone Age

Abstract

Determining the genetic and cultural organisation of early populations of *Homo sapiens* in Africa is a key question in Palaeoanthropology, fundamental to explaining the origins of cultural diversification and modern human global colonisation. Unravelling the population history of the North African Middle Stone Age (MSA, ∼260-30 thousand years ago or ka), in particular, is likely to significantly contribute towards understanding the processes culminating in modern human dispersals. In particular, the emergence of distinctive regional technological diversification, symbolic material culture and social networks in the North African MSA

"This paper summarises recent insights on the North African MSA and considers their significance for understanding the demographic context of modern human dispersals both within and out of Africa."

has suggested a long history of population exchange and dispersal in this region. However, until recently, these data have tended to be studied in relative isolation, and comparative, macro-scale regional approaches have been rare. As a result, it has been difficult to evaluate the evolutionary processes of the North African MSA as a whole and its articulation with human dispersals. This paper summarises recent insights on the North African MSA and considers their significance for understanding the demographic context of modern human dispersals both within and out of Africa.

Keywords

Middle Palaeolithic, North Africa, Aterian

1. Introduction

Le *Middle Stone Age* Nord-Africain (MSA) commence il y a ∼ 250 mille ans (ka) (Ramos et al., 2008), soit, avec ou peu de temps avant le *Stade Isotopique Marin* 7 interglaciaire (SIM 7, ∼ 243ka). Cette transition se caractérise par l'apparition de technologies de carottes et d'éclats, parfois avec des composantes lourdes tels que des hachereaux et des pointes allongées (Van Peer et al., 2003). La chronologie et le caractère de cette technologie sont compatibles avec la migration d'*Homo sapiens* (*lato sensu*) d'Afrique sub-saharienne vers l'Est où les technologies similaires du MSA sont plus anciennes. Cependant, la variabilité au début du MSA à travers l'Afrique n'est pas bien comprise et il est donc difficile de lier les débuts du MSA en Afrique du Nord avec d'autres régions africaines spécifiques. Les objets datés du début du MSA sont limités mais leur variabilité à travers l'Afrique du Nord, à l'heure actuelle, suggère que plusieurs régions de source peuvent avoir joué un rôle dans le peuplement du Sahara lors de l'amélioration des conditions climatiques (Scerri, en révision, a). Cependant, cette technologie est toujours décrite comme « Moustérienne » du début MSA jusqu'à la fin du SIM 6 (∼ 145ka) (Richter et al., 2010), avec apparemment peu de changements diachroniques.

L'indication la plus claire de l'évolution technologique au MSA est associée au SIM 5 interglaciaire (∼ 130ka). De nouveaux outils en pierre (lithiques) ont émergé avec des formes régionales distinctives au dernier interglaciaire, en même temps qu'une culture matérielle non-lithique constituée d'outils en os et d'ornementation personnelle (d'Errico et al., 2009 ; Scerri, 2013a). Cependant, les origines et le contexte démographique de ces changements sont encore mal compris. De même, la variation et l'étendue de ceux-ci à travers l'Afrique du Nord restent incertaines, limitant l'utilisation de ces données pour tester les hypothèses concernant l'émergence d'un « comportement moderne » et une migration hors d'Afrique. Cet article résume et examine un certain nombre de découvertes récentes sur le caractère et l'importance des changements dans l'archéologie au SIM 5.

2. Le début du MSA et le contexte du changement

Le début du MSA en Afrique du Nord reste très mal compris. Ceci est en partie dû à un manque de sites fouillés et datés de façon précise, mais en partie aussi à cause d'un manque de recherche comparative. Les premiers sites clés sont actuellement l'Abri de Benzu, Ifri et Jebel Ammar Irhoud en Afrique du nord (respectivement datés au plus tôt à ∼ 250∼ 171 et ∼ 160 ka) ainsi que Bir Tarfawi et l'île de Sai en Afrique du Nord (respectivement datés au plus tôt à ∼ 220ka et ∼ 223ka). La technologie associée aux sites du début du MSA en Afrique du Nord est principalement décrite comme « Moustérienne », comprenant la technologie discoïde levalloisienne, tels que des grattoirs latéraux ou d'extrémité, et différentes fréquences de denticulés et de pointes retouchées. En Afrique du nord, des hachereaux bifaciaux et des pointes allongées bifaciales ont été découverts (Van Peer et al., 2003) s'ajoutant à des types d'outils présents dans le nord-ouest. Ces assemblages ont été décrits comme « Sangoen » et « Lupembien » (Van Peer et al., 2003), mais l'utilisation de ces termes cache la variabilité mal comprise du début du MSA à la fois en Afrique du Nord et sur le reste du continent (**Figure 1**). Bien que des liens avec l'Afrique équatoriale soient tout à fait possibles, il convient de noter que ces assemblages du début du MSA en Afrique du nord disposent également d'un certain nombre de différences par rapport aux

assemblages classiques Sangoen et Lupembien (Scerri, en révision).

Plutôt que de se lancer dans des débats concernant les nomenclatures industrielles, étant donné le manque de sites datés ou de recherches comparatives, l'examen des dates et des lieux des sites existants serait plus fructueux pour tenter de comprendre les origines du MSA en Afrique du Nord. Les premières dates sont associées avec le SIM 7 interglaciaire, une période pendant laquelle le climat des régions du Sahara s'est amélioré pour les transformer en prairies semi-arides. Bien que la répartition de ces zones ne soit pas bien comprise par rapport au SIM 5 interglaciaire, les éléments actuels suggèrent que ces environnements étaient les endroits les plus attrayants, et ont donc pu se développer en couloir à cette période. Ces zones comprennent les régions côtières et l'arrière-pays du Maghreb, qui, même pendant les périodes arides, reçoivent plus de pluie que le désert et ses périphéries, ainsi que la vallée du Nil, qui se prolonge vers l'Afrique de l'Est. Ces deux régions ont pu être des régions clés pour les migrations pendant les périodes interglaciaires et des zones de refuge pendant les périodes glaciaires. Les prémices du MSA en Afrique du Nord sont situées au Maghreb et dans la vallée du Nil au début du SIM 7 interglaciaire. Cependant, il existe des preuves pour une occupation continue pendant l'ère glaciaire SIM 6 (Van Peer et al., 2003 ; Richter et al., 2010). Des études paléo-environnementales ont aussi démontré que, pendant le SIM 6, ces régions ont également connu des épisodes humides localisés (Drake et al., 2013), soutenant l'hypothèse que la vallée du Nil et le Maghreb aient été des zones de refuge. Des zones de refuge plus petites, telles que les montagnes Akhdar Jebel en Lybie Cyrénaïque, sont également susceptibles d'avoir joué un rôle important pour la préservation de la population (Reynolds, 2013).

Il n'y a malheureusement aucun élément associé au début du MSA pour les régions périphériques du Sahara ni pour le Sahel mais ils sont nombreux en Afrique de l'Est. En particulier, les carottes levoisiennes nubiennes de la dernière ère interglaciaire découvertes sur l'île Sai ont été datées entre ~ 183-105ka à Gademotta en Afrique de l'Est (Sahle et al., 2014). Prenant en compte le cours du Nil, il semble probable que l'Afrique de l'Est soit la région d'origine de certaines populations sources qui se sont ensuite déplacées vers l'Afrique du Nord. Cependant, parce que les carottes nubiennes sont introuvables en Afrique du Nord avant la dernière ère interglaciaire, il est difficile de savoir si l'Afrique de l'Est était un centre dominant pour les populations sources au début du MSA et d'autres suggèrent plutôt l'Afrique équatoriale (Caton-Thompson, 1946 ; Kleindienst, 2001 ; Van Peer et al., 2003). Indépendamment des régions d'origine précise, il semble probable que les pourtours du désert entre le Sahel et les zones boisées aient été colonisés par les premiers H. Sapiens au début du MSA en Afrique. Il existe des preuves abondantes contemporaines de l'occupation humaine de ces environnements en Afrique du Sud (par exemple, Kuman et Inbar, 1999).

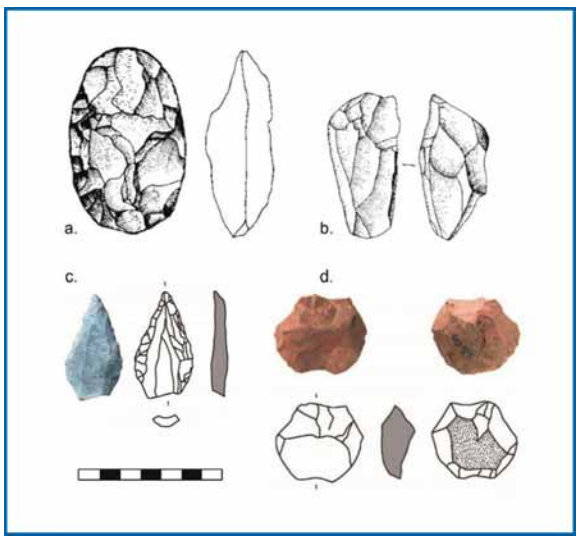


Figure 1 : la technologie du début du MSA, **a** : hachereau (Van Peer et al., 2004) ; **b** : lame sur l'éclat en prisme (Van Peer et al., 2004) ; **c** : Pointe retouchée (Ramos et al., 2013) ; **d** : Carotte Levalloisienne (Ramos et al., 2013).

