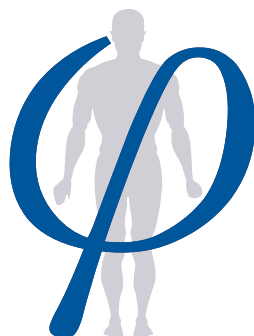


Annales
de la
Fondation Fyssen

N° 34



Annales de la Fondation Fyssen

2019

Directeur de la publication : Daniel LALLIER

Administration : 194, rue de Rivoli – Paris 1^{er}

Tél : 01 42 97 53 16

Secrétariat de rédaction : Louise WASTIN

e-mail : l.wastin@fondationfyssen.fr

Copyright : Les Annales de la Fondation Fyssen 2019
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 FYSSSEN

La FONDATION FYSSSEN 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 FYSSSEN** » 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 01/01/2021

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

Monsieur Jean-Claude HASSAN, Conseiller d'État,
Membre du Collège de l'Autorité des Marchés Financiers

Madame Catherine BRUN LORENZI,
Avocate au Barreau de Paris, ancien membre du Conseil de l'Ordre

COLLÈGE DE FRANCE,
Représenté par Monsieur Philippe DESCOLA,
Professeur, Chaire d'Anthropologie de la nature

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE,
Représenté par Monsieur Bruno DAVID,
Président

UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE,
Représenté par Monsieur Bernard CAPELLE,
Professeur, chargé de mission auprès du Président de l'UPMC

Commissaire du gouvernement : Monsieur Ludovic GUINAMANT,
Adjoint au sous-directeur des libertés publiques et des affaires juridiques
Direction des libertés publiques et des affaires juridiques au Ministère de l'Intérieur

CONSEIL SCIENTIFIQUE AU 01/01/2021

Monsieur Daniel LALLIER, Président,

Madame Ghislaine DEHAENE-LAMBERTZ (Psychologie Cognitive), Vice-Présidente,

Directrice de Recherche CNRS, Laboratoire de Neuroimagerie,
Neurospin, Université Paris Saclay, France

Monsieur Andrew BEVAN (Technologie et Histoire des Techniques),

Professeur d'Archéologie comparative à l'Institut d'Archéologie,
University College de Londres, Grande-Bretagne

Madame Rosa COSSART (Neurobiologie),

Directrice de Recherche CNRS,
Institut de Neurobiologie de la Méditerranée, Marseille, France

Monsieur Joël FAGOT (Primatologie),

Directeur de Recherche, Laboratoire de Psychologie Cognitive, Marseille, France

Monsieur Jean-Antoine GIRAULT (Neurobiologie),

Directeur de Recherche à l'INSERM
Institut du Fer à Moulin, Paris, France

Madame Susanne KUECHLER (Anthropologie Sociale),

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

Monsieur Heonik KWON (Anthropologie Sociale),

Professeur au Trinity College, Cambridge, Grande-Bretagne

Monsieur Jean-Christophe SANDOZ (Ethologie),

Directeur de Recherche CNRS,
Directeur du Programme de Recherche EVOLBEE,
Laboratoire Évolution, Génomes, Comportement, Écologie, Gif-sur-Yvette, France

Madame Angela SIRIGU (Neurobiologie)

Directrice de Recherche, CNRS,
Directrice de l'Institut des Sciences Cognitives Marc Jeannerod, Bron, France

Madame Marie SORESSI (Archéologie)

Professeur à l'Université de Leiden, Pays-Bas

Monsieur Manos TSAKIRIS (Neurosciences Cognitives),

Professeur à Royal Holloway, University of London, Grande-Bretagne

COMITÉ DE LECTURE

Docteur Brice BATHELLIER,

Directeur de Recherche CNRS,
Institut de l'Audition, Institut Pasteur, Paris

Professeur Laurent COHEN,

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

Docteur Rémy CRASSARD,

Chargé de Recherche,
Directeur adjoint d'Archéorient,
CNRS - Université Lyon 2, UMR 5133, Lyon

Professeur Martin GIURFA,

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

Docteur Julie GREZES,

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

Docteur Hélène ROCHE,

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

Docteur Cédric SUEUR,

Maître de Conférences en Éthologie, Éthique et Primatologie
Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, CNRS-Université de Strasbourg

Valentina VAPNARSKY,

Directrice de Recherche CNRS
Sous-directrice du Laboratoire d'Ethnologie et de Sociologie Comparative, Nanterre

Valentin WYART,

Chercheur en Neurosciences Cognitives, INSERM, École Normale Supérieure, Paris

ANTHROPOLOGIE SOCIALE – SOCIAL ANTHROPOLOGY**BUFFAVAND Lucie** (Allocation post-doctorale 2017)

Voir un serpent à plumes dans un tourbillon de poussière. Mises en rapport d'animaux extraordinaires avec des phénomènes naturels chez les Mela (Ethiopie)	11
Seeing a feathered serpent in a dust devil. Relationships between extraordinary animals and natural phenomena among the Mela (Ethiopia)	21

CANNA Maddalena (Allocation post-doctorale 2018)

Cartographier les empires du corps : Intériorité, Intéroception et Inscription corporelle	30
Mapping Bodily Empires: Interiority, Interoception and The Encultured Flesh	38

ETHOLOGIE / PSYCHOLOGIE – ETHOLOGY / PSYCHOLOGY**BERTHET Mélissa** (Allocation post-doctorale 2018)

Linguistique du singe titi	44
Titi monkey linguistics	53

CABRERA Laurianne (Subvention de Recherche 2018)

L'interaction entre traitement de la parole et traitement auditif au cours du développement : le poids perceptif des informations acoustiques de la parole	61
The interaction of speech and auditory processing during development: the perceptual weight of acoustic information in speech perception	70

CSATA Eniko (Allocation post-doctorale 2017)

Dinner for one : Comment les fourmis résolvent-elles les conflits nutritionnels à l'intérieur de la colonie ?	77
Dinner for one: How do ants solve nutritional conflict inside the colony ?	83

VIBLANC Vincent (Subvention de Recherche 2016)

Environnement social et stress animal : ce que nous apprend l'écologie animale	89
The social environment and animal stress: lessons learned from animal ecology	98

WHITEHOUSE Jamie (Allocation post-doctorale 2018)

What do macaques understand about the friendships of others ?	105
---	-----

NEUROBIOLOGIE – NEUROBIOLOGY**PARAOUTY Nihaad** (Allocation post-doctorale 2017)

Rôle des signaux dopaminergiques dans l'apprentissage social	111
Dopaminergic signaling supports auditory social learning	120

PALÉONTOLOGIE / ARCHÉOLOGIE – PALEONTOLOGY / ARCHAEOLOGY**ROLLAND Joëlle** (Allocation post-doctorale 2018)

D'un atelier à l'autre, entre matière et geste : approches des circulations des matières premières et des savoir-faire verriers dans l'Europe celtique (III^e-I^{er} siècle av. J.-C.) 126

From one workshop to another, between material and gesture: approaches to the circulation of glass-making raw materials and know-how in La Tène Europe (3rd-1st centuries BCE) 138

TOUSSAINT Séverine (Allocation post-doctorale 2019)

La locomotion verticale des premiers primates : un compromis entre préhension, masse corporelle et taille de la tête 149

The vertical locomotion of first primates: a trade-off between grasping abilities, body mass and head size 157

REMERCIEMENTS 163

Voir un serpent à plumes dans un tourbillon de poussière. Mises en rapport d'animaux extraordinaires avec des phénomènes naturels chez les Mela (Ethiopie)

Lucie BUFFAVAND

Chercheure affiliée à l'Institut des Mondes Africains

Résumé

Cet article interroge la place de l'expérience perceptible dans la transmission de représentations d'êtres surnaturels, à partir du cas ethnographique des Mela de la basse vallée de l'Omo en Éthiopie. Les animaux extraordinaires du panthéon mela sont pour la plupart associés à des phénomènes ou entités naturels, tel que le serpent géant avec l'arc-en-ciel. Je montre que l'apprentissage de la notion d'extraordinaire se fait en premier lieu dans l'expérience de l'environnement et de la perception d'êtres qui s'écartent de la norme de leur espèce. Dans les récits de rencontre avec des animaux extraordinaires, il apparaît que le caractère extraordinaire de la rencontre est souvent inféré à partir de signes autres que la seule morphologie de l'animal. Ainsi certains phénomènes perçus dans l'environnement font chacun référence à une entité en particulier. Je conclus en questionnant l'origine possible de ces représentations d'animaux extraordinaires.

Mots-clés

Animaux extraordinaires, représentations religieuses, contre-intuition, Mela, Éthiopie.

Seeing a feathered serpent in a dust devil. Relationships between extraordinary animals and natural phenomena among the Mela (Ethiopia)

Abstract

This article examines the role of perceptual experience in the transmission of representations of supernatural beings, based on the ethnographic case of the Mela in the Lower Omo Valley in Ethiopia. Most of the extraordinary animals of the Mela pantheon are associated with natural phenomena or entities, such as the giant serpent with the rainbow. I show that learning the notion of extraordinary first happens in the experience of the environment and in the perception of beings who depart from the norm of their species. In the stories of encounters with extraordinary animals, it appears that the extraordinary character of the encounter is often inferred from other signs than the morphology of the animal only. Some phenomena perceived in the environment each refers to a particular entity. I conclude by questioning the possible origin of these representations of extraordinary animals.

Keywords

Extraordinary animals, religious representations, counterintuitiveness, Mela, Ethiopia

Introduction

L'association entre l'arc-en-ciel et le serpent se retrouve dans maintes sociétés sur différents continents (Dubois et al. 2018), parmi lesquelles les Mela, un petit groupe d'agro-pasteurs de la vallée de l'Omo, en Éthiopie¹. Pour les Mela, l'arc-en-ciel est le souffle de *olome*, un gigantesque serpent qui n'appartient à aucune espèce connue, et qui suit le cours des rivières dans la plaine. Son corps a la particularité de présenter différentes couleurs au cours de son observation : d'abord violet, puis rouge, puis noir et blanc, etc. La similitude entre l'iridescence de la peau du serpent et celle de l'arc-en-ciel – ainsi, entre autres points communs, que l'imprévisibilité de leurs apparitions – est souvent avancée pour rendre compte de cette association (par exemple Grand-Clément 2018). À partir d'autres exemples d'animaux extraordinaires et de leur association avec des phénomènes ou entités naturels chez les Mela, cet article entend tirer les implications de ces mises en rapport pour la compréhension des principes cognitifs à la base de certaines représentations du divin, dans une société où ces dernières ne font pas l'objet de productions iconographiques.

Dans l'étude des entités surnaturelles comme celle susmentionnée, le terme même de « surnaturel » laisse entendre que ces représentations ne sont pas déterminées par l'environnement tel qu'il est perçu, mais qu'elles sont avant tout le produit de mécanismes cognitifs – de pures créations de l'esprit (Laidlaw et Whitehouse 2007). Les recherches des anthropologues Dan Sperber et Pascal Boyer ont été déterminantes pour comprendre les principes cognitifs à l'origine de la diffusion des concepts surnaturels. Selon ces auteurs, les croyances religieuses, pour perdurer au sein d'un groupe humain et se propager, doivent revêtir « un caractère de provocations violentes contre la rationalité ordinaire » (Sperber 1996), ou, plus précisément, elles doivent entrer en contradiction avec nos attentes intuitives vis-à-vis des grandes catégories ontologiques (Boyer 2001). Ainsi le concept d'un dieu immortel est contre-intuitif en ce qu'il viole

nos attentes quant aux propriétés biologiques de la catégorie ontologique PERSONNE : une personne est un être mortel. Ces intuitions fondamentales sur les propriétés des catégories ontologiques (PERSONNE, PLANTE, ANIMAL, etc.) se construisent dès la naissance, dans notre interaction avec l'environnement naturel et social. Les représentations surnaturelles n'auraient donc de rapport avec l'expérience sensible qu'en ce qu'elles entreraient en contradiction flagrante avec notre expérience ordinaire du monde.

Les travaux de ces chercheurs traitent des représentations d'entités surnaturelles en termes généraux, au risque d'esquisser un fonctionnement cognitif désincarné. Leurs idées ont cependant été mises au test de situations empiriques. Baptiste Gille (2014) montre ainsi que les entités divines d'une population amérindienne salish entrent en contradiction avec nos attentes vis-à-vis d'une espèce, plutôt que d'une catégorie plus large d'existants. La soustraction ou le dédoublement d'un élément morphologique, tel que pour le « serpent-à-deux-têtes » des Salish, la combinaison d'éléments d'espèces différentes dans la création d'hybrides ou chimères, ou encore le décuplement d'un trait, apparent dans le serpent arc-en-ciel à la taille monstrueuse, caractérisent certaines entités – elles sont ce que Boyer a nommé des « bizarreries » (Gille 2014). Nous verrons que pour les Mela qui, comme les Salish, affirment pouvoir rencontrer ces êtres surnaturels, l'écart par rapport à la norme d'une espèce, plutôt que la violation des attentes intuitives vis-à-vis des grandes catégories d'existants comme le don d'ubiquité ou d'omniscience, est mis en avant dans les descriptions de ces êtres d'exception.

L'idée que la violation de nos attentes intuitives (concernant les espèces ou les catégories ontologiques) serait le facteur déterminant dans la propagation réussie d'une représentation religieuse n'a pas été fondamentalement remise en cause, mais amendée. Carlo Severi (2007) a mis en lumière les conditions pragmatiques de la transmission des concepts religieux, montrant que ces derniers s'insèrent souvent dans des situations de communication, notamment rituelles, qui sont elles-mêmes contre-intuitives : « pour construire une représentation mémorable, la seule contre-intuitivité [sémantique] ne suffit nullement ». David Wengrow (2011), dans

¹ Parmi les nombreuses représentations de serpents arc-en-ciel, on trouve notamment le *rainbow-serpent* des Aborigènes d'Australie (Radcliffe-Brown 1926).

une étude de la distribution des images de monstres dans l'art préhistorique, note le paradoxe qui découle des hypothèses de Boyer et Sperber : pourquoi fabriquer des images représentant des monstres si des processus cognitifs facilitent déjà la transmission de ces représentations mentales ? Et de conclure sur l'importance de facteurs institutionnels, tel que la formation de l'Etat et l'urbanisation dans les anciennes sociétés du Moyen-Orient et de la Méditerranée, pour expliquer la diffusion matérielle d'images d'êtres composites, sur lesquelles le pouvoir d'une nouvelle élite venait s'appuyer. Dans le contexte de la transmission des représentations religieuses, la redondance du caractère contre-intuitif paraît donc de mise, soit par un dispositif rituel, soit par une représentation matérielle. Je souhaiterais montrer dans cet article que dans le cas particulier des Mela, les animaux extraordinaires se voient associés à des phénomènes ou entités naturels qui, s'ils ne sont pas forcément contre-intuitifs, sont à tout le moins frappants et remarquables. Loin d'opérer une séparation entre l'expérience sensible et l'expérience du surnaturel, les Mela tendent à les rapprocher. Je montrerai tout d'abord que les rencontres avec les animaux extraordinaires se placent dans un continuum d'expériences de l'anormal ou du bizarre que tout un chacun est susceptible de faire, avant d'explorer plus avant les relations entre êtres extraordinaires et éléments du monde naturel.

Faire l'expérience du *barari*

Installés au sein d'une région peuplée de petits groupes culturellement et linguistiquement variés, les Mela², qui comptent environ 10,000 personnes, pratiquent l'élevage de bovins et l'agriculture sur brûlis entre le fleuve Omo à l'ouest et les monts Dime à l'est. La faune qui habite les différentes zones écologiques composant leur territoire (plaine herbeuse, zone arbusative, forêt alluviale) est diverse et encore relative-

ment abondante³. Les hommes mela ne chassent que de façon occasionnelle, principalement pour obtenir des produits entrant dans la fabrication de vêtements, accessoires et ornements, et pour la viande surtout en cas de disette. Ils fournissent parfois armes et munitions aux hommes kwegu, un petit groupe subordonné aux Mela, qui se spécialisent dans cette activité en partie pour le compte de leurs patrons.

Pour éliciter des récits de rencontre avec des animaux extraordinaires, j'ai demandé à mes relations mela s'ils ou elles avaient rencontré un « *aà-n de barari* », c'est-à-dire une « chose surprenante / extraordinaire »⁴. Le nom *aà*, « chose », a un large champ d'application et peut désigner notamment un animal, domestique ou sauvage. L'adjectif *barari*, dans la langue des Mursi (très proche de celle des Mela), a été défini par David Turton comme dénotant un pouvoir caché et potentiellement dangereux, une qualité qui se présente sans cause connue, et qui produit donc un effet de surprise (Turton 1973). Turton traduit *barari* par le terme philosophique d'« absolu » ; je choisis de le traduire par l'adjectif plus commun d'« extraordinaire ».

Biochagi, une enfant d'alors neuf ans, a d'abord répondu à ma question, pendant que nous marchions ensemble en direction de la rivière, en se rappelant avoir rencontré « des choses comme des esprits » en compagnie de sa mère et de sa sœur. Elle en conservait un souvenir assez vague. Puis, alors que nous nous lavions toutes deux en silence dans l'eau de la rivière, elle se reprit soudainement : elle n'avait pas vu une, mais deux choses extraordinaires. La deuxième, c'étaient des chiens sauvages (*choka*⁵). Ils sont noirs avec le bout des pattes blanc : ce sont leurs

² Les Mela sont plus couramment appelés les « Bodi » par les autorités éthiopiennes et les étrangers. Ils forment une unité politique distincte parmi les populations de langue me'en (langue surmique, de la famille de langues nilo-sahariennes).

³ Depuis 2011, la basse vallée de l'Omo connaît d'importants changements avec la construction d'une série de barrages hydro-électriques en amont et le développement de l'agriculture commerciale par irrigation le long du fleuve. Ce projet gouvernemental est lourd de conséquences pour le maintien de la biodiversité et pour la survie des populations locales, qui ne sont pas adéquatement compensées pour la perte de leurs ressources.

⁴ Les données sur lesquelles se base cet article ont été recueillies lors de recherches ethnographiques menées dans le sud du pays mela, en 2017 et 2018.

⁵ Probablement le *Lycan pictus lupinus*.



Figure 1 : Enfants mela s'entraînant à la danse du Nouvel An pendant une pause à l'ombre, lors de leurs activités de gardiennage des troupeaux de bovins.

bracelets de cheville (*dardu*⁶), et à cause d'eux ils ne s'approchent pas du lait. Ils pourchassent les vaches et les chèvres, et peuvent grimper aux arbres. Elle n'en a rencontré qu'une seule fois.

L'adjectif *barari* qualifie ici des êtres *a priori* peu semblables. Les esprits sont des êtres dont les particularités, pour reprendre la terminologie de Boyer, entrent en contradiction avec nos attentes intuitives vis-à-vis de la catégorie PERSONNE : ce sont des personnes sans corps. Ils sont entendus sans être vus, et correspondent typiquement à ce que nous nommons communément des êtres surnaturels. Les chiens sauvages, en revanche, sont bien réels. Mais pour Biochagi, si

leur morphologie générale les apparente à l'espèce chien, des particularités physiques et de comportement violent ses attentes intuitives, attentes formées à partir de l'observation des chiens domestiques. La couleur de leurs pattes évoque des ornements portés par les humains, et la similitude entre leur blancheur et celle du lait semble recéler un danger, puisque les chiens sauvages ne s'approchent guère des campements de bétail, où, par contraste, la présence des chiens domestiques y est quasi systématique.

Sperber (1975) a détaillé la logique à l'œuvre dans les représentations des animaux qui ne se conforment pas à la norme de leur espèce, soit parce qu'ils s'en écartent de manière frappante (les hybrides et les monstres), soit parce qu'ils l'incarnent parfaitement (les animaux parfaits). L'écart à la norme vient remettre en cause l'appartenance de l'animal à son espèce, sans

⁶ Large lanière de peau de bovin blanche portée aux chevilles par les danseurs lors de la cérémonie du Nouvel An mela.

qu'il soit logiquement possible de nier cette appartenance ; l'animal est alors « traité symboliquement ». Qualifier les chiens sauvages de *barari* revient à rendre compte de cette anormalité par rapport à l'espèce chien, conçue comme une espèce domestique. L'apprentissage de la notion d'extraordinaire se fait donc en interaction avec l'environnement, au sein d'une culture pastorale qui éduque à une attention aux fines variations de la faune et de la flore. Les êtres qui ne répondent pas aux attentes formées sur une espèce donnée suscitent dès lors plus de discours que les entités surnaturelles qui contredisent les intuitions vis-à-vis des grandes catégories d'existants.

Du bizarre au surnaturel

Les adultes placent également une grande variété d'expériences sous l'appellation de « chose extraordinaire ». Lorsque je fis part de mon projet de recherche à mes amis mela, on me mentionna d'emblée le cas de Gire, un homme qui avait vu un serpent à deux têtes. Gire m'en fit le récit suivant :

« Un jour, il vit un serpent monter le long du tronc d'un arbre, jusqu'aux branches. Il remarqua que la tête du serpent était accompagnée d'une autre tête : lorsque la tête partait dans un sens, la deuxième tête la suivait. Il a d'abord supposé qu'il se trouvait face à deux serpents en train de copuler. Le reste du corps, cependant, n'était qu'un. Gire s'est tenu là un long moment à observer, tranquillement, sans détourner le regard, pendant que l'étrange serpent se déplaçait jusqu'en haut de l'arbre. Lorsque Gire rentra chez lui, il demanda aux gens s'ils avaient déjà vu un pareil serpent. Personne n'avait vu de serpent à deux têtes, ni même les anciens que Gire interrogea. Il regrette désormais de ne pas être retourné sur le lieu où il avait vu le serpent avec d'autres personnes, pour leur prouver qu'il n'affabulait pas. »

Considérons maintenant le récit de Munyukurio, un homme qui fit une rencontre avec *olome*, le serpent arc-en-ciel, au début des années 1990 :

« Munyukurio travaillait alors aux champs, surveillant ses plants de sorgho que les babouins convoitaient. Lorsqu'il apprit que le taureau de son troupeau était malade, il voulut revenir à son campement et dire à ses femmes de partir le relayer aux champs. Avant de partir, à la tombée du jour, il entreprit de poursuivre les babouins. Il les pourchassa et ils grimpèrent en haut d'un arbre. Soudain, une nuée d'oiseaux *buma* vint

fondre sur lui sans le toucher⁷. Munyukurio poursuivit son chemin. Il aperçut alors une forme jaune. Était-ce un phacochère ? Cela semblait nager dans l'eau de la rivière, c'était autre chose. Était-ce un lion ? C'était autre chose. Il se rapprocha de la chose et mis son fusil en joue. Il voulut tirer, mais son fusil ne fit aucun bruit. Puis il entendit un son, *kuchuk-kuchuk*. Une chose monta très haut, comme un nuage. Elle revint et atteignit le sol tout près de lui dans un son fracassant *kuta-kuta-kuta*. Il voulut tirer de nouveau, mais son fusil ne fonctionnait vraiment plus. La chose était repartie en haut. Quand elle redescendit, elle était blanche. Elle revint tout près de lui, *kuta-kuta-kuta*. Elle fit ces allers et retours à trois reprises. Munyukurio regarda alors les arbres autour de lui : ils étaient couchés à terre, sans être déracinés. Il se tourna vers l'amont de la rivière : l'eau était rose. Il regarda l'eau en aval : elle était blanche. Il se releva et se mit à courir. Il s'arrêta pour regarder de nouveau : les rives de la rivière qu'il longeait étaient comme des collines. Où pouvait-il aller ? Il voulut escalader les pentes de la rive où il se trouvait, mais le sol était en réalité plat, il n'y avait pas d'élévation. Il entendit des vaches meugler et il rejoignit le camp de bétail tout proche. Lorsqu'il arriva, il vit les vaches haut dans le ciel. Il sentait sa tête tourner et se mit à vomir. On le raccompagna chez lui. A la suite de cette expérience, Munyukurio, qui était régulièrement pris de vomissements, consulta le médecin étranger d'une mission locale qui lui administra des médicaments, ainsi que plusieurs médiums qui lui recommandèrent de faire des sacrifices. Finalement, les vomissements cessèrent, et l'un de ces médiums, appartenant à un autre groupe que celui des Mela, identifia l'entité qui avait été la cause de ces troubles comme étant *olome*. »

Gire a observé un animal anormal, qui ne fait pas l'objet d'une représentation collective, alors que Munyukurio a rencontré un être qu'il n'a pas vu distinctement et dont l'identification *a posteriori* est reconnue à l'intérieur comme à l'extérieur des frontières de son groupe. Ces deux êtres sont catégorisés sous le même terme de « *an de barari* ». La rencontre avec un animal extraordinaire qui figure dans le répertoire des entités surnaturelles s'insère donc dans une chaîne

⁷ Les Mela associent les oiseaux *buma* (espèce non identifiée) à *olome*. Dès que le soleil se couche, ces oiseaux, qui se nourrissent des graines de sorgho, s'envolent vers l'est en direction du mont Bongiro, qui est décrit comme la « maison » du serpent arc-en-ciel.

d'expériences qui part de l'observation du bizarre, de l'écart par rapport à la norme.

Les indices de l'extraordinaire

Lorsque Gire se trouve face au serpent à deux têtes, aucun indice autre que sa morphologie anormale ne vient indiquer qu'il s'agit d'un être extraordinaire. Pour la rencontre de Munyukurio avec le serpent-arc-en-ciel, des signes multiples ont permis d'inférer la nature extraordinaire de l'expérience : le vol des oiseaux, la perception d'une chose qui échappe à une catégorisation d'espèce animale, la défaillance technique du fusil, et finalement la perception visuelle de l'environnement fortement troublée et les vomissements. Les récits de rencontre avec des animaux extraordinaires font souvent état de ces indices tel que le fusil qui ne marche plus, le vent qui se lève ou la tête qui tourne. Parfois, un animal est perçu et identifié comme un membre normal d'une espèce, mais la survenue d'un signe vient corriger cette première catégorisation. Munyukurio avait ainsi fait une autre rencontre avec un animal extraordinaire : lors d'une chasse aux hippopotames, son fusil resta silencieux quand il pressa la détente, et il vit un phacochère s'enfuir. De retour chez lui, son fusil marchait de nouveau. Pour les personnes à qui il rapporta son expérience, le phacochère qu'il avait aperçu était celui dont les défenses se rejoignent sous son groin, être bien établi dans le panthéon mela des animaux extraordinaires, puisque des classes générationnelles ont porté son nom⁸. Mais les indices n'aident pas systématiquement à inférer le caractère extraordinaire d'êtres dont le corps ne serait jamais directement ou distinctement perçu. Deux garçons d'une dizaine d'années ont ainsi vu un serpent avec des plumes au-dessus de sa queue se faufiler dans le trou d'une termitière, alors qu'ils ramenaient les troupeaux au campement avant la nuit, sans qu'aucun signe extérieur ne les mette en alerte. A l'écoute du témoignage des enfants, les adultes ont identifié ce serpent particulier comme étant le serpent à plumes, un

être extraordinaire connu pour apporter la prospérité à celui qui le croise. La trame des récits de rencontre avec des animaux extraordinaires n'est donc pas fixe : l'animal peut être observé avec attention, aperçu furtivement ou même ne pas être vu, et les signes indiquant son caractère hors du commun peuvent être nombreux aussi bien qu'absents. Il est cependant des indices qui ne font pas seulement référence au caractère extraordinaire d'une rencontre, mais qui correspondent chacun à un être en particulier.

Phénomènes et éléments singuliers du monde naturel

Certains animaux extraordinaires se voient ainsi associés à des phénomènes ou des entités naturels. Bien que l'arc-en-ciel ne figure pas dans les récits de rencontre que j'ai recueillis, le lien qui unit *olome* à l'arc-en-ciel est souvent mentionné par les Mela interrogés sur les caractéristiques de ce serpent extraordinaire ; les autres associations, au contraire, ne m'ont pas été spontanément rapportées et sont apparues au cours de la recherche, au fil des récits.

*Kirinkabu*⁹, une girafe d'un blanc étincelant et dont les pattes ne toucheraient pas terre, est une entité importante pour les Mela : elle est le gardien de la grande plaine Mis, d'où sont issus les clans autochtones les plus prestigieux des Mela. Cependant, très peu de personnes affirment l'avoir vue. Dabgalach, un homme de plus de quatre-vingt-dix ans, était lors de ma recherche le seul survivant d'un groupe d'hommes qui avaient vu ce maître du lieu à l'occasion d'une chasse à la girafe :

« Dabgalach était alors un jeune homme, et il se trouvait avec ses compagnons de chasse en brousse, au milieu de la journée, quand ils ont aperçu une chose étrange au loin. « Qu'est-ce donc, est-ce une girafe ? » « Ce n'est pas une girafe, c'est autre chose ! » Cette chose illuminait la plaine de sa lumière, tout en émettant un son *putuk-putuk-putuk*. Ses pattes ne touchaient pas terre, et on ne voyait pas trace de son passage dans les herbes. Des hommes ont alors grimpé en haut d'un arbre afin de pouvoir mieux l'observer.

⁸ Tous les quarante ans environ, les Mela forment une classe générationnelle d'hommes adultes, à laquelle ils donnent un nom d'animal sauvage qui a déjà été porté par une génération antérieure. Certains de ces noms sont ceux d'animaux extraordinaires : le phacochère aux défenses qui « se rejoignent près de la peau du cou » (*itinyse kobolo*) et le serpent arc-en-ciel.

⁹ *Kirin* signifie girafe et *kabul* désigne une façon d'entailer les oreilles d'un bovin dont le propriétaire s'est distingué par un comportement exemplaire ; la signification de *kabul* dans le nom de la girafe extraordinaire reste énigmatique pour les Mela interrogés.

L'étrange animal avait bien des pattes, avant et arrière, et il semblait brouter les feuilles d'un grand arbre, mais pour ce faire il baissait la tête : il était au-dessus de l'arbre. Un homme dit alors à Dabgalach : « cette chose est à vous ». Dabgalach est en effet du clan Miniguach, un clan autochtone de la plaine Mis, où ils observaient l'étrange créature. Un autre homme s'est exclamé : « c'est *kirinkabul* ! » Dabgalach a suivi les recommandations d'un compagnon et n'est pas allé voir de plus près, il est reparti au campement avec d'autres. « Ne vient-on pas de voir le maître du lieu ! » se sont-ils alors exclamés. Un spécialiste rituel leur conseilla de sacrifier un bovin et de jeter le contenu de son estomac là où *kirinkabul* avait été vu, puis de quitter le campement où ils vivaient pour aller s'installer plus loin. »

Biotika a fait une rencontre avec la girafe extraordinaire lorsqu'il était adolescent, quelques décennies après l'expérience de Dabgalach :

« Avec un ami, il était parti un matin pour aller voir leur troupeau de bovins. Il s'était mis à pleuvoir. Quand la pluie cessa, ils virent... « Qu'est-ce que c'est ? » Ils n'avaient jamais vu une telle chose. C'était grand, depuis le ciel jusqu'en bas, et cela miroitait, comme la lumière du soleil sur l'eau. A ce moment du récit de Biotika, un homme qui écoutait intervint : « ça, c'est *kirinkabul* ». Les hommes entreprirent alors de me décrire les tâches de lumière visibles jusque dans le feuillage des arbres bordant les rivières lorsque les rayons du soleil frappent la surface de l'eau. »

Dans le premier récit, les hommes avaient perçu une girafe qui se trouvait à une hauteur improbable au-dessus du sol, et cette perception de la girafe extraordinaire semble unique dans sa précision. Dans le second, Biotika percevait quelque-chose qui s'apparente à des reflets lumineux d'une taille improbable et loin de toute rivière¹⁰. Pour les Mela, l'observation de tâches de lumière mouvantes et insaisissables est l'expérience qui se rapproche le plus d'une rencontre avec la girafe extraordinaire, et, en certaines occasions, ces reflets lumineux deviennent des

indices de la présence de *kirinkabul*. Les émotions que Biotika et son compagnon ressentirent face à cette perception inhabituelle furent sans doute déterminantes dans l'interprétation qui en fut faite par la suite. Pris de peur, ils firent demi-tour. Biotika justifie leur peur d'alors par l'expérience vécue par son frère peu de temps auparavant : il avait vu une vache seule en brousse avec une corde autour du cou, qui, dès lors qu'il essayait de se saisir de sa corde, se mettait à parler ; son frère mourut peu après. Biotika voulut s'éviter un tel destin en renonçant à aller voir l'étrange phénomène de plus près.

Revenons au serpent à plumes, que deux garçons avaient vu disparaître sous terre. Parmi les animaux extraordinaires déjà mentionnés, il est le seul hybride, associant à son corps de serpent, décrit comme pouvant être rouge ou marron, les longues plumes de l'oiseau *selay*¹¹, qui pousseraient derrière sa tête et couvriraient tout son corps. Son nom en me'en, *kono da kon selay*, le « serpent qui porte [des plumes de l'oiseau] *selay* », suggère un certain anthropomorphisme, puisque les adultes mela aiment se parer pour les danses de plumes d'oiseaux, notamment celles de l'oiseau *selay*, serrées dans un bandeau. Le serpent, être chthonien, est donc fusionné au domaine aérien, représenté par les plumes. Il est d'ailleurs dit que si quelqu'un ornait son front des plumes de ce serpent, il ferait se lever le vent¹².

Lors d'une visite chez les voisins kwegu de mes hôtes mela, après que des hommes tentèrent d'assommer un serpent qui s'était attaqué à une chèvre – en vain, car il disparut dans un fourré – je demandais aux personnes présentes si elles avaient déjà vu le serpent à plumes. On me fit alors savoir que cet être est associé aux tourbil-

¹⁰ En d'autres lieux, des représentations de girafes extraordinaires auraient pu être liées à un autre phénomène optique : celui du mirage. Pour Tributsch, chercheur en sciences naturelles qui s'est intéressé aux mirages optiques comme origine possible de certaines représentations religieuses, les girafes géantes peintes dans l'art rupestre des San d'Afrique du Sud auraient été inspirées par les formes en piliers qui sont vues à l'horizon lorsqu'un mirage apparaît avant un orage (Tributsch 2018: 105).

¹¹ Petit oiseau au corps blanc et à la tête noire, dont les longues plumes implantées derrière la tête forment la queue (espèce non identifiée).

¹² On ne manquera pas de noter le parallèle entre le serpent à plumes des Mela et Quetzalcoatl, le serpent à plumes de la culture nahuatl du Mexique pré-hispanique. Ce serpent était représenté avec les plumes caudales de l'oiseau quetzal, également prisées comme ornement par les humains. Quetzalcoatl incarnait le vent annonciateur des pluies, et son « hybridité était caractéristique des êtres liés au vent [...] car [le vent] émane de l'intérieur de la terre par les grottes et il agit dans le ciel où il déplace les nuages » (Dupey Garcia 2018: 123). Les Nahuas concevaient aussi l'arc-en-ciel comme provenant du souffle d'un serpent (*ibid.*).



Figure 2 : Homme mela paré pour les danses de fin des récoltes.

lons de poussière qui se lèvent en saison sèche. Le *kono da kon selay* serait sous terre et bougerait en suivant le même tracé que la poussière soulevée du sol. Comme pour appuyer ces dires, un homme raconta qu'un enfant kwegu qui jouait à suivre un tourbillon de poussière avait été mordu par un serpent au moment-même où ses pieds touchaient la poussière soulevée du sol¹³.

Les tourbillons de poussière sont des phénomènes singuliers à observer : avec leur tracé sinueux et imprévisible, ils semblent dotés d'une vie propre¹⁴. Ils forment surtout une symbiose rare de l'air et de la terre. Percevoir un tourbillon de poussière est donc faire l'expérience de particularités qui sont aussi celles du serpent à plumes.

Enfin, les Mela ont associé un élément du relief à un autre animal extraordinaire, appelé *ngiro*. Il vivrait sous terre et sa caractéristique distinctive serait une unique corne, si immense qu'elle toucherait le ciel s'il sortait de terre. Lors d'une discussion avec deux hommes mela sur la présence du serpent-arc-en-ciel et du *ngiro* au sommet des monts Dime qui bordent leur territoire à

l'est, je fis remarquer que dans Bongiro, le nom du plus haut sommet – qui culmine à plus de 2 500 mètres – se trouve le nom de la créature à l'immense corne. Les deux hommes expliquèrent que le nom Bongiro est en effet une contraction de *boy-ngiro*, « soulever le *ngiro* » : la montagne soulève l'animal unicorne. Le sommet montagneux, souvent entouré de nuages et semblant toucher le ciel, présente la même saillance perceptive que celle de l'animal extraordinaire.

Pierre Déléage note que l'association d'entités surnaturelles avec des phénomènes perceptifs ambigus tel que l'ombre, le reflet ou les photographies, si elle a souvent été repérée dans de nombreuses cultures par les premiers anthropologues, a par la suite été mise de côté et n'a pas été véritablement interrogée (Déléage 2018). Il en est de même pour les phénomènes ici considérés. Déléage rappelle que les qualités caractéristiques des ombres, reflets et photographies font l'objet d'un apprentissage relativement tardif, au cours de la deuxième année de vie. Une ombre, par exemple, ne répond pas aux mêmes attentes intuitives que des objets matériels ordinaires : sa cohésion peut être ainsi momentanément brisée si elle est projetée sur deux surfaces non conjointes. À travers l'exemple des Sharanahua d'Amazonie occidentale, Déléage soutient que l'usage du même mot *yoshi* pour ces phénomènes visuels complexes et pour les entités surnaturelles augmente la pertinence des récits de rencontre avec ces dernières. Le schéma narratif des rencontres avec une entité surnaturelle fait en effet état du même trouble de la perception que celle dont chacun a pu faire l'expérience dans la prime enfance lors de la perception d'ombres, de reflets ou de photographies. L'association lexicale ouvre alors la possibilité pour les Sharanahua de reconnaître dans certaines expériences vécues des rencontres avec des entités surnaturelles. Dans le cas des Mela, l'association entre animaux extraordinaires et certains phénomènes naturels ne se trouve pas seulement dans les discours et elle n'est lexicale que dans l'un des cas mentionnés – celui du sommet montagneux portant le nom de l'unicorne. Nous avons vu que pour le tourbillon de poussière, faire l'expérience de ce phénomène, c'est parfois faire l'expérience de l'animal extraordinaire auquel il correspond. Percevoir le phénomène n'enseigne pas seulement la possibilité d'une rencontre, il est l'expérience même de la rencontre.

¹³ Kwegu et Mela partagent les mêmes représentations d'animaux extraordinaires : des Mela confirmèrent par la suite ce rapprochement entre le serpent à plumes et les tourbillons de poussière.

¹⁴ Les tourbillons de poussière sont couramment associés aux esprits dans les sociétés où ils peuvent être observés. Ainsi pour les !ko du désert du Kalahari : "Dust devils are the wandering spirits of people who have committed suicide" (Heinz 1975: 24).



Figure 3 : Les monts dime et leur sommet le mont Bongiro vus depuis la plaine mela.

Conclusion

Les Mela qualifient de *barari* tout écart par rapport à la norme observée dans leur environnement, et, par extension, la présence du divin autour d'eux. *Tumo*, l'instance divine, le créateur de toute chose, à la fois distant et proche, ne se montrerait jamais sous sa forme véritable, mais emprunterait d'autres formes, notamment animales. Les Mela sont attentifs aux animaux bizarres et aux phénomènes étranges, comme à autant d'indices de la présence divine.

Leurs représentations d'animaux extraordinaires ne sont dès lors pas détachées de l'expérience sensible du monde. Si ces représentations entrent bien en contradiction avec notre perception ordinaire des serpents, des girafes ou des phacochères, elles se voient liées à des phénomènes ou des entités réels dont on peut faire l'expérience, et qui sont eux-mêmes contre-intuitifs (les tâches de lumière produites par la

réflexion du soleil sur l'eau) ou à tout le moins singuliers (le sommet montagneux). Pascal Boyer précise bien que nos attentes intuitives sur les êtres ne correspondent pas toujours à la réalité de notre environnement, et que « bien [des] aspects réels du monde naturel sont contraires à nos intuitions biologiques » (Boyer

2001). Ainsi la transformation des chenilles en papillons viole nos attentes quant au processus de croissance ordinaire, qui opère seulement selon un agrandissement et une complexification, et ne produit pas d'êtres radica-

lement différents. Il est cependant remarquable que les Mela ancrent la plupart de leurs représentations d'animaux extraordinaires dans ces phénomènes ou entités naturels qui se démarquent dans leur environnement.

Cela pose immanquablement la question de l'origine de ces représentations. Sont-elles des

“Si ces représentations entrent bien en contradiction avec notre perception ordinaire des serpents, des girafes ou des phacochères, elles se voient liées à des phénomènes ou des entités réels dont on peut faire l'expérience, et qui sont eux-mêmes contre-intuitifs ou à tout le moins singuliers”

créations purement imaginaires qui perdurent grâce à leur seule contre-intuitivité, ou bien les êtres monstrueux et les hybrides sont-ils imaginés à partir de l'observation d'éléments naturels qui sont eux-mêmes contre-intuitifs ou singuliers ? Dimitri Karadimas soutient que bien des animaux imaginaires ont été créés par analogie formelle avec des animaux réels. Pégase, le cheval ailé des Grecs anciens, aurait été imaginé à partir de la sauterelle (Karadimas 2010) et le serpent à plumes Quetzalcoatl aurait pour « animal source » une espèce particulière de chenille (Karadimas 2014). Les représentations des Mela ne permet pas d'établir une hypothèse aussi radicale. Si ce type d'hypothèse naturaliste est séduisante pour expliquer l'association du gigantesque serpent avec l'arc-en-ciel, il reste que des animaux extraordinaires comme le phacochère aux défenses qui se rejoignent ne se voient pas clairement associés à un élément réel, et qu'il est difficile de soutenir que l'observation d'une espèce de chenille chez les Nahuas et de tourbillons de poussière chez les Mela ont pu donner lieu à des représentations de serpent à plumes aussi similaires. Avant tout, les phénomènes ou entités naturels sélectionnés rendent expérimentables les particularités des êtres imaginés avec lesquels ils sont associés. Lors de la transmission de représentations d'animaux extraordinaires, ce ne sont donc pas des représentations mentales désincarnées qui sont communiquées, mais des représentations en partie fondées sur des expériences sensibles.

Remerciements

Je remercie la Fondation Fyssen pour son soutien financier et le Laboratoire d'Anthropologie Sociale pour son accueil. Ma gratitude va aux Mela et Kwegu qui ont bien voulu me faire le récit de leurs expériences, et en particulier à Baradhi Sekkil, qui m'a accompagnée durant toute cette recherche. Une ébauche de cette étude fut présentée lors de l'*International Conference on Ethiopian Studies* à Mekelle en 2018 et je tiens à remercier les participants au panel « Interconnection of Human Society with Animals in Northeastern Africa » pour leurs questions et commentaires. Enfin, je remercie Jed Stevenson pour ses corrections et remarques apportées à la traduction en anglais.

Bibliographie

- Boyer, Pascal. 2001. *Et l'homme créa les dieux. Comment expliquer la religion*. Paris : Gallimard.
- Déléage, Pierre. 2018. « Apprendre à penser une entité surnaturelle ». *Intellectica* 69(1-2). 371-385.
- Dubois, Arnaud, Jean-Baptiste Eczet, Adeline Grand-Clément & Charlotte Ribeyrol (dir.). 2018. *Arcs-en-ciel & couleurs. Regards comparatifs*. Paris : CNRS éditions.
- Dupey Garcia, Elodie. 2018. « Serpent emplumé et serpent peint. Le vent et l'arc-en-ciel dans la culture nahuatl préhispanique » in Dubois, Arnaud et al. (dir.). *Arcs-en-ciel & couleurs. Regards comparatifs*. Paris : CNRS éditions. 111-148.
- Gille, Baptiste. 2014. « Une femme, deux visages, un serpent, deux têtes. Cognition, contre-intuition et représentations chimériques ». *L'Homme* (209). 39-67.
- Grand-Clément, Adeline. 2018. « L'arc-en-ciel pourpre d'Homère. *Poikilia* et enchantement des couleurs » in Dubois, Arnaud et al. (dir.). *Arcs-en-ciel & couleurs. Regards comparatifs*. Paris : CNRS éditions. 191-215.
- Heinz, Hans-Joachim. 1975. « Elements of !ko Bushmen Religious Beliefs ». *Anthropos* 70. 17-41.
- Karadimas, Dimitri. 2010. « Animaux imaginaires et êtres composites » in Descola, Philippe (dir.). *La fabrique des images : visions du monde et formes de la représentation*. Paris : Somogy, Musée du quai Branly. 183-191.
- Karadimas, Dimitri. 2014. « Voir une chenille, dessiner un serpent à plumes. Une relecture analogique de l'hybridité et des êtres imaginaires en Mésoamérique préhispanique ». *Journal de la société des américanistes* 100(1). 7-43
- Laidlaw, James & Harvey Whitehouse. 2007. « Introduction » in: Whitehouse, Harvey & James Laidlaw (eds.). *Religion, Anthropology, and Cognitive Science*. Durham : Carolina Academic Press. 3-34.
- Radcliffe-Brown, Alfred R. 1926. « The Rainbow-Serpent Myth of Australia ». *Journal of the Royal Anthropological Institute* 56. 19-25.
- Severi, Carlo. 2007. *Le principe de la chimère. Une anthropologie de la mémoire*. Paris : éditions Rue d'Ulm.
- Sperber, Dan. 1975. « Pourquoi les animaux parfaits, les hybrides et les monstres sont-ils bons

à penser symboliquement ? » *L'Homme* 15(2). 5-34.

- Sperber, Dan. 1996. *La contagion des idées. Théorie naturaliste de la culture*. Paris : Odile Jacob.

- Tributsch, Helmut. 2018. « Shamanic Trance Journey with Animal Spirits: Ancient « Scientific » Strategy Dealing with Inverted Otherworld » *Advances in Anthropology* 8(3). 91-126.

- Turton, David. 1973. *The Social Organisation of the Mursi: A Pastoral Tribe of the Lower Omo Valley, South West Ethiopia*. Thèse de doctorat, université de Londres.

- Wengrow, David. 2011. « Cognition, materiality and monsters: the cultural transmission of counter-intuitive forms in Bronze Age societies » *Journal of Material Culture* 16(2). 131-149.

Introduction

The association between rainbow and snake is found in many societies on different continents (Dubois et al. 2018), among whom are the Mela, a small group of agro-pastoralists in the Omo valley in Ethiopia.¹⁵ For the Mela, the rainbow is the breath of *olome*, a gigantic snake that does not belong to any documented species, and that follows the course of rivers in the plain. Its body has the peculiarity of presenting different colours to the observer: first purple, then red, then black and white, and so on. The similarity between the iridescence of snakes' skin and the rainbow – as well as the unpredictability in the timing of their appearances, among other commonalities – is often put forward to account for this association (e.g. Grand-Clement 2018). Drawing on other examples of extraordinary animals and interrogating their association with natural phenomena or entities among the Mela, this article aims to trace the implications of these connections for the understanding of the cognitive principles underlying certain representations of the divine, in a society where these are not the subject of iconographic productions.

In the study of supernatural entities such as the one mentioned above, the very term «supernatural» suggests that these representations are not determined by the perceived environment, but are primarily the product of cognitive mechanisms – pure creations of the mind (Laidlaw and Whitehouse 2007). The research of anthropologists Dan Sperber and Pascal Boyer has been instrumental in understanding the cognitive principles behind the diffusion of supernatural concepts. According to these authors, religious beliefs, in order to endure within a human group and to spread, must have “the character of violent provocations against ordinary rationality” (Sperber 1996), or, more precisely, they must contradict our intuitive expectations regarding major ontological categories (Boyer 2001). The concept of an immortal god is thus counter-intuitive in that it violates our expectations about the biological properties of the ontological category PERSON: a person is a mortal being. These fundamental intuitions about the properties of ontological categories (PERSON, PLANT, ANIMAL, etc.) are constructed from birth, in our interaction with the natural and social environment. Supernatural representations would therefore only have a connection with sense experiences in that they would be in flagrant contradiction with our ordinary experience of the world.

The work of these scholars deals with representations of supernatural entities in general terms, at the risk of abstracting cognition from embodied experience. However, their ideas have informed the interpretations of field researchers. Baptiste Gille (2014) shows that the divine entities of a Salish Amerindian population contradict our expectations of a species, rather than of a broader category of beings. The subtraction or doubling of a morphological element, as in the Salish “two-headed snake”, the combination of elements of different species in the creation of hybrids or chimeras, or the dramatic increase of a feature, apparent in the monstrous rainbow snake, characterize certain entities – they are what Boyer has called “oddities” (Gille 2014). We shall see that for the Mela, who, like the Salish, claim to be able to encounter these supernatural beings, it is deviation from the norm of a species, rather than the violation of intuitive expectations regarding major categories of beings such as the gift of ubiquity or omniscience, that is put forward in the descriptions of these exceptional beings.

¹⁵ One of the numerous representations of rainbow-snakes is that of the Australian Aborigines (Radcliffe-Brown 1926).

The idea that the violation of our intuitive expectations (concerning species or ontological categories) would be the determining factor in the successful propagation of a religious representation has not been fundamentally questioned but amended. Carlo Severi (2007) has highlighted the pragmatic conditions for the transmission of religious concepts, showing that they are often inserted into situations of communication, especially ritual communication, which are themselves counter-intuitive: “to build a memorable representation, [semantic] counter-intuitiveness alone is by no means sufficient” (2007). David Wengrow (2011), in a study of the distribution of images of monsters in prehistoric art, notes the paradox that arises from Boyer and Sperber’s hypotheses: why make images representing monsters if cognitive processes already facilitate the transmission of these mental representations? And to conclude on the importance of institutional factors, such as state formation and urbanization among ancient societies of the Near East and Mediterranean, in explaining the material diffusion of images of composite beings, on which the power of a new elite was based. In the context of the transmission of religious representations, the redundancy of counter-intuitiveness seems to be in order, either through a ritual device or a material representation. In this article, I would like to show that in the case of the Mela, extraordinary animals are associated with natural phenomena or entities which, if not necessarily counter-intuitive, are at the very least striking and remarkable. Far from separating the sense experience from the supernatural, the Mela tend to bring them together. I will first show how encounters with extraordinary animals are placed in a continuum of experiences of the abnormal or bizarre that everyone is likely to make; I will then go on to explore further the relationship between extraordinary beings and elements of the natural world.

Experiencing the *barari*

Located in a region populated by small, culturally and linguistically diverse groups, the Mela,¹⁶

who number about 10,000, practice cattle herding and slash-and-burn agriculture between the Omo River in the west and the Dime Mountains in the east. The fauna that inhabits the different ecological zones that make up their territory (grassy plains, shrubby areas, riverine forests) is diverse and still relatively abundant.¹⁷ Mela men only hunt occasionally, mainly to obtain products for the manufacture of clothing, accessories and ornaments, and for meat, especially in times of famine. They sometimes supply arms and ammunition to Kwegu men, a small group subordinate to the Mela, who specialise in this activity partly on behalf of their patrons.

In order to elicit accounts of encounters with extraordinary animals, I asked my Mela acquaintances if they had encountered a “*aà-n de barari*”, that is “a surprising / extraordinary thing”.¹⁸ The name *aà*, “thing”, has a wide scope and can refer to an animal, domestic or wild. The adjective *barari*, in the language of the Mursi (close to that of the Mela), has been defined by David Turton as denoting a hidden and potentially dangerous power, a quality that presents itself without a known cause, and therefore produces a surprise effect (Turton 1973). Turton translates *barari* by the philosophical term «absolute»; I choose to translate it by the more common adjective “extraordinary”.

Biochagi, then nine years old, first answered my question, as we walked together towards the river, remembering meeting «things like spirits» in the company of her mother and sister. Her memory of this encounter was rather vague. Then, as we were both silently washing in the river, she suddenly recalled: she had seen not one, but two extraordinary things. The second was wild dogs (*choka*¹⁹). They are black with the end of their paws white: these are their anklets

¹⁷ Since 2011, the lower Omo valley is undergoing major changes with the construction of a series of hydroelectric dams upstream and the development of commercial agriculture through irrigation along the river. This government project has serious consequences for the maintenance of biodiversity and for the survival of local populations, who are not adequately compensated for the loss of their resources.

¹⁸ The data on which this article is based was collected during ethnographic research carried out in southern Mela, in 2017 and 2018.

¹⁹ Probably *Lycan pictus lupinus*.

¹⁶ The Mela are more commonly referred to as the “Bodi” by Ethiopian authorities and foreigners. They form a distinct political unit among the Me’en-speaking populations (a surmic language, from the Nilo-Saharan language family).



Figure 1: Mela children practicing the New Year's dance during a break in the shade, while they look after their herds of cattle.

(*dardu*²⁰), and because of them, they do not approach milk. They chase cattle and goats and can climb trees. She had only met them once.

Here the adjective *barari* describes beings that are *a priori* not similar. Spirits are beings whose peculiarities, to use Boyer's terminology, contradict our intuitive expectations of the category PERSON: they are people without bodies. They are heard without being seen, and typically correspond to what we commonly call supernatural beings. Wild dogs, on the other hand, are very real. But for Biochagi, if their general morphology resembles that of the dog species, their physical and behavioural particularities violate her intuitive expectations, expectations formed

through the observation of domestic dogs. The colour of their paws evokes ornaments worn by humans, and the similarity between their whiteness and that of milk seems to conceal a danger, since wild dogs hardly ever approach livestock camps, where, in contrast, the presence of domestic dogs is commonplace.

Sperber (1975) has detailed the logic at work in representations of animals that do not conform to the norm of their species, either because they deviate from it in a striking manner (hybrids and monsters) or because they embody it perfectly (perfect animals). The deviation from the norm calls into question the animal's belonging to its species, without it being logically possible to deny this belonging; the animal is then "treated symbolically". To qualify wild dogs as *barari* is to account for this abnormality in relation to the dog species, conceived as a domestic species. Acqui-

²⁰ Large strip of white cattle skin worn around the ankles by dancers during the Mela New Year's ceremony.

sition of the notion of the extraordinary thus depends on interactions with the environment, within a pastoral culture that orients people to pay attention to the fine variations of fauna and flora. Beings that do not meet the expectations formed of a given species therefore give rise to more discourses than supernatural entities that contradict intuitions regarding the major categories of beings.

From the bizarre to the supernatural

Adults also place a wide variety of experiences under the label of “extraordinary things”. When I explained my research project to my Mela friends, I was immediately told of the case of Gire, a man who had seen a two-headed snake. Gire told me the following story:

“One day he saw a snake climbing up the trunk of a tree, right up to the branches. He noticed that the snake’s head was accompanied by another head: when the head went in one direction, the second head followed it. He first assumed that he was facing two snakes copulating. The rest of the body, however, was only one. Gire stood there for a long time watching, quietly, without looking away, as the strange snake moved up the tree. When Gire returned home, he asked the people if they had ever seen such a snake. No one had seen a two-headed snake, not even the elders Gire asked. He now regretted not having gone back to the place where he had seen the snake with other people, to prove to them that he was not making it up.”

Let us now consider the story of Munyukurio, a man who met *olome*, the rainbow snake, in the early 1990s:

“Munyukurio was then working in the fields, watching over his sorghum plants that the baboons coveted. When he learned that the bull in his herd was sick, he wanted to return to his camp and tell his wives to replace him in the fields. Before leaving, at nightfall, he set off in pursuit of the baboons. He chased them and they climbed to the top of a tree. Suddenly, a swarm of *buma* birds flew over him without touching him.²¹ Munyukurio continued on his way. He saw a yellow shape. Was it a warthog? It seemed to be swimming in the river water, it was something else. Was it a lion? It was something else. He moved closer to the

thing and aimed his rifle at it. He wanted to shoot, but his rifle did not make a sound. Then he heard a sound, *kuchuk-kuchuk*. A thing went up high, like a cloud. It came back and hit the ground close to him with a shattering sound, *kuta-kuta-kuta*. He wanted to shoot again, but his rifle really did not work anymore. The thing had gone back up again. When it came back down, it was white. It came back close to him, *kuta-kuta-kuta*. It went back and forth three times. Munyukurio then looked at the trees around him: they were lying on the ground, without being uprooted. He turned towards the river upstream: the water was pink. He looked downstream: the water was white. He got up and started to run. He stopped to look again: the banks of the river he was running along were like hills. Where could he go? He wanted to climb the slopes of the bank where he was, but the ground was flat, there was no elevation. He heard cattle lowing and went to the nearby cattle camp. When he arrived, he saw the cattle high in the sky. He felt his head spinning and started to vomit. He was taken home. Following this experience, Munyukurio, who was regularly vomiting, consulted the foreign doctor of a local mission who administered medicine to him, as well as several mediums who recommended sacrifices. Eventually, the vomiting stopped and one of these mediums, belonging to a group other than the Mela, identified the entity that had been the cause of these disorders as *olome*.”

Gire observed an abnormal animal, which is not the subject of collective representation, while Munyukurio met a being he did not see distinctly and whose identification *a posteriori* is recognised both within and beyond the boundaries of his group. These two beings are categorised under the same term “*an de barari*”. The encounter with an extraordinary animal that appears in the repertoire of supernatural entities is thus part of a chain of experiences that starts with the observation of the bizarre, of the deviation from the norm.

Clues to the extraordinary

When Gire faces the two-headed snake, there is no indication other than its abnormal morphology that it is an extraordinary being. For Munyukurio’s encounter with the rainbow snake, multiple signs made it possible to infer the extraordinary nature of the experience: the flight of the birds, the perception of something that escapes categorisation as an animal species, the technical failure of the rifle, and finally the visual perception of the strongly disturbed environ-

²¹ The Mela associate *buma* birds (unidentified species) with *olome*. As soon as the sun sets, these birds, which feed on sorghum seeds, fly eastwards towards Mount Bongiro, which is described as the “home” of the rainbow snake.

ment and the vomiting. The accounts of encounters with extraordinary animals often mention these clues, such as the gun no longer working, the wind rising or the head spinning. Sometimes an animal is perceived and identified as a normal member of a species, but the occurrence of a sign corrects this initial categorization. Munyukurio for instance had had another encounter with an extraordinary animal: during a hippopotamus hunt, his rifle remained silent when he pulled the trigger, and he saw a warthog running away. Back home, his rifle worked again. To those to whom he reported his experience, the warthog he had seen was the one whose tusks meet under his snout, a being well established in the Mela pantheon of extraordinary animals, since generation sets have borne his name.²² But the clues do not systematically help to infer the extraordinary character of beings whose bodies would never be directly or distinctly perceived. For example, two ten-year-old boys saw a snake with feathers above its tail sneaking into the hole of a termite mound as they were bringing the herds back to camp before dark, without any external signs alerting them. Listening to the children's testimony, the adults identified this snake as the feathered serpent, an extraordinary being known to bring prosperity to whomever sees it. The plot of the stories of encounters with extraordinary animals is therefore not fixed: the animal may be observed attentively, sneakily spotted or even not seen, and the signs indicating its extraordinary character may be numerous or absent. There are, however, clues which not only refer to the extraordinary character of an encounter, but which each corresponds to a particular being.

Phenomena and singular elements of the natural world

Some extraordinary animals are associated with natural phenomena or entities. Although the rainbow does not appear in the accounts of the encounters I collected, the link between *olome* and the rainbow is often mentioned by the Mela when asked about the characteristics of this

extraordinary snake; the other associations, on the contrary, were not spontaneously reported to me and appeared during the research, as the stories unfolded.

Kirinkabul,²³ a giraffe of sparkling white colour whose legs do not touch the ground, is an important entity for the Mela: it is the guardian of the great Mis plain, from where the most prestigious indigenous clans of the Mela come. However, very few people claim to have seen it. Dabgalach, a man over ninety years old, was at the time of my research the only survivor of a group of men who had seen this guardian of the land during a giraffe hunt:

"Dabgalach was then a young man, and he was out in the bush by mid-day with his hunting companions when they saw something strange in the distance. "What is it, is it a giraffe?" "It's not a giraffe, it's something else!" This thing illuminated the plain with its light, while emitting a sound: *putuk-putuk-putuk*. Its paws did not touch the ground, and there was no trace of its passage through the grass. Men then climbed to the top of a tree to better observe it. The strange animal had its four legs, front and back, and it seemed to be grazing on the leaves of a large tree, but to do so it lowered its head: it was above the tree. Then a man said to Dabgalach: "this thing is yours". Dabgalach is indeed from the Miniguach clan, an autochthonous clan of the Mis plain, where they were observing the strange creature. Another man exclaimed: "it's *kirinkabul*!" Dabgalach followed the recommendations of a companion and did not go to see more closely, he went back to the camp with others. "Didn't we just see the guardian of the land!" they exclaimed. A ritual specialist advised them to sacrifice a cow and throw the contents of its stomach where *kirinkabul* had been seen, and then leave the camp where they lived and move further away."

Biotika met the extraordinary giraffe when he was a teenager, a few decades after Dabgalach's experience:

"He and a friend set off one morning to check on their herd of cattle. It started to rain. When the rain stopped, they saw... "What is this?" They had never seen anything like it before. It was big, reaching up to the sky and down to the ground,

²² Every forty years or so, the Mela form a generation set of adult males, to which they give the name of a wild animal that has already been borne by a previous generation. Some of these names are those of extraordinary animals: the warthog with tusks that «meet near the skin of the neck» (*itinyse kobolo*), and the rainbow snake.

²³ *Kirin* means giraffe and *kabul* means a way of slitting the ears of a bovine whose owner has distinguished himself by exemplary behaviour; the meaning of *kabul* in the name of the extraordinary giraffe remains enigmatic for the Mela interviewed.

and it was shimmering like the sunlight on water. At this point in Biotika's story, a man who was listening intervened: "this is *kirinkabul*." The men then began to describe to me the patches of light that are visible even in the foliage of the trees bordering the rivers when the sun's rays strike the surface of the water."

In the first account, the men had perceived a giraffe that was at an unlikely height above the ground, and this perception of the extraordinary giraffe seems unique in its accuracy. In the second, Biotika perceives something akin to light reflections of an improbable size and far from any river²⁴. For the Mela, the observation of moving, elusive patches of light is the closest they have come to an encounter with the extraordinary giraffe, and on some occasions, these light reflections become clues to the presence of *kirinkabul*. The emotions that Biotika and his companion felt in the face of this unusual perception were undoubtedly a determining factor in the interpretation that was subsequently made of it. Frightened, they turned back. Biotika justifies their fear by what his brother had experienced a short time before: he had seen a lonely cow in the bush with a rope around its neck, which, as soon as he tried to grab the rope, started talking; his brother died shortly afterwards. Biotika wanted to avoid such a fate by not going to see the strange phenomenon up close.

Let us return to the feathered serpent, which two boys had seen disappearing underground. Among the extraordinary animals already mentioned, it is the only hybrid, combining the body of a snake, described as being either red or brown, with the long feathers of the *selay* bird²⁵, which grow behind its head and cover its entire body. Its name in me'en, *kono da kon selay*, the "snake that wears [the feathers of the] *selay*[bird]", suggests an anthropomorphism, since the Mela adult men like to adorn themselves for dances with bird



Figure 2: Mela man adorned for the harvesting dances.

feathers, especially those of the *selay* bird, inserted in a headband. The chthonian snake is thus fused with the aerial domain, represented by the feathers. It is also said that if someone were to adorn his forehead with the feathers of this serpent, he would make the wind rise.²⁶

During a visit to the Kwegu neighbours of my Mela hosts, after men tried to kill a snake that had attacked a goat – in vain, since it disappeared into a thicket – I asked those present whether they had ever seen the feathered serpent. I was then told that this being is associated with the swirls of dust that arise in the dry season. The *kono da kon selay* live underground and move along the same path as the dust that rose from the ground. As if to support these claims, one man recounted that a Kwegu child playing with a dust devil had been bitten by a snake at that very moment as his feet had touched the rising dust.²⁷

²⁴ In other places, representations of extraordinary giraffes could have been linked to another optical phenomenon: that of mirage. For Tributsch, a natural scientist who has been interested in optical mirages as a possible origin of certain religious representations, the giant giraffes painted in South African San rock art would have been inspired by the pillar-like shapes that are seen on the horizon when a mirage appears before a storm (Tributsch 2018: 105).

²⁵ Small bird with a white body and black head, whose long feathers growing behind its head form its tail (unidentified species).

²⁶ The parallel between the feathered serpent of the Mela and Quetzalcoatl, the feathered serpent of the Nahuatl culture of pre-Hispanic Mexico, is not to be missed. This serpent was represented with the tail feathers of the quetzal bird, also prized as ornaments by humans. Quetzalcoatl embodied the wind that announces the rains, and its "hybridity was characteristic of beings linked to the wind [...] because [the wind] emanates from inside the earth through the caves and acts in the sky where it moves the clouds" (Dupey Garcia 2018: 123). The Nahuas also conceived of the rainbow as coming from the breath of a snake (*ibid.*).

²⁷ Kwegu and Mela share the same representations of extraordinary animals: Mela later confirmed this connection between the feathered serpent and the dust devils.



Figure 3: The Dime mountains and their summit the mount Bongiro seen from the Mela plain.

Dust devils are singular phenomena to be observed: with their sinuous and unpredictable course, they seem to have a life of their own.²⁸ Above all, they form a rare symbiosis of air and earth. To perceive a dust devil is to experience the peculiarities that are also those of the feathered serpent.

Finally, Mela have associated a feature of their landscape to yet another extraordinary animal, called *ngiro*. It lives underground and its distinctive characteristic is a single horn, so immense that, were it to come above ground, it would touch the sky. In a discussion with two Mela men about the presence of the rainbow-snake and the *ngiro* at the top of the Dime mountains that border their territory to the east, I remarked that Bongiro, the name of the highest peak – which rises to over 2500 metres – is also the name of the creature with the immense horn. The two men explained that the name Bongiro is in fact a contraction of *boy-ngiro*, “raise the *ngiro*”: the

mountain raises the unicorn animal. The mountain peak, often surrounded by clouds and seemingly touching the sky, has the same perceptive salience as that of the extraordinary animal.

Pierre Déléage notes that the association of supernatural entities with ambiguous perceptual phenomena such as shadows, reflection or photographs, although often noted in many cultures by early anthropologists, was later set aside and not really questioned (Déléage 2018). The same applies to the phenomena considered here. Déléage reminds us that the characteristic qualities of shadows, reflection and photographs are grasped only during children’s second year of life. A shadow, for example, does not respond to the same intuitive expectations as ordinary material objects: its cohesion may be momentarily broken if it is projected onto two non-joint surfaces. Through the example of the Sharanahua of Western Amazonia, Déléage claims that the use of the same word *yoshi* for these complex visual phenomena and for supernatural entities increases the relevance of stories of encounters with the latter. The narrative outline of encounters with a supernatural entity in fact shows the same disturbance of perception that everyone may have experienced in childhood when percei-

²⁸ Dust devils are commonly associated with spirits in societies where they can be observed. Thus for the !ko of the Kalahari desert: “Dust devils are the wandering spirits of people who have committed suicide” (Heinz 1975: 24).

ving shadows, reflections or photographs. The lexical association then opens up the possibility that the Sharanahua will recognize aspects of their lived experience as encounters with supernatural entities. In the case of the Mela, the association between extraordinary animals and certain natural phenomena is found not only in speech and is lexical in one of the aforementioned cases only – that of the mountain summit bearing the name of a horned creature. We have seen that for dust devils, to experience the phenomenon is sometimes to experience the extraordinary animal to which it corresponds. In this instance, perceiving the phenomenon does not only open up the possibility of an encounter, it is the very essence of the encounter.

Conclusion

The Mela describe as *barari* any deviation from the norm observed in their environment, and by extension, the presence of the divine around them. *Tumo*, the divine instance, the creator of all things, both distant and close, is said never to show himself in his true form, but to borrow other forms, especially animal ones. The Mela are attentive to bizarre animals and strange phenomena as signs of the divine presence.

Their representations of extraordinary animals are therefore not detached from the sensitive experience of the world. Although these representations contradict our ordinary perception of snakes, giraffes or warthogs, they are linked to real phenomena or entities that can be experienced, and which are themselves counter-intuitive (light spots produced by the reflection of the sun on water) or at least singular (the mountain peak). Pascal Boyer makes it clear that our intuitive expectations about beings do not always correspond to the reality of our environment, and that “many aspects of the natural world are contrary to our biological intuitions” (Boyer 2001). Thus, the transformation of caterpillars into butterflies violates our expectations of the ordinary process of growth, which operates only through enlarge-

ment and complexification, and does not produce radically different beings. It is remarkable, however, that the Mela anchor most of their representations of extraordinary animals in those natural phenomena or entities that stand out in their environment.

This inevitably raises the question of the origin of these representations. Are they purely imaginary creations that endure by virtue of their counter-intuitiveness alone, or are the monstrous beings and hybrids imagined from the observation of natural elements that are themselves counter-intuitive or singular? Dimitri Karadimas argues that many imaginary animals were created by formal analogy with real animals. Pegasus, the winged horse of the ancient Greeks, may have been imagined from the grasshopper (Karadimas 2010) and the feathered serpent Quetzalcoatl might have a particular species of caterpillar as its “source animal” (Karadimas 2014). The representations of the Mela do not support such a radical hypothesis. While this type of naturalistic hypothesis is appealing in explaining the association of the great serpent with the rainbow, the fact remains that extraordinary animals such as the warthog with the joining tusks are not obviously associated with anything real, and it is difficult to argue that the observation of a species of caterpillar among the

Nahuas and dust devils among the Mela could have given rise to such similar representations of a feathered serpent. Above all, the particularities of the imagined beings can be experienced through the

selected natural phenomena or entities with which they are associated. In the transmission of representations of extraordinary animals, therefore, it is not disembodied mental representations that are communicated, but representations partly based on sense experiences.

Acknowledgements

I would like to thank the Fyssen Foundation for its financial support and the Laboratoire d'Anthropologie Sociale for its welcome. My gratitude goes to the Mela and Kwegu who were kind enough

to tell me about their experiences, and in particular to Baradhi Sekkil, who accompanied me throughout this research. A draft of this study was presented at the *International Conference of Ethiopian Studies* in Mekelle in 2018 and I would like to

thank the participants in the panel “Interconnection of Human Society with Animals in Northeastern Africa” for their questions and comments. Finally, I thank Jed Stevenson for his corrections to and remarks on the English translation.

Cartographier les empires du corps

Intériorité, Intéroception et Inscription corporelle

Maddalena CANNA

Chercheuse Postdoctorale, Northwestern University/EHESS

Résumé

En sciences cognitives, l'intéroception, i.e. la capacité d'écouter nos processus physiologiques internes (p.ex. le rythme cardiaque et la digestion), a été abondamment explorée. En sciences sociales, par contre, le façonnage culturel de notre écoute du corps est encore largement terra incognita. *La Fondation Fyssen a permis deux années de recherches interdisciplinaires en anthropologie bio-culturelle et en sciences cognitive, en collaboration avec l'Université de Northwestern. Cette enquête intègre de multiples séries de données, incluant une ethnographie de la possession démoniaque au Nicaragua et une exploration des symptômes médicalement inexpliquée (MUPS) aux États-Unis. Loin d'être un phénomène exclusivement physiologique, l'intéroception est au cœur de la formation de représentations partagées. Cette recherche relie le niveau micro-analytique de la cognition des sensations intérieures (1) au niveau macroscopique de la formation des croyances, de représentations et de praxis partagées, qu'on appelle « culture » (2).*

Mots Clé

Intériorité, Corps, Intéroception, Représentations, Croyance, Cognition, Affordances

Mapping Bodily Empires

Interiority, Interoception and The Encultured Flesh

Abstract

In the cognitive sciences, *interoception*, i.e., the perception of one's own internal bodily processes (e.g. heartbeat, digestion) has been thoroughly explored. In the social sciences, instead, there is still a lack of theories explaining how cultures shape the way we listen to our bodies. Fyssen Foundation enabled a cross-disciplinary research in anthropology, cognitive sciences and technology studies, conducted at Northwestern University. This research integrates multiple datasets, spanning from an ethnography of demonic possession in Nicaragua to an ongoing inquiry on medically unexplained symptoms in the US. Far from being exclusively a physiological matter, interoception is at the core of the formation of shared representations. This research bridges the gap between the microlevel of the cognition of inner sensations (1) and the macrolevel of the formation of beliefs and shared representations that we call "culture" (2).

Keywords

Interiority, Body, Interoception, Representation, Belief

Cognition incarnée et « Moi Matériel »

Il est devenu conventionnel, en anthropologie, d'adopter une définition très réductrice de « cognition ». Le mot « cognitif », en anthropologie contemporaine, est principalement perçu comme un synonyme de ce qu'en termes courants est appelé « mental » ou « conceptuel ». Cette dimension est mise en opposition avec le domaine des sensations corporelles, associé à l'expérience du viscéral, de l'émotionnel, et de l'affectif. La première vague d'anthropologie cognitive de la croyance, représentée par des auteurs tels que Dan Sperber (1996) et Pascal Boyer (2001), suivis par Emma Cohen (2007) et Justin Barrett (2008), a été critiquée pour avoir renforcé la dichotomie *mental-viscéral*, en offrant des modèles de la croyance religieuse axés sur l'appréhension conceptuelle de notions contre-intuitives (par exemple, les esprits et les divinités).