La colonisation des pourtours du désert signifie que les populations humaines pouvaient se déplacer rapidement dans ce qui avait été le désert durant les périodes d'amélioration temporaire de l'environnement, même sur des échelles décennales qui ne laissent aucun traceur paléo-environnemental. Bien que ces facteurs mettent en relief les différentes dynamiques des chronologies de données archéologiques et paléo-environnementales, ils sont néanmoins aussi semblables à des événements de colonisation de terres arides bien documentés ailleurs (par

exemple en Australie, voir Smith, 2013). La faible capacité d'accueil des régions arides et semi-arides a pour effet d'augmenter l'étendue de la zone de recherche de nourriture et donc la dispersion des populations. En utilisant un modèle de 3 % de croissance de la population par an, Smith (2013) a fait valoir que l'intérieur du désert australien aurait pu être peuplé de 25 000 personnes en 150 ans, avec une population de départ de seulement 500 personnes à la périphérie. Alors que la dynamique des populations exactes reste inconnue, il demeure possible qu'une croissance modeste de la population puisse entraîner une expansion démographique importante au cours d'une période relativement courte dans des environnements arides et semi-arides. Il est donc probable que le début du MSA en Afrique du Nord soit associé à la dispersion vers le nord des populations vivant à l'Est et l'Ouest de l'Afrique centrale, dont les environnements se sont également étendus vers le nord pendant les périodes d'amélioration temporaire ou à long terme au Sahara.

Ces populations sont susceptibles d'avoir été réduites (Atkinson et al., 2009). Il est également probable que ces populations étaient anatomiquement sapiens H précoce, peut-être similaires au type de Jebel Irhoud (Hublin, 1992). Sur l'île de Sai dans le nord du Soudan, il existe des preuves de l'utilisation de pigments datant de ~ 223ka et la preuve d'un travail des plantes datant de ~ 182ka (Van Peer et al., 2003). Au même endroit, il y a même des indications d'une utilisation d'un foyer structuré (ibid.). Au-delà du *Early Stone Age* (ESA) au MSA et du remplacement progressif des grands outils de coupe avec une technologie à base d'éclats, il est difficile d'évaluer l'ampleur de la diversité et le changement de la technologie au début du MSA. Les populations ont pu être petites et fragmentées pendant le SIM 6, et la mesure initiale de la croissance de la population dans le SIM 7 est difficile à évaluer en raison de la connaissance limitée de l'ampleur de l'amélioration de l'environnement à cette période. Cependant, il semble probable que durant la dernière grande ère interglaciaire, les régions d'Afrique du Nord se soient dépeuplées. L'amélioration environnementale de ~ 130ka (Drake et al., 2011) a donc ouvert de nouvelles zones à la fois pour les populations au bord du désert en Afrique sub-saharienne, ainsi que des zones refuges en Afrique du Nord.

3. SIM 5 et l'évolution vers la complexité démographique et culturelle

Au dernier interglaciaire, la majeure partie du désert du Sahara a été transformée en prairies et éco-zones de savane comprenant un réseau dense de lacs et de rivières dont les pourtours ont peut-être été plus boisés (Drake et al., 2011). Ces changements environnementaux spectaculaires sont susceptibles d'avoir entraîné une croissance de la population. La plupart des sites du MSA datés en Afrique du Nord ont des couches d'occupation précoces associées à la dernière ère interglaciaire (par exemple, Schwenninger et al., 2010 ; Jacobs et al., 2011 ; Dibble et al., 2013) et les premiers éléments associés au SIM 5 sont situés au Maghreb et dans la vallée du Nil où il est probable que les populations refuges aient persisté pendant le SIM 6. Ces sites du SIM 5 sont également associés à des changements technologiques importants : l'apparition d'outils pédonculés ou à tiges de divers types, une diversité de formes foliacées bifaciales, des outils en forme de « Y », la technologie levalloisienne nubienne (voir Guichard et Guichard, 1965) un emmanchement généralisé (Rots et al. 2011 ; Scerri 2013a, 2013b) (**Figure 2**). Ces changements sont importants à la fois parce qu'ils représentent des formes entièrement nouvelles, ainsi que des élaborations sur des thèmes précédents (par exemple les foliacées) et parce qu'ils semblent avoir un caractère distinctif unique à l'Afrique du Nord. En particulier, les outils à pédoncule qui sont peut-être le type lithique le plus emblématique du MSA en Afrique du Nord, n'ont pas encore été découverts en Afrique de l'Est, Afrique sub-saharienne ou dans la Péninsule Arabique (Scerri, 2012), bien que des formes convergentes se trouvent dans d'autres régions à d'autres dates.

Même si ces changements peuvent être liés à la croissance de la population (Powell et al., 2009) en raison de l'amélioration de l'environnement, l'Afrique du Nord reste néanmoins un environnement fortement saisonnier avec une saison sèche marquée (Drake et al., 2011 ; Scerri et al., 2014A), semblable au Sénégal ou au Kenya aujourd'hui. Sur cette base, et en prenant en compte les fluctuations de l'environnement au cours du SIM 5, les changements technologiques ont également été associés à un risque environnemental (Rots et al., 2011 ; Bouzouggar et Barton, 2012). La technologie d'emmanchage est à la

fois flexible et productive (Rots et al., 2011) et des couteaux à pédoncule, des grattoirs et des pointes ont tous été identifiés (Iovita, 2011). De même, des traces d'emmanchement microscopiques ont été révélées sur des foliacés bifaciales et des hachereaux (Rots et al., 2011), tandis que d'autres modifications macroscopiques liées à l'emmanchement tel que l'affinement de la base sont très répandues (Scerri, 2013b).

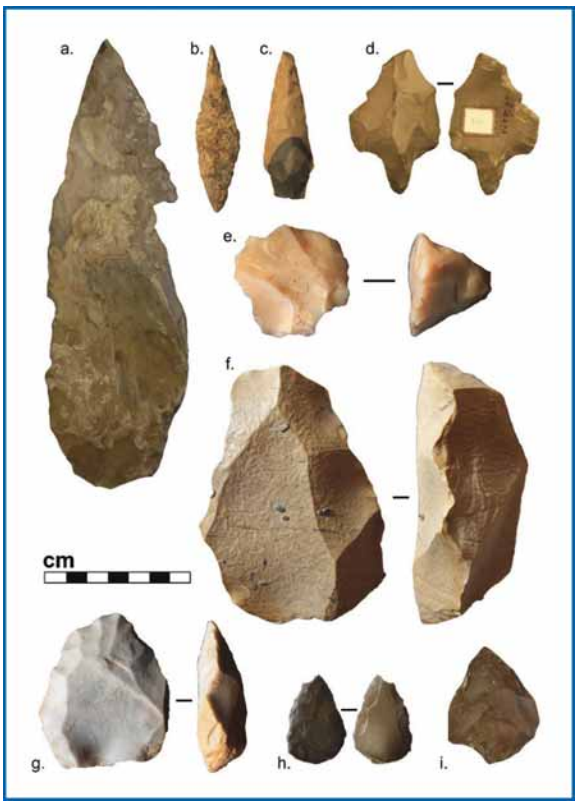


Figure 2 : types et technologies de la mi-MSA distinctifs. **a-c** : divers foliacées bifaciales ; **d** : outil à pédoncule ; **e** : centripète Levalloisien à section conique ; **f** : carotte Levalloisienne Nubienne ; **g** : centripète plat Levalloisien ; **h** : Pointe retouchée ; **i** : Pointe affinée a la base. Reproduit avec la permission du Stone Age Institute et le British Museum.