Ces auteurs ont été critiqués pour avoir négligé les dimensions émotionnelles, sensibles et incarnées de la croyance (Halloy 2015, Canna 2017). Ces dimensions, par contre, ont été explorées par d'autres auteurs opérant en dehors du premier tournant cognitif (par exemple Luhrmann 2010, Csordas 2008, Halloy 2015, Seligman 2014). Conséquemment, une assimilation implicite s'est faite en sciences sociales entre théories cognitives et théories conceptuelles de la croyance. Cela a produit un intéressant paradoxe interdisciplinaire. Tandis que le courant dominant de l'anthropologie critiquait la première anthropologie cognitive en tant que purement conceptuelle est désincarnée, les sciences cognitives, elles-mêmes, traversaient leur propre « tournant viscéral », en mettant en avant de plus en plus la dimension incarnée de la cognition. Depuis deux décennies, en fait, de plus en plus de chercheuses et chercheurs en sciences cognitives ont identifié dans le domaine du corporel le terrain de base où la cognition humaine s'enracine (Seth 2013, Seligman 2018). Ainsi, un curieux chiasme terminologique s'est produit entre les disciplines. Si « cognitif » venait à signifier « désincarné » en sciences sociales, en sciences cognitives « cognition » venait à signifier « incarnée ». Le chiasme survit aujourd'hui encore. Puisque les communautés scientifiques des anthropologues et des chercheurs cognitifs occupent des habitats professionnels comparti-

mentés, où les deux communautés scientifiques s'entrelisent très rarement, des définitions opposées de cognition survivent des deux côtés de la frontière disciplinaire.

Considérons l'exemple du viscéral par antonomase : l'intestin. Anil Seth, philosophe et chercheur en sciences cognitives, décrit la cognition cérébral-entérale (la cognition qui émerge de l'interaction entre le système nerveux et celui gastrointestinale) comme le terrain de base du « Moi Matériel (*Material Self*) ». Le Moi Matériel, selon Seth, est le terrain de base du sentiment de soi le plus fondamental, à partir duquel l'ensemble des autres dimensions cognitives s'articule (Seth 2013). Si on adopte cette notion élargie de cognition, il en dérive que le corps, dans toutes ses dynamiques psycho-physiologiques dont les affects et les sensations émergent, n'est pas l'opposé de la cognition humaine, mais plutôt son fondement.

Deux anthropologues ont développé une notion incarnée de la cognition de façon exemplaire : Rebecca Seligman (2014) et Arnaud Halloy (2015). Dans son ethnographie de la possession spirituelle dans le Candomblé brésilien, Rebecca Seligman adopte une approche bio-sociale intégrée, axée dans l'interaction des facteurs psycho-physiologiques et socioculturels qui permettent aux adeptes de soigner leurs corps tandis qu'ils restructurent leur sens du soi (Seligman 2014). Halloy, dans son étude de la possession spirituelle dans le Xango brésilien, explore le rôle déterminant des affectes incarnés dans l'interaction avec les divinités (2015). Les deux travaux répondent au besoin de comprendre la croyance par-delà la dichotomie corps-esprit, en affrontant les défis épistémologiques que cette opération délicate pose. Ce n'est pas un hasard qu'il s'agisse de deux ethnographies dédiées à la possession spirituelle. En fait, la possession spirituelle constitue un cas de figure particulièrement provocateur pour décloisonner l'opposition entre mental et corporel. Étant donné que cette opposition a été le paradigme dominant de la modernité européenne (Descola 2005), la possession spirituelle est venue à représenter, historiquement, la quintessence de l'exotique, de l'Autre dans l'imaginaire européen et nord-américain. Comment expliquer – selon cette dichotomie – que le divin, c'est-à-dire le spirituel et immatériel par excellence en Occident, enva-

hissent le corps humain au point de transformer et radicalement altérer son fonctionnement ? Les interprétations académiques de la possession spirituelle ont eu tendance à démembrer ce phénomène selon la compartimentation habituelle entre corps et esprit. Soit l'attention a été portée presque exclusivement sur les signifiés socioculturels de la possession (voir entre autres les études classiques de Janice Boddy, Aihwa Ong, Michel Leiris), soit, au contraire, la possession a été réduite à une altération psychophysiologique du corps possédé. Dans ce cas, des modèles mécanicistes analogues à ceux employés pour la pathologisation de la transe chamanique ont été appliqués à la possession (voir Stépanoff 2012 pour une histoire des réductionnismes appliqués aux chamanisme). Par conséquent, une dichotomie corps-esprit domine encore – de manière variablement subreptice – la tradition occidentale.

Ceci dit, les dichotomies ne sont pas en elles-mêmes délétères. Dichotomies, oppositions et d'autres représentations binaires sont des outils logiques aptes à éclairer deux notions par contraste. Je ne préconise pas l'éradication de la pensée dichotomique, ni le rejet tranchant d'un certain degré de discrimination entre la notion de mental et la notion de physique. Je n'irais pas non plus, à l'inverse, dans le sens d'Emma Cohen qui, en s'appuyant sur la psychologie évolutionnaire de Bloom, considère le dualisme corps-esprit comme un trait universel de la cognition humaine (Cohen 2007). Cependant, il semble judicieux de reconnaître qu'une forme de discrimination entre deux domaines – dont l'un est plus « visible », « tangible » ou autrement sensible que l'autre – a été observée dans une vaste pluralité de sociétés humaines. Si la partition est commune, les termes de cette partition sont largement variables. Il serait productif, donc, d'envisager que les termes de la partition soient des variables indépendantes et non pas des universaux psychologiques.

Dans l'élaboration de mon ethnographie de la possession démoniaque au Nicaragua, toutes les langues européennes que j'ai utilisées – anglais, français, espagnol et italien – réfléchissaient une partition implicite entre corps et esprit. Aucune de ces langues n'était apte à saisir l'expérience de mes interlocutrices, les Afro-Indigènes Miskitos (*Miskitu uplika nani*), qui savent sentir le parfum

des esprits et être blessés par leurs coups (Canna 2017). En fait, si beaucoup de sociétés partagent une propension dichotomique, les articulations, les frontières et les frictions parmi les domaines du réel sont des variables indépendantes. Dans ce sens, la possession spirituelle est un acte d'infraction ontologique, qui réalise la séparation originelle et la fusion potentielle entre les deux réalités mutuellement transgressives du spirituel et de l'humain.

Le besoin de repenser la possession spirituelle au-delà de l'opposition corps-esprit m'a porté à développer une notion intégrée de cognition, fruit de la tension entre anthropologie et sciences cognitives. Mes points de départ ont été les travaux de Seligman et d'Hallooy. La bourse postdoctorale de la Fondation Fyssen m'a offert l'opportunité de rejoindre Rebecca Seligman à l'Université de Northwestern. Dans ce bref essai, je me focalise sur un aspect de ce projet de longue haleine : l'exploration des sensations intérieures en tant qu'artéfacts bio-culturels.

Le corps retroussé. Intéroception et diversité culturelle

Le façonnage culturel du corps a été l'un des sujets les plus développés depuis les débuts de l'anthropologie culturelle. Des fondements de la discipline, telles que la notion de *techniques du corps* de Marcel Mauss (Mauss [1947] 2007) et l'étude classique de Claude Lévi-Strauss des peintures corporelles des Caduveo (*Kadiwéu*) (Lévi-Strauss [1955] 2012), ont porté le façonnage social du corps au centre du débat anthropologique. Cependant, l'attention a été focalisée principalement sur le corps extérieur, tandis que le corps intérieur reste relativement inexploré. Ceci n'est pas surprenant, étant donné la tendance des sciences sociales à se focaliser sur les données directement observables. Cependant, la prolifération récente des études sociales des sensations intérieures – de l'anthropologie des émotions à la sociologie incarnée (*carnal sociology*) – est en train d'inverser la tendance.

Des études détaillées du façonnage culturel des sensations corporelles émergent, par exemple, dans le domaine des ethnographies du sports (e.g. Loïc Wacquant sur l'apprentissage de la boxe dans un club de Chicago, 2006 ; Greg Downey sur l'interaction entre soubassements neurobiologiques et facteurs socioculturels dans l'apprentissage de l'art du combat Capoeira,

2012). Le façonnage social des sensations intérieures inscrit affects, signifiés et jugements moraux dans l'intimité du physiologique. Ce processus d'inscription corporelle se retrouve dans les pratiques les plus variées, de la construction de la masculinité dans le body building (Klein 1993), à l'incarnation de la croyance religieuse (Luhmann 2010, 2012), jusqu'à la transmission physio-spirituelle du yoga moderne (Alter 2004). L'auto-ethnographie de Stephen Wakeman sur la dépendance à l'héroïne offre une contribution unique à l'étude des enchevêtrements entre addiction et représentation de soi (Wakeman 2014). Enfin, dans le domaine de l'anthropologie médicale, une attention prioritaire a été donnée au façonnage culturel des symptômes (Hinton 2012, Hinton and Good 2009, Ryder and Chentsova-Dutton 2012). Cameron Hay, par exemple, analyse comment une sensation potentiellement anodine devient un symptôme par un procès d'auto-auscultation, d'évaluation et d'interprétation socialement modulé (Hay 2008).

Les expériences intérieures mentionnées dans ces exemples sont désignées par des termes courants, tels que « sensations » ; par des expressions génériques, telles que « indices » (*cues*) ; ou, dans la littérature anglophone, par le polysémique « *feelings* ». Tous ces événements ont en commun deux traits : 1) ils surgissent du corps intérieur ; 2) ils sont associés à des ensembles de signifiés et de comportements culturellement variables. Un exemple du deuxième trait est l'accélération soudaine du rythme cardiaque. Cet indice corporel peut être lu comme le symptôme précurseur d'une attaque démoniaque chez les Miskitos du Nicaragua (Canna 2017) ou bien comme un signe de passion amoureuse chez les Nord-Américains des États-Unis. Ceci-dit, si l'on explore notre exemple au-delà de toute simplification hâtive, il faut ajouter que, parmi les Miskitos, une attaque démoniaque peut être annoncée par la sensation d'être séduite par un démon. L'accélération, donc, est à la fois partie d'un discours amoureux et d'une croyance spirituelle. Ainsi, de différents ensembles de signifiés, déclenchant de différents paradigmes de conduite, se cumulent dans le même indice même à l'intérieur d'un seul groupe. La nécessité analytique de distinguer ces sensations intérieures investies de signifiés par rapport à d'autres perceptions plus anodines (ou moins imprégnées de sens) m'a portée à élaborer avec Seligman la

notion de « affordances intéroceptives » (Canna & Seligman 2020).

Le terme « intéroception », couramment employé en sciences cognitives, est encore presque absent du débat anthropologique. « Intéroception » est la perception de sa propre physiologie intérieure (par exemple le rythme cardiaque, la digestion, la contraction musculaire). Elle peut être conçue comment la façon dont nous écoutons notre Moi matériel (*Material Self*). Cette écoute intérieure a été reliée à plusieurs processus cognitifs et comportementaux fondamentaux, de la socialisation à la formation des croyances (Garfinkel 2015).

Au contraire, le terme « affordances » (aussi traduit en français par « invites ») a une longue histoire en psychologie et en sciences sociales, que je ne récapitulerai ici qu'en partie. En suivant le succès de sa première formulation par James J. Gibson, la notion d'affordances a été adaptée à l'exploration de divers aspects de ce qu'on appelle « culture ». Ramstead, Veissière and Kirmayer, par exemple, font des « *affordances culturelles* » l'un des fondements de la socialisation humaine (2016). Ces auteurs décrivent les affordances culturelles comme un ensemble d'associations entre indices contextuels et actions potentielles. En focalisant l'attention sur des indices spécifiques – par exemple l'ombre sous un arbre interprété, dans nos sociétés, comme une invitation au repos – les sociétés inscrivent dans la perception de chaque individu un ensemble de possibilités d'actions. L'apprentissage de ces affordances rend l'individu culturellement compétent et capable d'interagir de façon appropriée. Arnaud Halloy, de son côté, offre la notion de « affordances affectives » pour capturer l'inscription corporelles des affects médiatisée par la pratique sociale, en particulier par l'expérience rituelle (Halloy, 2015).

Toutes ces possibilités sont contextuelles et sujettes à des interprétations fluctuantes. Les malentendus se produisent quand un individu ne maîtrise pas les affordances pertinentes pour un certain groupe dans un contexte spécifique. Par exemple, si l'ombre sous un arbre est une invitation au repos dans un parc public, elle ne l'est pas dans un jardin botanique où les plantes sont inaccessibles. Un ensemble d'indices signale à l'individu que le jardin n'est pas un parc (panneaux, palissades, barrages). Ceci dit, si l'indi-

vidu n'est pas suffisamment compétent pour lire correctement les indices, elle peut agir de façon inappropriée et être socialement sanctionnée. La notion d'affordances culturelles, dans son acception la plus élargie, fait de la maîtrise des affordances le présupposé fondamental de toute interaction socialement signifiante. Par la transmission des affordances culturelles, les sociétés façonnent notre être-dans-le-monde en tant qu'ensemble de potentiels d'action intériorisés. Tout potentiel possède ses propres connotations morales et ses régimes d'acceptabilités, qui varient selon les contextes (s'asseoir sous un arbre dans un parc pendant l'après-midi implique des régimes d'acceptabilité distincts par rapport à la même action accomplie au cœur de la nuit).

La notion d'affordances intéroceptive distingue un ensemble distinct d'affordances. Les indices intéroceptifs constituent un contexte qui, à la place d'être extérieur et directement partagé, est intérieur, intime. Cela implique non seulement une différence de localisation des affordances, mais aussi une différente phénoménologie. Par exemple, une jeune femme Miskito peut percevoir de la nausée comme une affordance d'attaque démoniaque, mais elle ne peut pas pointer du doigt son indice pour le communiquer à l'extérieur. Elle a besoin d'un langage intermédiaire qui traduit ses sensations intérieures en des indices communicables. Elle peut verbaliser, gesticuler ou utiliser tout autre code sémiotique, mais le clivage phénoménologique entre ce qu'elle expérimente et ce qu'elle peut transmettre est important. Au contraire, une affordance extérieure (ou extéroceptive) possède un noyau de matérialité partagée à partir duquel les différents auteurs construisent un terrain d'entente (par exemple toucher un arbre ensemble, même si la texture de l'écorce sera perçue par chacun différemment).

Une autre manière pour rendre l'intime extérieur est offerte par les technologies de mesure, qui sont elle-aussi une forme de traduction sui generis. L'histoire de la bio-médecine fait apparaître la recherche incessante de méthodes d'objectivation – donc d'extériorisation – de processus physiologiques comme le rythme cardiaque et la digestion (Mukharji 2016). Cependant, il existe un hiatus structurel entre l'appréhension intérieure d'un symptôme et sa mesure extérieure. La perception intérieure cor-

respond rarement à son relèvement extérieur. Les individus tendent à appréhender et à exprimer leurs affordances intéroceptives de façon divergente par rapport au langage médical.

Par exemple, la perception qu'un individu a de ses battements de cœur accélérés pendant une attaque de panique peut correspondre à une accélération « objective » bien moindre, bien que l'expérience subjective soit celle d'un cœur au point d'exploser. Dans certains cas, cependant, les individus apprennent à aligner leurs affordances intéroceptives avec les technologies qu'ils utilisent. Par exemple, de nombreux coureurs d'endurance utilisent un cardiofréquencemètre (un appareil mesurant leur rythme cardiaque, ou traqueur d'activité). La plupart de ces coureurs apprennent à aligner leurs perceptions avec cet appareil, en développant la sensation d'être « à 120, 130, etc. battements par minutes (bpm) » avec une approximation qui peut arriver aux 2-3 battements. Ces sensations deviennent technologiquement compatibles à force d'être comparées au feedback renvoyé par l'appareil. Cependant, les affordances intéroceptives sont souvent des messages complexes, intégrant plusieurs modes de perception, dont la température, les résonances avec d'autres organes mais aussi leurs valences affectives et morales ; un ensemble complexe qui ne peut pas être capturé par un paramètre discret et unitaire tel que le nombre de battement par minute.

L'opposition affordance intérieure/extérieure ne doit pas être conçue de façon discrète ou tranchée, mais plutôt continue. Toutes les affordances, même si elles sont majoritairement extérieures (i.e. l'arbre de notre exemple) s'originent à l'intersection entre extéroception et intéroception. Les études sur l'incarnation du sens (autrement dit effet placebo/nocebo) (Moerman and Jonas 2012) ont montré comment le signifié attribué à un objet est traduit en états corporels. La simple vue d'une affordance signifiant « repos » (l'ombre sous notre arbre) peut induire une réponse physiologique de relaxation musculaire, bien avant qu'une position de repos soit atteinte. Il s'agit de l'équivalent musculaire de la salivation à la pensée d'un met appétissant. On peut penser donc aux affordances intéroceptives comme à l'extrême d'un continuum qui présente des proportions variables d'intériorité et d'extériorité dans la composition des signaux percep-

tifs. Plus une affordance est intéroceptive, plus sa communication demande la création d'un terrain d'entente médiatisé sémiotiquement par un système de signifiés partagés et/ou un appareil technologique.

En revenant à la possession spirituelle, la question qu'elle pose à l'anthropologie est la suivante : comment ces expériences intimes sont transmises, intériorisées et extériorisées ? Dans quel mesure l'affichage extérieur des expériences intimes correspondent à ce qui se passe à l'intérieur ? Quelles sont les conditions de commensurabilité parmi les deux domaines ? Y a-t-il une raison épistémologiquement valide de postuler que le côté intime de la possession est connaissable ? Quel est le point d'articulation entre le corps intérieur et extérieur ?

Mon hypothèse initiale a été d'imaginer une « cartographie culturelle du corps », i.e., une constellation d'affordances intéroceptives communes permettant aux membres d'un groupe de reconnaître une expérience intime comme un événement partagé, bien qu'intime. Cette cartographie culturelle du corps est faite d'éléments communicables et d'éléments cachés, ou inatteignables. Au-delà de la spécificité de la possession spirituelle, il s'agit de saisir le façonnage culturel du corps intérieur, dans ses formes les plus expressives ainsi que dans l'auto-monitorage prosaïque des processus physiologiques quotidiens. Comment les croyances s'inscrivent dans le corps intérieur ? Qu'est-ce qui se perd dans la traduction de l'intérieur vers l'extérieur ? Quels sont les défis épistémologiques soulevés par cette aventure scientifique ? La notion de *physiogrammes* nous invite à une exploration attentive.

Des Affordances Intéroceptive aux Physiogrammes : La Croyance et L'Insaisissable du Corps

Projit Bihari Mukharji introduit le terme « physiograms » dans son étude de la modernisation de l'Ayurveda. Inspirés de la notion de cosmogrammes (cosmograms) de John Tresch, les physiogrammes sont définis comme des représentations intériorisés du corps qui ne sont ni des systèmes formalisés ni des ensembles complètement arbitraires, mais plutôt : « des généralités de niveau intermédiaire, car elles ne sont pas nécessairement retenues par tous à un moment historique donné. Cependant, elles sont partagées [...]. En étant *inchoates* (ou inachevée), elles

laissent suffisamment d'espace pour être partagées différemment [par chacun] [...]. Elles peuvent être distinguées des objets concrets, des textes et des pratiques, tout en n'étant pas complètement explicites » (Mukharji 2016). Ni formalisés comme l'anatomie biomédicale, ni ineflables comme des flux de perceptions désorganisées, les physiogrammes sont une interface de médiation entre abstraction et sensation. En ajoutant à la définition de Mukharji, je dirais que les physiogrammes émergent à l'intersection entre le corps objectivé et le corps subjectif appréhendé en tant que soi. En articulant des sensations intérieures à des stimuli contextuels, les affordances intéroceptives sont les unités constitutives des physiogrammes.

L'image d'un ciel étoilé nous offre une métaphore pertinente. Les affordances intéroceptives sont les unités constitutives (étoiles) d'un physiogramme (constellation). Mais, à la différence de notre perception du firmament, les physiogrammes ne sont pas statiques. Ils sont des configurations mouvantes qui peuvent être assemblées et réassemblées en modifiant les relations parmi leurs éléments constitutifs. Par exemple, dans le cas de la possession démoniaque, une ex-possédée peut associer la sensation d'eau descendante dans son œsophage avec l'exorcisme qu'il a libérée, car elle a été exorcisée en buvant de l'eau bénite. Si cette affordance est suffisamment intériorisée, la personne continuera à boire de l'eau bénite en tant qu'antidote. Si la pratique devient une habitude, l'acte de boire de l'eau bénite pourra avoir des cascades d'effets physiologiques non seulement sur une éventuelle rechute de possession, mais aussi sur des symptômes précurseurs plus courants comme de la nausée ou du mal de tête. Dans ce cas, le physiogramme a transitionné de la sphère du traitement de la crise aigüe (exorcisme) à la prévention quotidienne (prévention/prophylaxie). Explorer les physiogrammes individuels est crucial pour comprendre tout phénomène d'incarnation du sens, y compris la somatisation ou ce qu'en langage biomédical on appelle les troubles fonctionnels et les symptômes médicalement inexpliqués (MUPS) ; (Canna & Seligman 2020).

Thomas Csordas, en puisant dans la tradition herméneutique, décrit le corps humain comme un double phénoménologique (Csordas 2008). D'une part, le corps humain est appréhendé en

tant que Soi (ou Moi), perçu comme l'ancrage matériel de notre être-au-monde. De l'autre, le corps et constamment objectivé comme un Ça, un objet extériorisé et mesurable. Une aliénation et/ou dissociation totale du corps, comme dans les expériences de sortie du corps (*out-of-body experiences*, OBE), ou bien une identification totale comme dans certains états de fusion mystique, sont deux extrêmes d'un continuum.

L'expérience corporelle considérée comme ordinaire varie selon les cultures et se situe généralement au milieu d'un tel continuum. L'irruption d'une sensation violente, comme la douleur, interrompt un état

d'aliénation temporaire – pensons au pincement bienveillant d'une infirmière réveillant un patient – tandis que l'identification sans extériorisation est constamment interrompue

par la rencontre avec des sources d'objectivation, du miroir aux outils de mesure. Selon Csordas, plutôt que dans des concepts abstraitement contre-intuitifs, le fondement de la religion est dans l'expérience paradoxale¹ de l'incarnation. Profondément ressenti mais jamais maîtrisé pleinement, l'expérience d'avoir-ET-être-un-corps est selon Csordas le noyau phénoménologique de la notion de transcendance. Les dieux, les esprits, les démons et tout Autre surnaturel seraient la transposition de ce sentiment d'Altérité intime, proche et insaisissable, indissociable du Soi/Moi et constamment aliéné, qui est le corps.

Je n'irais pas aussi loin que Csordas, qui voit dans l'incarnation le noyau phénoménologique de toute religion. Ceci dit, cette intuition mérite d'être approfondie. Je ne crois pas que le hiatus avoir/être un corps soit exclusivement réductible à la distinction mental/physique chère à

l'Occident Euro-Américain. Au contraire, je trouve que cette tension entre être et avoir un corps à une pertinence transculturelle. Plusieurs ethnographies ont montré que des techniques d'intériorisation et d'extériorisation du corps se retrouvent parmi de nombreuses sociétés. Du côté des sciences cognitives (elles-mêmes un produit culturel de la tradition scientifique Euro-Américaine) plusieurs études ont corrélé l'intéroception avec les états de conscience. Par exemple, une intéroception altérée a été corrélée avec une tendance à la dissociation (Seth 2013). De manière similaire, certaines modifica-

tions intéroceptives semblent prédisposer à l'alexithymie, ou incapacité de reconnaître et de nommer les émotions (Shah et al. 2016).

Serait-il trop simpliste d'imaginer une correspon-

dance directe entre la façon dont on écoute notre corps et la façon dont on appréhende la réalité extérieure ? Dans sa forme la plus immédiate, certainement oui. Ceci dit, la perception d'un hiatus entre le corps ressenti et le corps objectivé – et donc la possibilité d'utiliser l'un en tant que mesure de l'autre – est une condition trop partagée pour ne pas offrir un terrain de dialogue entre sociétés. Les contraintes matérielles et existentielles de l'avoir-ET-être un corps pourraient

“Une aliénation et/ou dissociation totale du corps, comme dans les expériences de sortie du corps (*out-of-body experiences*, OBE), ou bien une identification totale comme dans certains états de fusion mystique, sont deux extrêmes d'un continuum.”

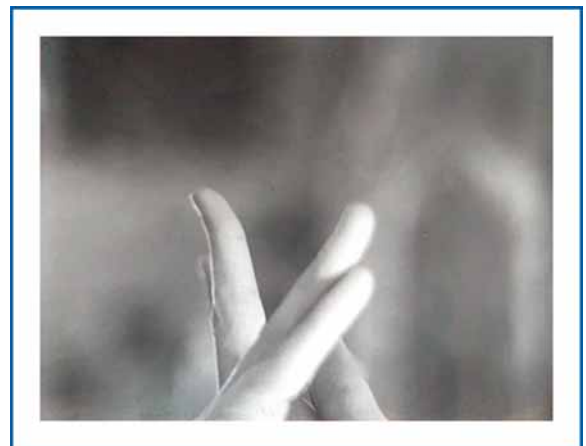


Figure 1 : Photo Diana Kurkovsky 2003

¹ La notion d'incarnation paradoxale de Csordas résonne productivement avec le concept d'identité paradoxale élaboré par Carlo Severi (2007) et par Severi et Michael Houseman (2009), qui voient dans l'expérience de cumulation d'identités paradoxales l'un des traits constitutifs de l'expérience rituelle.

constituer les bases d'un terrain de comparaison – et de dialogue – entre des sociétés et des communautés scientifiques aux épistèmes différentes.

À quelles conditions peut-on postuler que la tension entre identification *avec* et extériorisation *du* corps est perçue à travers les sociétés ? Dans quelle mesure la tradition occidentale des sciences cognitives est apte à capturer la variabilité des expériences du corps intérieur sans imposer un regard ethno-centrique ? Sur quelles bases peut-on établir la frontière entre corps intérieurs et extérieures ? La recherche est en cours.

Remerciements

Une partie fondamentale de ces études a été financée par la Bourse Postdoctorale Fyssen (2019-2020). L'Université Northwestern a offert un environnement agréable, ainsi qu'un support matériel additionnel. Ma collègue et mentor Rebecca Seligman est une partenaire de dialogue et d'échange inestimable. Suzanne Kuechler (Fyssen Foundation/UCL) a offert une occasion d'échange et d'enrichissement ultérieure. Mon collègue Raphaël Juillard de l'EHESS, Paris a contribué à la rédaction française du texte. L'Université de Northwestern et le National Science Foundation (NSF) soutiennent actuellement la suite de ces travaux.

Bibliographie

- Alter, Joseph S. 2004. *Yoga in modern India: The Body between Science and Philosophy*. Princeton, NJ : Princeton UP.
- Barrett, J. 2008. Coding and Quantifying Counterintuitiveness in Religious Concepts: Theoretical and Methodological Reflections. *Method & Theory in the Study of Religion* 20.4: 308-38.
- Boyer, Pascal. 2001. *Religion Explained: The Evolutionary Origins of Religious Thought*. New York: Basic.
- Canna, M. 2017. « Dis-lui qu'il n'existe pas ! » *La propagation de la transe grisi siknis chez les Miskitos du Nicaragua*. PhD Dissertation, School of Advanced Studies in the Social Sciences (EHESS), Paris.
- Canna, M., Seligman, R. 2020. Dealing with the unknown. Functional neurological disorder o(FND) and the conversion of cultural meaning. *Social Science & Medicine* 246 (2020) 112725.
- Cohen, Emma. 2007. *The Mind Possessed: The Cognition of Spirit Possession in an Afro-Brazilian Religious Tradition*. Oxford ; New York: Oxford UP.
- Csordas, T. 2008. Embodiment, Alterity and the Theory of Religion. In *Developmental Perspective on Embodiment and Consciousness*, Overton, Müller and Newman eds., Routledge.
- Descola, P. 2005. *Par-delà nature et culture*. Paris ; Gallimard. English Translation 2013: *Beyond Nature and Culture*. Chicago ; London: UP of Chicago.
- Downey, G. 2012. Balancing between Cultures: Equilibrium in Capoeira. In *The Encultured Brain. An Introduction to Neuroanthropology*. Lende, D.H., Downey, G. eds. MIT Press.
- Lévi-Strauss, C. [1955]. *Tristes Tropiques*, Paris, Plon. English Translation: 2012. *Tristes Tropiques*. J. and D. Weightman Translators, New York: Penguin Classics.
- Luhrmann, T. M. 2010. The Absorption Hypothesis: Learning to Hear God in Evangelical Christianity. *American Anthropologist* 112 (1) : 66-78.
- 2012. *When God Talks Back: Understanding the American Evangelical Relationship with God*. 1st ed. New York : Alfred A. Knopf.
- Garfinkel, S.N., Seth, A.K., Barrett, A.B., Suzuki, K. Critchley, H.D. 2015. Knowing your own heart: Distinguishing interoceptive accuracy from interoceptive awareness. *Biol. Psychol.* 104, 65- 74.
- Halloy, A. 2015 *Divinités incarnées. L'apprentissage de la possession dans un culte afro-brésilien*, PETRA Éditions.
- Hay, C. 2008. "Reading Sensations: Understanding the Process of Distinguishing "Fine" from "Sick"." *Transcultural Psychiatry* 45.2: 198-229.
- Hinton, D. E, Good, B. (eds.) 2009. *Culture and Panic Disorder*. Stanford, Calif.: Stanford UP,
- Hinton, D., Hinton, A.L., Eng, K.T., Choung, S., 2012. PTSD and key somatic complaints and cultural syndromes among rural Cambodians. *Med. Anthropol. Q.* 26 (3), 383–407.
- Houseman, M. et Severi, C. 2009. *Naven ou le donné à voir. Essai d'interprétation de l'action rituelle*. Paris, Éditions de la MSH.

• Klein, A. 1993. *Little Big Men. Bodybuilding Subculture and Gender Construction*. SUNY Press.

• Mauss, M. [1947] *Manuel d'ethnographie*. English translation as Marcel Mauss, 2007. *The Manual of Ethnography*, trans. Dominique Lussier and ed. N. J. Allen, Oxford: Berghahn Books, in association with Durkheim Press.

• Moerman, D. E., Jonas, B. W. 2002. "Deconstructing the Placebo Effect and Finding the Meaning Response." *Annals of Internal Medicine* 136 (6) : 471–76.

• Mukharji, P. B. 2016. *Doctoring Traditions. Ayurveda, Small Technologies and Braided Science*. University of Chicago Press.

• Ramstead, M. J. D, Veissière, S.P. L, and Kirmayer, L. J. 2016. Cultural Affordances: Scaffolding Local Worlds Through Shared Intentionality and Regimes of Attention. *Frontiers in Psychology* 7: 1090.

• Ryder, A.G., Chentsova-Dutton, Y.E., 2012. Depression in cultural context: "Chinese Somatization," revisited. *Psychiatr. Clin. N. Am.* 35, 15–36.

• Seligman, R. 2014. *Possessing spirits and healing selves: embodiment and transformation in an Afro-Brazilian religion*. Palgrave MacMillan.

• 2018. Mind, body, brain, and the conditions of meaning. *Ethos* 46 (3), 397–417.

• Seth, Anil K. 2013. Interoceptive Inference, Emotion, and the Embodied Self. *Trends in Cognitive Sciences* 17.11: 565-73.

• Severi, C. 2007. *Le Principe de la chimère : une anthropologie de la mémoire*. Paris, éditions Rue d'Ulm-musée du quai Branly.

• Shah, Punit, Hall, Richard, Catmur, Caroline, and Bird, Geoffrey. 2016. Alexithymia, Not Autism, Is Associated with Impaired Interoception. *Cortex* 81: 215-20.

• Sperber, D. 1996. *La Contagion des idées. Théorie naturaliste de la culture*, Paris, Odile Jacob.

• Wacquant, L. 2004. *Body & Soul: Notebooks of an Apprentice Boxer*. Oxford ; New York: Oxford UP.

• Wakeman, S.. 2014. Fieldwork, biography and Emotion: Doing Criminological Autoethnography. *British Journal of Criminology* 54.5: 705-21.

Grounded Cognition and the "Material Me"

It has become conventional, in anthropology, to adopt a very reductive definition of "cognition". "Cognitive", in contemporary anthropology, is mostly equated to what in lay terms is called "mental", or "conceptual". This dimension is opposed to the visceral, emotionally resonant, affective domain of bodily sensations. In this line, the first wave of cognitive anthropologists of belief, including authors such as Dan Sperber (1996), Pascal Boyer (2001), and lately Emma Cohen (2007) and Justin Barrett (2008), has been criticized for offering models of religious belief based on the conceptual appraisal of counter-intuitive notions (e.g., spirits and gods). These authors are criticized for paying scarce attention to the embodied, sensible and emotional dimensions of belief (Halloy 2015, Canna 2017). Inversely, the bodily-affective aspect of belief was explored in detail by other anthropologists, not associated with the first "cognitive turn" (e.g., Luhrmann 2010, Csordas 2008). By consequence, an implicit conflation is often made between "cognitive" and "conceptual" theories of belief. Nevertheless, in the domain of the cognitive sciences themselves, the landscape is completely different. While mainstream anthropology was reacting against the conceptualist reductionism of the so-called "cognitive" anthropologists, the cognitive scientists were in the middle of their own "visceral turn". More and more cognitive scientists were exploring the bodily, psycho-physiological and emotional domain of sensations as the fundamental ground of cognition (Seth 2013, Seligman 2018). Let's take, for example, the visceral by antonomasia: the gut. Cognitive scientist and philosopher Anil Seth, among others, describes cerebral-enteral cognition (e.g., the cognition arising at the interplay between the guts and the brain) as the basis of the "Material Me". The Material Me, according to Seth, is the embodied foundation of the very first, fundamental sense of self. Any other higher-level cognitive process, such as identification and belief, is grounded in the Material Me (Seth 2013). If we adopt such enlarged notion of cognition, we assume that the body, with its psycho-physiological dynamics leading to affects and sensations, is not the opposite but the very core of human cognition.

Two anthropologists have exemplarily developed a grounded notion of cognition: Rebecca Seligman (2014) and Arnaud Halloy (2015). In her ethnography of Candomblé mediumship in Brazil, Seligman adopts an integrated biosocial approach, articulating psycho-physiological and sociocultural factors to explain how religion heals the body while reshaping the self (Seligman 2014). Halloy, in his study on Xangô Afro-Brazilian religion, explores the crucial role of embodied affects in the interaction with deities (2015). Both works address the need, and the epistemological challenges, of understanding belief beyond any mind/body dichotomy. Indeed, spirit possession, such as Afro-Brazilian Candomblé and Xangô cults, offers an epistemological challenge to any discrete opposition between «the mental» and «the bodily». Given the pervasive presence of such opposition in the modern West, spirit possession has been depicted as the quintessence of the exotic Other. How can it be that a deity – the quintessential “spiritual” or “immaterial” in Western terms – controls a human body, to the point of disrupting, transforming, and radically altering its ordinary functioning? Scholarly interpretations of spirit possession have shown the tendency to dismember the phenomenon along an implicit mind/body divide. Either they paid attention mostly to the sociocultural meanings of possession or, alternatively, they isolated its supposed psycho-physiological underpinnings. As a result, a subreptitious mind/body dichotomy is still lurking from the shadows of the implicit assumptions of Western modernity.

That said, I argue that there is nothing negative per se in adopting dichotomies. Dichotomies, oppositions and binaries, are logical tools used to make notions appraisable by contrast. I am not advocating, here, against dichotomic thinking per se, nor against a certain degree of discrimination between what in English is called the “mental” versus the “physical”. Even though I won’t go as far as Emma Cohen, who, building on Bloom’s evolutionary psychology, considers mind/body dualism as a pan-human cognitive asset (Cohen 2007), I do acknowledge that a degree of discrimination between two realms – call them the “invisible” vs its opposite – has been found in many societies. Nevertheless, the partition between realms is most likely built on ever-

changing variables and not on psychological universals (Descola 2005, 2013). During the elaboration of my ethnography of demonic possession in Nicaragua, all the European languages I used – English, French, Spanish and Italian – reflected a bio-medicalized implicit assumption of the mind/body divide. None of them captured the specificity of possession as it was experienced by my interlocutors, the Afro-Indigenous Miskitos, who can smell spirits and receive scars from their attacks (Canna 2017). Thus, if many societies share a form of visible/invisible partition, they differ in appraising the articulation, borders and frictions between these two realms. Spirit possession can be thought as the point of disruption where these distinct realms collapse into each other. The spirit *enters* or *attacks* the human. The very act of ontological and corporeal infringement of spirit possession actualizes the separation *and* potential fusion between two distinct yet mutually transgressing realities.

The need of rethinking possession, and, more generally, the meaning of bodily experience (or the corporeality of meaning), lead me to develop a comprehensive notion of cognition, at the intersection of anthropology and cognitive sciences. My point of departure has been the dialogue with the works of authors such as Halloy and Luhrmann, and in particular Seligman, whom I joined at Northwestern, thanks to a Fyssen Postdoctoral Grant. In this brief essay, I will focus on a single aspect of this long-term endeavor: the exploration of inner bodily sensations as bio-cultural constructs.

The Body Inside-Out. Interoception in Cross-Cultural Perspective

The enculturation of the body has been one of the most researched topics since the inception of the social sciences. Milestone contributions, such as Marcel Mauss’ *techniques of the body* (Mauss [1947] 2007) and Levi-Strauss study of Caduveo (*Kadiwéu*)’s bodily paintings (Lévi-Strauss [1955] 2012), brought the cultural shaping of the body at the center of the anthropological debate. Nevertheless, most of the attention has been attributed to the external body, leaving the the inner body relatively unexplored. This is not particularly surprising, given the tendency of the social sciences to distance themselves from the introspective claims of psychology. Nevertheless, the

recent proliferation of social studies of inner sensations, namely in the domain of carnal sociology, is inverting this trend. Fine-grained studies of the cultural shaping of bodily sensations come from the ethnography of sports (e.g., Loic Wacquant autoethnography of boxing in Chicago, 2006, and neuro-anthropologist Greg Downey on the interaction between neurocognitive underpinnings and sociocultural factors in learning Capoeira, 2012). Inner body enculturation inscribes affect and moral judgment in the intimacy of physiology. This is particularly evident by looking at gender construction in bodybuilding (Klein 1993), embodiment of belief in religious experience (Luhmann 2010, 2012) and the physio-spiritual transmission of modern yoga (Alter 2004). Also, Stephen Wakeman's autoethnography of heroin addiction (2014) offers a unique insight about physiological dependence and self-representation. Finally, in the field of medical anthropology, major attention has been paid to the cultural scaffolding of symptoms (Hinton 2012, Hinton and Good 2009, Ryder and Chentsova-Dutton 2012). Cameron Hay, for example, describes how an apparently innocuous sensation becomes a symptom through a process of scrutinizing, pondering and interpreting its meaning, modulated by the social feedback received by the prospective patients (Hay 2008).

The inner bodily events explored in these examples are labelled generically as “cues”, “sensations” or otherwise unspecified “feelings”. What these events have in common are two conditions: (1) they arise from the inner body; (2) they elicit specific meaning and behaviors, which vary across cultures and societies. An example of (2) is a sudden increase in heartbeat. This bodily cue can be read as an incoming demonic attack among the Miskitos of Nicaragua (Canna 2017), or as a sign of romantic involvement among US teenagers. Nevertheless, if we explore our example beyond any fretful simplification, we should add to the picture that, among the same Miskitos, a demonic attack can be announced by the sensation of falling in love with the demon. Thus, different layers of meaning, triggering different sets of behaviors, can be attributed to the same cue even within a single group. The need of differentiating these meaningful, inner bodily cues from other sets of bodily sensations lead my co-author Seligman and I to forge the notion of “interoceptive affordances” (Canna & Seligman 2020).

The term “interoception”, which is common in the cognitive sciences, is still mostly absent in the anthropological debate. *Interoception* is defined as the perception of one's own inner physiological processes (e.g., heartbeat and digestion). Interoception can be thought as the way we listen to Seth's inner visceral, Material Me. It has been related to many key components of cognition, from prosociality to the formation of beliefs (Garfinkel 2015).

On the contrary, the term “affordances” has a longer tradition across the psychological and social sciences, that I won't recapitulate here. Following the success of Gibson's usage, the notion of affordances has been applied to manifold areas of culture. Ramstead, Veissière and Kirmayer, for example, make of *cultural affordances* the building blocks of human sociality (2016). Cultural affordances are described by these authors as sets of association between environmental cues and potential actions. By orienting shared attention toward specific cues – e.g. a shadow under a tree as a cue suggesting the possibility of sitting – societies structure individuals' perceptions of the environment as a set of possibilities for action.

All these possibilities are contextual and subject to personal interpretations. Misunderstandings arise when an individual doesn't master all the relevant cues shared by a group. For example, if a shadow under a tree suggests sitting *if* in a park, this is not the case in a botanical garden, where plants are inaccessible. A set of shared cultural affordances signals to the individual that the botanical garden is not a park (e.g. signs, fences, separations). Nevertheless, if the individual is not competent enough (e.g. she can't read the signs) she may fail to behave appropriately and elicit social disapproval. The concept of cultural affordances, in its largest extension, makes of affordances the building blocks of the any socially relevant interaction. Through the transmission of cultural affordances, societies shape the way we inhabit the world as an interiorized set of potentials for action. Each possibility comes with its own moral valences and contextually variable regimes of acceptability (e.g. sitting in a park in the afternoon has different values than sitting in the middle of the night, as the park is a distinctive setting from the botanical garden).

Beyond adding to the typology of affordances, the notion of *interoceptive affordances* entails a distinctive kind of cues. Interoceptive cues constitute an environment that, instead of being external and shared, is internal and intimate. This entails not only a difference in the location of the affordances, but also in their phenomenology. A Miskito girl can perceive nausea as an interoceptive affordance for demonic possession, though she cannot point it out to alert her caregivers, unless she adopts a language of mediation translating her inner feeling into some kind of exteriorized sign. She may verbalize, use bodily gestures or any other semiotic mediation, though the phenomenological gap between the experiencer and her interlocutors will remain ultimately unbridgeable. On the contrary, an exteroceptive affordance has a core of shared materiality upon which different individuals can find a common ground of experience (e.g. touching together a tree, even if the fine-grained perception of its bark won't never be the same for all). An interoceptive affordance, instead, is by definition not shareable without mediation.

Beside communication, another way of mediating with the visceral is technological measurement. The history of biomedicine reflects the incessant modern quest for objectivizing – and then exteriorizing – inner processes such as heartbeat and digestion, through technological refinement (Mukharji 2016). Nevertheless, it exists a structural hiatus between the inner appraisal of a symptom (or interoceptive sensitivity, Garfinkel et al. 2015) and its external measurement. Internal and external perceptions rarely match, with individuals tending to amplify, dismiss and/or express their interoceptive affordances in terms that diverge from medical measurements. For example, the amplified perception of heart beats in panic attacks may correspond only to a minimal measurable increase, and a sharp chest pain can be the somatization of moral distress without any organically visible cause. In some cases, individuals learn to match their interoceptive affordances with external devices. For example, some long-distance runners used to wear a heartrate tracker learn to predict their heartbeat, as they develop a specific feeling of being “at 120, 130, etc. bpm”. These feelings are technologically-attuned through the constant feedback given by the tracker. Nevertheless, the inner sensations come

with other physio-emotional entanglements, such as heat, inner echoes, resonances with other organs and affective and moral valences, that can't be captured by the single, quantitative parameter of the beat count.

The intimate nature of interoceptive affordances must not be interpreted as a discrete quality opposing them to other kind of affordances. Even an external affordance – the tree of the example above – entails an interplay between exteroception (e.g. the common touch) and interoception (e.g. the possibility that the sight/touch elicit an intimate psycho-physiological reaction). Studies on the placebo and nocebo effects (Moerman and Jonas 2012) have shown how meanings act upon the body. The simple sight of an affordance for resting (e.g. the tree shadow as a promise of rest) can elicit a physiological reaction of muscle relaxation, *before* the actual position of rest is reached. The same thing happens with salivation at the sight of food. Bearing that in mind, we may conclude that interoceptive affordances are the extreme of a continuum spanning from highly internal to highly external cues. The more the affordance is interoceptive, the more the creation of a common ground for sharing and socializing is mediated through semiosis and technology.

Coming back to spirit possession, the questions that these phenomena pose to anthropology are: How such an intimate experience is socially transmitted, interiorized and exteriorized? To what extent the external display of intimate events, such as spirit possession, matches with the interoceptive affordances experienced by the individual? How much is hidden, untranslated, non-transposable from the inner experience to the outer display? Is there any reason to presuppose – or to consider epistemologically graspable – the inner side of spirit possession? What is the point of articulation – if any – between the inner and the outer body?

There must be – this was my initial hypothesis – something like a cultural cartography of the body, a constellation of interoceptive affordances that makes it possible that different individuals in a same group claim *and feel* that they experience the same kind of event. This cartography of the body, thus, must be articulated with a set of possibilities for display and concealment. Out of the specificity of spirit possession, the question at

stake is the cultural scaffolding of the inner body, spanning from mystical experience to the more prosaic self-auscultation of daily physiological functions. What is lost in the transition from cultural scaffolding to intimate experience? How are beliefs inscribed into the body? What are the epistemological challenges in exploring this process? The notion of *physiograms* suggested a provoking exploration.

From Interoceptive Affordances to Physiograms: Belief and the Ungraspable Body

Projit Bihari Mukharji introduces the term “physiograms” in his study of the modernization of Ayurveda. Inspired by John Tresch’s *cosmograms*, physiograms are “middle level generalities in that they are not necessarily held by everyone in a historical moment.

Yet they are shared [...] As inchoate, they also leave enough space to be shared differently. [...] They can be discerned from actual objects, texts and

praxes, even when they are not clearly spelled out” (Mukharji 2016: 8). Neither formal systems of representation, like biomedical anatomy, nor ineffable flows of sensations, physiograms can be thought as mediators between abstraction and feeling. Importantly – I add to Mukharji’s definition – physiograms arise at the intersection between the body objectified and the body appraised as Self. By linking inner sensations to environmental stimuli, interoceptive affordances, I argue, are to be thought as the fundamental components of physiograms. Metaphorically, interoceptive affordances are the stars constituting the building blocks of a constellation (physiograms). Nevertheless, out of metaphor, physiograms are not static. Several sets of interoceptive affordances create a physiogram, and physiograms are moving configurations that can be assembled and reassembled by modifying the interplay between their constitutive affordances. For example, in demonic possession a woman can learn to associate the feeling of water descending her esophagus with exorcism, because she has been given holy water to fight the demon. If this affordance is interiorized enough, she will sub-

sequently feel drinking as an antidote for demonic precursors, such as nausea. Her physiogram for demonic possession has shifted. Addressing personal physiograms is crucial for understanding somatization and functional conversion (otherwise called hysteria), as the locus of mediation between meaning and feeling (Canna & Seligman 2020).

Thomas Csordas describes the human body as a phenomenological double² (Csordas 2008). On one hand, the human body is apprehended as Self, deeply felt as the material core of our being-in-the-world. On the other hand, the body is constantly objectified through measurements and other exteriorizations. Pure alienation, as in out-body-experience, and total identification, as in mystical states, are the two extremes of a continuum. Ordinary corporality lies in the

“Pure alienation, as in out-body-experience, and total identification, as in mystical states, are the two extremes of a continuum. Ordinary corporality lies in the middle.”

middle. The irruption of sensations, like pain, interrupts corporeal alienation – think of the nurse’s gentle slap awakening a patient – whereas total iden-

tification is interrupted by mirrors, measurements, and other exteriorization techniques. According to Csordas, rather than in abstract, counter-intuitive beliefs, the origin of religion has to be found in the paradoxical experience of embodiment. Deeply felt yet never fully possessed, the condition of being-and-having a human body provides the phenomenological kernel of the experience of transcendence. According to Csordas, indeed, gods, spirits and other supernatural Others, are the cultural transposition of this intimate, radical Alterity structuring our daily life.

I won’t go as far as Csordas in considering embodiment as the phenomenological kernel of religion. Nevertheless, I don’t think that the experience of the body as an inseparable double

² Csordas’ notion of paradoxical embodiment would be productively revisited at the light of Severi, and Severi and Houseman’s notion of paradoxical identity (Severi 2007; Severi and Houseman 2009). The two authors posit that the cumulation of paradoxical identities – and/or paradoxical identifying traits – is a distinctive feature of ritualization.

is idiosyncratic to Western thinking, and thus too specific to provide a common ground for cross-cultural comparison. On the contrary, I think that the experience of being-and-having a body is widely shared across cultures. Ethnographic evidence shows that identification and exteriorization techniques of the body are found in a wide array of society. Bodies are constructed along the lines of interiority and exteriority. If we explore how this construction is made in the field of cognitive science, we see how interoception have been correlated with a multiplicity of states of consciousness. For example, in the domain of psychopathology, dysfunctional interoception has been correlated with pathological dissociation (Seth 2013). Similarly, impaired interoception has been correlated with alexithymia, i.e., the inability to identify and label emotions (Shah et al. 2016).

Would it be too simplistic to imagine a correspondence between the way we listen to our bodies (interoception) and the way we apprehend reality? In its most linear form, yes. It would be simplistic to presuppose a linear correspondence between corporeal and environmental perception. I wouldn't assume, either, that the double nature of embodiment is an "universal", given the heated controversies surrounding the notion of universals per se. Nevertheless, the material constraints of embodiment – expressed in Euro-American tradition as a tension between Being and Having – are too inescapable to be dismissed as a purely idiosyncratic Western formulation. On the contrary, I argue that they provide a common, fertile ground for cross-cultural translation.

Is the tension between identification and exteriorization perceived as such across cultures? To

what extent the cognitive study of interoception – based on Western biomedical objectivation – can capture the cultural diversity of our inner bodies? On which bases the experiences of intimacy and alterity are commensurable across cultures, and across the multiple subcultures dividing our scientific communities? The research is open.



Figure 1 : Photo Diana Kurkovsky 2003

Acknowledgments

This research was funded through a Fyssen Postdoctoral Grant (2019-2020). Northwestern University provided a congenial environment and further support. My mentors and colleagues Rebecca Seligman (Northwestern) and Suzanne Kuechler (Fyssen Foundation/UCL) offered unvaluable intellectual exchange. A National Science Foundation Grant (NSF) awarded for 2021-2023 will support the continuation of this research at Northwestern University.

Linguistique du singe titi

Mélissa BERTHET

Post-doctorante, Institut Jean Nicod, Département d'études cognitives, ENS, EHESS, CNRS, Université PSL, 75005 Paris, France

Résumé

Qu'est-ce que l'étude de la communication animale peut nous apprendre sur le langage humain ? Nous présentons ici plusieurs années d'études de terrain et de travail théorique sur les capacités sémantiques, syntactiques et pragmatiques du singe titi. Ces singes émettent de longues séquences de cris en cas de danger. Nos résultats suggèrent que les cris sont le reflet du niveau de stress de l'individu, que les séquences représentent l'évolution temporelle de ce stress, et que les congénères, en utilisant leur connaissance du monde, extraient des informations fiables sur la situation. En conclusion, certaines composantes du langage humain peuvent avoir émergé plus tôt que nous ne le pensions dans la lignée primate.

Mots-clés

Langage, communication, syntaxe, sémantique, pragmatique

Titi monkey linguistics

Abstract

Can animal communication teach us anything about human language ? We present several years of field studies and theoretical work investigating the semantic, syntactic and pragmatic capacities of titi monkeys. This species emits long sequences of alarm calls to threatening situations. Our results suggest that each call reflects a specific arousal levels in the caller, that the sequence represents the temporal evolution of the caller's emotional state, and that listeners extract reliable information about the world from the sequences using their world knowledge. This work suggests that some components of human language may take root earlier than expected in the primate lineage.

Keywords

Language, communication, semantics, pragmatics, syntax

Linguistique du singe titi

Qu'est-ce que la communication animale peut nous enseigner sur l'évolution du langage humain ? Le système de communication des animaux peut être décomposé en différentes capacités, qui peuvent être décrites de façon empirique puis être comparées aux capacités linguistiques humaines. Cette approche vise à mettre en évidence quelles sont les innovations clés de communication qui ont pu apparaître au cours de l'évolution humaine, et comment elles ont été sélectionnées. Les chercheurs ont entre autres retenu deux caractéristiques fondamen-

tales du langage humain : son sens (« **sémantique** ») et sa structure combinatoire. Les mots et phrases humaines ont un sens, elles font référence à des objets, des concepts, des idées ou des sentiments. La structure combinatoire est la capacité à créer de nouveaux mots ou des phrases en combinant des éléments du langage, ce qui nous permet de communiquer sur une infinité de sujets. On observe deux principaux types de structure : la **phonologie** est la capacité de combiner les sons en mots (comme les sons /ʃ/ et /a/ sont combinés pour créer le mot « chat ») et la **syntaxe** est la capacité de combiner des éléments avec du sens (morphèmes, mots) en mots ou

phrases dont la sémantique est dérivée du sens de ses éléments (comme les mots « ma », « voiture » et « rouge » peuvent être combinés en une phrase avec du sens : « ma voiture rouge »).

Darwin fut l'un des premiers biologistes à s'intéresser à l'évolution du langage humain. Il conclut que les humains ont le pouvoir de connecter des sons définis avec des idées définies, alors que la communication animale se limite à l'expression des états émotionnels (Darwin, 1871, p. 54). Cette idée fut débattue dans les années 80, quand l'étude pionnière de Seyfarth et Cheney suggéra que les singes vervets utilisaient leurs cris d'alarme comme des noms communs désignant leurs prédateurs (Seyfarth et al., 1980). Ces travaux ont ensuite été remis en question (par exemple, Price et al., 2015) et le débat sur la sémantique animale est toujours entier : est-ce que les cris des animaux sont de simples reflets de leurs états émotionnels, ou est-ce qu'ils peuvent transmettre de l'information sur les événements extérieurs ?

Les singes titi à front noir *Callicebus nigrifrons* (**Figure 1**) sont de très bons candidats pour répondre à cette question. La chercheuse Cäsar

et ses collègues (Cäsar et al., 2012a, 2012b, 2013) ont mené des recherches très poussées sur le système de communication de ces singes, grâce à des observations et des expériences sur le terrain. Ils ont montré que les singes titi ont deux types de cris, le cri A et le cri B (**Figure 1**) qu'ils combinent en longues et complexes séquences (Cäsar et al., 2012b) en présence d'un prédateur, mais aussi dans des situations stressantes, comme en présence d'animaux non prédateurs ou quand les singes descendent au sol pour manger. Les chercheurs ont aussi observé que la structure de la séquence varie avec le type de prédateur rencontré et sa localisation (**Figure 2**). Cäsar et ses collègues ont en conclut que les cris A faisaient référence aux prédateurs dans la canopée, que les cris B faisaient référence aux alertes générales au sol, et que la structure de la séquence transmettait des informations sur la situation (Cäsar et al., 2012a ; Cäsar et al., 2013).

Les résultats de Cäsar ont été une véritable percée scientifique : les singes titi étaient capables de communiquer sémantiquement sur un événement extérieur en utilisant des combinaisons de cris, ce qui suggérerait que la syntaxe et la sémantique existaient déjà chez nos ancêtres

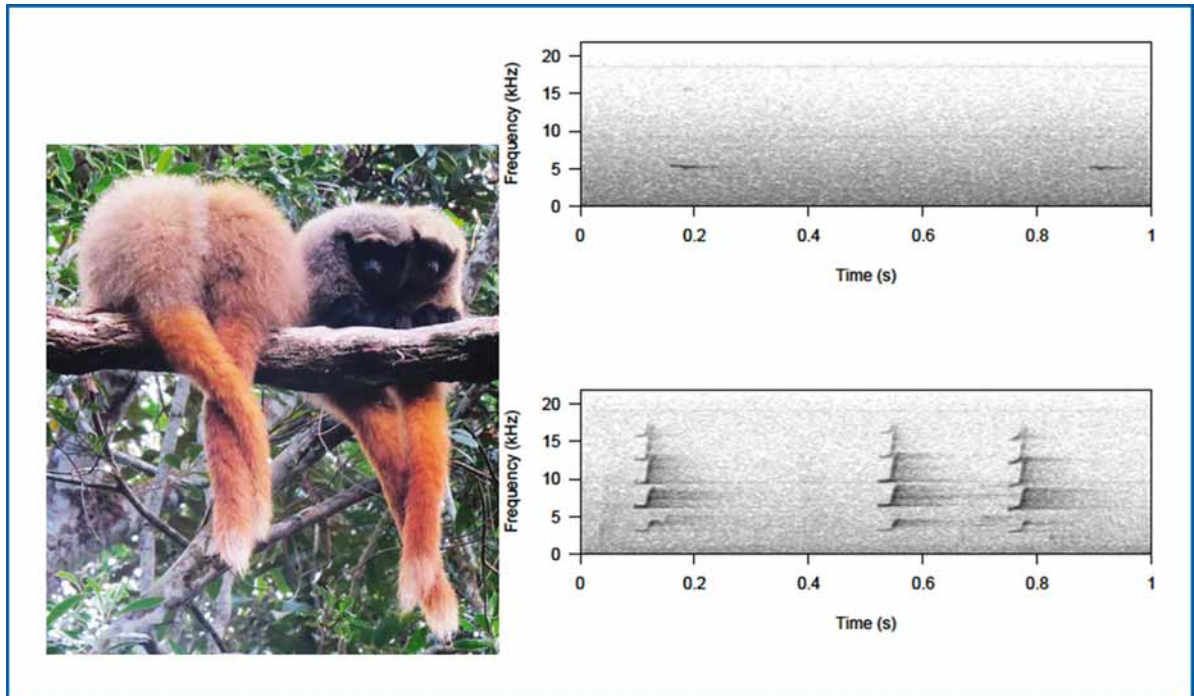


Figure 1. Gauche : Une famille de singes titi à front noir *Callicebus nigrifrons*. (Crédit : Geoffrey Mesbahi) ; Droite : Spectrogrammes de deux cris A (haut) et de trois cris B (bas).

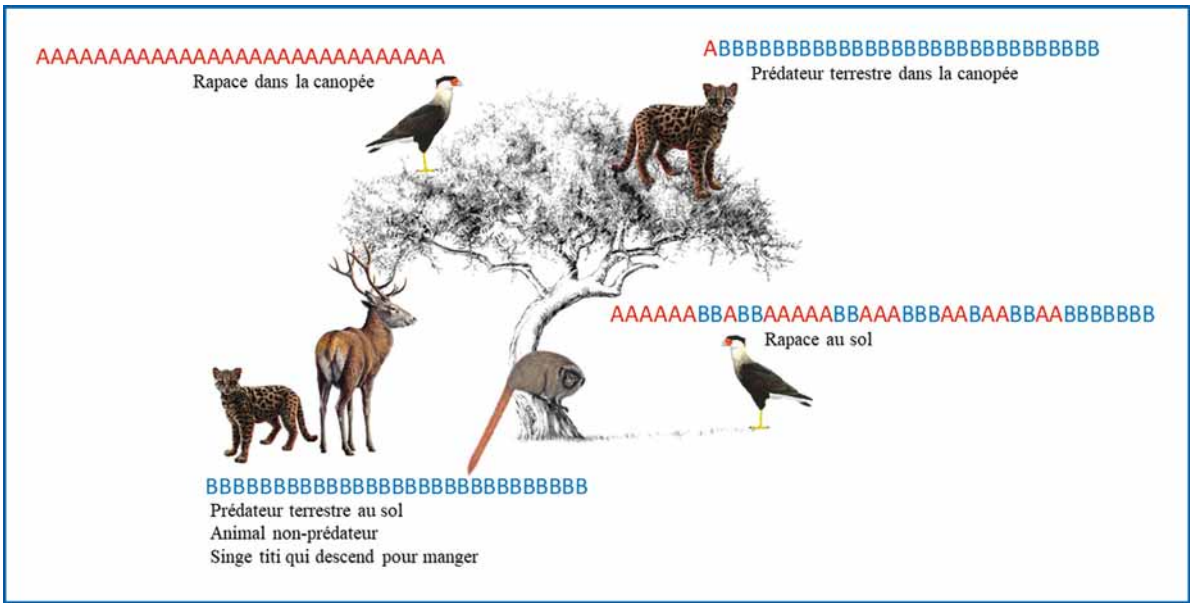


Figure 2. Description synthétique des 30 premiers cris émis par les singes titi en situation menaçante, selon Cäsar et ses collègues (2012a, 2013).

d'il y a quelques 40 millions d'années. Cependant, les résultats de Cäsar furent débattus. Nous avons donc conduit des expériences de terrain et des observations supplémentaires sur une population de singes titi sauvages, pour étudier leurs capacités sémantiques à l'échelle du cri et de la séquence.

L'étude

Nous avons étudié une population de singe titi à front noir sauvages, dans la réserve du Santuário do Caraça, Minas Gerais, Brésil. Les singes titi sont de petits singes (1-1.5 kg) arboricoles, qui vivent en groupe constitués du couple reproducteur (monogame à vie) et jusqu'à 4 petits. La population que nous avons étudiée est composée de 6 groupes de singes titi (environ 35 individus) habitués à la présence humaine : les chercheurs peuvent rester près des singes sans interférer avec le comportement naturel des animaux. Tous les individus possèdent des signes distinctifs qui leur permettent d'être reconnus (visage, couleur de la robe, taille etc.). Nous avons principalement mené des observations : nous avons collecté des données comportementales (activité des individus, localisation etc.) and enregistré leurs vocalisations en conditions naturelles. Cependant, nous étions surtout intéressés par leur comportement lors de rencontres avec

des prédateurs, ce qui arrive rarement dans la nature – en particulier quand les singes sont suivis par des humains. Nous avons donc mené plusieurs expériences de présentation de prédateurs (où l'on expose les singes à de faux prédateurs pour déclencher une réaction spécifique) et des expériences de repasse (où l'on joue des cris d'alarme de singes et l'on observe la réaction de ceux qui les écoutent). Pour nous assurer de la fiabilité de nos données expérimentales, nous avons conduit des expériences réalistes, que les singes ne pouvaient pas associer à notre présence. Nous avons par exemple fait en sorte qu'ils ne nous voient jamais placer un prédateur dans la forêt ou préparer une expérience de repasse : à chaque fois, nous avons anticipé la trajectoire du groupe, préparé l'équipement à un endroit où nous nous attendions à ce qu'ils passent, et nous les avons attendu. S'ils ne changeaient pas de trajectoire en cours de route, nous avons aussi fait attention à ce que leur réaction ne soit pas biaisée par un niveau de stress plus haut que la moyenne, en vérifiant qu'aucun intrus ne se trouvait dans les environs, ou qu'ils n'avaient pas vu un autre prédateur dans les 30 dernières minutes, par exemple. Nous avons mis 18 mois de travail intensif pour mener toutes les expériences que nous avons planifiées, car il était difficile de satisfaire toutes les conditions requises.

Information à l'échelle de la séquence

Les précédentes études n'avaient pas pu confirmer que les singes titi pouvaient comprendre les informations qui étaient potentiellement encodées dans les séquences. Pour tester ceci, nous avons joué les quatre principaux types de séquence décrites par Cäsar (Cäsar et al., 2013, **Figure 2**) à 14 singes titi (N = 28 essais). Nous avons enregistré leur réaction en vidéo et l'avons analysée. Nous avons montré que les singes titi qui écoutaient les séquences enregistrées lors de rencontres avec des rapaces ou des prédateurs se trouvant dans la canopée regardaient plus en l'air et moins vers le haut-parleur (**Figure 3**), ce qui suggère qu'ils peuvent extraire des informations sur le type de prédateur (rapace ou terrestre) et sa localisation (au sol ou dans la canopée) (Berthet et al., 2019).

Cette étude a montré que les séquences transmettaient des informations fiables sur le type de prédateur et sa localisation aux congénères. Nous avons ensuite cherché à comprendre les mécanismes d'encodage : comment est-ce que ces informations étaient encodées dans les séquences ? Nous avons pour cela répliqué les présentations de prédateurs de Cäsar (Cäsar et al., 2013). Nous avons exposé les 6 groupes de

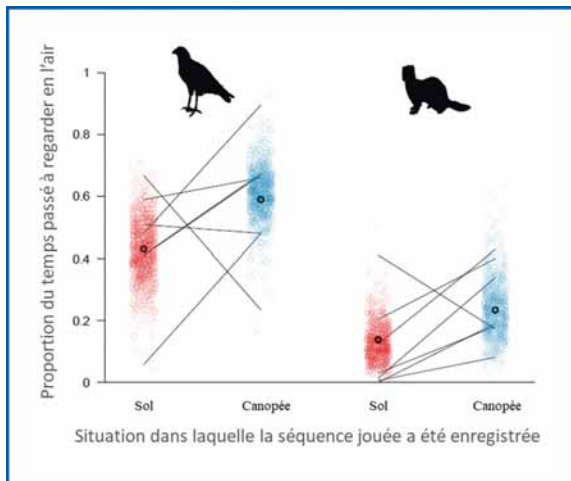


Figure 3. Réaction comportementale aux expériences de repasse des séquences d'alarme, enregistrées lors d'une rencontre avec un rapace (gauche) ou avec un prédateur terrestre (droite), placé au sol ou dans la canopée. Les sujets regardaient plus en l'air quand la séquence faisait référence à un rapace plutôt qu'à un prédateur terrestre, ou quand le prédateur était dans la canopée plutôt qu'au sol (tiré de Berthet et al., 2019).

singes à des prédateurs de rapace (*Caracara plancus*) ou de prédateurs terrestres (onuille *Leopardus guttulus* et martre *Eira barbara*), placés au sol ou dans la canopée. Nous avons enregistré les dix premiers cris émis par les singes et avons compilé ces données avec celles de Cäsar (Cäsar et al., 2013). Les résultats ont été légèrement différents de ceux reportés dans les études précédentes, en particulier pour le prédateur terrestre dans la canopée : le type de séquence décrit par Cäsar (un seul cri A suivi de cris B) n'a été émis que dans 4/14 essais, alors que nous avons observé des séquences exclusivement composées de cris B dans 7/14 essais, et des séquences de cris B avec un ou plusieurs cri(s) A intercalé(s) dans 3/14 essais (**Figure 4**, Berthet et al., 2019, résultats non publiés). Nous avons aussi observé quelques variations dans les réponses données aux rapaces au sol : un seul cri B a été émis dans 2/10 essais, et des séquences exclusivement composées de cris A ont été émises dans 5/10 essais (**Figure 4**). Nos résultats montrent donc surtout que les séquences ont un fort taux de variations inter-individuelles.

Toutefois, nos études ont montré que les séquences d'alarme des singes titi peuvent transmettre des informations complexes et fiables sur les événements extérieurs en combinant les cris. Nous pourrions simplement considérer que les singes titi sont capables de communiquer comme les humains le font, et que leur système repose sur une interface complexe entre sémantique et syntaxe. Mais est-ce vraiment le cas ? Pour déterminer le(s) potentiel(s) mécanisme(s) combinatoire(s) impliqué(s) dans ce système (syntaxe ou phonologie), nous devons étudier la potentielle sémantique à l'échelle du cri.

Information à l'échelle du cri

Quel est le sens des cris A et B ? Comme souligné par Schlenker et ses collègues (2017), la sémantique proposée par Cäsar ne tient pas d'un point de vue linguistique : les cris A ne peuvent pas faire référence aux prédateurs dans la canopée vu qu'ils sont aussi émis pour des rapaces au sol, et les cris B ne peuvent pas faire référence aux dangers au sol vu qu'ils sont aussi émis pour les prédateurs terrestres dans la canopée (**Figure 2**). Mais Schlenker et ses collègues en sont sûrs : les cris ont une sémantique. Tout d'abord, les singes titi émettent quelques fois des cris A ou B seuls (**Figure 4**), ce qui laisse

Rapace Sol	Rapace Canopée	Prédateur Terrestre Sol	Prédateur Terrestre Canopée
		BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
		BBBBBBBBBB	ABBBBBBBBB
		BBBBBBBBBB	BBBBABBBBB
		BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
		BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
		BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
B		ABBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
AAAAAAAABA	A	BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
AAAAAAAAAA	AAAAAAAAAA	BBBBBBBBBB	
AABABACBA	AAAAAACACC	BBBBBBBBBB	BAABBBBBBB
B	AAAAAAAAAA	BBBBBBBBBB	ABBBBBBBBB
AAAAAAAAAA	AAAAAAAAAA	BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
AAAAAAAAAA	AAAAAAAAAA	BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBA
	AAAAAAAAAB		ABBBBBBBBB
AAAAAAAAAA	AAAAAAAAAA	BBBBBBBBBB	ABBBBBBBBB
AAAABAAAAA	AAAAAAAAAA	BBBBBBBBBB	
AAAAAAAAAA	AAAAAAAAAA	BBBBBBBBBB	
		BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
		BBBBBBBBBB	
		BBBBBBBBBB	
		BBBBBBBBBB	

Figure 4. Dix premier cris émis par les singes titi en réponse à différents prédateurs localisés à différents endroits (Berthet, résultats non publiés). Une ligne représente une séquence donnée par un groupe de singe.

entendre que ces cris ont un sens quand ils sont isolés. Deuxièmement, si les cris n'avaient pas de sens individuel (phonologie), alors les singes qui écoutent la séquence devraient attendre longtemps afin de savoir quelle séquence est émise, et donc, quelle réaction adopter, ce qui n'est pas avantageux en cas de prédation. Par exemple, si la séquence commençait avec un cri A, les singes devraient attendre longtemps avant de savoir si le prédateur était un prédateur terrestre dans la canopée, un rapace au sol ou un rapace dans la canopée (**Figure 4**). En résumé, les cris A et B ont probablement un sens, mais le jeu de données de Cäsar seul ne permet pas de le déterminer avec précision.

Dans leur analyse, Schlenker et ses collègues ont conclu que les séquences d’alarme des singes titi n’avaient pas de structure syntactique non plus, car le sens de la séquence n’était pas dérivé du sens des cris (voir Schlenker et al., 2017 pour l’analyse complète). Ils en ont conclu que les cris faisaient référence à l’état de l’environnement au

moment de l'émission du cri, et que le sens des séquences était une simple lecture de l'évolution de l'état de l'environnement. Nous reviendrons là-dessus plus tard.

Nous avons commencé par étudier le sens des cris A. Les cris A sont émis en réponse à des prédateurs terrestres dans la canopée, ou en réponse à des rapaces (peu importe leur localisation). Les cris A ne font donc pas référence à une classe de prédateur (ils sont aussi bien émis en réponse à des rapaces qu'à des prédateurs terrestres) ni à une localisation précise (ils sont émis pour des prédateurs au sol ou dans la canopée). De plus, ils ne sont jamais émis en l'absence de prédateur, contrairement aux cris B (**Figure 5**). Nous avons donc d'abord postulé que les cris A faisaient référence à des menaces qui étaient sérieuses au moment de l'émission du cri (Commier & Berthet, 2019). Les singes titi sont petits et arboricoles, et leurs principaux prédateurs sont les rapaces qui attaquent en volant rapidement (Ferrari, 2009). Si les cris A faisaient

référence à des menaces sérieuses, ils devraient être émis en réponse aux rapaces, ce qui est le cas la plupart du temps. Cependant, les réponses à la présence de rapace au sol sont plus difficiles à interpréter : certains individus arrêtent d'émettre des cris A après un certain temps et émettent alors des cris B, voire d'autres n'émettent que des cris B (**Figure 5**). Cela suggère donc que l'émission d'un type de cri ne dépend pas du niveau de danger *absolu*, mais plutôt du niveau de danger *ressenti* par l'émetteur, qui peut dépendre de sa personnalité et de son expérience personnelle. Sous cette hypothèse, les cris A ne font pas référence à des menaces sérieuses, mais à un haut niveau d'excitation chez l'émetteur.

Testons cette hypothèse avec notre jeu de données (**Figure 6**). En présence d'un rapace, qui est une menace sérieuse, le singe titi devrait ressentir une grande excitation et émettre des cris A. Il arrêterait d'émettre des cris A en réalisant que la menace n'est pas sérieuse. Cela peut arriver

lorsque le rapace empaillé est au sol : il est rare pour un rapace de rester immobile lorsqu'il est au sol. Dans certains cas, un singe un peu plus téméraire peut ne pas émettre de cri A du tout, car il n'a pas peur des rapaces. D'autre part, les singes titi qui rencontrent un prédateur terrestre peuvent émettre un ou plusieurs cris A s'ils ont l'impression que la situation devient dangereuse et que cela les excite, par exemple s'ils s'approchent du prédateur. Nous avons à présent besoin de plus de données pour pouvoir relier le comportement du singe à l'émission de ces cris, afin de pouvoir valider cette théorie.