Il semble donc probable que la croissance de la population et les risques environnementaux aient tous deux joué un rôle dans l'isolement de l'Afrique du Nord et la diversification technologique. Cependant, parallèle à ces changements est une tradition continue du « Moustérien » qui persiste pendant toute la durée du MSA d'Afrique du Nord. Un manque d'études lithiques diachroniques comparatives signifie qu'il est difficile de déterminer si des changements dans les assemblages « Moustérien » existent au début, au milieu ou la fin du MSA en Afrique du Nord. Cependant, de tels assemblages sont également fréquents dans le Sahel et dans certains cas comprennent des outils avec pédoncule (Scerri et al., sous presse A). En outre, les assemblages des outils à pédoncules « atériens » contiennent des denticulés, des pointes retouchées, des objets issus de la technologie levalloisienne et racloirs latéraux courants dans les assemblages « Moustérien ». La situation est similaire en Afrique du nord, où les assemblages du SIM 5 semblent être une continuation des assemblages précédents de type « Moustérien » avec en plus, des éléments de technologie nubienne, des foliacées bifaciales et des objets décrits comme type du Paléolithique supérieur.

Alors que le débat s'est concentré sur ce que serait l'Atérien sans outils à pédoncule (par exemple Dibble et al., 2013), ces discussions sont ancrées dans des attributions industrielles problématiques et souvent subjectives (voir Shea 2014 pour une discussion) qui peuvent cacher des variations plus subtiles. En conséquence, il est difficile d'évaluer le caractère et l'importance de ces changements technologiques. En outre, une riche culture matérielle non-lithique problématise de manière significative la répartition des différents groupes d'industrie sur la base des seuls lithiques. Les assemblages à pédoncule atériens ont été découverts en association avec des restes d'H. sapiens sur plusieurs sites dans le Maghreb (Scerri, 2013a), des outils en os, des pigments (El Hajraoui, 1994 ; Nami et Moser, 2010), l'utilisation structurée de foyer (Schwenninger et al., 2010) et des perles de coquillage apparemment intentionnellement perforées (d'Errico et al., 2009). La plupart de ces caractéristiques sont déjà présentes à la dernière ère interglaciaire, avec des perles apparaissant à ~ 82ka (ibid.). La présence de perles semblables sur plusieurs sites dans le Maghreb soutient également l'hypothèse de l'existence de réseaux, eux-mêmes le résultat d'une sophistication des liens sociaux liée à la croissance démographique.

La présence des premières perles en coquillage à Skhul dans le Levant (Vanhaeren et al., 2006), et en Afrique du Sud, ainsi que d'autres objets de la culture matérielle non-lithique (Henshilwood et al., 2002 ; Henshilwood, 2007) suggère un

modèle polycentrique des origines de la modernité comportementale (Conard, 2008). Ces changements peuvent être observés sur des sites tels que l'île de Sai au Pléistocène moyen, et il est probable que la croissance démographique et les risques environnementaux ont largement contribué à un développement accéléré durant la dernière ère interglaciaire. Dans ce contexte, la caractérisation de la variation des assemblages lithiques d'Afrique du Nord au SIM 5 nécessite un examen à la fois écologique et heuristique. Tout d'abord, il est peu probable que de tenter d'identifier les similitudes et les différences entre les assemblages sur la seule base des différentes attributions industrielles soit judicieux. Après un siècle d'étude, l'Atérien a continué d'éluder une définition basée sur ce seul modèle, autrement que par la présence d'outils à pédoncule. La situation est identique à d'autres industries, telles que le complexe nubien. Deuxièmement, l'amélioration de la résolution des reconstructions climatiques permet maintenant d'intégrer ces informations lors de la quantification des variations de culture matérielle, ce qui est particulièrement important lors de l'élaboration des modèles de dispersion humaine à l'intérieur ou au-delà de l'Afrique.

Dans une étude pilote, pour tenter de comprendre les variations au sein de l'Atérien, trois assemblages atériens et trois assemblages non-atériens (MSA et complexes nubiens) de toute l'Afrique du Nord ont été comparés (Scerri 2013a). Il était attendu que les similitudes et les différences seraient en corrélation avec l'utilisation de ces attributions, reflétant les différences observées dans les analyses qualitatives. Au lieu de cela, les similitudes et les différences semblent être reparties géographiquement et en corrélation avec le patchwork environnemental du SIM 5 en Afrique du Nord. Une deuxième étude, comparant la distribution et l'organisation des modifications d'emmanchement dans quinze assemblages atériens et non-atériens à travers l'Afrique du Nord, a constaté que les différences pouvaient être corrélées avec les grandes régions géographiques (Scerri, 2013b). Afin de voir si les résultats peuvent être reproduits dans une étude intégrée plus large, dix-sept assemblages ont été comparés pour tous les attributs lithiques et les résultats ont été intégrés à un nouveau modèle spatial et temporel de paléoclimats pour le SIM 5 en Afrique du Nord (Scerri et al., 2014A) (**Figure 3**). Les analyses lithiques ont suivi un modèle validé par des études expérimentales

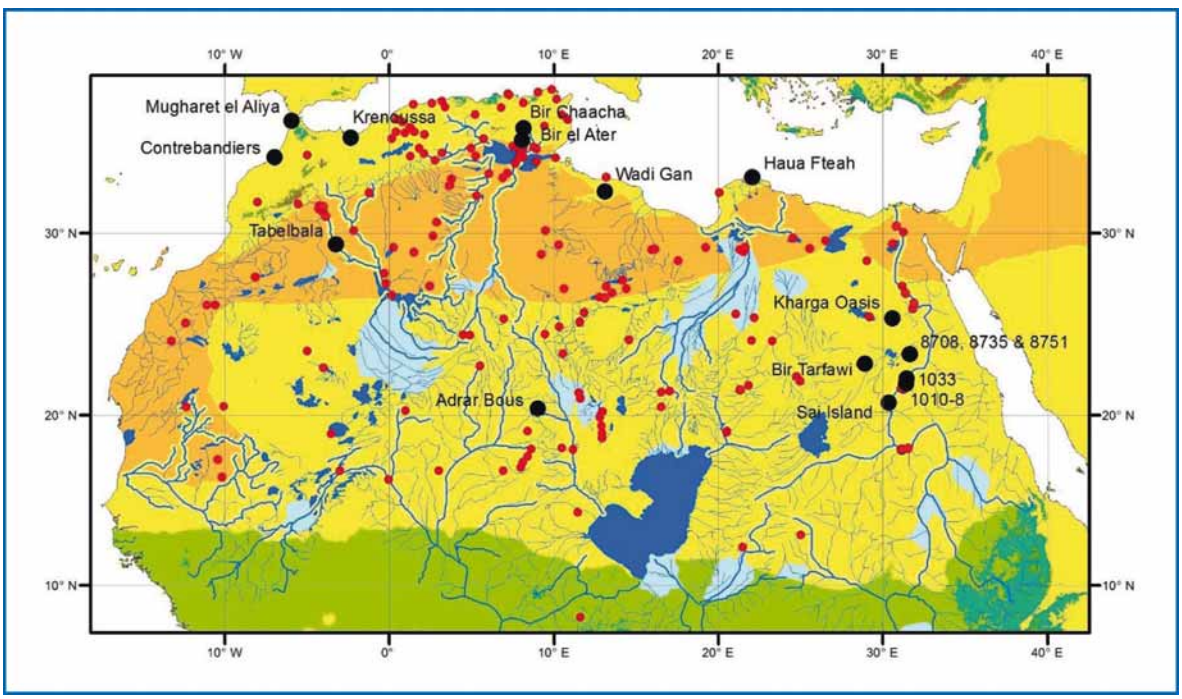


Figure 3 : Modèle de paléoclimats de SIM 5 en Afrique du Nord (après Scerri et al., 2014a.).

(Scerri et al., sous presse b) et plusieurs groupes technologiques qui ne sont pas en corrélation avec les industries nommées ont été identifiés. Au lieu de cela, les groupes semblent être géographiquement rassemblés, de sorte que plus des assemblages sont éloignés, plus ils sont différents. Toutefois, l'étude a également montré que cela n'est pas toujours le cas. L'intégration de ces résultats avec le modèle de paléoclimats a révélé que ces exceptions concernaient les assemblages provenant de sites reliés par des couloirs paléo-hydrologiques (Scerri et al., 2014a).

La duplication des résultats par différentes méthodes et la répartition spatiale et le caractère des similitudes et des différences sont ici présentés comme une indication des modes de migration. Plus précisément, le modèle paléo-climatique a identifié des goulots d'étranglement et des corridors écologiques qui se reflètent également dans les analyses de migrations faunistiques (Scerri et al., 2014A). Les couloirs paléo-hydrologiques ont parfois formé des réseaux, mais peuvent aussi avoir conduit à des « impasses » écologiques, créant des niches environnementales riches mais isolées. Ce patchwork écologique est la probable cause d'une structure démographique forte, un modèle qui a également été proposé pour l'Afrique au Pléistocène tardif sur la base d'autres éléments (Gunz et al., 2009 (Scerri et al., 2014A.) ; Scally et Durbin, 2012).