Nous avons ensuite étudié le sens des cris B. Comme mentionné précédemment, les cris B sont émis en réponse à plusieurs situations (**Figure 2**). Les analyses de Cäsar et de Schlenker étaient construites sur le postulat que les cris B émis en contexte de prédation étaient les mêmes que ceux émis lorsque les singes descendent au sol pour manger. Cependant, aucune analyse acoustique n'avait été conduite pour

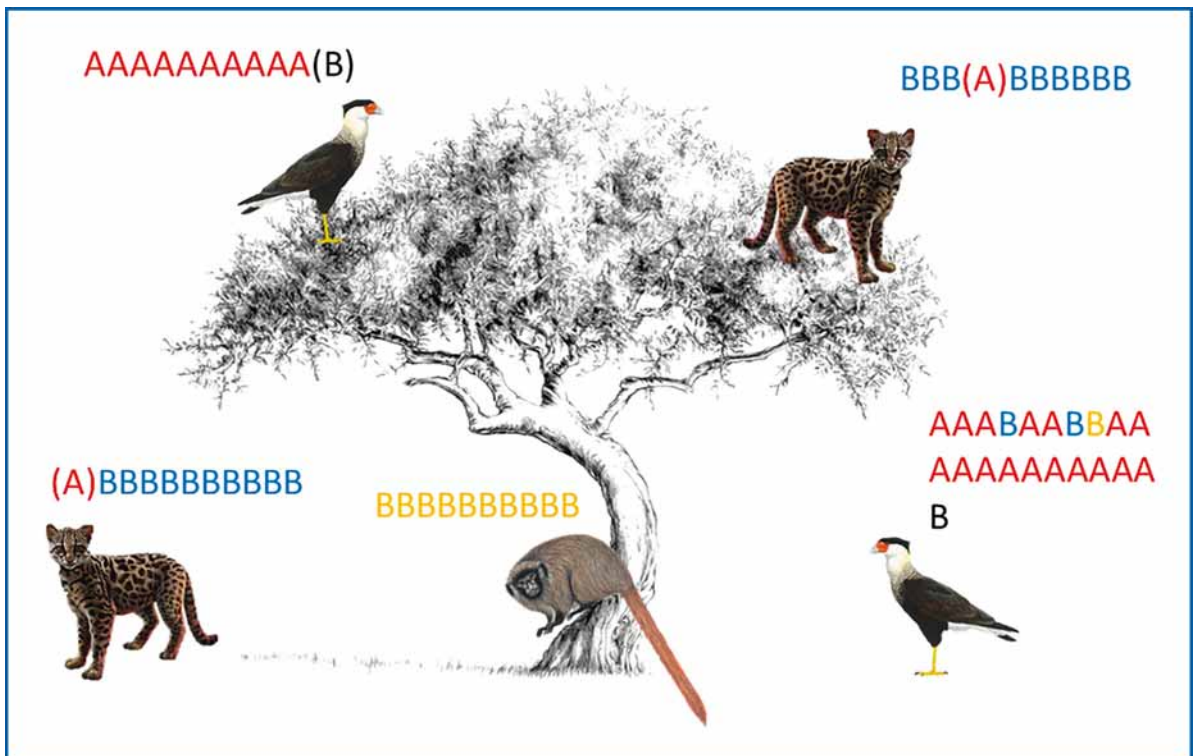


Figure 5. Jeu de données actualisé avec les nouvelles observations, expériences et analyses acoustiques (Berthet, résultats non publiés). Une ligne représente un type de séquence. Les différents types de cris B sont codés en couleur : jaune pour les cris B sol, bleu pour les cris B terrestre, noir pour les cris B qui n'ont pas été analysés.

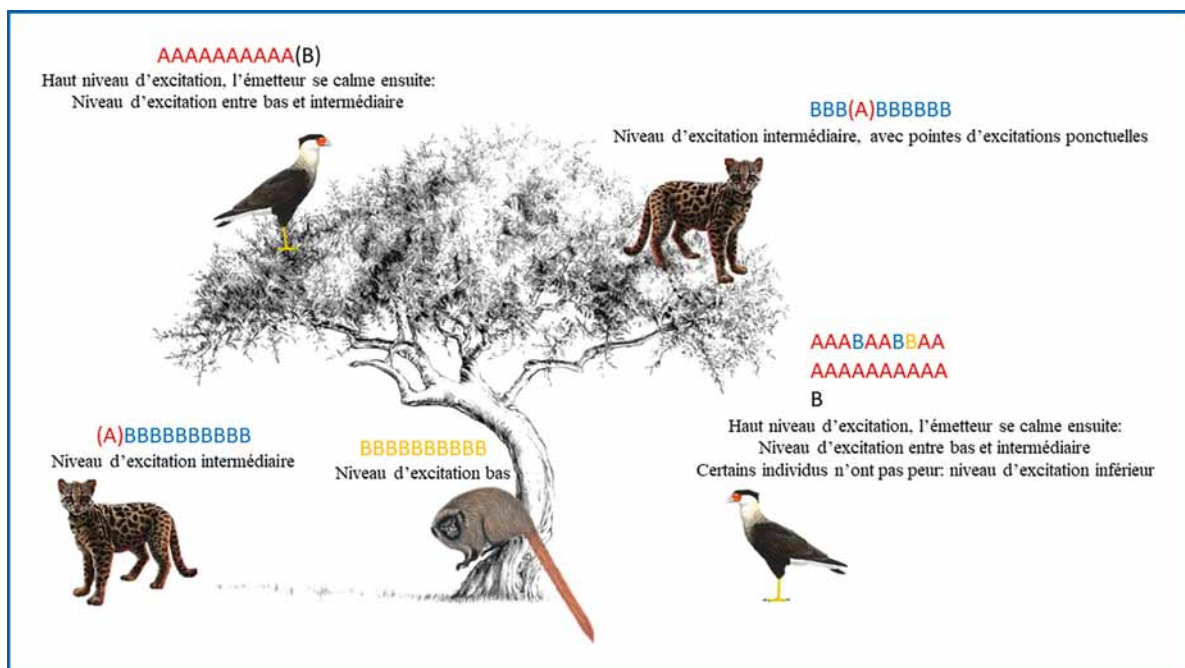


Figure 6. Lecture des séquences d'alarme si les cris A reflètent un niveau d'excitation haut, les cris B terrestre (bleus) un niveau intermédiaire et les cris B sol (jaunes), un niveau bas. Cris B noirs : cris non analysés.

vérifier cela, ce qui faisait cruellement défaut : certains cris peuvent en effet sembler identiques à l'oreille humaine mais avoir des différences subtiles qui sont très importantes pour l'espèce étudiée. Nous avons donc d'abord cherché s'il y avait des différences acoustiques entre les cris B émis dans différents contextes. Nous avons mené des analyses acoustiques sur les cris B émis quand le singe est en train de manger dans les strates inférieures (« cri B sol »), émis en réponse à des prédateurs terrestres (« cris B terrestre ») ou émis en réponse à des rapaces au sol (« cri B rapace »). Nous avons trouvé que les cris B terrestre sont plus aigus que les cris B sol (**Figure 5**) (Berthet et al., 2018). Nous avons aussi trouvé que les cris B rapace sont en fait un mélange de cris B sol et terrestre (**Figure 5**, résultats non publiés).

Qu'est-ce que cela nous dit sur le sens des cris B ? Les cris B sol et terrestre sont émis dans des situations diverses qui n'ont rien en commun d'un point de vue humain : les cris B sol sont émis quand le singe descend vers le sol et en présence d'un rapace au sol, et les cris B terrestre sont émis en présence d'un prédateur terrestre mais aussi en présence d'un rapace au sol (**Figure 5**). Le fait qu'une situation puisse déclencher l'émis-

sion de plusieurs types de cris B est un casse-tête scientifique, qui peut suggérer que les cris B ne font pas référence à des objets spécifiques de l'environnement : ils ne fonctionnent pas comme des noms communs.

Étant donné que les cris A semblent refléter un haut niveau d'excitation chez l'émetteur, nous pouvons émettre l'hypothèse que les cris B sont aussi liés au niveau d'excitation du singe. Comme les cris B sont émis lorsque le singe est moyennement excité (le danger est moins grand que s'il y avait un rapace), nous pouvons supposer que les cris B reflètent un niveau d'excitation plus bas chez l'émetteur. Ceci est confirmé par une autre observation : nous avons mentionné plus haut que la fréquence des cris B dépendait de son contexte d'émission (les cris B terrestre sont plus aigus que les cris B sol), or la fréquence des cris dépend beaucoup de l'état émotionnel de l'individu (Briefer, 2012) : les états émotionnels plus intenses entraînent l'émission de cris plus aigus. Il serait donc tout à fait possible que les cris B sol indiquent un niveau d'excitation bas, les cris B terrestre un niveau intermédiaire, et les cris A, un niveau élevé. Vérifions notre jeu de données (**Figure 6**) confirme cette hypothèse.

Quand un singe descend au sol pour manger, il se retrouve dans une situation un peu stressante, car les singes arboricoles sont vulnérables aux prédateurs terrestres lorsqu'ils sont près du sol (Mourthé et al., 2007). Cependant, la menace n'est pas sérieuse, car il n'y a pas de prédateur en vue – dans quel cas, l'individu ne descendrait pas. Le singe émet donc des cris B de basse excitation (les cris B sol). Les prédateurs terrestres ne sont pas aussi agiles dans les arbres que les petits singes titi et préfèrent donc attaquer de plus grosses proies (Ferrari, 2009) : les singes doivent rester vigilants en leur présence mais ces menaces ne sont pas aussi dangereuses que les rapaces. Lorsque les singes rencontrent un prédateur terrestre, ils sont donc excités, mais pas autant que s'il y avait un rapace : ils émettent des cris B de moyenne excitation (cris B terrestre). Ils peuvent émettre un cri A de temps en temps, s'ils ont des accès de frayeur soudains, par exemple en se rapprochant du prédateur. Finalement, quand un singe titi rencontre un rapace, il émet des cris A car il est très excité, mais peut plus tard émettre des cris B (sol et/ou terrestre) s'il se calme, parce qu'il réalise par exemple que ce le modèle expérimental n'est pas un vrai prédateur, par exemple. Un individu peut ressentir différents niveaux de stress durant une rencontre avec un prédateur, ce qui peut expliquer pourquoi ils passent des cris A aux cris B.

Notre théorie suggère donc que les cris d'alarme des singes titi ne transmettent pas d'information directe sur les événements extérieurs, mais plutôt communiquent sur l'état émotionnel de l'émetteur. Est-ce que cela veut dire que leur système de communication est complètement différent du nôtre ? Pas exactement. Les humains sont en permanence soumis à des émotions, qu'ils peuvent exprimer de plusieurs façons. Tout d'abord, ils peuvent utiliser du vocabulaire lié à l'émotionnel, comme « Je suis triste ». Ils peuvent aussi utiliser des interjections, comme « Cool ! » ou « Saperlipopette ! ». Enfin, beaucoup d'information sur les émotions d'une personne sont transmises dans sa voix. Les cris d'alarme des singes titi peuvent probablement être comparés à des interjections

humaines : ce sont des vocalisations isolées qui ne représentent ni un concept ni un objet, mais une émotion.

La pragmatique du singe titi

Nos études supposent donc que les cris d'alarme des singes titi reflètent l'état émotionnel de l'émetteur au moment précis où le cri est émis. Est-ce que Darwin avait raison ? Est-ce que cela veut dire que les singes titi, contrairement aux humains, ne peuvent pas relier les sons à des idées, et que leur communication est limitée à l'expression de leur état émotionnel ? Curieusement, oui et non.

Si chaque cri A et B reflète l'état émotionnel de l'émetteur, alors les séquences de cris représentent l'évolution temporelle de cet état émotionnel. Cependant, comme nous l'avons montré précédemment, les conspécifiques peuvent extraire des informations fiables et complexe en écoutant ces séquences. C'est donc une preuve que les singes titi font de la pragmatique.

La pragmatique, c'est la capacité à prendre en compte le contexte pour comprendre le sens d'une phrase. Par exemple, lorsque quelqu'un dit « Tu peux me passer le sel ? », son interlocuteur sait que la question n'est pas vraiment « Es-tu capable de me donner le sel ? » mais plutôt « Passe-moi le sel, si tu le veux bien ». Le sens littéral n'est pas celui qui est utilisé par l'interlocuteur, car il peut aller au-delà en utilisant ses connaissances du monde : quand quelqu'un

leur demande s'il peut passer le sel, c'est parce que cette personne veut du sel. Les singes titi semblent capables d'utiliser eux aussi leur connaissance du monde lorsqu'ils entendent des séquences de cris d'alarme : ils peuvent déduire le type et la localisation du prédateur en se basant sur l'organisation temporelle de la séquence. Cela n'implique pas forcément des processus cognitifs très hauts, tels que l'empathie ou la théorie de l'esprit : des processus de simple association entre l'écoute d'une séquence donnée et la présence d'un stimulus spécifique suffisent à expliquer cette capacité.

“Les cris d'alarme des singes titi ne transmettraient pas d'information directe sur les événements extérieurs, mais plutôt communiqueraient sur l'état émotionnel de l'émetteur”

En conclusion, le système des singes titi est très intéressant, car une réaction émotionnelle d'un individu peut transmettre des informations fiables et complexes sur des événements externes à ses conspécifiques, à la condition que ceux-ci fassent de la pragmatique. Cela confirme que la séparation traditionnelle entre signaux référentiels (qui transmettent des informations sur le monde externe) et affectifs (qui transmettent des informations sur l'état interne de l'émetteur) est fausse : le côté affectif d'un signal dépend surtout des mécanismes de production par l'émetteur, alors que le côté référentiel d'un signal dépend de la capacité des receveurs à extraire des informations sur leur environnement (Seyfarth & Cheney, 2003). Il est nécessaire de conduire des observations et des expériences de terrain supplémentaires pour pouvoir conclure sur les capacités linguistiques du singe titi, mais nos études confirment que cette espèce est un modèle clé pour étudier les racines du langage humain.

Remerciements

Merci à Philippe Schlenker, Emmanuel Chemla, Guillaume Dezechache, Geoffrey Mesbahi, Ewan Dunbar, Juliette Millet, Juan Benjumea, Klaus Zuberbühler, Cristiane Cäsar, le Santuário do Caraça et les assistants de terrain, pour leur aide dans la collection de données, les analyses et leur interprétation. Merci à la Fondation Fyssen (bourse de post-doc), le European Research Council (FP7/2007-2013) /ERC Grant Agreement N° 324115 – FRONTSEM (PI : Schlenker), (FP7/2007–2013) /ERC grant agreement no. 283871 (PI : Zuberbühler) et le European Union's Horizon 2020 research and innovation programme (grant agreement No 788077, Orisem, PI : Schlenker), le Fond National Suisse, l'Université de Neuchâtel et l'Ecole Normale Supérieure (Institut d'Etudes Cognitives, Ecole Normale Supérieure – PSL Research University, ANR-10-LABX-0087 IEC, ANR-10-IDEX-0001-02 PSL, ANR-10-IDEX-0001-02, FrontCog ANR-17-EURE-0017) pour leur support financier.

Bibliographie

- Berthet, M., Mesbahi, G., Pajot, A., Cäsar, C., Neumann, C., & Zuberbühler, K. (2019). Titi monkeys combine alarm calls to create probabilistic meaning. *Science Advances*, 5(5), eaav3991. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav3991>
- Berthet, M., Neumann, C., Mesbahi, G., Cäsar, C., & Zuberbühler, K. (2018). Contextual encoding in titi monkey alarm call sequences. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(8). <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2424-z>
- Briefer, E. F. (2012). Vocal expression of emotions in mammals: Mechanisms of production and evidence. *Journal of Zoology*, 288(1), 1–20. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00920.x>
- Cäsar, C., Byrne, R. W., Hoppitt, W., Young, R. J., & Zuberbühler, K. (2012a). Evidence for semantic communication in titi monkey alarm calls. *Animal Behaviour*, 84(2), 405–411. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.05.010>
- Cäsar, C., Byrne, R., Young, R. J., & Zuberbühler, K. (2012b). The alarm call system of wild black-fronted titi monkeys, *Callicebus nigrifrons*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(5), 653–667. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1313-0>
- Cäsar, C., Zuberbühler, K., Young, R. W., & Byrne, R. W. (2013). Titi monkey call sequences vary with predator location and type. *Biology Letters*, 9(5), 20130535–20130535. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0535>
- Commier, S., & Berthet, M. (2019). Commentary: Titi semantics: Context and meaning in Titi monkey call sequences. *Frontiers in Psychology*, 10, 512. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.00512>
- Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. Princeton University Press.
- Ferrari, S. F. (2009). Predation Risk and Antipredator Strategies. In P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann, & K. B. Strier (Eds.), *South American Primates* (pp. 251–277). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-3_10
- Mourthé, I. M. C., Guedes, D., Fidelis, J., Boubli, J. P., Mendes, S. L., & Strier, K. B. (2007). Ground use by northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *American Journal of Primatology*, 69(6), 706–712. <https://doi.org/10.1002/ajp.20405>
- Price, T., Wadewitz, P., Cheney, D., Seyfarth, R., Hammerschmidt, K., & Fischer, J. (2015). Vervets revisited: A quantitative analysis of alarm call structure and context specificity. *Scientific Reports*, 5, 13220. <https://doi.org/10.1038/srep13220>

- Schlenker, P., Chemla, E., Cäsar, C., Ryder, R., & Zuberbühler, K. (2017). Titi semantics: Context and meaning in Titi monkey call sequences. *Natural Language and Linguistic Theory*, 35(1), 271–298.

- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2003). Signalers and receivers in animal communication. *Annual Review of Psychology*, 54(1), 145–173. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.54.101601.145121>

- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Marler, P. (1980). Vervet monkey alarm calls: Semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour*, 28(4), 1070–1094.

Titi monkey linguistics

What can animal communication teach us about the evolution of human language? The communication systems of animals can be broken down into component abilities, which can be empirically described and compared to human linguistic abilities. This approach aims to reveal key communicative innovations that occurred during human evolution, and the selective pressures that shaped them. Two components of human language that have received attention from researchers are meaning (or “**semantics**”) and combinatoriality. Human words and sentences are meaningful in the sense that they refer to objects, concepts, ideas or feelings. Combinatoriality is the capacity to create new words or sentences by combining language item, which allows us to communicate about an infinite set of thoughts. **Phonology** is the capacity of combining sounds into words (for example, the combination of /k/, /æ/ and /t/ forms the word “cat”) while **syntax** is the capacity of combining meaningful elements (morphemes, words) into new words or sentences whose meaning can be derived from the meaning of its units (like the combination of “my”, “red” and “car” produces a meaningful sentence, “my red car”).

Interest for the evolution of human language started with Darwin (1871, p. 54), who stated that humans have a “large power of connecting definite sounds with definite ideas”, while animal communication is limited to expression of emotional states. This idea was debated in the 80s, when the pioneer work of Seyfarth and Cheney suggested that vervet monkeys use calls as words

to designate predators (Seyfarth et al., 1980). This result has later been questioned (e.g., Price et al., 2015) and the debate on animal semantics remains vivid. Are animal calls mere reflexion of their mental state, or are they capable of conveying information about external events?

Black-fronted titi monkeys *Callicebus nigrifrons* (**Figure 1**) are good candidates to answer this question. Cäsar and colleagues (Cäsar et al., 2012a, 2012b, 2013) conducted extensive observations and field experiments to investigate their communication system. They showed that titi monkeys produce two soft calls, the A-calls and the B-calls (**Figure 1**) that they combine into long and complex sequences (Cäsar et al., 2012b). These sequences can be emitted in presence of a predator, but also in stressful events, like in presence of non-predatory animals, or when the monkeys are going near the ground to forage. Cäsar and colleagues also observed that the structure of the sequence varied with the type of threat and its location (**Figure 2**). They concluded that the A-calls referred to predators within the canopy, the B-calls to general disturbances from the ground, and that the structure of the sequence conveyed information about the situation (Cäsar et al., 2012a; Cäsar et al., 2013).

Cäsar’s results were a breakthrough in the field of animal communication: titi monkeys were capable of conveying meaning about external events using call combinations, suggesting that human semantic and syntax capacities took root around 40 million years ago. But some of Cäsar’s results remained debated. We conducted further field experiments and observations on a wild population of titi monkeys to investigate meaning at the sequence- and call-level.

The subjects

We conducted our study on a wild population of black-fronted titi monkeys living in the natural reserve of the Santuário do Caraça, Minas Gerais, Brazil. They are small arboreal primates (1–1.5 kg), monogamous for life and living in small groups of 4–6 individuals composed of the mating pair and up to 4 offspring. The study population is composed of six groups of titi monkeys (ca 35 individuals) that are habituated to human presence: researchers can remain in their proximity without interfering with the natu-

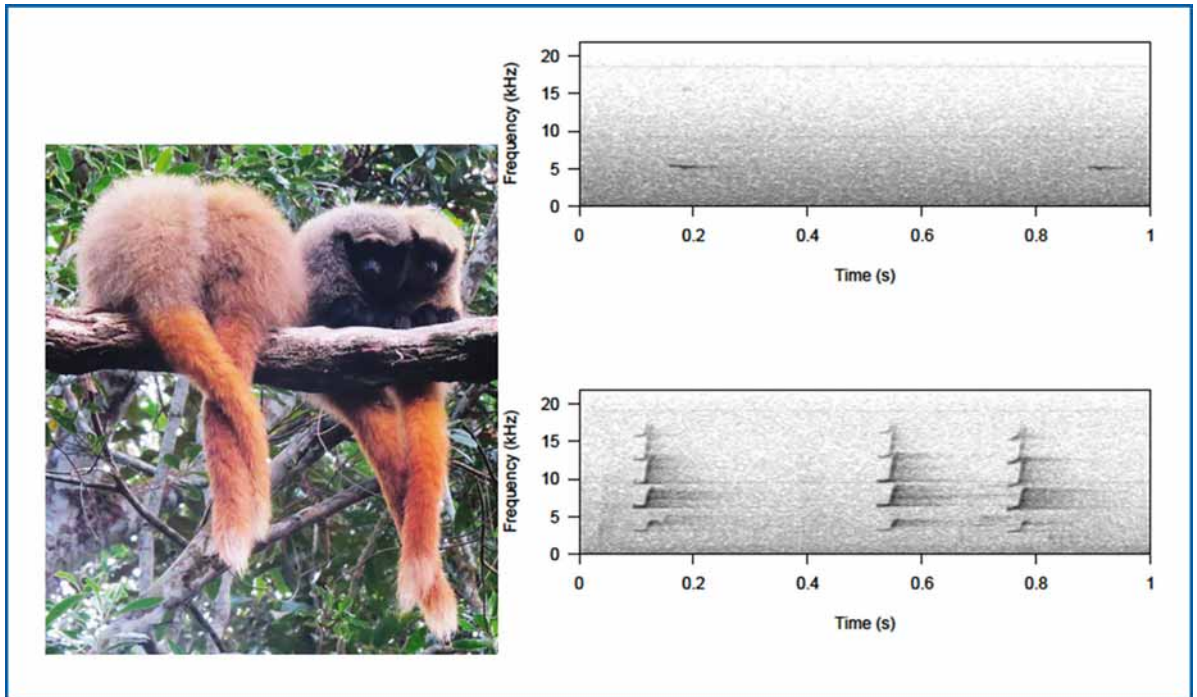


Figure 1. Left: A family of black-fronted titi monkeys *Callicebus nigrifrons*. (Credit: Geoffrey Mesbahi) ; Right: Spectrograms of two successive A-calls (upper panel) and three successive B-calls (bottom panel).

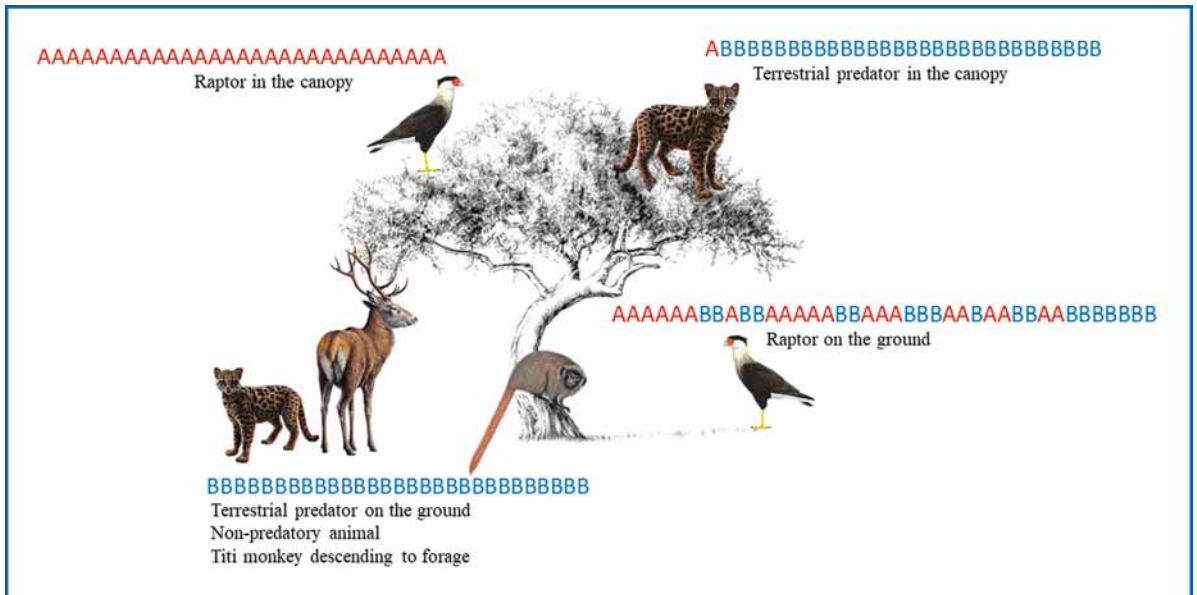


Figure 2. Synthetic description of the 30 first calls emitted by titi monkeys in threatening situations, according to Cäsar et al (2012a, 2013)

ral behaviour of the animals. All individuals can be recognized using physical features (facial traits, tail colour, scars, body size etc.). Most of

our work was observational: we collected behavioural data (e.g., activities, location) and recorded monkeys' vocalizations in natural

conditions. However, we were mostly interested in their behaviour in the presence of predator, which are rare events in the wild – especially when humans monitor the monkey groups. To this end, we run predator presentation experiments (i.e., exposing the subjects to a fake predator to elicit a predator-dependant reaction) and playback experiments (i.e., broadcasting alarm calls of an individual and analysing the reaction of the recipient). To ensure the reliability of the experimental data, we made sure that experiments were realistic and that no monkey could link them to the researcher presence. To that end, they never saw us placing a predator or preparing the playback setup : we planned the group's trajectory, prepared the experiment where we expected them to come, and waited for them to arrive at the right place to begin the experiment. Provided that they did not change trajectory in the meantime, we made sure that individuals were not already stressed by another event, which could have biased our results: for example, we made sure that no intruder was around, that they had not seen another predator in the last 30 min, etc. Because of the aforementioned difficulties, it took us about 18 months of extensive field work to conduct all planned experiments.

Information at the sequence-level

It was not sure from Cäsar's work whether listeners could extract information encoded in the sequences. To check this, we broadcasted the four types of sequences described by Cäsar et al (2013; **Figure 2**) to 14 titi monkeys (N = 28 trials). We videotaped and analysed their reaction. We found that listeners looked more upward and less toward the speaker when listening to sequences recorded from encounters with an aerial predator or a predator in the canopy (**Figure 3**), suggesting that they could extract information about predator type (aerial vs terrestrial) and location (ground vs canopy) from the sequences (Berthet et al., 2019).

These results showed that sequences conveyed reliable information about predator type and location to conspecifics. We then aimed at understanding the encoding mechanisms: how did callers encoded such information in the sequences? To investigate this, we replicated Cäsar et al (2013)'s predator presentations. We presented the 6 groups of monkeys with stuffed

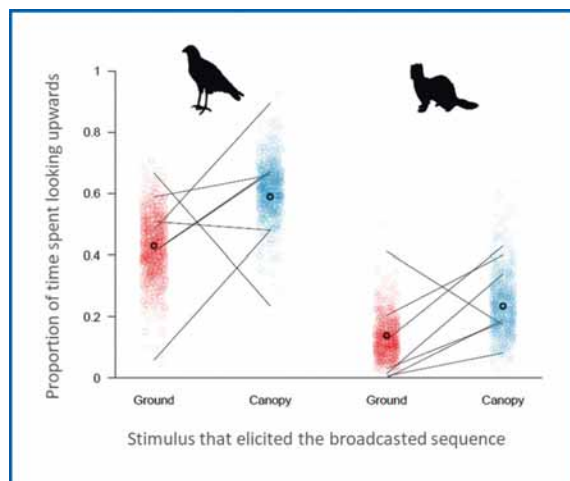


Figure 3. Behavioural reaction to the playback of alarm sequences, recorded from an aerial predator (left) or a terrestrial predator (right) on the ground or in the canopy. Listeners look more upwards when the sequence referred to aerial predators than to terrestrial predators, and more upwards when the predator was in the canopy than on the ground. Adapted from Berthet et al (2019).

models of aerial (raptor *Caracara plancus*) or terrestrial (oncilla *Leopardus guttulus* and tayra *Eira barbara*) predators, placed either on the ground or in the canopy. We recorded the vocal reactions of the discoverers (10 first calls) and combined them to the sequences recorded by Cäsar et al (2013). Our results were slightly different to those reported earlier. We failed to replicate the terrestrial predator in the canopy condition: we found the pattern of Cäsar (one single A-call followed by B-calls) in 4/14 trials, and observed sequences composed of B-calls only in 7/14 trials, and sequences of B-calls with one or several interspersed A-call(s) in 3/14 trials (**Figure 4**; Berthet et al, unpublished results). We also observed some variations in the aerial predator on the ground condition : one single B-call was emitted in 2/10 trials, and sequences of A-calls only were emitted in 5/10 trials (**Figure 4**). Overall, we concluded that sequences exhibited high inter-individual variations.

Nonetheless, these results showed that titi monkey alarm utterances can convey complex and reliable information about the external world relying on call combinations. We could take this as an evidence that titi monkeys are capable of communicating about external events the way human do, and that they rely on a

Raptor Ground	Raptor Canopy	Terrestrial predator Ground	Terrestrial predator Canopy
		BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
		BBBBBBBBBB	ABBBBBBBBB
		BBBBBBBBBB	BBBBABBBBB
		BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
		BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
		BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
		ABBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
		BBBBBBBBBB	
		BBBBBBBBBB	BAABBBBBBB
		BBBBBBBBBB	ABBBBBBBBB
		BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
		BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBA
		BBBBBBBBBB	ABBBBBBBBB
B	A		
AAAAAAAAABA	AAAAAAAAA		
AAAAAAAAAAA	AAAAAAAAA		
AABABACBA	AAAAAACACC		
B	AAAAAAAAA		
AAAAAAAAAAA	AAAAAAAAA		
AAAAAAAAAAA	AAAAAAAAA		
	AAAAAAAAAB		
AAAAAAAAAAA	AAAAAAAAA	BBBBBBBBBB	ABBBBBBBBB
AAAABAAAAA	AAAAAAAAA	BBBBBBBBBB	
AAAAAAAAAAA	AAAAAAAAA	BBBBBBBBBB	
		BBBBBBBBBB	BBBBBBBBBB
		BBBBBBBBBB	
		BBBBBBBBBB	
		BBBBBBBBBB	

Figure 4. Ten first calls emitted by titi monkeys in response to different predators at different locations (Berthet, unpublished results). One line is one sequence given by one group of monkeys.

complex interface between semantics and syntax. But is it really the case? To be able to conclude on the combinatorial mechanisms involved in this system (syntax or phonology), we need to investigate meaning at the call level, if any.

Information at the call-level

What do A- and B-call mean? As Schlenker et al (2017) stated, the meaning proposed by Cäsar does not hold from a linguistic point of view: A-calls can not refer to predator within in the canopy, since they are also given to aerial predators on the ground, and B-calls can not refer to disturbances from the ground since they are also given to terrestrial predators in the canopy (**Figure 2**). But Schlenker et al. are positive: there is meaning at the call-level. First, titi monkeys sometimes emit one single A- or B-call (**Figure 4**), suggesting that these calls are meaningful on their own. Second, if calls did not have meaning (phonology), listeners should wait a

long time to know what reaction they should adopt, which is not adaptive in urgent situations like predatory ones. For example, for a sequence starting with an A-call, listener should wait a while to know whether the predator is a terrestrial predator in the canopy, an aerial predator on the ground, or an aerial predator in the canopy (see **Figure 4**). In sum, A- and B-calls have meaning, but Cäsar's dataset is not sufficient to determine them accurately.

In their analysis, Schlenker et al concluded that titi alarm sequences were not syntactic neither: the meaning of the sequence was not derived from the individual meaning of the calls (see Schlenker et al., 2017 for complete analysis). They concluded that the calls referred to the state of the environment at the time of emission of the call, and that the meaning of the sequence was a simple read out of the evolution of the state of the environment. We will come back to this later.

We first investigated the meaning of A-calls. A-calls are given to terrestrial predators in the

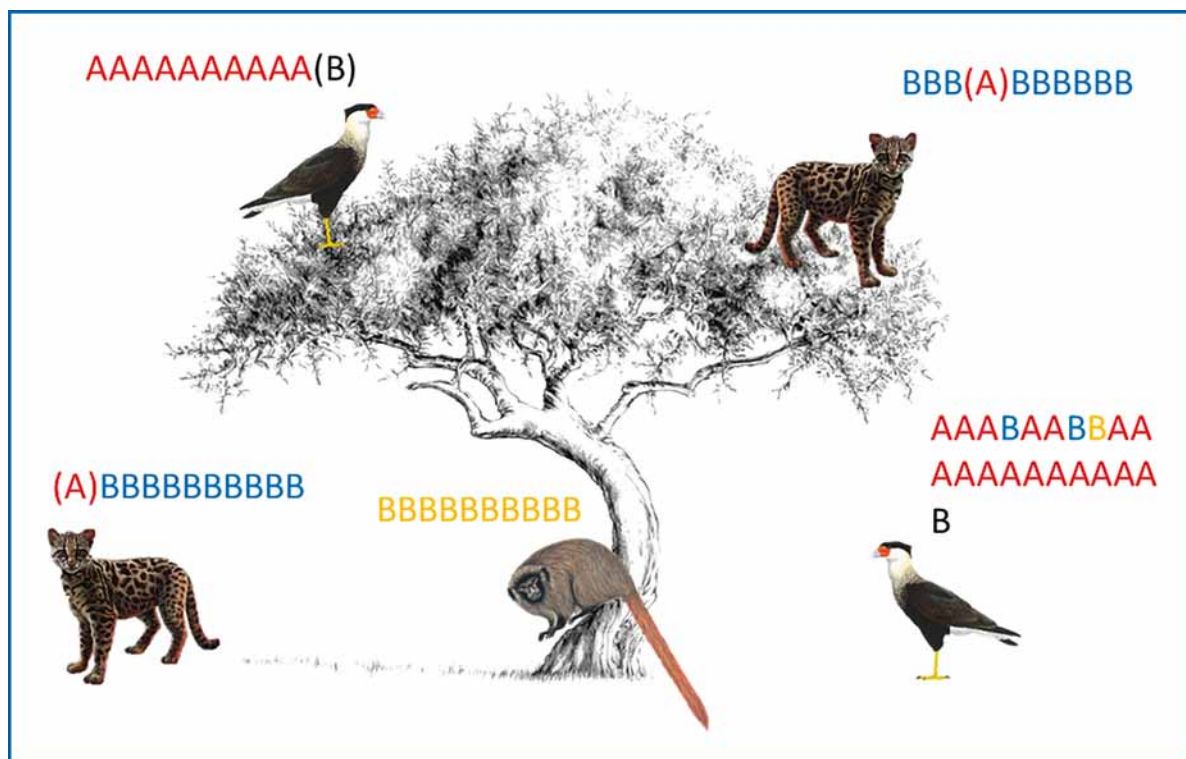


Figure 5. Updated dataset from new observations, predator presentation experiments and acoustic analyses (Berthet, unpublished data). One line is one sequence type typically given in this situation. Acoustic variants of the B-calls are color-coded: yellow for ground B-calls, blue for terrestrial B-calls, black for undetermined B-calls.

canopy, or to aerial predators (regardless of their location). As such, A-calls do not refer to a specific class of predator (they are given to terrestrial and aerial predators) nor do they refer to the location of a predator (they are given to predators on the ground and in the canopy). A-calls, contrary to B-calls, are never given in absence of predators (**Figure 5**). We first posit that A-calls refer to serious threats at the time of emission of the call (Commier & Berthet, 2019). Titi monkeys are small arboreal primates, whose main predators are raptors, which quickly attack by flying (Ferrari, 2009). If A-calls referred to serious threats, they should be given to aerial predators, which is often the case in our dataset. However, the aerial predator on the ground condition is puzzling: some individuals switch to B-calls after a while or never emit A-calls (**Figure 5**). This suggests that the emitted call does not depend on the *absolute* level of threat of the event but rather on the level of threat *experienced* by the caller, which may be influenced by its personality and

life experience. Under this scenario, A-calls do not refer to serious threats, but to a high arousal level in the caller.