4. Discussion

Sur la base de ces résultats, l'Afrique du Nord est probablement isolée du reste du continent au SIM 5, à l'exception possible de l'Afrique de l'Est. La ré-expansion des populations des zones de refuge d'Afrique du Nord et certaines migrations sub-sahariennes semblent avoir pour résultat une structure de métapopulation dans laquelle les populations vivaient dans un éloignement relatif les unes des autres. La distance est probablement le facteur le plus fort de l'isolement, avec des assemblages au nord-est et au nord-ouest d'Afrique présentant les différences les plus fortes. Les assemblages de l'Afrique du Nord centrale, comme l'Adrar Bous, semble comporter des éléments technologiques distinctifs à la fois du nord et du nord-ouest de l'Afrique, ce qui n'a été identifié dans aucun autre assemblage. (Scerri, en revue b).

Il est probable que l'identification de ces modèles spatiaux représente l'étendue des secteurs d'alimentation et de comportements ainsi que la limite des contacts entre les différentes populations responsables des matériaux déposés. Bien que l'Afrique du Nord soit un très grand territoire, ces distances sont parcourues lors des migrations saisonnières de chasseurs-cueilleurs modernes (Kelly, 1995). Une nouvelle évaluation de ces hypothèses grâce à des modèles et des simulations fournira de plus amples informations, des estimations plus précises de la taille de la population et de la chronologie seront nécessaires. En attendant, il est remarquable que les preuves archéologiques et les traceurs paléo-environnementaux supportent les hypothèses émergentes, indépendamment formulées à partir de la génétique. Selon un certain nombre d'études génétiques récentes (par exemple Scally et Durbin, 2012 ; Veeramah et Marteau, 2014 ; Schiffels et Durbin, 2014), les premières populations d'H. sapiens en Afrique du Nord sont caractérisées par une grande structure. En outre, il semble actuellement que la scission entre les Africains et non-Africains a commencé en Afrique sur une période étendue de 100 000 années (Schiffels et Durbin, 2014). Ce modèle présente une séparation de la population progressive en Afrique et implique un contact génétique partiel sur une longue durée. Le caractère distinctif du MSA nord-africain suggère également que cette région a été partiellement isolée du reste de l'Afrique, et a peut-être reçu un certain afflux de population de l'Afrique de l'Est et de l'Afrique de l'Ouest dans les parties de l'Est et Ouest de l'Afrique du Nord.

Malgré cet isolement, les populations d'Afrique du Nord sont susceptibles d'avoir prospéré et de s'être étendues au-delà de l'Afrique. L'augmentation du nombre des sites du SIM 5 par rapport à des sites plus anciens est évidente et les changements marqués dans les données archéologiques sont indicatives de l'augmentation de la population dans les conditions environnementales améliorées. Que ces populations d'Afrique du Nord aient migré hors d'Afrique est encore à déterminer. Les origines des hominidés levantins de Skhul et Qafzeh sont incertaines, mais des études comparatives de la morphologie du squelette ont suggéré que ces spécimens présentent les mêmes variations que celles des contextes atériens en Afrique du Nord (Harvati et Hublin, 2012 ; Reyes-Centeno et al., 2014). D'autres caractéristiques technologiques du MSA africain ont également été découvertes en

Eurasie (par exemple Usik et al., 2013), mais un manque d'analyses quantitatives signifie que la convergence des processus technologiques ne peut être exclue avec confiance. La seule comparaison quantitative de la péninsule arabique au Paléolithique moyen et des assemblages du MSA nord-africains suggère à la fois une complexité démographique et de fortes similitudes entre les industries (Scerri et al., 2014b). Sur la base de ces éléments, il semble donc possible que ces populations puissent avoir migré du Nord et peut-être d'Afrique du Sud à plusieurs reprises (Groucutt et al., sous presse). Cependant, la forte structure de la population semble avoir limité la distribution d'outils à pédoncule à l'ouest du Nil (Scerri, 2013). À ce jour, aucun outil à pédoncule au Paléolithique moyen n'a été trouvé dans le Levant ou la Péninsule Arabique (Scerri, 2012).

5. Conclusion

La recherche et les données les plus récentes suggèrent que l'augmentation de la population et l'instabilité de l'environnement ont tous deux joué un rôle important dans la démographie du Pléistocène en Afrique du Nord. En particulier, les différences écologiques entre le biome d'Afrique du Nord et le reste du continent, y compris ses fluctuations environnementales dramatiques, ont peut-être conduit à l'isolement relatif des populations vivant dans cette région du reste de l'Afrique. Ceci semble avoir conduit au développement de technologies distinctes au niveau régional, qui reflètent également les modèles de dispersion et de structure de la population de H. sapiens en Afrique du Nord dans le SIM 5. Toutefois, l'extension du biome nord-africain en Asie du sud-ouest a probablement été le catalyseur de plusieurs migrations d'Afrique du nord vers le Levant, la Péninsule Arabique et le reste de l'Asie du sud-ouest, où ils sont entrés en contact avec les Néandertaliens (Green et al., 2010). Le caractère de cette structure de métapopulation est également susceptible d'avoir catalysé des développements culturels, tels que la capacité de maintenir des réseaux de longue distance grâce à la culture matérielle (Scerri, en examen b).

Bien que la recherche future fournira les données nécessaires à des études plus précises, et incluant des modèles paramétrés, la complexité démographique et culturelle du MSA d'Afrique du Nord, en particulier pendant le SIM 5, souligne l'importance de cette région pour la reconstruction des tendances démographiques passées.

Remerciements

Je souhaiterai remercier la Fondation Fyssen d'avoir soutenu ce projet de recherche et Sarah Mallet pour son aide précieuse dans la traduction de ce texte en français.

Bibliographie

- Atkinson, Q., Gray, R. D and Drummond, A. J. 2009. Bayesian coalescent inference of major human mitochondrial DNA haplogroup expansions in Africa. *Proc. R. Soc. B* 22, 276, no. 1655 367-373.
- Bouzouggar, A. and Barton, R. N. E. 2012. The Identity and Timing of the Aterian in Morocco. In J-J. Hublin and S. McPherron (eds), *Modern Origins: A North African Perspective*, 93-105. Springer.
- Caton-Thompson, G. 1946. The Aterian Industry: Its Place and Significance in the Palaeolithic World. *The Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britian and Ireland*, 76(2), 87-130.
- Conard, N. 2008. A Critical View of the Evidence for a Southern African Origin of Behavioural Modernity. *South African Archaeological Society Goodwin Series* 10, 175–179.
- Dibble, H. L., Aldeias, V., Jacobs, Z., Olszewski, D. I., Rezek, Z., Lin, S. C., Alvarez-Fernández, E., Barshay-Szmidt, C. C., Hallett-Desguez, E., Reed, D., Reed, K., Richter, D., Steele, T. E., Skinner, A., Blackwell, B., Doronicheva, E. and El-Hajraoui, M. 2013. On the industrial attributions of the Aterian and Mousterian of the Maghreb. *Journal of Human Evolution* 64, 194-210.
- Drake, N. A, Blench, R. M, Armitage, S. J, Bristow, C. S, and White, K. H. 2011. Ancient watercourses and biogeography of the Sahara explain the peopling of the desert. *PNAS* 108, 358-462.
- Drake, N. A., Breeze, P. and Parker, A. 2013. Palaeoclimate in the Saharan and Arabian Deserts during the Middle Palaeolithic and the potential for hominin dispersals. *Quaternary International* 300, 48-61.
- d'Errico, F., Vanhaeren, M., Barton, N., Bouzouggar, A., Mienis, H., Richter, D., Hublin,

J. J., McPherron S. and Lozouet P. 2009. Additional Evidence on the use of Personal Ornaments in the Middle Palaeolithic of North Africa. *PNAS* 106, 16051-16056.

• Green, R. E., Krause, J., Briggs, A. W., Maricic, T. et al. 2010. A Draft Sequence of the Neanderthal Genome. *Science* 328, 710-722.

• Groucutt, H.S , Petraglia, M.D, Bailey, G., Scerri, E.M.L., Thomas, M.G, Parton, A., Clark-Balzan, L., Jennings, R., Lewis, L., Blinkhorn, J., Drake, N.A., Breeze, P., Boivin, N., Inglis, R.H., Devès, M.H., Meredith-Williams, M., Scally, A. Rethinking the dispersal of *Homo sapiens* out of Africa. *Evolutionary Anthropology*

• Guichard, J. and Guichard, G. 1965. The Early and Middle Palaeolithic of Nubia: A preliminary report. In F. Wendorf (ed.), *Contributions to the Prehistory of Nubia*, 57-166. Southern Methodist University Press, Dallas.

• Gunz, P, Bookstein, F. L, Mitteroecker, P, Stadlmayr, A, Seidler, H, and Weber, G. W. 2009. Early modern human diversity suggests subdivided population structure and a complex out-of-Africa scenario. *PNAS,* 106, 6094-6098.

• El Hajraoui, M. A. 1994. L'Industrie osseuse atérienne de la Grotte d'el Mnasra. *Préhistoire Anthropologie Méditerranéennes* 3, 91-94.

• Harvati, K. and Hublin, J-J. 2012. Morphological continuity of the face in the late Middle and Upper Pleistocene hominins from northwestern Africa – A 3D geometric morphometric analysis. In J.-J. Hublin and S. McPherron (eds.), *Modern Origins: A North African Perspective,* 179-188. Springer: Dordrecht.

• Henshilwood, C., d'Errico, F., Yates, R., Jacobs, Z., Tribolo, C., Duller, G. A. T., Mercier, N., Sealy, J. C., Valladas, H., Watts, I. and Wintle, A. G. 2002. Emergence of Modern Human Behavior: Middle Stone Age Engravings from South Africa. *Science* 295, 1278-1280.

• Henshilwood, C.S. 2007. Fully symbolic sapiens behaviour: Innovation in the Middle Stone Age at Blombos Cave, South Africa. In C. Stringer and P. Mellars (eds.), *Rethinking the Human Revolution: New Behavioural and Biological Perspectives on the Origins and Dispersal of Modern Humans,* 123-132. MacDonald Institute Research Monograph series: Cambridge, University of Cambridge Press.

• Hublin, J.-J. 1992. Northwest African Middle Pleistocene hominids and their bearings on the emergence of Homo sapiens. In, Barham and Robson-Brown (eds.), *Human Roots: Africa and Asia in the Middle Pleistocene*, 99-121. Western Academic and Specialist Press: Bristol.

• Iovita, R. 2011. Shape Variation in Aterian Tanged Tools and the Origins of Projectile Technology: a Morphometric Perspective on Stone Tool Function. *PLoS ONE* 6: e29029. doi:10.1371/journal.pone.0029029

• Jacobs, Z., Roberts, R. G., Nespoulet, R., El Hajraoui, M. E. and Débenath, A. 2012. Single-grain OSL chronologies for Middle Palaeolithic deposits at El Mnasra and El Harhoura 2, Morocco: Implications for Late Pleistocene human-environment interactions along the Atlantic coast of northwest Africa. *Journal of Human Evolution* 62, 377-394.

• Kelly, R. L. 1995. *The Lifeways of Hunter-Gatherers: the foraging spectrum*. Cambridge University Press, Cambridge.

• Kleindienst, M. 2001. What is the Aterian? The view from Dakhleh Oasis and the Western Desert, Egypt. In C. Marlow and A. J. Mills (eds) *The Oasis Papers 1: The Proceedings of the first conferences of the Dakhleh Oasis Project*. Oxford: Oxbow Books, 1-42.

• Kuman, K. and Inbar, M. 1999. Palaeoenvironments and Cultural Sequence of the Florisbad Middle Stone Age Hominid Site, South Africa. *Journal of Archaeological Science* 26, 1409-1425.

• Nami, M. and Moser, J. 2010. *La Grotte d'Ifri n'Ammar Tome 2, Le Paleolithique Moyen*. Forschungen Zur Archaologie Aussereuropaischer Kulturen.

• Powell, A., Shennan, S. and Thomas, M. G. 2009. Late Pleistocene Demography and the Appearance of Modern Human Behaviour. *Science* 324, 1298-1310.

• Ramos, J., Bernal, D., Dominguez-Bella, S., Calado, D., Ruiz, B., Gil, M. J., Clemente, I., Duran, J. J., Vijande, E. and Chamorro, S. 2008. The Benzu rockshelter: a Middle Palaeolithic site on the North African coast. *Quaternary Science Reviews* 27, 2210-2218.

• Ramos Muños J., Bernal Casasola D., Vijande Vila E. et al. 2013. El Abrigo y la cueva de Benzú. Cádiz: Universidad de Cádiz Press. Reyes-Centeno, H., Ghirotto, S., Détroitc, F.,

Grimaud-Hervéc, D., Barbujanib, G., Harvati, K. 2014. Genomic and cranial phenotype data support multiple modern human dispersals from Africa and a southern route into Asia. *PNAS* 111, 7248–7253.

• Reynolds, T. 2013. The Middle Palaeolithic of Cyrenaica: is there an Aterian at the Haua Fteah and does it matter? *Quaternary International* 300, 171-181.

• Richter, D, Moser, J, Nami, M, Eiwanger, J and Mikdad A. 2010. New chronometric data from Ifri n'Ammar (Morocco) and the chronostratigraphy of the Middle Palaeolithic in the Western Maghreb. *Journal of Human Evolution* 59, 672-679

• Rots, V., Van Peer, P. and Vermeersch, P. M. 2011. Aspects of tool production, use, and hafting in Palaeolithic assemblages from Northeast Africa. *Journal of Human Evolution* 60, 637-664.

• Sahle Y, Morgan LE, Braun DR, et al. 2014. Chronological and Behavioural contexts of the earliest Middle Stone Age in the Gademotta formation, main Ethiopian rift. *Quaternary International* 331: 6-19.

• Scally, A. and Durbin, R. 2012. Revising the human mutation rate: implications for understanding human evolution. *Nature Reviews Genetics* 13, 745-753.

• Scerri, E. M. L. 2012. A new stone tool assemblage revisited: reconsidering the "Aterian" in Arabia. *Proceedings of the Seminar for Arabian Studies* 42, 357-370.

• Scerri, E. M. L. 2013a. The Aterian and its place in the North African Middle Stone Age. *Quaternary International* 300, 111-130.

• Scerri, E. M. L. 2013b. On the spatial and technological organisation of hafting modifications in the North African Middle Stone Age. *Journal of Archaeological Science* 40, 4234-4248.

• 2014a Scerri, E. M. L., Drake, N., Jennings, R., Groucutt, H. S., Earliest Evidence for the Structure of Homo sapiens Populations in Africa. *Quaternary Science Reviews* 101, 207-216

• Scerri E. M. L., Groucutt H. S., Jennings, R., Petraglia, M. D. 2014b. Unexpected technological heterogeneity in northern Arabia indicates complex Late Pleistocene demography at the gateway to Asia. *Journal of Human Evolution* 75, 125-142.

• Scerri, E.M.L., Blinkhorn, J., Groucutt, H.S., Niang, K. In Press a. The Middle Stone Age of the Senegal River Valley. *Quaternary International*.

• Scerri, E.M.L., Blinkhorn, J., Gravina, B., Delagnes, A. In Press b. Can lithic attribute analyses identify discrete reduction trajectories? A quantitative study using refitted lithic sets. *Journal of Archaeological Method and Theory*.

• Scerri, E.M.L. *In Review a.* Rethinking the North African Middle Stone Age.

• Scerri, E.M.L. *In Review b.* Evidence for early long-distance aggregations of *Homo sapiens*.

• Schiffels, S. and Durbin, R. 2014. Inferring human population size and separation history from multiple genome sequences. *Nature Genetics* 46, 919-925.

• Schwenninger, J-L, Collcutt, S. N, Barton, N, Bouzouggar, A, Clark-Balzan, L, El Hajraoui, M. A, Nespoulet, R and Débenath, A. 2010. A new luminescence chronology for Aterian cave sites on the Atlantic Coast of Morocco. In E. A. A Garcea (ed.) *South-Eastern Mediterranean Peoples Between 130,000 and 10,000 Years Ago*, 18-36. Oxbow Books, Oxford.

• Shea, J.J. 2014. Sink the Mousterian? Named stone tool industries (NASTIES) as obstacles to investigating hominin evolutionary relationships in the Later Middle Paleolithic Levant. *Quaternary International* 350, 169-179.

• Smith, M. 2013. *The Archaeology of Australia's Deserts*. Cambridge University Press: Cambridge.

• Usik, V., Rose, J. I., Hilbert, Y. H., Van Peer, P. and Marks, A. E. 2013. Nubian Complex reduction strategies in Dhofar, Southern Oman. *Quaternary International* 300, 244-266.

• Van Peer, P., Fullagar, R., Stokes, S., Bailey, R. M., Moeyersons, J., Steenhoudt, F., Geerts, A., Vanderbeken, T., De Dapper, M. and Geus, F. 2003. The Early to Middle Stone Age Transition and the Emergence of Modern Human Behaviour at site 8-B-11, Sai Island, Sudan. *Journal of Human Evolution* 45, 197-193.

• Van Peer P., Rots V., Vroomans J.M. 2004. A story of colourful diggers and grinders: The Sangoan and Lupemban at the site 8-B_11, Sai Island, Northern Sudan. Before Farming 3: 1-28.