Let us test this assumption with our dataset (**Figure 6**). In presence of an aerial predator, which is a serious threat, the caller would experience a high level of arousal and emit A-calls. They would stop emitting A-calls if/when realizing that the threat is not dangerous. This may happen when the model is on the ground: it is unusual for a raptor to be motionless on the ground for a long time. In extreme cases, bold individuals would not emit A-calls at all, because they are less scared of raptors. On the other hand, when encountering a terrestrial predator, titi monkeys may only emit one or few A-calls here and there, if they think that the situation becomes serious and they become aroused as a result, for example because they come close to the predator. Further data are needed to link the behaviour of the caller to the emission of its calls and confirm these theories.

We also investigated the meaning of B-calls. As mentioned previously, B-calls are given in a large set of contexts (see **Figure 2**). Cäsar' and Schlenker's analyses were built on the assumption that B-calls emitted in predatory and non-predatory contexts were similar, but acoustic analyses were sorely lacking to validate these assumptions: some calls may appear similar to human ears but exhibit subtle acoustic variations that are relevant to the species. We first investigated whether there were differences in the acoustic structure of the B-calls depending on their context of emission. We conducted acoustic analyses on B-calls given when the caller is foraging in low strata ("ground B-calls"), to terrestrial predators ("terrestrial B-calls") and to aerial predators on the ground ("aerial B-calls"). We found that terrestrial B-calls are higher-pitched than ground B-calls (**Figure 5**) (Berthet et al., 2018), and that aerial B-calls are a mix of ground and terrestrial B-calls (**Figure 5**; Berthet et al., unpublished results).

What does it tell us about the meaning of B-calls? We found that ground B-calls and terrestrial predator B-calls are given to diverse situations that, again, have little in common from an

human point of view: ground B-calls are given when the caller is descending near the ground and when presented with an aerial predator on the ground, while terrestrial predator B-calls are given to terrestrial predators but also when presented with an aerial predator on the ground (**Figure 5**). The fact that one context can elicit different B-call types is puzzling. It suggests that B-calls do not refer to specific objects of the environment, like human nouns do. The meaning of B-calls can be enlightened when investigating the meaning of A-calls.

Since we posit that A-calls reflect high arousal levels in the caller, it seems logical to posit that B-calls reflect specific levels of arousal in the caller. Since B-calls are emitted when the caller is less aroused, we can posit that B-calls reflect lower states of arousal in the caller. This scenario is supported by another piece of evidence. We mentioned earlier that the frequency of the B-calls varies with the eliciting situation (terrestrial B-calls are higher-pitched than ground B-calls). Yet, the frequency of a call is highly dependent on the emotional state of the caller (Briefer, 2012), with higher arousal levels eliciting higher frequencies. In this scenario,

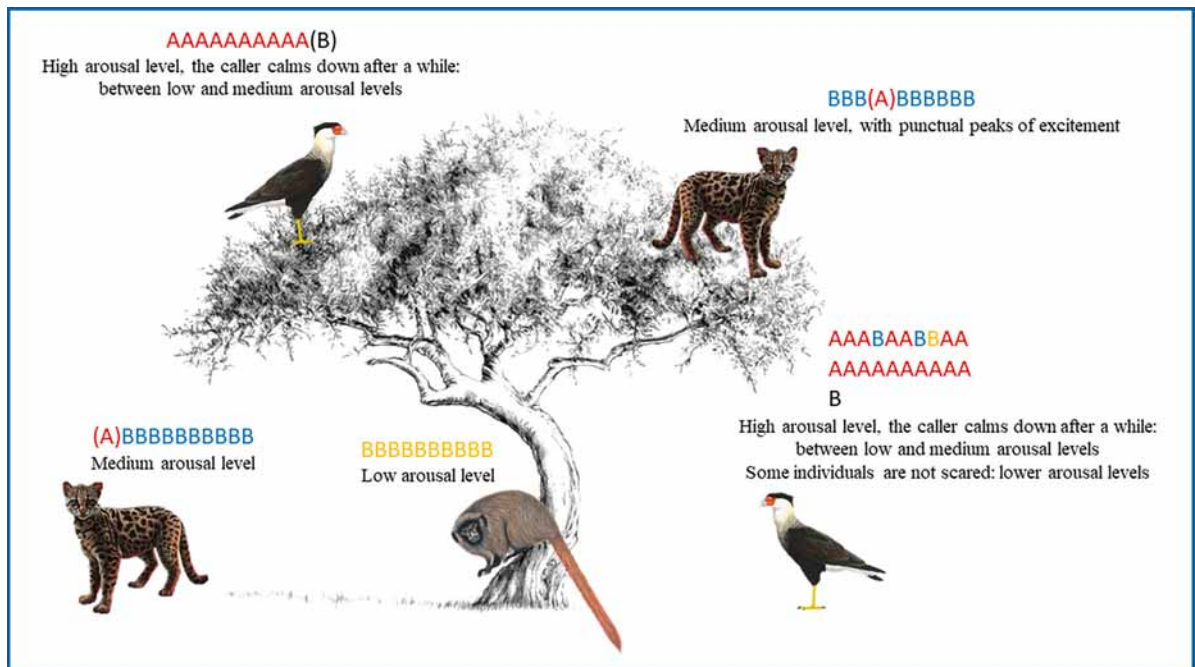


Figure 6. Sequence read-out if A-calls reflect high arousal states in the caller, terrestrial B-calls (blue) reflect medium arousal levels, and ground B-calls (yellow) reflect low arousal levels. Black B-calls: undetermined level of arousal.

ground B-calls would indicate low arousal levels, terrestrial B-calls would indicate intermediate arousal levels, and A-calls would indicate high arousal levels. Let us see how this theory is verified with our dataset (**Figure 6**).

When an individual is going near the ground to forage, it is in a situation that elicits some stress in the caller, because arboreal monkeys are vulnerable to predators near the ground (Mourthé et al., 2007). However, the threat is not serious, since there is not predator in sight – otherwise, the individual would not go down. The caller thus emits low-arousal B-calls (i.e., ground B-calls). Terrestrial predators are not as agile in the trees than small monkeys and prefer to attack larger preys (Ferrari, 2009), they require vigilance from the group but are not as lethal as raptors. When titi monkeys encounter a terrestrial predator, they are more aroused, but not as much as if there was a raptor: they emit medium-arousal B-calls (i.e., terrestrial B-calls). They may sometimes switch to A-calls if they experience sudden peaks of stress, for example because if moving closer to the predator. Finally, when titi monkeys encounter an aerial predator, they emit A-calls because they are highly aroused, but can later switch to ground and terrestrial B-calls when calming down, for example when realizing that this is a fake model. They can experience different levels of stress during the predator encounter, for example if they come closer to the model, which can explain that they switch from A to ground/terrestrial B-calls.

This result suggests that titi monkey alarm calls do not convey information about the external events that are happening before the monkey, but rather about the emotional state of the monkey. Does it mean that those calls are completely different from human words? Not exactly. Humans are always experiencing emotions, and can express them in different ways. They can use emotion-related vocabulary, like “I am sad”. They can also use interjection, like “Yay!” or “Damn!”. Finally, people’s voice conveys information about their emotional state.

Titi monkeys’ alarm calls can probably be compared to human interjections: they are utterances of their own that do not represent concepts or objects but feelings.

Titi monkey pragmatics

Our theory is thus that the alarm calls of titi monkeys reflect the emotional state of the caller at the precise time at which they are uttered. So, was Darwin right? Does it mean that titi monkeys, contrary to humans, are not capable of linking sounds to ideas, and that their communication is limited to the expression of emotional states? Well, yes and no.

If each A- and B-call reflects the emotional state of the caller, then sequences represent the temporal evolution of the emotional state of the caller. However, as we showed earlier (**Figure 3**) listeners can extract reliable and complex information from these sequences. This is a first evidence that titi monkeys use pragmatics.

Pragmatics is the capacity to take into account the context to infer the meaning of an utterance. For example, when one asks “can you pass me the salt?”, their interlocutor knows that the question is not whether they are capable of passing the salt, but whether they agree to pass the salt. The literal meaning is not the one that is used by the interlocutor, who can go beyond it using its world knowledge: when

someone asks them if they can pass the salt, it is because this person wants some salt. Titi monkeys, when hearing the alarm sequences of their conspecifics, seem to be able to use their world knowledge to process it. They can infer the type and location of the threat by relying on the temporal evolution of the sequence. This does not necessarily require high cognitive processes such as empathy or theory of mind: this can be achieved via simple associative processes between the listening of a sequence type and the presence of a specific stimulus.

Overall, the titi monkey system is highly interesting, since an emotional reaction from an individual can convey reliable and complex infor-

“Titi monkey alarm calls may not convey information about the external even that is happening before the monkey, but rather about the emotional state of the monkey”

mation to listeners about the external world, provided that they use pragmatics. This confirms that the traditional dichotomy between referential signals (i.e., signals that convey information about the external world) and affective signals (i.e., signals that are linked to the emotional state of the caller) is wrong: the affective property of a signal depends on mechanisms of call production in the caller, while the referential property of a signal depends on the listener's ability to extract information from events (Seyfarth & Cheney, 2003). Further field observations and experiments are to be conducted to conclude on the linguistic capacities of titi monkeys, but our studies confirm that this species is a crucial model to study the roots of human language.

Acknowledgements

Thank you to Philippe Schlenker, Emmanuel Chemla, Guillaume Dezechache, Geoffrey Mes-

bahi, Ewan Dunbar, Juliette Millet, Juan Benjumea, Klaus Zuberbühler, Cristiane Cäsar, the Santuário do Caraça and the field assistants, for help with data collection, analysis and interpretation. Thank you to the Fyssen foundation (post-doc grant), the European Research Council (FP7/2007-2013) /ERC Grant Agreement N° 324115-FRONTSEM (PI: Schlenker), (FP7/2007-2013)/ERC grant agreement no. 283871 (PI: Zuberbühler) and the European Union's Horizon 2020 research and innovation programme (grant agreement N° 788077, Orisem, PI: Schlenker), the Swiss National Science Foundation and the University of Neuchâtel for financial support. Research was conducted at Institut d'Etudes Cognitives, École Normale Supérieure - PSL Research University supported by grants ANR-10-LABX-0087 IEC, ANR-10-IDEX-0001-02 PSL, ANR-10-IDEX-0001-02 and FrontCog ANR-17-EURE-0017.

L'interaction entre traitement de la parole et traitement auditif au cours du développement : le poids perceptif des informations acoustiques de la parole

Laurianne CABRERA

Chargée de Recherche CNRS, Integrative Neuroscience and Cognition Center. Université de Paris

Résumé

Au cours de la première année de vie, les nourrissons montrent une grande amélioration de leurs capacités à percevoir des contrastes phonétiques (sons de parole) de leur langue maternelle, i.e., native, mais ne montrent pas la même amélioration pour des contrastes non-natifs. Dans notre étude, nous faisons l'hypothèse que l'exposition auditive à une langue spécifique favorise le traitement et le poids de certaines variations acoustiques présentes dans les sons de parole. Ce projet de recherche explore l'interaction entre le traitement auditif des composantes acoustiques des sons de parole et le développement phonologique (spécialisation pour les sons de sa langue) dans la petite enfance. En combinant de récents modèles décrivant le traitement auditif de la parole avec des techniques de neuroimagerie, nous avons mesuré les mécanismes neuronaux impliqués dans la perception de ces composantes acoustiques pendant les premières étapes du développement du langage humain.

Mots Clefs

Perception de la parole, développement précoce, traitement auditif

The interaction of speech and auditory processing during development: the perceptual weight of acoustic information in speech perception

Summary

During the first year of life, infants become better at discriminating speech contrasts of their native language but they do not show the same improvement for non-native speech contrasts. The present paper hypothesizes that auditory exposure to a specific language input favors the processing and weight of certain acoustic cues. This project investigates the interaction between the auditory processing of the acoustic components of speech sounds and phonological development (that is, the specialisation for native speech sounds) during infancy. Combining recent auditory models of speech processing and neuroimaging techniques, we measured the neural mechanisms underlying the perception of these speech acoustic components during the early stages of human language development.

Keywords

Speech perception, Early development, Auditory processing

Introduction

Le signal de parole est un signal acoustique complexe. Le système auditif, lorsqu'il fonctionne normalement, est capable d'analyser et d'organiser ce signal complexe en une séquence d'unités linguistiques. Les détails de ce traitement ne sont pas encore complètement élucidés. Par exemple, nous ne savons toujours pas quelles informations acoustiques sont nécessaires et suffisantes pour percevoir correctement de fines différences phonétiques (entre deux consonnes par exemple), ni comment ce traitement se développe chez l'enfant (Saffran et al., 2006).

Le signal de parole est-il un signal spécial ?

Les êtres humains communiquent oralement en émettant des sons produits par la mise en mouvement de toute une chaîne d'articulateurs (cordes vocales, joues, langue, lèvres...). Ces sons articulés suivent certaines caractéristiques spécifiques à notre morphologie, mais qui deviennent aussi spécifiques à la langue que nous parlons. Un des faits les plus étonnants dans la communication orale humaine est probablement notre capacité à comprendre un message malgré une grande variabilité acoustique dues à la production des sons et à l'environnement : variabilité entre les voix, entre les accents, mais aussi présence de bruits environnants. Cette grande capacité de compréhension de la parole dans des situations diverses et complexes n'a pas encore été égalée par un ordinateur.

Dès les années 50, les scientifiques se sont intéressés à cette capacité exceptionnelle et ont exploré les mécanismes responsables de cette perception efficace de la parole (Licklider, 1952). Dans le but de comprendre les mécanismes de la perception de la parole, il est apparu alors essentiel de mieux comprendre tout d'abord les propriétés acoustiques des sons de la parole. Les premières études ont exploré le lien entre variations acoustiques et variations phonétiques (linguistiques), c'est-à-dire peut-on identifier des changements dans les sons qui correspondent à une unité linguistique donnée, telle qu'une consonne ou une voyelle. Un phénomène en particulier a été observé, appelé perception catégorielle, correspondant au fait que nous sommes capables de catégoriser les phonèmes de la langue, i.e., nous identifions le son « b » dans « ba » ou « bi » comme étant la même consonne

malgré le fait que la coarticulation avec la voyelle influence certains indices acoustiques de la consonne, mais nous identifions les sons « pa » et « ba » comme étant deux consonnes (catégories) différentes. De nombreuses études ont tenté de déterminer la contribution des variations acoustiques, comme l'énergie spectrale autour d'une fréquence particulière (qu'on appelle en linguistique, un formant) ou bien la durée entre le relâchement de la consonne et le début de la vibration des cordes vocales (voisement), sur la perception des catégories de la parole (Cooper et al., 1952). Les chercheurs ont alors commencé à manipuler artificiellement le signal de parole pour faire varier ces indices acoustiques. Ils ont démontré qu'un ensemble de variations acoustiques ne correspond pas systématiquement à un segment phonétique particulier. De plus, ces manipulations ont montré qu'aucune information acoustique n'est nécessaire ni suffisante pour distinguer et identifier les catégories de phonèmes entre elles (Remez & Rubin, 1990). Au vue de cette robustesse et efficacité perceptive, une question est apparue : comment un locuteur développe-t-il ces capacités de traitement des sons de parole ?

Comment les nourrissons perçoivent la parole ?

Le petit d'homme est un individu qui arrive au monde sans connaissances formelles a priori sur la structure des langues, qui n'a pas encore une grande expérience avec les sons de parole, ni avec la production de ceux-ci. Les psycholinguistes, qui s'intéressent aux processus cognitifs liés au traitement du langage, ont tout d'abord étudié les nourrissons comme un « modèle » pour explorer l'état initial des compétences linguistiques qui pourraient expliquer les capacités efficaces observées chez les adultes (Eimas et al., 1971). Ces études ont en premier lieu exploré les mêmes questions que celles explorées chez l'adulte en se focalisant sur la perception des phonèmes et la perception catégorielle.

Pour étudier la capacité des nourrissons à percevoir les sons, les chercheurs ont mis en place des « laboratoires bébés » (ou « babylab »), où les parents et leurs jeunes enfants sont invités à participer à des recherches expérimentales comme illustrée en **Figure 1**. Avec des procédures dites expérimentales, nous mesurons les réactions et comportements des nourrissons

lorsqu'ils sont exposés à des sons manipulés par les chercheurs. La réaction qui est une des plus facile à mesurer chez les nourrissons est leur regard. Dans des expériences mesurant le temps de regard, nous présentons différents stimuli auditifs couplés avec une stimulation visuelle (e.g. des cases noires et blanches formant un échiquier sur un écran). Avec une caméra vidéo, nous enregistrons le temps de regard du nourrisson pour ce stimulus visuel en fonction des sons présentés simultanément. Nous pouvons ainsi observer si certaines stimulations auditives attirent plus l'attention des nourrissons que d'autres (i.e., ils « préfèrent » écouter un type de stimulus auditif car ils regardent plus longtemps la stimulation visuelle associée).

Beaucoup d'études ont montré que les nourrissons perçoivent et réagissent aux sons de parole de manière très sophistiquée et assez similaire aux adultes. Ces résultats ont suggéré une spécialisation « innée » des humains pour le traitement des sons de parole. Les nourrissons de quelques mois perçoivent eux aussi les phonèmes en catégories distinctes (ils réagissent plus à un changement entre « pa » et « ba » qu'entre deux prononciations différentes de « ba ») avant même d'avoir été exposé de manière soutenue à une langue.

Cependant, cette perception en catégories a également été observée pour des sons non-linguistiques chez les nourrissons, tels que des notes complexes, contenant plusieurs gammes

de fréquences, qui présentent des variations de durée dans la transition de fréquence initiale, qui est un indice acoustique important dans la distinction des consonnes également (Jusczyk et al., 1983). Ceci suggère que la capacité précoce des nourrissons à catégoriser les sons de parole peut être expliquée par des mécanismes de traitement auditif plus généraux et très sensibles (Aslin et al., 1981). Selon cette hypothèse alternative, les mécanismes perceptifs sont sensibles à des propriétés de distribution particulières présentes dans les sons de parole, telles que les caractéristiques acoustiques et leur organisation dans le signal de parole. Ceci pourrait expliquer l'apprentissage très rapide des langues par les tout-petits.

Un grand nombre d'études explorent toujours l'hypothèse d'un traitement « spécial » de la parole par les nourrissons en comparant la préférence et/ou les activations cérébrales pour les sons de parole versus des signaux non-linguistiques. Les nouveau-nés montrent par exemple une préférence pour les sons de parole en comparaison avec des notes musicales complexes (Vouloumanos & Werker, 2007), mais ils écoutent de manière similaire la parole humaine et des vocalisations de singes (Vouloumanos et al., 2010). Avec le développement technologique, en particulier des méthodes de neuroimagerie et d'électrophysiologie, l'activité cérébrale survenant pendant l'écoute de sons de parole peut être mesurée de manière non-invasive chez les nour-

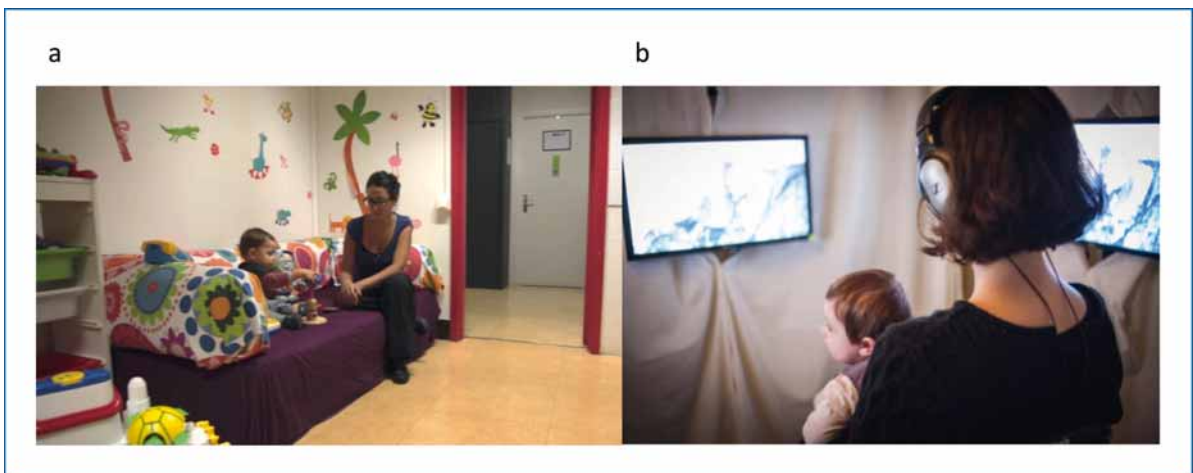


Figure 1. Les recherches sur le développement du nourrisson ont lieu au « laboratoire bébés ». **a)** Les parents et leurs enfants sont invités à venir au laboratoire de recherche pour participer à nos études. **b)** De nombreuses études enregistrent le temps de regard des bébés qui montre leur intérêt pour une stimulation visuelle et/ou auditive. (Photo credits : Laboratoire de Psychologie de la Perception).

rissons. Ces observations supportent l'idée que des réseaux neuronaux sont opérationnels très précocement dans le développement pour traiter les sons de parole (Dehaene-Lambertz, 2000). Cependant, les propriétés acoustiques de la parole qui est un signal sonore complexe présentant des variations à la fois spectrale (en termes de fréquence audio du grave à l'aigu) et temporelles (des variations d'amplitude au cours du temps) peuvent influencer les réponses observées (Rosen & Iverson, 2007). Ces réponses spécifiques ne sont peut-être pas seulement liées à la nature des sons de parole mais à leur complexité acoustique. En effet, une étude n'a observé chez des nouveau-nés aucune différence dans l'activité cérébrale entre des sons de parole et des sons non-linguistiques mimant une complexité acoustique proche (mais non produits par des cordes vocales humaines et sans contenu linguistique) (Telkemeyer et al., 2009). Ces résultats suggèrent que les propriétés acoustiques plutôt que les propriétés linguistiques des sons de parole pourraient conduire aux réponses spécifiques observées chez les nourrissons et les adultes pour la parole. En d'autres termes, le système auditif humain pourrait simplement répondre aux propriétés physiques des sons de parole (Aslin et al., 2002 ; Nitttrouer, 2002). Notre cerveau serait sensible et très efficace pour traiter des variations acoustiques fines telles que nous sommes capables de les produire pour communiquer oralement.

L'influence de l'exposition linguistique sur la perception de la parole

Après ces premiers questionnements, de très nombreuses études se sont attelées à décrire le développement de la perception de la parole au cours des premières années de vie. La découverte majeure des quarante dernières années est probablement le fait que le système langagier en développement est marqué par des changements significatifs durant la toute première année de vie. Pour la perception des phonèmes, les nourrissons de quelques mois sont capables de discriminer à la fois des contrastes natifs et non-natifs. Ce phénomène est différent de ce qui est habituellement observé chez les adultes, qui sont peu sensibles aux variations sonores qui n'appartiennent pas à leur langue native. De plus, cette discrimination efficace a été observée pour différents types de phonèmes, les consonnes, les

voyelles et les tons lexicaux (variations de hauteur de la voix au sein d'une syllabe, comme en chinois mandarin). Werker, Gilbert, Humphrey et Tees (1981) ont montré que les adultes anglophones ne discriminent pas très bien un contraste de consonnes appartenant à la langue hindi, alors que des nourrissons de 6-8 mois anglophones discriminent aussi bien ce contraste non-natif qu'un contraste natif. Werker et ses collègues (Werker et al., 1981) ont mesuré les capacités de discrimination pour les sons non-natifs au cours du développement de l'enfant pour découvrir que cette capacité diminue fortement entre 6-8 mois et 8-10 mois déjà. Donc, les nourrissons de 8-10 mois montrent déjà une certaine spécialisation pour les contrastes phonétiques de leur langue native, comme les adultes. Beaucoup d'études ont depuis répliqué ces résultats suggérant qu'une « réorganisation perceptive » pour les consonnes s'opère entre l'âge de 6 et 10 mois (Best & McRoberts, 2003 ; Tsushima et al., 1994). Ces études « comportementales » ont aussi été complétées par des études électrophysiologiques. Les cerveaux des nourrissons de 6-7 mois montrent une réponse neuronale similaire entre des contrastes natifs et non-natifs, alors que celle-ci est moindre pour les contrastes non-natifs à l'âge de 11-12 mois (Cheour et al., 1998 ; Rivera-Gaxiola et al., 2005).

Il est donc devenu clair que les mécanismes perceptifs efficaces impliqués dans la perception de la parole précoce sont influencés par l'exposition à la langue de l'environnement. La diminution de ces capacités de discrimination pour les sons non-natifs représente seulement un des aspects de la réorganisation perceptive que rencontre les nourrissons dans cette période. En effet, la perception des catégories phonétiques (entre « p » et « b » par exemple) se spécialise de plus en plus vers les caractéristiques de la langue native. Hoonhorst et al., (2009) ont montré qu'entre 4 et 8 mois, les nourrissons apprenant le français deviennent de plus en plus sensibles aux indices de durée qui marque la différence entre « p » (la consonne est libérée sans vibrations des cordes vocales) et « b » (les cordes vocales vibrent avant la libération de la consonne) du français. Ces indices de durée sont différents selon les langues, et en particulier en anglais où les cordes vocales ne vibrent pas avant la libération de la consonne pour le son « b », et où la consonne « p » est projetée (aspirée).

Qu'est-ce qui « conduit » la réorganisation perceptive pour la parole ?

Cette réorganisation perceptive précoce a été principalement expliquée par la construction de représentations des catégories phonétiques plus fines et par un changement attentionnel. Avec une plus grande expérience auditive, les nourrissons apprennent en quelque sorte à ignorer certaines variations dans la parole, spécialement les variations acoustiques qui ne sont pas pertinentes pour la perception des catégories phonétiques natives (l'aspiration n'existe pas en français par exemple).

Cependant, ces études sur la réorganisation perceptive précoce ne montrent pas exactement la même trajectoire pour les voyelles, consonnes ou tons lexicaux. Les nourrissons montrent une réponse spécifique aux voyelles natives à partir de 4-6 mois, alors que pour les consonnes cette réponse apparaît vers 10-12 mois comme indiqué précédemment. Ces segments phonétiques diffèrent fondamentalement dans leur structure acoustique. Les voyelles sont considérées comme étant plus salientes acoustiquement que les consonnes, ce qui pourrait expliquer cette amélioration et spécialisation plus précoce. Donc, la relation entre développement auditif et spécialisation dans les sons de la parole peut aussi différer en fonction des phonèmes. Une hypothèse de travail explore actuellement si l'exposition auditive à une langue donnée peut favoriser la perception et l'importance d'informations acoustiques spécifiques. Les propriétés acoustiques des segments de la parole ont reçu peu d'attention dans les recherches auprès des nourrissons. C'est pourquoi la réorganisation perceptive observée dans la première année de vie et sa relation avec les capacités auditives et le développement du traitement auditif sont des points centraux dans le projet actuel.

Explorer la réorganisation perceptive pour la parole en utilisant une approche « psychoacoustique »

Dans le but d'améliorer la transmission du signal de parole dans le domaine des télécommunications, les physiciens ont développé des algorithmes de traitement du signal très puissants qui permettent de manipuler très finement les propriétés acoustiques des sons de la parole (Dudley, 1939). La décomposition du signal de parole en termes de modulations d'amplitude et

de fréquence (AM/FM) sur toute la gamme des basses à hautes fréquences a participé à mettre au point des modèles du traitement auditif de la parole (Dau et al., 1997). Ces modèles du système auditif sont basés sur le fait que l'information de parole est principalement véhiculée par des modulations temporelles (AM/FM) extraites par nos filtres auditifs. Les signaux de parole sont décomposés tout d'abord par les cellules ciliées situées dans notre oreille interne (la cochlée). Ces cellules réagissent préférentiellement à une bande de fréquences (du grave à l'aigu). Le signal de parole est donc décomposé en différentes bandes de fréquence étroites par l'oreille interne. Ensuite dans chacune de ces bandes de fréquence, une extraction des variations temporelles est faite à deux échelles de temps : l'AM ou bien enveloppe temporelle, correspondant aux fluctuations les plus lentes de l'onde sonore au cours du temps, et la FM ou bien structure temporelle fine, correspondant aux oscillations les plus rapides. La **Figure 2** résume le traitement des informations de fréquences (décomposition spectrale) et des informations des modulations temporelles (décomposition temporelle) effectué par le système auditif.

D'après ce modèle, des outils appelés « vocodeurs », qui sont des systèmes d'analyse et de synthèse de la parole, sont utilisés pour manipuler sélectivement les modulations temporelles de la parole dans un nombre de bandes de fréquence donné (Shannon et al., 1995). Les vocodeurs les plus modernes sont utilisés pour générer un continuum de sons contenant une complexité spectro-temporelle plus ou moins importante. La différence principale avec les manipulations effectuées dans les recherches en linguistique précédentes est que cette décomposition correspond aux propriétés physiques du signal et aux propriétés biologiques du système auditif en charge de leur analyse.

Les recherches expérimentales utilisant des vocodeurs menées auprès de locuteurs adultes normo-entendants, montrent que ceux-ci peuvent se baser seulement sur les fluctuations les plus lentes d'AM (< 8-16 cycles par seconde, ou Hz) pour identifier des mots. De plus, ces études indiquent que la perception des consonnes est plus affectée que celle des voyelles par une dégradation des informations spectrales fines et des informations temporelles les plus

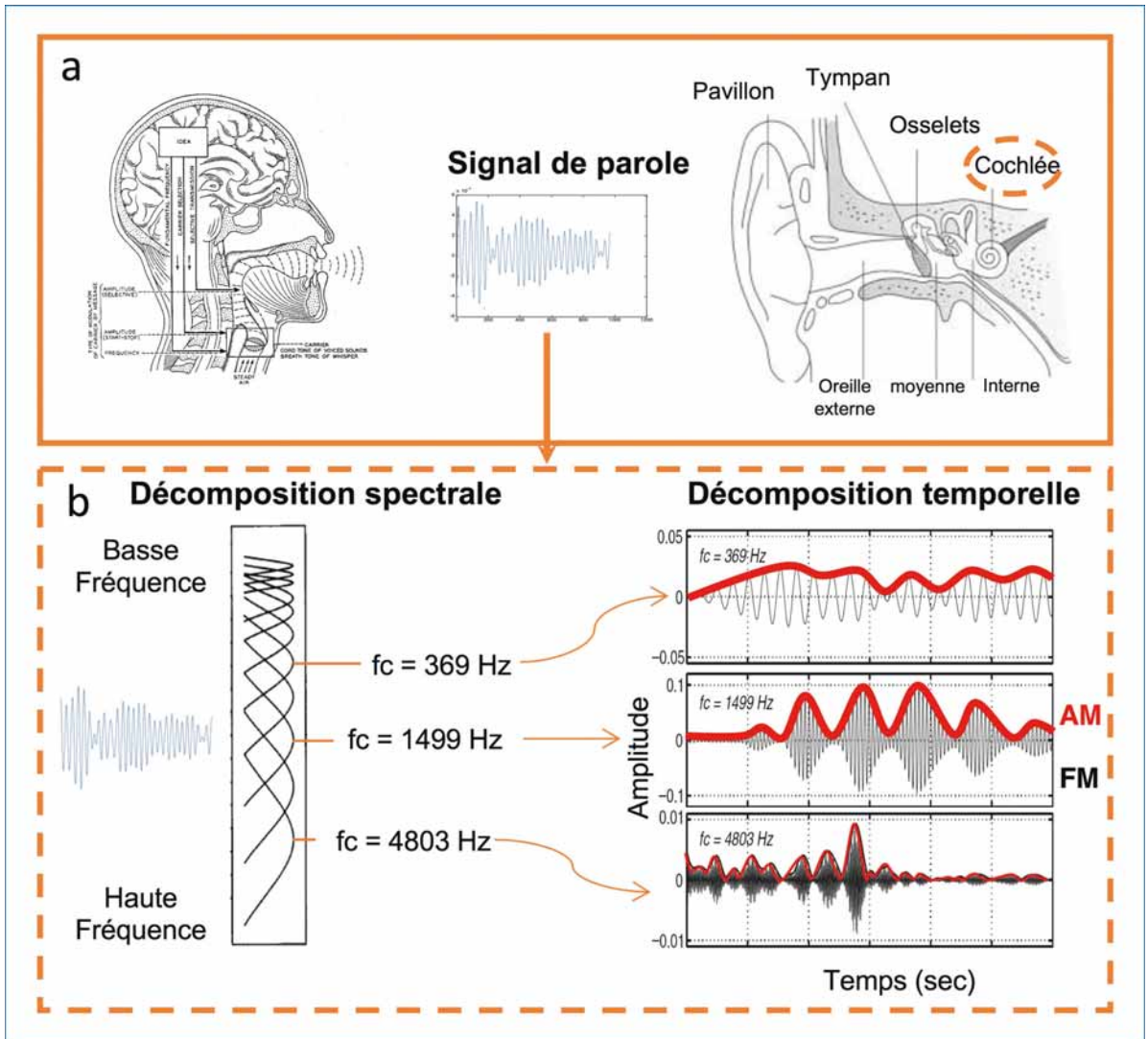


Figure 2. Une approche psychoacoustique de la perception de la parole. a) Un signal de parole est une onde sonore variant en amplitude au cours du temps. Une fois que cette onde a atteint notre oreille externe, elle va ensuite arriver dans notre oreille interne, la cochlée, où le signal acoustique est codé en un signal neuronal. b) Schéma représentant la décomposition du son par le système auditif. Les informations spectrales (du grave à l'aigu) et les informations temporelles (les variations lentes et rapides d'amplitude) sont décomposées et analysées par le cerveau

rapides. Il a été alors suggéré que les informations d'AM les plus lentes véhiculent les informations liées à la syllabe alors que les informations plus rapides d'AM et de FM informent plus sur les changements rapides telles que les consonnes ou bien les informations liées à la hauteur de la voix.

Dans de récentes études, nous avons utilisé cette approche innovante de la parole, utilisée jusqu'alors seulement avec des adultes, auprès de nourrissons. Ceci a permis d'explorer les méca-

nismes auditifs impliqués dans la perception précoce de la parole. Dans une série d'expériences comportementales, nous avons montré que comme les adultes, les nourrissons, français et anglais, à la naissance, à 3 mois et à 6 mois sont capables d'utiliser seulement les informations d'AM rapides ($< 256 \text{ Hz}$) et les informations d'AM lentes ($< 8\text{-}16 \text{ Hz}$) pour détecter des changements de consonnes natives (changement de lieu d'articulation /ba/ vs /da/ ou de voisement

/ba/ vs /pa/). Cependant ces études suggèrent aussi que les jeunes nourrissons montrent quelques difficultés lorsque le signal de parole contient seulement les informations les plus lentes d'AM. Il apparaît alors possible que les plus jeunes nourrissons requièrent les informations temporelles plus rapides pour percevoir efficacement les consonnes en comparaison aux adultes. Cependant, l'âge auquel les nourrissons commencent à pondérer les informations les plus lentes comme les adultes, et les corrélats neuroaux liés à ce changement sont encore inconnus.

Cette approche peut offrir une nouvelle manière de caractériser les mécanismes perceptifs (sensoriels) impliqués dans le traitement de la parole au cours du développement précoce. Ceci permettrait de comprendre plus précisément les indices acoustiques essentiels à la perception de la parole chez les nourrissons. De plus, les implications cliniques sont importantes afin d'améliorer les prothèses auditives qui sont actuellement proposées aux nourrissons malentendants. Si les jeunes nourrissons n'utilisent pas les mêmes informations acoustiques de la parole que les adultes, des appareils plus spécifiques et plus adaptés pourraient être proposés et ainsi améliorer le développement du langage pour ces enfants malentendants.

En utilisant des techniques de neuro-imagerie couplées avec des outils de traitement du signal, notre étude vise à explorer comment de jeunes nourrissons apprenant une langue traitent et s'appuient sur les composantes acoustiques du signal de parole quand ils perçoivent des consonnes.

L'exploration de la réorganisation perceptive précoce grâce à une approche « neurolinguistique »

Il est important de noter que le modèle psychoacoustique (décomposition spectrale et temporelle) décrit précédemment corrèle avec des mécanismes biologiques et physiologiques. Le codage des modulations temporelles et spectrales est observé depuis le système auditif périphérique jusqu'au niveau plus central (Joris et

al., 2004). Aujourd'hui, l'électroencéphalographie (EEG), une technique non-invasive permettant de mesurer l'activité neuronale, est utilisée fréquemment auprès de nourrissons dans le but d'explorer les mécanismes neuronaux impliqués dans la perception de la parole. En utilisant l'EEG, nous pouvons enregistrer les réponses électrophysiologiques du cerveau évoquées par les sons de parole au niveau du cuir chevelu. Cette technique permet d'enregistrer les réponses neuronales avec une bonne résolution temporelle (de l'ordre de la milliseconde), mais avec une mauvaise résolution spatiale. En d'autres termes, nous pouvons enregistrer très précisément le déroulement temporel des réponses du cerveau pour un son, mais il est difficile de savoir où sont situés les neurones qui ont traité ce son avec cette technique. La **figure 3** montre le système EEG et les enregistrements qui peuvent être effectués auprès de nourrisson. Les études sur la perception de la parole utilisant la technique de l'EEG avec les nourrissons ont contribué à montrer que les structures et fonctions du système nerveux central sont influencées par l'expérience auditive, i.e., l'exposition à une langue ou bien une déprivation auditive (Sanes & Woolley, 2011). Ces modifications ont une

influence directe sur la perception de la parole, montrant encore une fois que le développement de la perception de la parole est constamment contraint par les mécanismes et stimulations auditives.

Dans notre étude, financée par la fondation Fyssen, nous avons exploré les réponses neuronales auditives pour des sons de parole à deux âges : avant et après que les nourrissons se soient plus spécialisés pour les sons natifs, à 6 et 10 mois, et chez les adultes. Nous avons aussi exploré l'effet de l'exposition au français sur le traitement de syllabes non-natives au cours du développement. Ici, nous avons fait l'hypothèse que l'expérience avec la langue pourrait améliorer la capacité du locuteur à s'appuyer sur les informations acoustiques les plus importantes pour percevoir des contrastes natifs. Dans ce but, nous avons recruté 20 nourrissons de 6 mois, 18 de 10 mois et 20 jeunes adultes entre 20 et 30 ans. Tous les participants étaient monolin-

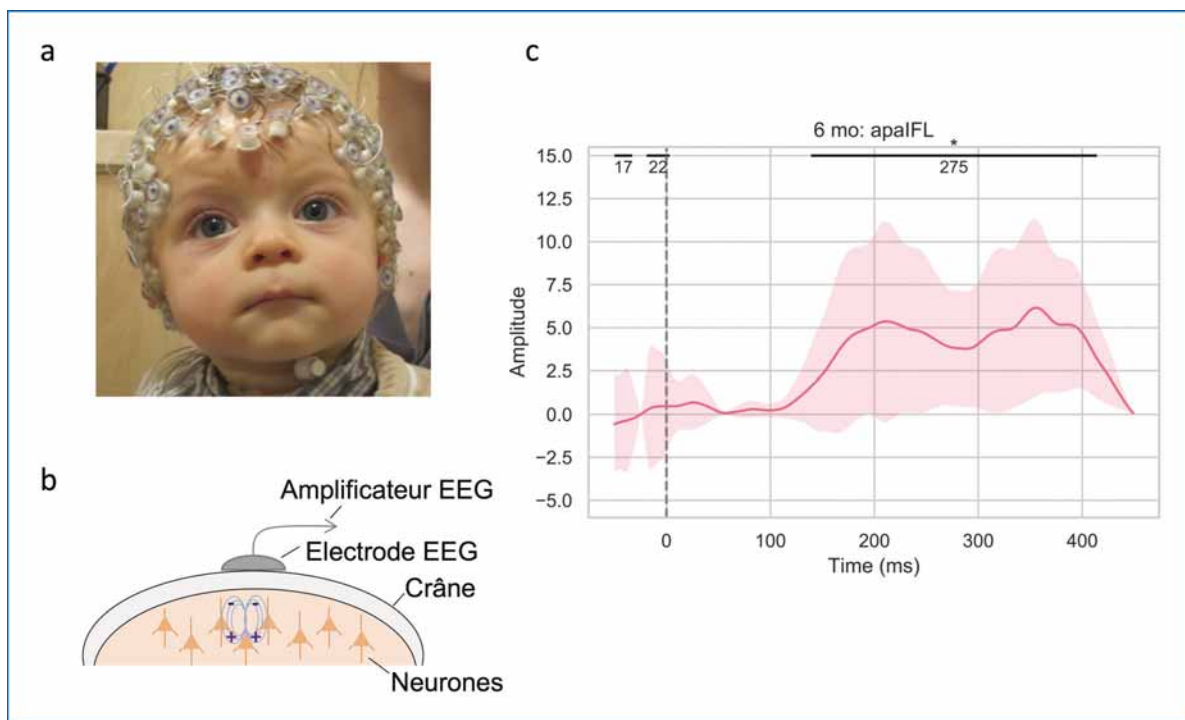


Figure 3. Electroencéphalographie, un outils pour explorer les réponses du cerveau des bébés pour les sons de parole. **a)** Photo d'un enfant de 6 mois portant un bonnet EEG (Photo credit : Judit Gervain, Laboratoire de Psychologie de la Perception). **b)** Schéma montrant le signal électrique émis par les neurones, enregistré au niveau du cuir chevelu avec des électrodes EEG. **c)** Moyenne des changements d'amplitude des réponses électriques du cerveau enregistrées chez des nourrissons de 6 mois pour la syllabe « aba » (à partir de 0 ms).

gues français, c'est-à-dire exposés seulement au français dans leur famille, et n'ayant jamais montré de difficultés spécifiques dans leur développement du langage ou en général.

Trois syllabes ont été produites par une locutrice parlant couramment le français et l'anglais : les syllabes françaises « aba » et « apa », et la syllabe anglais dite aspirée « apha ». Ces syllabes produites naturellement ont ensuite été traitées à l'aide de vocodeurs dans le but de dégrader sélectivement certaines composantes acoustiques. Nous avons mis au point un vocodeur qui dégrade sélectivement les modulations temporelles les plus rapides. Une telle dégradation réduit sensiblement les informations acoustiques liées aux caractéristiques de la hauteur de la voix comme l'intonation ou la qualité de la voix, et aussi les différences les plus fines entre les unités linguistiques. Nous avons présenté 200 répétitions de chaque syllabe dans leur version originale et 200 répétitions dans leur version dégradée.

Pour tous les groupes d'adultes et de nourrissons, l'EEG est utilisé afin d'enregistrer les réponses corticales évoquées par les stimulations auditives. Les résultats ont révélé des réponses très similaires entre les nourrissons de 6 mois et les adultes quand les informations temporelles rapides étaient dégradées. Les réponses corticales sont plus faibles en amplitude dans cette condition que dans la condition originale. Le fait que ces 2 groupes montrent des réponses similaires suggèrent que le système auditif dès l'âge de 6 mois traite ces informations acoustiques de la parole comme les adultes. Nous étudions maintenant si les nourrissons de 6 et de 10 mois montrent également les mêmes réponses pour la syllabe anglaise. La collecte et l'analyse des données est toujours en cours pour le groupe des nourrissons de 10 mois.

Conclusions

La parole est un signal acoustique spécial, pour son importance dans la communication chez l'humain mais aussi de part sa complexité acous-

tique. Les nourrissons apprennent rapidement les propriétés des sons de leur langue native, et se spécialisent rapidement dans le traitement de ceux-ci au cours de la première année de vie. Nos études montrent que notre cerveau est capable de décomposer les informations acoustiques fines de la parole et ce très précocement, posant ainsi les fondations d'un apprentissage efficace du langage. Nous cherchons toujours à découvrir les mécanismes neuronaux et auditifs sous-tendant la perception de la parole et l'influence précise de la parole environnante sur ce traitement. Ceci permettra de mieux comprendre comment le signal de parole est traité et organisé par notre cerveau durant le développement et permettra d'apporter de nouvelles informations quant à la spécificité du signal de parole pour l'humain.

Remerciements

Ce projet de recherche a été financé par la fondation Fyssen que je remercie grandement. De plus, je remercie Monica Hegde qui a participé à la collecte et analyse des données pour ce projet, ainsi que pour des commentaires sur ce manuscrit.

References

- Aslin, R. N., Pisoni, D. B., Hennessy, B. L., & Perey, A. J. (1981). Discrimination of voice onset time by human infants : New findings and implications for the effects of early experience. *Child Development*, 52(4), 1135–1145.
- Aslin, R. N., Werker, J. F., & Morgan, J. L. (2002). Innate phonetic boundaries revisited. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 112(4), 1257-1260-1264.
- Best, C. C., & McRoberts, G. W. (2003). Infant perception of non-native consonant contrasts that adults assimilate in different ways. *Language and Speech*, 46(2–3), 183–216.
- Cabrera, L., & Werner, L. (2017). Infants' and adults' use of temporal cues in consonant discrimination. *Ear and Hearing*, 38(4), 497–506.
- Cheour, M., Ceponiene, R., Lehtokoski, A., Luuk, A., Allik, J., Alho, K., & Näätänen, R. (1998). Development of language-specific phoneme representations in the infant brain. *Nature Neuroscience*, 1(5), 351–353.
- Cooper, F. S., Delattre, P. C., Liberman, A. M., Borst, J. M., & Gerstman, L. J. (1952). Some experiments on the perception of synthetic speech sounds. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 24, 597–606.
- Dau, T., Kollmeier, B., & Kohlrausch, A. (1997). Modeling auditory processing of amplitude modulation. I. Detection and masking with narrow-band carriers. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 102(5 Pt 1), 2892–2905.
- Dehaene-Lambertz, G. (2000). Cerebral specialization for speech and non-speech stimuli in infants. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(3), 449–460.
- Dudley, H. (1939). Remaking speech. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 11, 169–177.
- Eimas, P. D., Siqueland, E. R., Jusczyk, P., & Vigorito, J. (1971). Speech perception in infants. *Science (New York, N.Y.)*, 171(3968), 303–306.
- Hoonhorst, I., Colin, C., Markessis, E., Radeau, M., Deltenre, P., & Serniclaes, W. (2009). French native speakers in the making: from language-general to language-specific voicing boundaries. *Journal of Experimental Child Psychology*, 104(4), 353–366. <https://doi.org/10.1016/j.jecp.2009.07.005>
- Joris, P. X., Schreiner, C. E., & Rees, A. (2004). Neural processing of amplitude-modulated sounds. *Physiological Reviews*, 84(2), 541–577. <https://doi.org/10.1152/physrev.00029.2003>
- Jusczyk, P. W., Pisoni, D. B., Reed, M. A., Fernald, A., & Myers, M. (1983). Infants' discrimination of the duration of a rapid spectrum change in nonspeech signals. *Science*, 222(4620), 175–177.
- Licklider, J. C. (1952). On the process of speech perception. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 24, 590–594.
- Nittrouer, S. (2002). Learning to perceive speech: How fricative perception changes, and how it stays the same. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 112, 711–719.
- Remez, R. E., & Rubin, P. E. (1990). On the perception of speech from time-varying acoustic information: Contributions of amplitude variation. *Perception & Psychophysics*, 48(4), 313–325.
- Rivera-Gaxiola, M., Silva-Pereyra, J., & Kuhl, P. K. (2005). Brain potentials to native and non-native speech contrasts in 7-and 11-month-old American infants. *Developmental Science*, 8(2), 162–172.

- Rosen, S., & Iverson, P. (2007). Constructing adequate non-speech analogues: what is special about speech anyway? *Developmental Science*, 10(2), 165-168-171. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2007.00550.x>

- Saffran, J. R., Werker, J. F., & Werner, L. A. (2006). The infant's auditory world: Hearing, speech, and the beginnings of language. In *Handbook of child psychology* (D. Kuhn & R. Siegler, Vol. 2, pp. 58–108).

- Sanes, D. H., & Woolley, S. M. (2011). A behavioral framework to guide research on central auditory development and plasticity. *Neuron*, 72(6), 912–929.

- Shannon, R. V., Zeng, F. G., Kamath, V., Wygonski, J., & Ekelid, M. (1995). Speech recognition with primarily temporal cues. *Science (New York, N.Y.)*, 270(5234), 303–304.

- Telkemeyer, S., Rossi, S., Koch, S. P., Niehaus, T., Steinbrink, J., Poeppel, D., Obrig, H., & Wartenburger, I. (2009). Sensitivity of newborn auditory cortex to the temporal structure of sounds. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 29(47), 14726–14733. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1246-09.2009>

- Tsushima, T., Takizawa, O., Sasaki, M., Shiraki, S., Nishi, K., Kohno, M., Menyuk, P., & Best, C. (1994). Discrimination of English/rl/and/wy/by Japanese infants at 6-12 months: Language-specific developmental changes in speech perception abilities. *Third International Conference on Spoken Language Processing*.

- Vouloumanos, A., Hauser, M. D., Werker, J. F., & Martin, A. (2010). The tuning of human neonates' preference for speech. *Child Development*, 81(2), 517–527.

- Vouloumanos, A., & Werker, J. F. (2007). Listening to language at birth: Evidence for a bias for speech in neonates. *Developmental Science*, 10(2), 159–164.

- Werker, J. F., Gilbert, J. H., Humphrey, K., & Tees, R. C. (1981). Developmental aspects of cross-language speech perception. *Child Development*, 349–355.

- Werker, J. F., & Tees, R. C. (1984). Cross-language speech perception: Evidence for perceptual reorganization during the first year of life. *Infant Behavior and Development*, 7(1), 49–63.

Introduction

Speech is a complex acoustic signal. A normally functioning auditory system is able to analyse and organize this complex signal as a sequence of linguistic units. The details of this process are not fully understood yet. For example, we still do not comprehensively understand what acoustic information is necessary and sufficient to correctly perceive fine speech differences (e.g., between two consonants), and how this process develops in humans (Saffran et al., 2006).

Is speech a special acoustic signal?

Human beings communicate orally by producing sounds via different articulators (vocal folds, jaws, tongue, lips...). Those articulated sounds follow specific characteristics according to our morphology, but they are also specific to the language we speak. One of the most surprising phenomenon in human oral communication is probably our ability to understand a linguistic message despite the high acoustic variability due to speech sound production and the surrounding environment: variability between voices, accents, but also the presence of noise around. This impressive speech comprehension capacity in diverse and complex situations has not been reached yet by computers.

In the 50's, scientists started to be interested in this capacity and explored the mechanisms related to the *efficiency of speech recognition* (Licklider, 1952). In order to uncover the mechanisms involved in speech perception, it was critical to first comprehend the acoustic properties of speech sounds. Pioneering studies explored the link between acoustic variations and phonetic (linguistic) variations, that is, tried to identify changes in sounds corresponding to a given linguistic unit such a consonant or a vowel. A singular phenomenon was observed, the so-called categorical perception, that is, we perceive the phonemes of a language as divided into categories, i.e., we identify the sound “b” in “ba” or “bi” as being the same consonant despite the fact that the coarticulation of the vowel influences some acoustic cues of the consonant, but we identify the sounds “pa” and “ba” as two different consonants (categories). A wealth of studies attempted to determine the contribution of acoustic variations, such as the spectral energy around a particular frequency (called *formant*) or the duration

between the release of a consonant and the onset of vocal fold vibrations (called *voicing*), on the perception of speech categories (Cooper et al., 1952). Scientists started to artificially manipulate the speech signal to vary those acoustic cues. However, these speech manipulations demonstrated that a single set of acoustic cues does not correspond systematically to one particular phonetic segment. Additionally, these speech manipulations showed that *no single acoustic cue is necessary to distinguish and identify phonetic categories* (Remez & Rubin, 1990). An essential question appears then regarding this robustness and efficacy of speech perception: how does a listener develop efficient speech processing abilities?

How do infants perceive speech?

Infants are individuals without prior and formal knowledge of linguistic structures, and have little experience with speech sounds nor with speech production. Psycholinguists, who study the cognitive processes involved in language processing, first studied infants as a “model” to investigate the initial state of the speech abilities that could explain the efficient speech perception abilities observed in adults (Eimas et al., 1971). These studies first investigated the same questions asked about adults and focused on phoneme perception and categorical perception.

To study infants’ ability to perceive sounds, researchers set up “babylabs” where parents and

infants come to participate in experimental research studies, as illustrated in **Figure 1**. The experimental procedures used measure infants’ behaviours while they are exposed to sounds manipulated by the researchers. The behaviour that is most easily measurable in young infants is their looking behaviour. In such experiments measuring looking times, we present different auditory stimuli coupled with some visual stimulation (e.g., a black and white checkerboard showed on a screen). With a video camera, we record the infants’ looking time for the visual stimulus displayed as a function of the sound presented. We can then observe whether certain auditory stimulations attract the infants’ attention more than others (i.e., they “prefer” listening to one type of auditory stimulus by looking longer at the associated visual stimulation).

A wealth of studies has shown that infants can process speech sounds in a sophisticated manner that is mostly similar to that of adults. This has suggested an «innate» specialization of humans in the processing of speech sounds. Infants aged of few months only, before an extended exposure to language, perceive phonemes as distinct categories (they react more to a change between “pa” and “ba” compared to two different pronunciations of “ba”).

However, this categorical perception has also been observed for non-linguistic sounds in infants, such as complex sinusoids varying in the

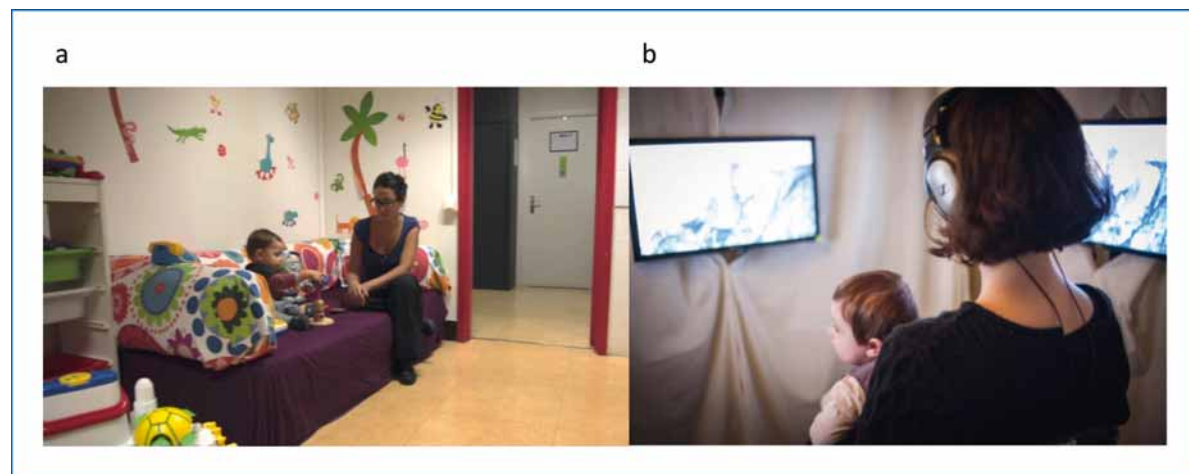


Figure 1. Research on infants’ development takes place in “BabyLabs”. a) Parents and infants are invited to come to the research laboratory to participate in studies. **b)** Many studies record the infants’ looking behaviour showing their interest for stimulation (visual and/or auditory). (Photo credits: Laboratoire de Psychologie de la Perception).

duration of their initial frequency transitions, acoustic variations that are important to distinguish between consonants for instance (Jusczyk et al., 1983). This suggests that the early ability of infants to categorize speech sounds can be explained by general and sensitive auditory processing mechanisms (Aslin et al., 1981). According to this alternative hypothesis, *perceptual mechanisms are sensitive to particular distributional properties present in speech sounds*, such as the acoustic characteristics and their organization in the speech signal. This may explain the rapid learning of native languages.

A large number of studies are still exploring the hypothesis of a “specific” processing of speech by infants comparing their preference and/or brain activations for speech sounds versus non-linguistic sounds. Neonates were shown to *prefer* listening to speech sounds compared to complex sinusoid stimuli (Vouloumanos & Werker, 2007) but to listen equally to (human) speech and monkeys’ vocalizations (Vouloumanos et al., 2010). With the development of electrophysiological and neuroimaging techniques, brain activations during the presentation of speech sounds have been recorded in a non-invasive way in young infants. Those observations support the idea, that dedicated neural networks are operational early in development to process speech sounds (Dehaene-Lambertz, 2000). However, the acoustic properties of speech sounds that represent highly complex acoustic signals with both spectral variations (changes in audio frequency from high to low pitch) and temporal variations (changes in amplitude over time) may influence the observed responses (Rosen & Iverson, 2007). The responses thought to be specific to speech might not be related only to the nature of speech sounds but to their complex acoustic structure. Similar brain activations in newborns were observed when using complex non-speech sounds mimicking the complex acoustic components of speech and original speech sounds (Telkemeyer et al., 2009). These results suggest that *differences in the acoustic properties, rather than in the linguistic properties of the stimuli may also drive the specific responses to speech sounds*. In other words, the auditory system of humans may simply respond to the physical properties of speech sounds (Aslin et al., 2002; Nittrouer, 2002). The brain would be sensible and highly efficient to process

the fine acoustic variations that we produce when communicating orally.

The influence of linguistic exposure on speech perception

Following these questions, many studies explored the *development* of speech perception during the first years of life. The major finding of the last 40 years of developmental research is probably the fact that the developing speech system is marked by significant changes during the first year of life. For phoneme perception, very young infants are able to discriminate both native and non-native speech contrasts. This phenomenon is different from adults’ perception that are less sensitive to non-native speech contrasts. Moreover, this efficient discrimination was demonstrated for different phonemes such as consonants, vowels and lexical tones (pitch variations at the syllable level such as in Mandarin Chinese). Werker, Gilbert, Humphrey and Tees (1981) found that English-speaking adults show poor discrimination for a Hindi consonant contrast whereas 6-8-month-old English infants discriminate non-native as well as native contrasts. Werker and her colleagues (Werker et al., 1981) investigated discrimination abilities for non-native speech sounds during development and found that this ability drastically reduces between 6-8 months and 8-10 months already (Werker & Tees, 1984). Additionally, as was the case with adult listeners, 10-12-month-olds no longer discriminated this non-native contrast. Several studies replicated these results indicating a *perceptual reorganization* for consonant contrasts between 6 and 10 months of age (Best & McRoberts, 2003; Tsushima et al., 1994). Behavioral evidence is complemented by electrophysiological data showing that the brains of 6-7-month-old infants exhibit similar neural responses to native and non-native speech sounds while the neural responses recorded in 11-12-month-old infants show a decrease in activation for non-native sounds (Cheour et al., 1998; Rivera-Gaxiola et al., 2005).

Thus, it becomes clear that the *efficient perceptual mechanisms involved in speech perception are influenced by the early exposure to speech sounds from the language in the environment*. The decline in perceptual abilities for non-native speech sounds is only one aspect of perceptual reorganization that infants undergoes during the same

period. The perception of phonetic categories (between “p” and “b” for instance) also becomes finer and more specific to the properties of the native language. For example, Hoonhorst et al., (2009) showed that between 4 and 8 months of age, French-learning infants become more sensitive to the duration cues distinguishing between “p” (where the consonant is released without vibrations of the vocal folds) and “b” in French (where the vocal folds vibrate before the release of the consonant). Those duration cues differ between languages, and is specially different in English where the vocal folds do not vibrate before the release of “b” and the consonant “p” is ejected (aspirated).

What drives the perceptual reorganization of speech?

This perceptual reorganization has mainly been explained by the building of finer phonological representations and a change in attentional processes. With listening experience, infants may learn to ignore certain variations in speech, especially acoustic variations that are irrelevant to the development of native-language categories (the aspiration does not exist in French for instance).

However, the studies on early perceptual reorganisation do not show the same developmental patterns for vowels, consonants or lexical tones. Infants show a language-specific response to native vowels around 4-6 months, where for consonants this response appears after 8-10 months as indicated earlier. These phonetic segments differ in terms of their acoustic structure. Vowels are considered to be more acoustically salient than consonants and this may explain the earlier improvement and perceptual organization shown for vowels. Thus, the relationship between auditory development and specialisation for speech sounds may also differ between phonemes. One working hypothesis is currently exploring *whether auditory exposure to specific language input may favor the perception and selection of specific acoustic cues*. However, as far as we know, the acoustic properties of these speech segments have received relatively little attention in the current literature on developmental speech perception. The perceptual reorganization observed in the first year of life and its relation to hearing abilities and to the development of auditory processes are central to the present project.

Exploring the early speech reorganization using a “psychoacoustic” approach

In the search of accurate speech coding and transmission in the domain of telecommunication, physicians developed powerful signal processing algorithms enabling a fine manipulation of the physical acoustic properties of speech sounds (Dudley, 1939). The decomposition of speech signal in terms of amplitude and frequency modulations (AM/FM) from high to low frequency spectrum participated in the development of a human auditory model for speech processing (Dau et al., 1997). This auditory model is based on the notion that speech information is mainly conveyed by the temporal modulations (AM/FM) extracted by our auditory filters. Speech signal is first decomposed by the hair cells located inside the inner ear (cochlea). Those cells react preferentially to a band of audio frequency (from low to high). Speech is thus decomposed into different narrow frequency bands by the inner ear. In each frequency band, the temporal variations are extracted at two times scales: the AM cues or temporal envelope, corresponding to the relatively slow variations in amplitude over time, and the FM cues or temporal fine structure corresponding to the fastest oscillations. **Figure 2** summarizes this processing by the auditory system.

Using this model, tools called “vocoders”, which are speech analysis and synthesis systems, are used to manipulate selectively the modulation components of speech in a specific number of frequency bands (Shannon et al., 1995). Modern vocoders are used to generate a continuum of sounds with increasing/decreasing spectro-temporal complexity. The main difference with previous research in linguistics is that this decomposition corresponds to both the physical properties of the signal and the biological properties of the auditory system in charge of their analysis.

Research in adults using vocoded-speech sounds show that listeners are able to rely only on the slowest (< 8-16 cycles per second, Hz) variations of AM to identify words. Moreover, these studies indicated that the perception of consonants is more affected than vowels when fine spectral and fast temporal cues are reduced. It has been suggested that the slowest AM cues of

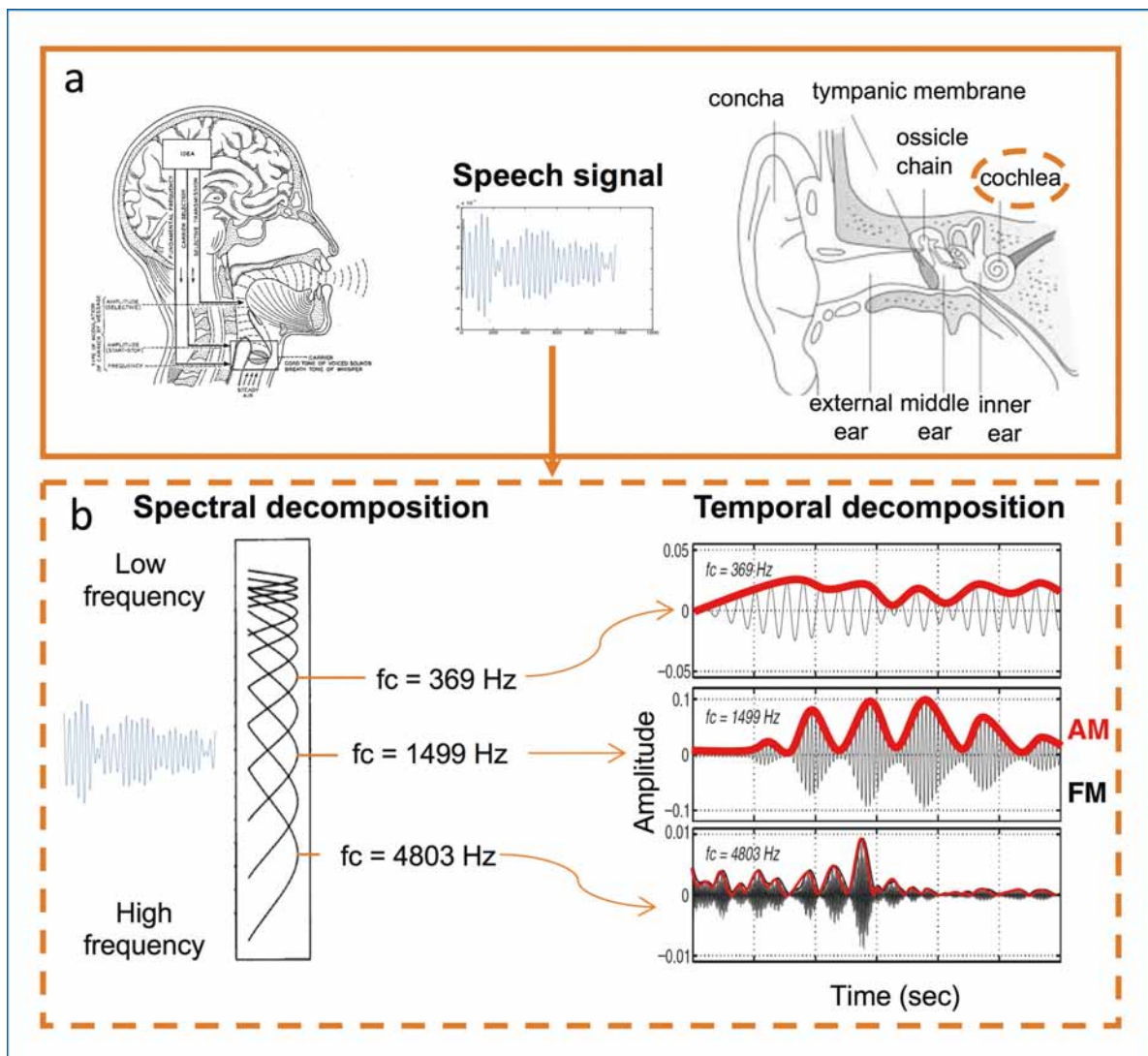


Figure 2. A psychoacoustic approach of speech perception. a) A speech signal is an acoustic wave varying in amplitude over time. First, this wave reaches our external ear and then, it makes its way into the inner ear, the cochlea, where this external acoustic signal is coded into a neural signal. **b)** Schema representing the decomposition of a sound by the auditory system. Both the spectral (from high to low frequency) and temporal (slow and fast amplitude variations) components are decomposed and encoded by the brain.

speech convey information about syllables while the faster AM convey more information about fast changes such as those of consonants or voice-pitch related information.

In recent studies, we adopted this innovative approach of speech, used mainly with adults, with infants in order to explore the auditory mechanisms involved in early speech perception (Cabrera & Werner, 2017). In a series of behavioral experiments, we have shown that, as

adults, French and English infants, at birth, at 3, and at 6 months are able to use only the fast ($< 256 \text{ Hz}$) and slow ($< 8\text{-}16 \text{ Hz}$) AM cues to detect changes in native consonants (place of articulation, i.e., /ba/-/da/ or voicing, i.e., /ba/-/pa/). However, these studies also suggest that young infants show some difficulties when only the slow AM cues are preserved compared to when the faster AM cues are available in the signal. Thus, it is possible that young infants rely

more heavily on the fast AM of speech to perceive consonant contrasts compared to adults. However, when infants start to weigh the slow AM cues as adults and the neural correlates of this development are still unclear.

This approach offers a new way to characterize the perceptual (sensory) mechanisms involved in speech processing during development. This will help to better understand the acoustic cues essential to speech perception in infants. Moreover, the clinical implications are important for auditory rehabilitations of hearing-impaired infants. If young listeners do not use similarly the acoustic cues of speech as adults do, specific and more suitable hearing prosthesis could be fitted in order to improve language development of hearing impaired children.

Using neuroimaging and sound-processing techniques, the present project assesses how young listeners learning a language process and rely on the acoustic components of the speech signal when perceiving consonants.

Exploring the early speech reorganization using a neurolinguistic approach

It is important to note that this psychoacoustic model correlates with biological/physiological mechanisms. Those mechanisms coding for temporal modulations and spectral cues can be observed from the peripheral up to the central auditory system (Joris et al., 2004). Nowadays, electroencephalography (EEG), a non-invasive tool measuring neural activity, is commonly used with infants to explore the neural mechanisms involved in speech perception. Using EEG, we can record the electrophysiological brain responses evoked by speech sounds at the scalp level. This technique has good temporal resolution (millisecond timescale), but a poor spatial resolution. In other words, we are able to record very precisely the timing of the brain responses to an external sound, but it is difficult with this technique to know where are located the neurons who processed this sound. Figure 3 shows the EEG system and recording that can be done with young infants. Speech perception studies using EEG with infants have now contributed to an

abundant literature and showed that the central nervous system structure and function is influenced by auditory experience, i.e., exposure to a given language or auditory deprivation (Sanes & Woolley, 2011). These modifications directly influence speech perception showing once again that the development of speech perception is continuously constrained by the auditory mechanisms and auditory input.

In a recent experiment, funded by the Fyssen Foundation, we investigated the neural auditory correlates of speech perception at two ages: before and after the perceptual specialization for native speech sounds, at 6 and 10 months and in adults. We also investigated the effect of language

exposure on the processing of non-native syllables during development. Here, we hypothesize that language experience should improve the listeners' ability to rely on specific acoustic cues important to perceive native speech contrasts. To this aim, we recruited 20 6-month-old infants, 18 10-month-old infants and 20 young adults. All the participants were monolingual French listeners, that is, being exposed only to French in their family, without any known language or developmental difficulties.

Three syllables were recorded by a female speaker fluent in both French and English: the French "*aba*" and "*apa*" and the English (aspirated) "*apha*". These natural syllables were then processed using signal processing algorithm to selectively degrade some of the acoustic components of speech. We designed a vocoder to selectively degrade the fastest temporal modulations of the original speech sounds. Such degradation will drastically reduce the acoustic components related to the voice-pitch information like intonation or voice quality, and also the fine differences between speech units. We presented 200 repetitions of each syllable in their original version and 200 repetitions in their degraded version.

For both infants and adults, EEG was used to record the cortical responses evoked by auditory stimulations. The results revealed very similar responses between 6-month-olds and adults when the fastest temporal information of the

"The development of speech perception is continuously constrained by the auditory mechanisms and auditory input"

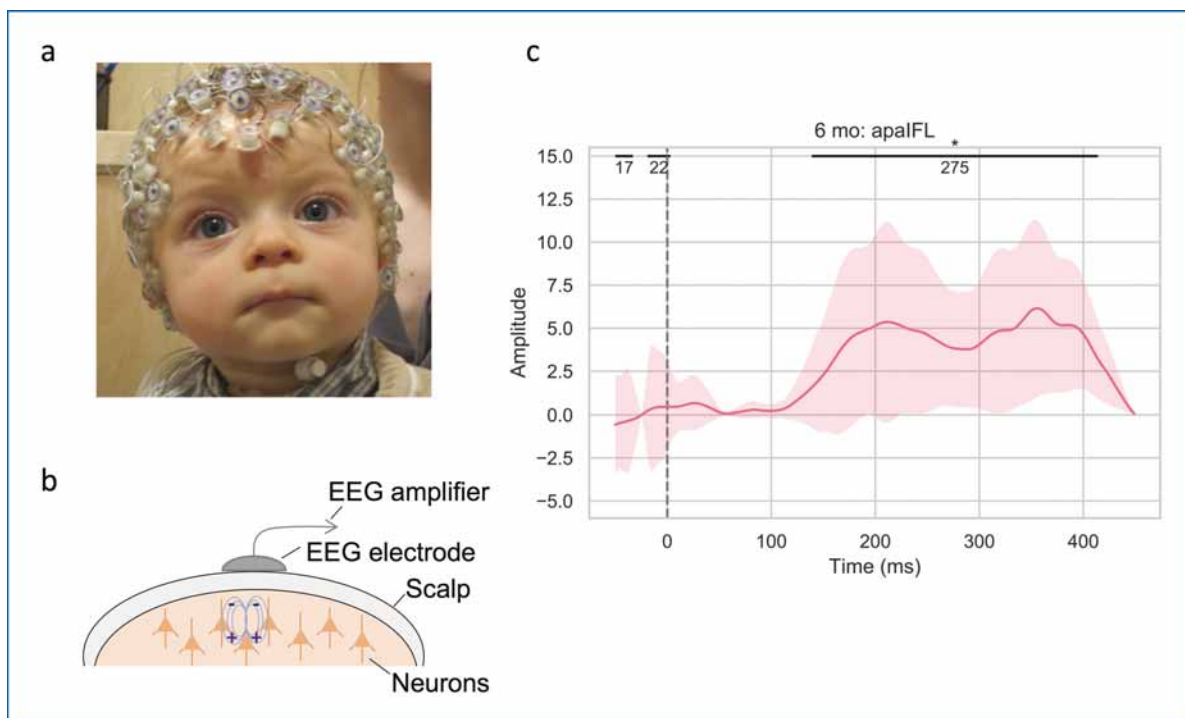


Figure 3. Electroencephalography, a tool to investigate infants' brain responses to speech sounds. **a)** Photo of a 6-month-olds wearing a EEG net (Photo credit: Judit Gervain, Laboratoire de Psychologie de la Perception). **b)** Schema showing the electrical signals emitted by neurons that are recorded at the scalp level with EEG electrodes. **c)** Average of the amplitude changes of the electrical brain signal recorded in 6-month-olds for a specific "apa" syllable starting at 0 ms.

syllable is degraded. The brain responses are lower in amplitudes in this degraded condition than in the Intact (original) condition. The fact that these two groups of listeners showed similar responses suggests that the auditory system of 6-month-olds already processes this acoustic information of speech as that of an adult. We are now investigating whether 6-month-old and 10-month-old infants will show the same pattern for a non-native English syllable. Our data collection and analyses are still ongoing.