• Vanhaeren, M., d'Errico, F., Stringer, C., James, S. L., Todd, J. and Mienis, H. K. 2006. Middle Paleolithic Shell Beads in Israel and Algeria. *Science* 312, 1785-1788.

• Van Peer, P., Vermeersch, P. M. and Paulissen, E. 2010. *Chert Quarrying, Lithic Technology, and a Modern Human Burial at the Palaeolithic Site of Taramsa 1, Upper Egypt* (Egyptian Prehistory Monographs, vol. 5.). Leuven University Press, Leuven.

• Veeramah, K.R., Hammer, M.F. 2014. The impact of whole-genome sequencing on the reconstruction of human population history. *Nature Reviews Genetics* 15, 149-162.

Introduction

The North African Middle Stone Age (MSA) is thought to have begun ~250 thousand years ago (ka) (Ramos et al., 2008), either with or shortly before the Marine Isotope Stage 7 (MIS 7, ~243) interglacial. The transition is characterised by the appearance of core and flake technologies, sometimes with "heavy duty" components such as core axes and limited lanceolate points (Van Peer et al., 2003). The chronology and character of the technology is consistent with the dispersal of *Homo sapiens* (*sensu lato*) from sub-Saharan or East Africa, where similar MSA technology is older. However, the variability of the early MSA across Africa is not well understood and it is therefore difficult to link the beginnings of the early MSA in North Africa with any specific African region. Variability of the limited, dated early MSA across North Africa at present suggests that several source regions may have played a role in populating a newly ameliorated Sahara (Scerri, in review a). However, the technology is consistently described as "Mousterian" throughout most of the early MSA up to the end of MIS 6 (~145ka) (Richter et al., 2010), with apparently little diachronic changes.

The clearest indication of technological change in the MSA is associated with the MIS 5 interglacial, however (~130ka). New and regionally distinctive stone tool (lithic) forms emerged with the Last Interglacial, together with a non-lithic material culture consisting of bone tools and personal ornamentation (d'Errico et al., 2009; Scerri, 2013a). The origins and demographic context of these changes remain poorly understood, however. Similarly, the variation and extent of these changes across North Africa has remained unclear, limiting the extent to which the data can be used to test explicit hypotheses regarding the emergence of "modern behaviour" and dispersals out of Africa. This paper summarises and reviews a number of recent insights on the character and significance of the changes in the archaeological record associated with MIS 5.

The early MSA and the context of change

The early MSA in North Africa remains extremely poorly understood. This is in part due to a lack of securely excavated and dated sites, but also in part due to an ongoing lack of comparative research. The key early sites are currently the Benzu Rockshelter, Ifri n'Ammar and Jebel Irhoud in northeast Africa (early ages of ~250, ~171 and ~160ka respectively) and Bir Tarfawi and Sai Island in northeast Africa (early ages of ~220ka and ~223ka respectively). The technology associated with the early MSA sites in northwest Africa is predominantly described as "Mousterian", featuring discoidal and Levallois technology, side and end scrapers, and varying frequencies of denticulates and retouched points. In northeast Africa, core axes and limited bifacial lanceolates have been found (Van Peer et al., 2003) in addition to the technology and tool types found in the northwest. These assemblages have been described as "Sangoan" and "Lupemban" (Van Peer et al., 2003), however the use of these terms masks the poorly understood variability of the early MSA both in North Africa and the rest of the continent (**Figure 1**). While links with

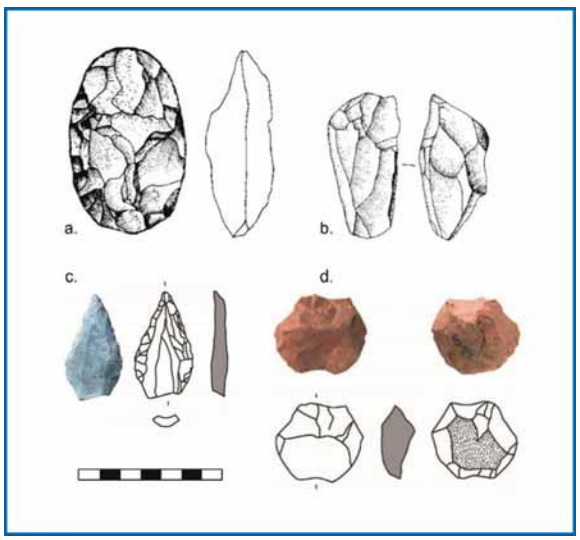


Figure 1: Early MSA technology, **a**: core axe (Van Peer et al., 2004); **b**: prismatic blade core (Van Peer et al., 2004); **c**: retouched point (Ramos et al. 2013); **d**: Levallois core (Ramos et al., 2013).

equatorial Africa are entirely possible, it should be noted that these early MSA assemblages in northeast Africa also feature a number of differences to the classic Sangoan and Lupemban assemblages elsewhere (Scerri, in review).

Rather than embarking on debates regarding industrial nomenclatures, given the lack of dated sites and comparative research, examining the patterning of existing dates and locations of sites may be more fruitful for attempting to understand the origins of the North African MSA. The earliest dates appear to be associated with the MIS 7 interglacial, a period in which parts of the Sahara became environmentally ameliorated and transformed into semi-arid grasslands. Although the distribution of ameliorated areas is not well understood in comparison to the MIS 5 interglacial, it seems consistent with the available data that refugial areas were the most attractive locations, and may therefore have expanded into corridors during this time. These areas include the Maghreb coastal and hinterland regions, which even during arid periods feature more rainfall than the desert and its peripheries, and the Nile Valley, which extends into East Africa. Both these areas are likely to have become key areas for dispersal during interglacials and key refuge areas during glacial periods. The earliest MSA dates in North Africa are associated with the Maghreb and the Nile Valley with the beginning of the MIS 7 interglacial. However, there is evidence for continued occupation in glacial MIS 6 (Van Peer et al., 2003; Richter et al., 2010). Palaeoenvironmental studies now also demonstrate that these areas also experienced localised humid episodes during MIS 6 (Drake et al., 2013), emphasising the evidence for the role of the Nile Valley and the Maghreb as refuge areas. Smaller refuge areas, such as the Jebel Akhdar Mountains in Cyrenaica, Libya, are also likely to have played an important role in population continuity (Reynolds, 2013).

Early MSA dates from regions peripheral to the Sahara are unfortunately lacking. There are no early dates from any sites in the Sahel. However, early MSA evidence is abundant in East Africa. In particular, Nubian Levallois cores, which are found at Sai Island from the Last Interglacial, have been dated to between ~183-105ka at Gademotta in East Africa (Sahle et al., 2014). Given the course of the Nile, it seems likely that East Africa was the region of origin of some of the source populations which moved into North Africa. However, because Nubian cores are not found in North Africa before the Last Interglacial, it is unclear whether East Africa was the dominant centre for source populations in the early MSA. Others have pointed towards equatorial Africa (Caton-Thompson, 1946; Kleindienst, 2001; Van Peer et al., 2003). Regardless of the exact centres of origin, it seems likely that the desert peripheries between the Sahel and forested zones were colonised by the early *H. sapiens* by the beginning of the MSA in Africa. There is abundant contemporary evidence of human occupation of such environments in southern Africa (e.g., Kuman and Inbar, 1999).

Colonisation of the desert peripheries means that human populations could rapidly move into what had been desert during times of temporary environmental amelioration, even on decadal scales that may not leave any mark in the palaeoenvironmental record. While such factors emphasise the different chronological dynamics of archaeological and palaeoenvironmental data, they are also analogous to well-documented aridland colonisation events elsewhere (e.g. in Australia, see Smith, 2013). The low carrying-capacity of arid and semi-arid regions has the effect of increasing the extent of foraging and ultimately, dispersal. Using a model of 3% population growth per annum, Smith (2013) has argued that the Australian desert interior could have been populated by 25,000 people in 150 years with a starter population of 500 people at the peripheries. While the exact population dynamics remain unknown, the point is that a modest population growth can result in significant population expansion over a relatively short period of time in arid and semi-arid environments. It is therefore likely that the early MSA in North Africa is associated with the northwards dispersal of populations living in East and West-Central Africa whose environments also extended northwards during temporary or longer-term periods of environmental amelioration in the Sahara.

These population sizes are likely to have been small (Atkinson et al., 2009). It is also likely that these populations were taxonomically early *H. sapiens*, perhaps similar to the Jebel Irhoud type (Hublin, 1992). At Sai Island in northern Sudan,

there is evidence of pigment use from ~223ka and evidence of plant processing behaviour from ~182ka (Van Peer et al., 2003). At Sai Island there have even been indications of a structured use of space (ibid). Technologically, beyond the shift from the Early Stone Age (ESA) to the MSA and the gradual replacement of large cutting tools with a flake-based technology, it is difficult to evaluate the extent of technological diversity and change within the early MSA. Populations may have been small and fragmented by MIS 6, and the initial extent of population growth in MIS 7 is difficult to assess given the limited knowledge of the extent of environmental amelioration in MIS 7. However, it seems likely that by the Last Interglacial large parts of North Africa had become depopulated. Extensive environmental amelioration from ~130ka (Drake et al., 2011) therefore opened up new areas both to populations at the desert edge in sub-Saharan Africa as well as refugial areas in North Africa itself.

MIS 5 and shift towards demographic and cultural complexity

With the Last Interglacial, the major part of the Sahara Desert was transformed into grasslands and savannah ecozones comprising a dense network of lakes and rivers whose peripheries were likely to have been more forested (Drake et al., 2011). These dramatic environmental changes are likely to have resulted in population growth. Most dated MSA sites in North Africa have early occupation layers associated with the Last Interglacial (e.g., Schwenninger et al., 2010; Jacobs et al., 2011; Dibble et al., 2013) and the earliest of these MIS 5 dates are located in the Maghreb and the Nile Valley where it is likely that refugial populations persisted through MIS 6. These MIS 5 sites are also associated with significant technological changes: the appearance of tanged or stemmed tools of various types, a diversity of bifacial foliate forms, "Y" shaped tools, Nubian Levallois technology (see Guichard and Guichard, 1965) and widespread hafting (Rots et al., 2011; Scerri 2013a, 2013b) (**Figure 2**). These changes are significant both because they represent entirely new forms, as well as elaborations on previous themes (e.g. foliates) and because they seem to be distinctive solely to North Africa. In particular tanged tools, perhaps the most iconic lithic type of the North African MSA are not found in East Africa, sub-Saharan Africa or the Arabian Peninsula (Scerri, 2012) at this time, although convergent forms are found in other regions at different times.

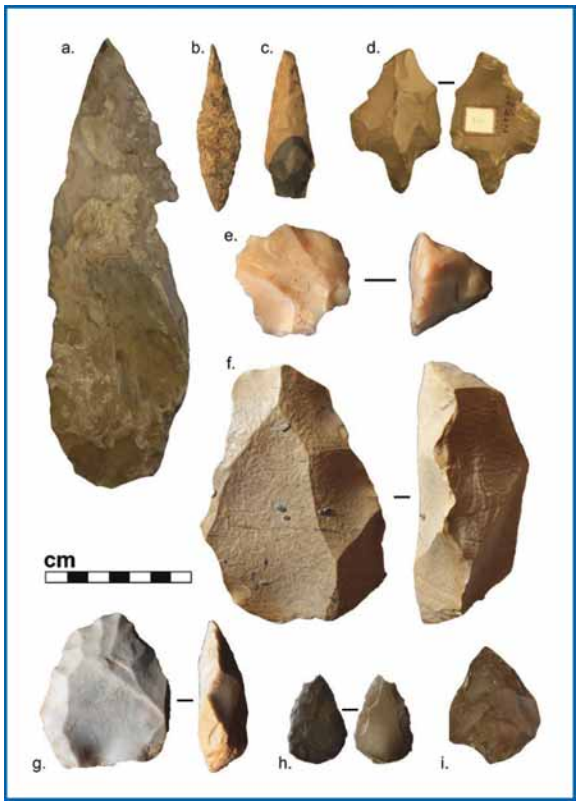


Figure 2: Distinctive types and technologies of the mid-MSA. **a-c**: various bifacial foliates; **d**: tanged tool; **e**: centripetal preferential Levallois core with conical cross section; **f**: Nubian Levallois core; **g**: flat centripetal preferential Levallois core; **h**: retouched point; **i**: basally thinned point. Reproduced with kind permission from the Stone Age Institute and the British Museum.

While these changes can be linked to population growth (Powell et al., 2009) as a function of environmental amelioration, North Africa also remained a strongly seasonal environment with a pronounced dry season (Drake et al., 2011; Scerri et al., 2014a), similar to that found from Senegal to Kenya today. On this basis, and together with the environmental fluctuations over the course of MIS 5, the technological changes have also been linked to environmental risk (Rots et al., 2011; Bouzouggar and Barton, 2012). Hafted technology is highly flexible as well as productive (Rots et al., 2011) and tanged knives, scrapers and

points have all been identified (Iovita, 2011). Similarly, bifacial foliates and core axes have been identified with microscopic traces of hafting (Rots et al., 2011), while more macroscopic hafting modifications such as basal thinning and shouldering are widespread (Scerri, 2013b).

It therefore seems likely that population growth and environmental risk both played a role in isolating North Africa as well as driving technological diversification there. However, juxtaposed against these changes is a continued "Mousterian" tradition that persists for the entire duration of the North African MSA. A lack of comparative diachronic lithic studies has meant it is difficult to determine whether any changes in "Mousterian" assemblages are evident between the early, mid and late MSA in North Africa. However, such assemblages are also common in the Sahel and in some cases feature tools with incipient tangs (Scerri et al., in press A). Furthermore, tanged "Aterian" assemblages feature denticulates, retouched points, Levallois technology and side scrapers common in "Mousterian" assemblages. The situation is similar in northeast Africa, where MIS 5 assemblages appear to be a continuation of previous "Mousterian" type assemblages with additional Nubian technology, bifacial foliates and what are described as "Upper Palaeolithic" types.

While debate has focused on what the Aterian would look like "without tanged tools" (e.g. Dibble et al., 2013), such discussions are rooted in problematic and often subjective industrial attributions (see Shea 2014 for discussion) which may obfuscate finer-scale variability. As a result, it has been difficult to assess the character and significance of these technological changes. Furthermore, a rich non-lithic material culture significantly problematizes the division of industry groups on the basis of lithics alone. Tanged "Aterian" assemblages have been found in association with the remains of *H. sapiens* at several sites in the Maghreb (Scerri, 2013a), bone tools and pigments (El Hajraoui, 1994; Nami and Moser, 2010), the structured use of hearths (Schwenninger et al., 2010) and apparently intentionally perforated shell beads (d'Errico et al., 2009). The appearance of most of these features is in place by the Last Interglacial, with beads appearing at ~82ka (ibid). The presence of similar beads at several sites in the Maghreb is also argued to reflect social networks, themselves an outcome of increasing social sophistication relating to population growth.

The presence of early shell "beads" at Skhul in the Levant (Vanhaeren et al., 2006) as well as in South Africa, together with other non-lithic material culture artefacts (Henshilwood et al., 2002; Henshilwood, 2007) gives support to a polycentric origins model for behavioural modernity (Conard, 2008). The glimmers of these changes can be observed at sites such as Sai Island in the Middle Pleistocene, and it is likely that demographic growth and environmental risk significantly contributed to an accelerated development from the Last Interglacial. Within this context, characterising the variability of North African MIS 5 lithic assemblages requires consideration of both ecology and heuristics. Firstly, it is unlikely that attempting to identify similarities and differences between assemblages on the basis of different industrial attributions alone will be successful. After a century of study, the Aterian has continued to evade definition under this model, other than the presence of tanged tools. The situation is identical with other proposed industries, such as the Nubian Complex. Secondly, with the increased resolution and information available from the palaeoenvironmental record, it is difficult to exclude these data when quantifying material culture variation. This is particularly the case when trying to construct models of human dispersal within or beyond Africa.

In a pilot study attempting to understand variation within the Aterian, three Aterian assemblages and three non-Aterian (MSA and Nubian Complex) assemblages from across North Africa were compared (Scerri 2013a). The expected result anticipated that similarities and differences would correlate with the use of these terms, as a reflection of observed differences in qualitative analyses. Instead, similarities and differences appeared to be geographically structured and perhaps correlated with the environmental patchwork of MIS 5 North Africa. A second study, comparing the distribution and organisation of hafting modifications in fifteen Aterian and non-Aterian assemblages across North Africa found that differences could be correlated with broad geographic regions (Scerri, 2013b). In order to see if the results could be replicated in a larger more integrated study, seventeen

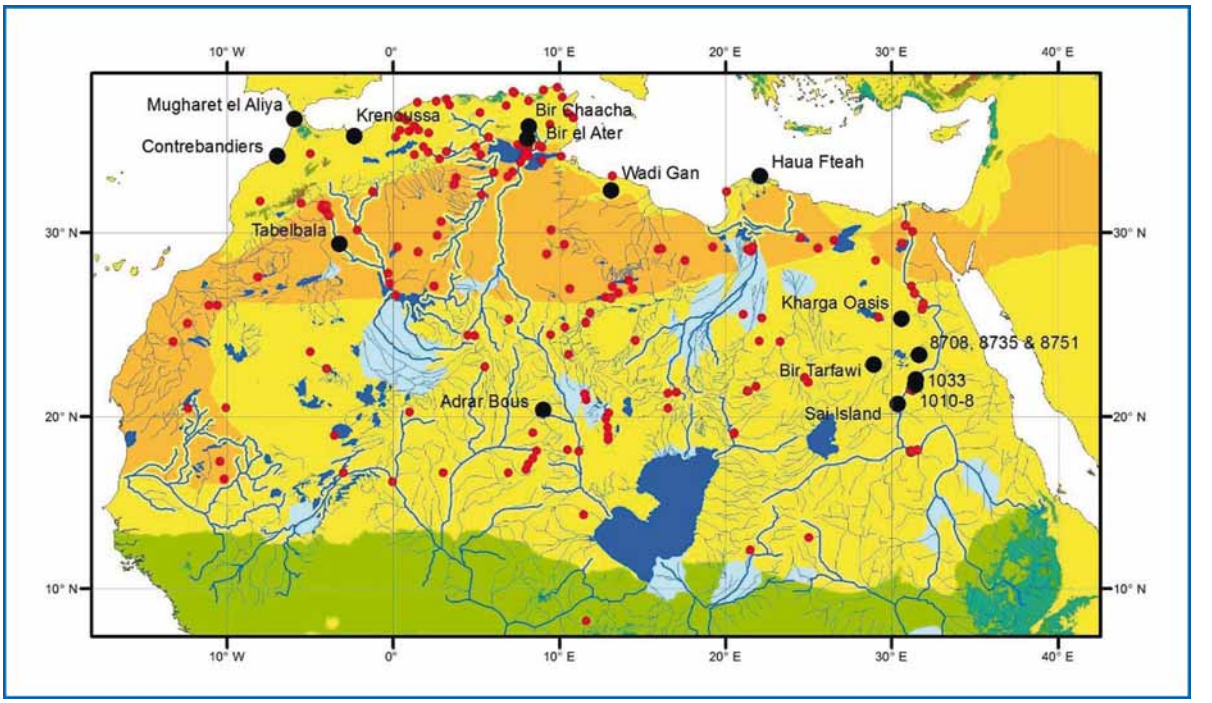


Figure 3: Palaeoclimate model of MIS 5 North Africa (after Scerri et al., 2014a).

assemblages were compared for all lithic attributes and the results integrated with a new spatially and temporally explicit palaeoclimate model for MIS 5 North Africa (Scerri et al., 2014a) (**Figure 3**). The lithic analyses followed a model validated by experimental studies (Scerri et al., in press b) and identified several technological clusters which did not correlate with named industries. The clusters instead seemed to be geographically clustered, such that the further apart two assemblages were, the more different they were. However, the study also identified cases where this was not always the case. Integration of the results with the palaeoclimate model revealed that such exceptions pertained to assemblages from sites connected by palaeohydrological corridors (Scerri et al., 2014a).

The replication of the results under several different measures and the character and spatial structure of similarities and differences was argued to be indicative of patterns of dispersal. Specifically, the palaeoclimate model identified ecological bottlenecks and corridors which was also reflected in analyses of faunal dispersals (Scerri et al., 2014a). Palaeohydrological corridors sometimes formed networks, but sometimes led to ecological "dead ends", which provided rich, if isolated, environmental niches. This ecological patchwork was argued to have ultimately triggered a strong population structure (Scerri et al., 2014a), a model that has also been proposed for Late Pleistocene Africa based on other sources of data (Gunz et al., 2009; Scally and Durbin, 2012).

4. Discussion

On the basis of these results, North Africa appears to have been relatively isolated from the rest of the continent by MIS 5, with the possible exception of East Africa. Population re-expansion from North African refuge areas and some sub-Saharan dispersal seems to have led to a metapopulation structure in which populations lived in relative isolation from each other. Distance seems to have been the strongest driver of isolation, with assemblages from northeast and northwest Africa exhibiting the strongest differences. Assemblages from central North Africa, such as Adrar Bous, appears to feature technological elements distinctive to both northeast and northwest Africa, which have not yet been found together anywhere else (Scerri, in review b).

It is likely that the identification of these spatial patterns represents repeated extents of

foraging ranges and behaviours and limited contact between the different populations responsible for the archaeology. Although the size of North Africa is enormous, it is not beyond the seasonal migration range of modern day hunter gatherers (Kelly, 1995). While further evaluation of these hypotheses through models and simulations will provide further information, they will require more refined estimates of population size and chronology. Until these are available, it is remarkable that the current archaeological and palaeoenvironmental evidence are a good fit with independently emerging hypotheses from genetic data. According to a number of recent genetic studies (e.g. Scally and Durbin, 2012; Veeramah and Hammer, 2014; Schiffels and Durbin, 2014), a high degree of population structure characterised early *H. sapiens* populations in North Africa. Furthermore, it currently seems to be the case that the split between Africans and non-Africans began within Africa over a period as long as 100,000 years (Schiffels and Durbin, 2014). In this model, there was a gradual population separation within Africa involving partial genetic contact over a long period of time. The distinctive character of the North African MSA also suggests that this region was partially isolated from the rest of Africa, perhaps receiving some population influx from East Africa and West Africa in the eastern and western parts of North Africa, respectively.

Notwithstanding the isolation, populations within North Africa are likely to have thrived and extended beyond Africa. The increase in the number of MIS 5 sites compared to older sites is evident and the marked changes in the archaeological record are indicative of population increase under environmentally ameliorated conditions. Whether these North African populations in part extended out of Africa is yet to be determined. The origins of the Levantine hominins from Skhul and Qafzeh is yet to be determined, however comparative studies of skeletal morphology have suggested that these specimens lie within the same range of variation as others in Aterian contexts in North Africa (Harvati and Hublin, 2012; Reyes-Centeno et al., 2014). Other technological features of the African MSA have also been discovered in Eurasia (e.g. Usik et al., 2013), but a lack of quantitative analyses has meant that convergent technological processes cannot be ruled out with any confidence. The only quantitative comparison of Arabian Middle Palaeolithic and northeast African MSA assemblages suggests both demographic complexity as well as strong similarities between industries (Scerri et al., 2014b). On the basis of the above data it would therefore seem reasonable that populations may have migrated from North and possibly East Africa on several occasions (Groucutt et al., in press). However, the high degree of population structure seems to have resulted in limiting the distribution of tanged tools to the west of the Nile (Scerri, 2013). To date no, Middle Palaeolithic tanged tools have been found in the Levant or the Arabian Peninsula (Scerri, 2012).

Conclusion

The most recent research and evidence suggests that population increase and environmental instability both played a strong role in the Pleistocene demography of North Africa. In particular, ecological differences between the North African biome and the rest of the continent, including its dramatic environmental fluctuations, may have led to the relative isolation of populations living across this region from most of the rest of Africa. This feature seems to have led to the development of regionally distinctive technologies, which also reflect the patterns of dispersal and population structure of North African *H. sapiens* in MIS 5. However, the extension of the North African biome into southwest Asia probably catalysed multiple dispersals from northern Africa into the Levant, the Arabian Peninsula and the rest of southwest Asia, where they came into contact with Neanderthals (Green et al., 2010). The character of this metapopulation structure is also likely to have catalysed cultural developments, such as the ability to maintain long distance networks through material culture mediation (Scerri, in review b).

While future research will provide the necessary data for finer-resolution studies including parametrised models, the demographic and cultural complexity of the North African MSA, particularly during MIS 5, is emphasising the importance of this region for reconstructing past demographic patterns.

Acknowledgements

I would like to thank the Fyssen Foundation for funding this research and Sarah Mallet for her help in translation this manuscript into French.

BIBLIOTHÈQUE

Nous remercions vivement les généreux donateurs avec lesquels nous échangeons nos Annales :

Académie des Sciences	La Lettre, Nº 37/38 Printemps-Eté / Automne-Hiver 2016
Bericht Der Römisch-germanischen Kommission des Deutschen Archäologischen Instituts Frankfurt a. M.	Band 93, 2012
International Institute for Asian Studies	The Newsletter, Nº 75, Autumn 2016
Open ressource magazine	Nº 01, « Comment changer de climat ? »
Universidad de Granada	« Cuadernos de Prehistoria y Arqueologia » Nº 25. 2015
Van Limbergen Dimitri	« Pots, presses, people and land »

Nous remercions pour leur collaboration les auteurs soutenus dans leurs travaux de recherche par la Fondation Fyssen, nos lecteurs pour leur fidélité, et tous nos correspondants et bibliothèques qui permettent la libre consultation de notre revue.

We thank for their collaboration the authors supported in their research works by the Fyssen Foundation, our readers for their fidelity, and all our correspondents and libraries which allow the free consultation of our review.