Conclusions

Speech is a *special* acoustic signal, because of its importance in human communication but also because of its acoustic complexity. Infants rapidly learn the speech properties of their native language and become attuned to the sounds of their native language during the

first year of life. Our studies show that our brain is able to decompose the fine acoustic components of speech early on, laying the foundations of efficient language learning. We still have to discover the underlying neural mechanisms of speech perception and the influence of surrounding speech input on this processing. This will enhance our understanding as to how the speech signal is processed and organized by our brain during development and shed a new light on why speech is a "special" auditory signal for humans.

Acknowledgments

This research project has been supported by the Fyssen Foundation that I warmly thank. I would also like to thank Monica Hegde who participated in collecting, analysing the data of this project and for comments on the manuscript.

Dinner for one : Comment les fourmis résolvent-elles les conflits nutritionnels à l'intérieur de la colonie ?

Enikő CSATA

Post doctorante, Institute for Zoology, University of Regensburg, Universitätsstraße 31, D-93040 Regensburg, Germany

Résumé

Comme pour tous les organismes vivants, les besoins nutritionnels des fourmis changent avec le temps en réponse à la variabilité des conditions environnementales et aux besoins liés à la croissance, la santé et la reproduction. Pour les insectes sociaux tels que les fourmis, la collecte de nourriture pour l'ensemble de la colonie (couvain, reine) repose sur quelques individus dont les besoins nutritionnels peuvent être très différents de ceux des autres membres de leur colonie. Dans notre étude, nous avons généré des conflits nutritionnels au sein d'une colonie de fourmis en échangeant des ouvrières « intra-nidales » (collectées à l'intérieur des nids) et « extra-nidales » (fourrageuses) entre différentes colonies qui étaient carencées soit en glucides (C) soit en acides aminés essentiels (AAE). Nos résultats montrent que les fourmis maintiennent l'homéostasie au niveau de la colonie en ajustant leur comportement alimentaire au niveau individuel.

Mots clés

Fourmis, nutrition, conflit, alimentation, décision collective

Dinner for one: How do ants solve nutritional conflict inside the colony?

Abstract

As for all living organisms, the nutritional needs of ants change over time in response to varying environmental conditions and demands for growth, health and reproduction. For social organisms, such as ants, food collection for the entire colony (brood, queen) relies on a few individuals whose nutritional requirements may be very different from those of other members of their colony. In our study, we generated nutritional conflicts within an ant colony by switching “intranidal” (inside nest workers) and “extranidal” workers (foragers) between different colonies that experienced either a carbohydrate (C) or an essential amino acid (EAA) deficiency. Our results show that by adjusting their feeding behavior at the individual level ants sustain homeostasis at the colony level.

Keywords

Ants, nutrition, conflict, food intake, collective decision

Introduction

Ce que nous mangeons, et en quelle quantité, affecte fortement notre vie. Une alimentation équilibrée, avec des nutriments adéquats et des calories appropriées, est une condition essentielle pour une bonne santé. Une alimentation adaptée contribue à une vie saine : développement, vieillissement et meilleure résistance aux maladies. De même, une mauvaise alimentation compromet les capacités individuelles, par exemple à lutter contre une infection, et par conséquent la survie de l'organisme. Par conséquent, parvenir à une alimentation équilibrée correcte face à l'évolution des besoins et aux aliments déséquilibrés est un défi majeur pour la plupart des organismes (Raubenheimer & Simpson 2018).

Les fourmis, comme tous les organismes vivants, sont confrontées à de tels défis nutritionnels. Elles doivent trouver les quantités de nutriments et l'équilibre correct pour satisfaire leurs besoins en termes de croissance, de maintien des fonctions corporelles et de reproduction (Simpson & Raubenheimer 2012). Dans les colonies de fourmis, le devoir de collecter la nourriture appartient aux fourrageuses (ouvrières extra-nidales), qui représentent environ dix à vingt pour cent de la colonie (Hölldobler & Wilson 1990). Après la collecte, la nourriture est régurgitée et partagée entre tous les membres de la colonie. Ainsi, les fourrageuses doivent collecter des aliments qui répondent à leurs propres besoins nutritionnels, mais aussi aux besoins des autres membres de la colonie tels que les nourrices, les reproductrices (reines) et le couvain. Les adultes tels que les fourrageuses et les nourrices ont surtout besoin de glucides comme source d'énergie, tandis que le couvain et les adultes reproducteurs dépendent massivement des protéines pour la croissance et la production d'œufs respectivement (Markin 1970). Par conséquent, la colonie dans son ensemble a besoin d'ajuster ses stratégies de régulation nutritionnelle pour satisfaire les besoins nutritionnels de tous les individus.

En utilisant la 'sagesse collective', il a été démontré que les fourmis sont capables de prendre des décisions rapides et appropriées dans divers contextes (Sasaki et al. 2013, 2018), y compris la recherche de nourriture (Detrain &

Deneubourg 2008, Jeanson et al. 2012, Gordon 2019). Les fourmis utilisent souvent des pistes de phéromones pour partager des informations concernant les ressources alimentaires (Czaczkes et al. 2015), un processus leur permettant de concentrer leur activité de recherche de nourriture sur la meilleure source de nourriture disponible (Bose et al. 2017). Cependant, ce qui constitue la meilleure source de nourriture dépend du contexte nutritionnel de la colonie par rapport à son environnement alimentaire (Simpson & Raubenheimer 2012, **Fig. 1**).

Dans une colonie de fourmis, les ouvrières extra-nidales détiennent des informations sur la nourriture tandis que les ouvrières intra-nidales quittant le nid détiennent des informations sur l'état nutritionnel de la colonie en raison de leur proximité avec les nourrices, le couvain et les reines. Que se passe-t-il, cependant, si les ouvrières intra-nidales diffèrent dans leurs besoins nutritionnels par rapport aux ouvrières extra-nidales ? Pour répondre à notre question, nous avons généré des conflits nutritionnels au sein d'une supercolonie de fourmis d'Argentine (*Linepithema humile*) en échangeant des ouvrières extra- et intra-nidales issues de 20 colonies différentes et ayant connu soit une carence en glucides (C) soit une carence en acides aminés essentiels (AAE).

Matériaux et méthodes

Nous avons utilisé les fourmis d'Argentine *Linepithema humile*, une espèce envahissante répandue et agressive, qui forme des supercolonies avec des millions de reines et d'ouvrières (Tsutsui et al. 2003). Des colonies de fourmis d'Argentine ont été collectées à Toulouse (France) en avril 2019. Les individus ont été répartis en 20 colonies expérimentales, chacune contenant environ 1000 ouvrières (adultes et jeunes individus) avec couvain et reines (jusqu'à 10). Le nombre d'ouvrières a été estimé au poids. Pour chaque colonie expérimentale, les fourmis ont été logées dans 6 nids éprouvettes (15 cm de longueur, 1,3 cm de diamètre). Ces tubes ont été placés dans une boîte d'élevage (20 × 10 × 10 cm) avec des parois enduites de Fluon pour empêcher les fourmis de s'échapper. Les colonies ont été conservées à température ambiante (25 ± 1° C) avec une photopériode J : N de 14 : 10.

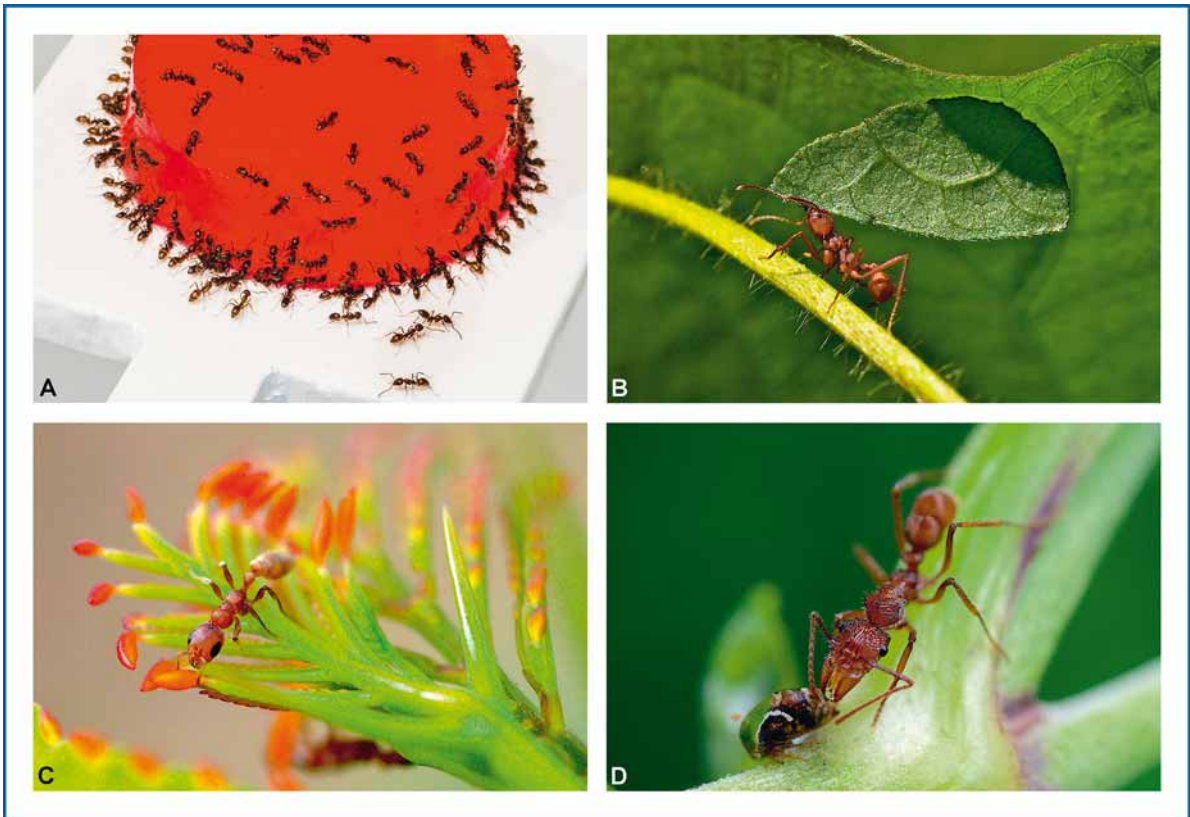


Fig. 1. Fourmis se nourrissant de différentes sources de nourriture. **A.** Les fourmis d'Argentine *Linepithema humile* se nourrissant d'aliments artificiels. **B.** Ouvrière de l'espèce *Atta cephalotes* rapportant un fragment de feuille au nid pour nourrir son champignon symbiotique. **C.** *Pseudomyrmex ferruginea* collectant des corps beltiens : ces structures offrent une source de protéines / azote et lipides pour les fourmis. **D.** *Ectatomma tuberculatum* récoltant du miellat sur un adulte membricide. (Photographie A. David Villa, B – D. Jean-Paul Lachaud). Adapté de Csata & Dussutour 2019 Myrmecological News.

Conflits nutritionnels

Les fourmis ont été nourries pendant 5 jours avec 1) une alimentation déséquilibrée sans glucides (*traitement de carence en C*) ou 2) une alimentation déséquilibrée sans acides aminés essentiels (*traitement de carence en AAE*). Pour créer une carence, nous avons retiré un nutriment d'une alimentation parfaitement équilibrée (Arganda et al. 2017 : glucose 20 %, acides aminés essentiels : arginine, histidine, isoleucine, leucine, lysine, méthionine, phénylalanine, thréonine, tryptophane, valine, 0,2 % chacun, et stérol 0,1 %, mélange de vitamines Vanderzant 0,2 %, mélange de sel de Wesson 0,2 %, acide ascorbique 0,2 %, inositol 0,2 % chlorure de choline 0,2 %). Une fois la carence en nutriments établie, pendant une heure, nous avons collecté toutes les fourmis explorant l'arène en quête de nourriture

(les ouvrières extra-nidales). Ces fourmis ont été colorées avec de la peinture en poudre (BioQuip Products, Inc.) verte ou jaune (nous avons appliqué la couleur au hasard). Nous n'avons pas coloré les ouvrières intra-nidales pour éviter de perturber le nid. Après une demi-heure, nous avons présenté à ces ouvrières extra-nidales des ouvrières intra-nidales issues d'un nid qui avait subi une carence en nutriments opposée. Les ouvrières extra-nidales qui ont subi le *traitement de carence en C* ont été mélangées avec des ouvrières intra-nidales qui ont subi le *traitement de carence en AAE* et vice-versa. Après avoir laissé les fourmis s'installer pendant 15 minutes, nous avons effectué un test de choix alimentaire. Toutes les colonies nouvellement formées ont eu pendant une heure le choix entre une solution AAE : C (2 % : 20 %) et une solution C (0 % : 20 %). Nous avons également effectué 4 tests de contrôle

supplémentaires où des ouvrières extra-nidales ont été peintes et ajoutées à des colonies où les ouvrières intra-nidales partageaient le même état nutritionnel.

Comportement collectif

Le trafic de fourmis sur les deux branches a été enregistré par une caméra vidéo pendant une heure. Pour déterminer l'effort de recherche de nourriture, nous avons compté le nombre de fourmis voyageant sur chaque branche à un point

particulier (à un centimètre du point de choix **Fig. 2A**) chaque minute pendant une heure. Le comptage a commencé dès que la première fourmi est montée sur le pont et a duré 60 min (**Fig. 2B, 2C**).

Comportement individuel

Pour déterminer l'effort d'alimentation, nous avons suivi le comportement d'au moins 150 fourmis se déplaçant vers chaque solution pour chaque choix proposé. Chaque fourmi a été

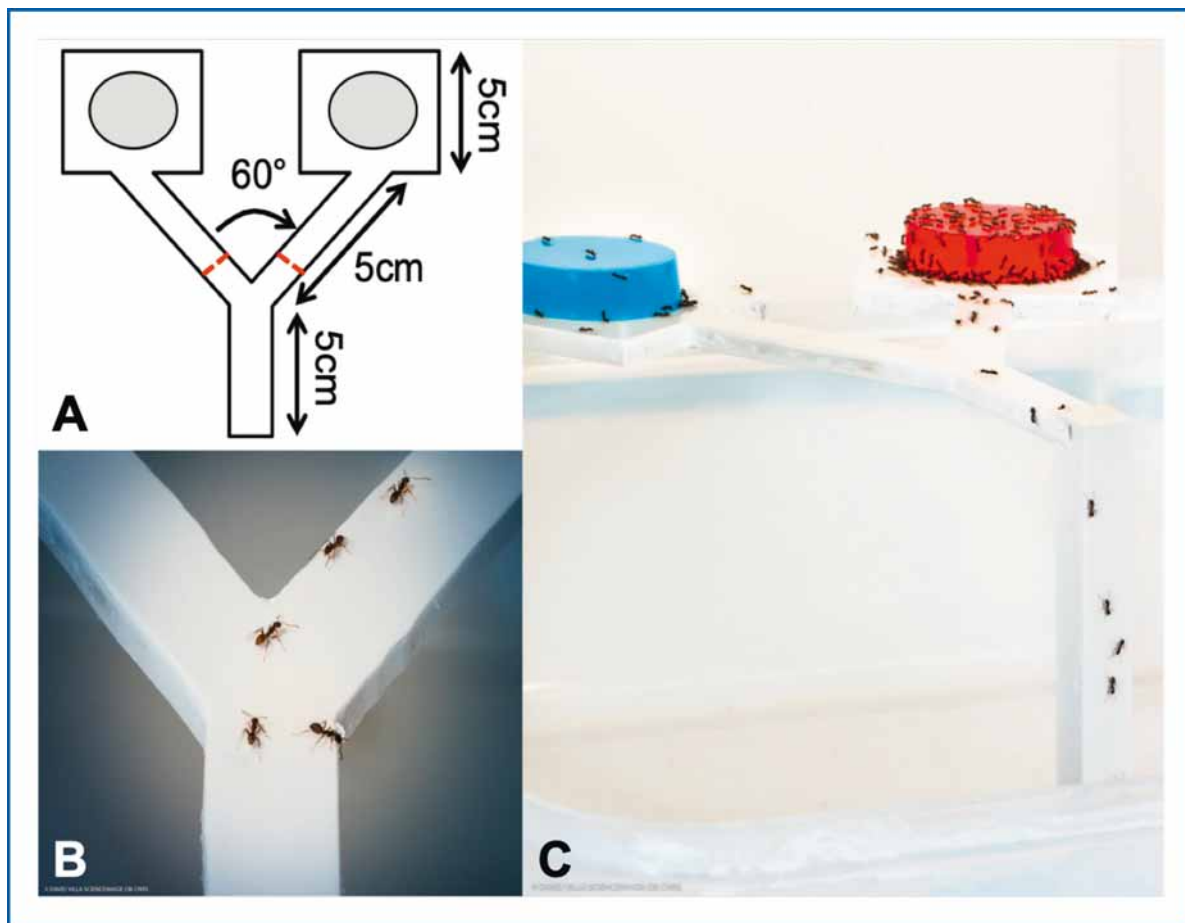


Fig. 2A. Design expérimental : les colonies ont été nourries ad libitum avec un régime unique sans l'un des nutriments. Chaque traitement nutritionnel était suivi d'un test de choix alimentaire d'une heure, au cours duquel les fourmis pouvaient compenser leur carence en nutriments. Une colonie était reliée à un pont en forme de Y, avec deux branches d'égales longueurs. A l'extrémité de chaque branche se trouvait une plate-forme où chaque solution (5 ml) était versée sur un morceau de coton dans une assiette en plastique (diamètre 4 cm). Les fourmis ont eu accès aux deux solutions alimentaires pendant 1 h. Pour évaluer l'activité de recherche de nourriture, nous avons compté le nombre de fourmis traversant une ligne tracée à 1 cm du point de choix (ligne pointillée rouge) toutes les minutes pendant 1 h dans chaque test. **B.** Le comportement d'au moins 150 fourmis se déplaçant vers chaque solution pour chaque traitement nutritionnel a été suivi. **C.** Pour chaque fourmi, nous avons enregistré si les fourmis se sont nourries pendant plus de 5 s à la source de nourriture. Les mesures ont commencé 10 min après le début d'un essai, lorsque les flux de fourmis entrants et sortants du nid étaient à l'équilibre. (Photographie B-C par David Villa).

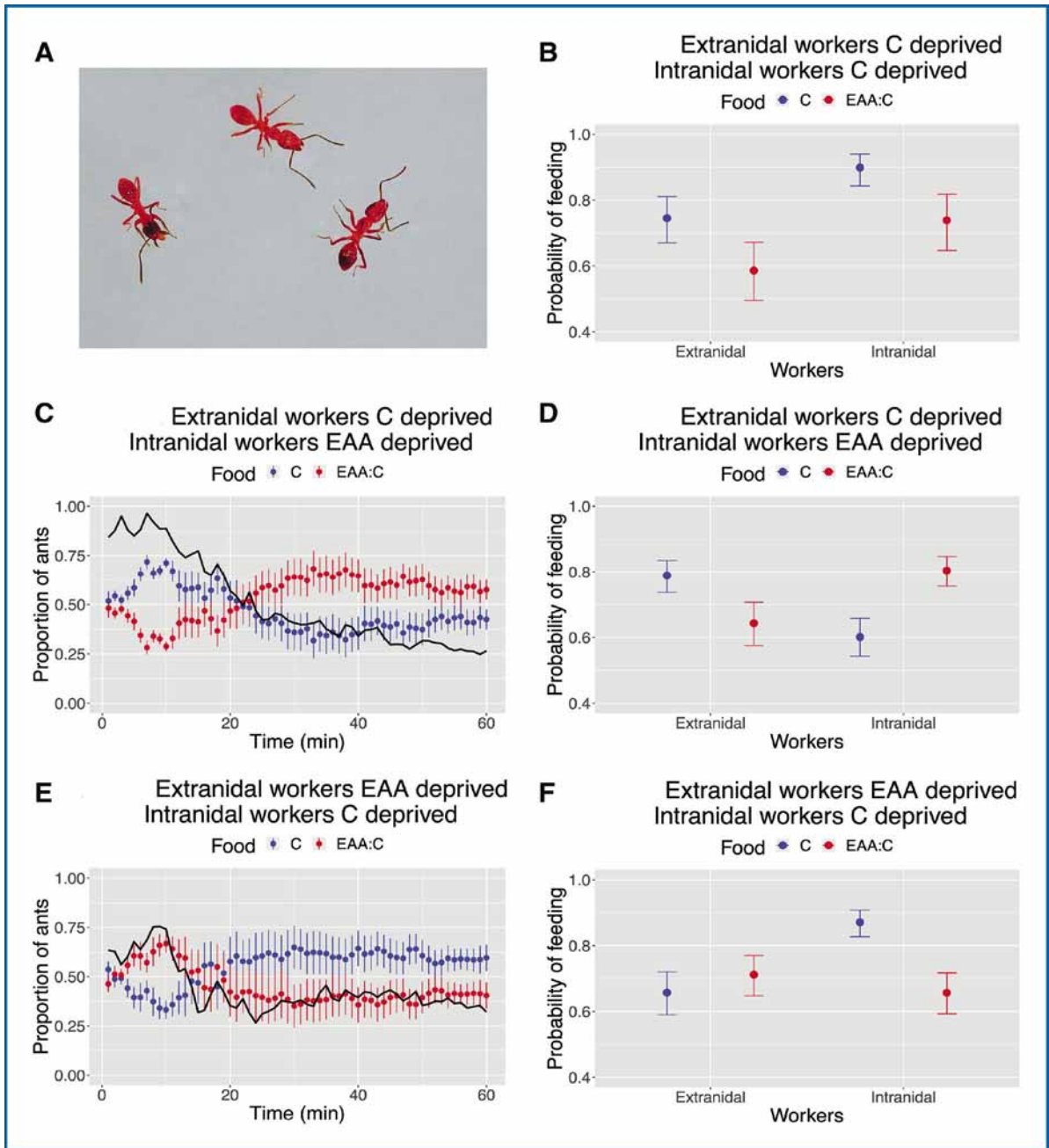


Fig. 3A. Ouvrières extra-nidales colorées avec de la peinture en poudre. **B.** Probabilité de s'alimenter en l'absence de conflit nutritionnel. Toutes les fourmis étaient privées de glucides. **C.** Distribution des fourmis entre deux sources de nourriture lorsque les ouvrières extra-nidales étaient privées de C et que les ouvrières intra-nidales étaient privées d'AAE. **D.** Probabilité de se nourrir lorsque les ouvrières extra-nidales étaient privées de C et que les ouvrières intra-nidales étaient privées d'AAE. **E.** La distribution de fourmis entre les deux sources de nourriture lorsque les ouvrières extra-nidales étaient privées d'AAE et que les ouvrières intra-nidales étaient privées de C. La ligne noire indique la proportion de ouvrières extra-nidales engagées dans un comportement de recherche de nourriture. Les barres d'erreur en C et E sont les erreurs standard. Les barres d'erreur en D et F représentent un intervalle de confiance à 95 %. Adapté de Csata et al. 2020 *Current Biology*.

suivie du moment où elle est entrée sur la plateforme contenant la nourriture au moment où elle l'a quittée. Pour chaque fourmi, nous avons enregistré si les fourmis se nourrissaient pendant plus de 5 secondes une fois arrivée au niveau de la source de nourriture (**Fig. 2C**) et nous avons calculé la probabilité de se nourrir comme étant le nombre de fourmis qui se nourrissaient divisé par le nombre total de fourmis suivies.

Résultats et discussion

Dans notre étude, des conflits nutritionnels ont été induits au sein de la colonie en échangeant des ouvrières extra-nidales et intra-nidales entre différentes colonies qui ont connu soit une carence en C, soit une carence en AAE. Les ouvrières extra-nidales ont été suivies à l'aide de peinture en poudre (**Fig. 3A**). Tout d'abord, nous avons exécuté quatre tests de contrôle, où aucun conflit n'a été induit. Nos résultats ont montré que les ouvrières intra et extra-nidales ont une probabilité plus élevée de consommer la nourriture contenant le nutriment manquant (**Fig. 3B**). Cependant, lorsque le conflit a été déclenché, les individus ont d'abord suivi l'état nutritionnel des ouvrières extra-nidales, puis a changé pour apaiser les besoins des ouvrières intra-nidales (**Fig. 3C, 3E**). Lorsque les ouvrières extra-nidales ont été privées de glucides, elles ont collecté les ressources en premier, tandis que les ouvrières intra-nidales ont été recrutées plus tard pendant le test.

La probabilité de s'alimenter était influencée par l'état nutritionnel de l'ouvrière, en particulier pour les ouvrières intra-nidales (**Fig. 3D, 3F**). Chez tous les organismes, l'apport alimentaire doit être ajusté au fil du temps pour maintenir l'homéostasie nutritionnelle. Chez les insectes sociaux, comme les fourmis, l'homéostasie nutritionnelle de la colonie dépend fortement d'une minorité d'ouvrières, puisque toute nourriture entrant dans la colonie est apportée par les fourrageuses (Ribeiro & Dickson 2010, Csata & Dussutour 2019). La compensation des carences en nutriments pour maintenir l'homéostasie nutritionnelle au niveau de la colonie

(Bazazi et al. 2016) exige une certaine forme de signal pour informer les fourrageuses de l'état nutritionnel de la colonie et pour dicter leur comportement de recherche de nourriture. Chez les fourmis, ce signal implémente une série de demandes provenant du couvain (Cassill & Tschinkel 1995, 1999). Les larves réclament de la nourriture aux nourrices, qui à leur tour demandent de la nourriture aux fourrageuses. En conséquence, les fourrageuses quittent le nid pour chercher de la nourriture. Ensuite, en réponse aux rétroactions émanant du nid, par ex. le taux d'acceptation de la nourriture (Cassill 2003) les fourrageuses ajustent leur comportement de recherche de nourriture pour satisfaire les demandes actuelles de nutriments dans le nid (Ribeiro & Dickson 2010) et compensent par conséquent les carences nutritionnelles (Bazazi et al. 2016).

Notre expérience a démontré que même si la décision collective dépendait initialement de l'état nutritionnel propre des ouvrières extra-nidales, cette décision pouvait être renforcée ou inversée en fonction de l'état nutritionnel des ouvrières recrutées à l'intérieur du nid.

Conclusion

Chez les fourmis, les décisions nutritionnelles d'une fourrageuse dépendent non seulement de ses propres besoins nutritionnels mais aussi, de manière critique, des besoins nutritionnels de ses congénères. Nos résultats montrent qu'en ajustant leur comportement alimentaire au niveau individuel, les fourmis maintiennent l'homéostasie au niveau de la colonie.

Remerciements

Je suis très reconnaissante envers la Fondation Fyssen d'avoir soutenu ces recherches par le biais de ma subvention postdoctorale. Je remercie aussi le Centre de Recherches sur la Cognition Animale de m'avoir accueillie. Je remercie Audrey Dussutour qui m'a soutenue tout au long de ce projet, ainsi que Gérard Latil pour l'assistance technique et Marion Cordonnier pour la relecture de la version française de l'article. Je remercie Jean-Paul Lachaud et David Villa

d'avoir fourni les photographies. Pour plus d'informations, veuillez consulter les articles de Csata E. & Dussutour A. 2019 Myrmecological News et Csata et al. 2020 Current Biology.

Bibliographie

- Arganda, S., Bouchebti, S., Bazazi, S., Le Hesran, S., Puga, C., Latil, G., Simpson, S.J., Dussutour, A. 2017. Parsing the life-shortening effects of dietary protein: effects of individual amino acids. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284, 20162052.
- Bazazi, S., Arganda, S., Moreau, M., Jeanson, R., Dussutour, A. 2016. Responses to nutritional challenges in ant colonies. *Anim. Behav.* 111, 235–249.
- Bose, T., Reina, A., Marshall, J.A.R. 2017. Collective decision-making. *Curr. Opin. Behav. Sci.* 16, 30–34.
- Cassill, D.L., Tschinkel, W.R. 1999. Regulation of diet in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *J. Insect Behav.* 12, 307–328.
- Cassill, D.L., Tschinkel, W.R. 1995. Allocation of liquid food to larvae via trophallaxis in colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Anim. Behav.* 50, 801–813.
- Cassill, D. 2003. Rules of supply and demand regulate recruitment to food in an ant society. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54, 441–450.
- Csata, E., Dussutour, A. 2019. Nutrient regulation in ants: a review. *Myrmecological News* 29, 111–124.
- Csata, E., Gautrais, J., Bach, A., Blanchet, J., Ferrante J., Fournier, F., Lévesque, T., Simpson, S.J., Dussutour, A. 2020. Ant foragers compensate for the nutritional deficiencies in the colony. *Curr. Biol.* 30 (1), 135–142. (These authors contributed equally to this work).
- Czaczkes, T.J., Grüter, C., Ratnieks, F.L.W. 2015. Trail pheromones: an integrative view of their role in social insect colony organization. *Annu. Rev. Entomol.* 60, 581–599.
- Detrain, C., Deneubourg, J.L. 2008. Collective decision-making and foraging patterns in ants and honeybees. *Adv. In Insect Phys.* 35, 123–173.
- Gordon, D.M. 2019. The ecology of collective behavior in ants. *Annu. Rev. Entomol.* 64, 35–50.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O. 1990. The ants. Harvard University Press, Cambridge, MA, 596–615 pp.
- Jeanson, R., Dussutour, A., Fourcassié, V. 2012. Key factors for the emergence of collective decision in invertebrates. *Front. Neurosci.* 6, 121.
- Raubenheimer, D., Simpson, S.J. 2018. Nutritional ecology and foraging theory. *Curr. Opin. Insect Sci.* 27, 38–45.
- Ribeiro, C., Dickson, B.J. 2010. Sex peptide receptor and neuronal TOR/S6K signaling modulate nutrient balancing in *Drosophila*. *Curr. Biol.* 20, 1000–1005.
- Sasaki, T., Granovskiy, B., Mann, R.P., Sumpter, D.J.T., Pratt, S.C. 2013. Ant colonies outperform individuals when a sensory discrimination task is difficult but not when it is easy. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 13769–13773.
- Sasaki, T., Pratt, S.C. 2018. The Psychology of superorganisms: collective decision making by insect societies. *Annu. Rev. Entomol.* 63, 259–275.
- Simpson, S.J., Raubenheimer, D. 2012. The nature of nutrition: a unifying framework from animal adaptation to human obesity. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Tsutsui, N.D., Suarez, A.V., Grosberg, R.K. 2003. Genetic diversity, asymmetrical aggression, and recognition in a widespread invasive species. *PNAS*, 100, 1078–1083.

Introduction

What and how much we are eating strongly affects our life. Eating a well-balanced diet, with adequate nutrients and appropriate calories, is a crucial requirement for good health. An appropriate diet contributes to healthy life: development, ageing and greater resilience against diseases. Similarly, a poor diet compromises the individual abilities for example to fight against infection, and as a consequence the organism's survival. Therefore, achieving the correct balanced diet in the face of changing requirements and imbalanced foods is a major challenge for most of the organisms (Raubenheimer & Simpson 2018).

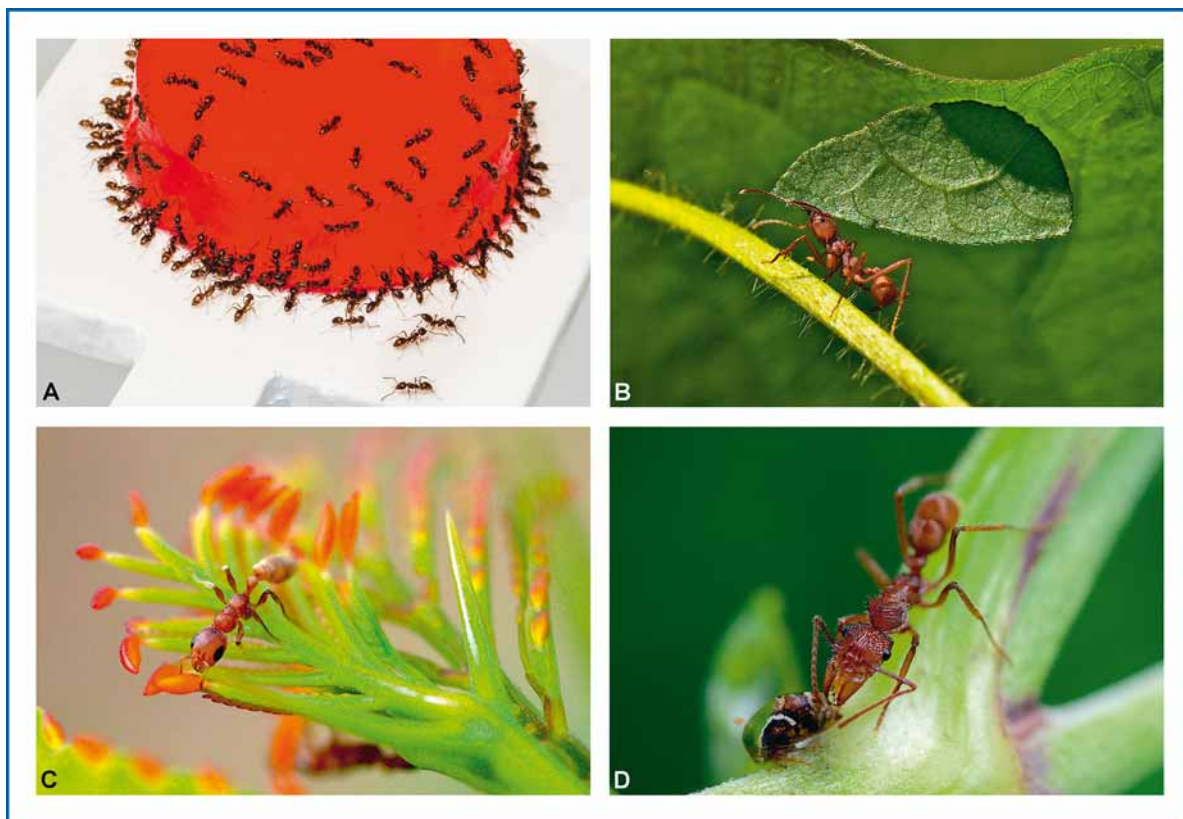


Fig. 1. Ants feeding on different food source. **A.** The argentine ants *Linepithema humile* feeding on artificial food. **B.** *Atta cephalotes* medium worker carrying a leaf fragment back to the nest to feed their symbiotic fungus. **C.** *Pseudomyrmex ferruginea* collecting Beltian bodies = these structures offer a protein/nitrogen and lipid food source for ants. **D.** *Ectatomma tuberculatum* collecting honeydew from a membracid adult. (Photograph A by David Villa, B - D by Jean-Paul Lachaud). Adapted from Csata & Dussutour 2019 Myrmecological News.

Ants, as all living organisms, face basic nutritional challenges. They must find the correct amounts and balance of nutrients to satisfy their needs in terms of growth, maintenance of body functions and reproduction (Simpson & Raubenheimer 2012). In ant colonies, the duty of food collection belongs to the foragers (extranidal workers), which represent approximately ten to twenty percent of the colony (Hölldobler & Wilson 1990). After the collection, the food is regurgitated and shared among all the members of the colony. Thus, foragers need to collect food that meets their own nutritional requirements, but also fulfill the needs of other members of the colony such as nurses, reproductives (queens) and brood. Adults such as foragers and nurses mostly need carbohydrates as a source of energy, whereas brood and reproductive adults rely mas-

sively on proteins for growth and egg production respectively (Markin 1970). Therefore, the colony as a whole, needs to adjust its nutritional regulatory strategies to satisfy the nutritional needs of all the individuals.

Using “collective wisdom”, it has been shown that ants are able to make rapid and appropriate decisions under various contexts (Sasaki et al. 2013, 2018), including foraging (Detrain & Deneubourg 2008, Jeanson et al. 2012, Gordon 2019). Ants often use pheromone trails to share information about food resources (Czaczkes et al. 2015), a process allowing them to focus their foraging activity on the best food source available (Bose et al. 2017). However, what constitutes the best food source depends on the nutritional context of the colony in relation to its food environment (Simpson & Raubenheimer 2012, **Fig. 1**).

In an ant colony, extranidal workers hold information about the food whereas recruited intranidal workers leaving the nest hold information about the colony's nutritional state due to their closeness with nurses, brood and queen. What happens, however, if intranidal workers differ in their nutritional needs to extranidal workers? To answer our question, we generated nutritional conflicts within the colony of Argentine ants (*Linepithema humile*) by swapping extranidal and intranidal workers between 20 different colonies

that experienced either a carbohydrate (C) deficiency of an essential amino acid (EAA) deficiency.

Materials and methods

We used the Argentine ants *Linepithema humile*, a widespread and aggressive invasive species, that forms supercolonies with millions of queens and workers (Tsutsui et al. 2003). Colonies of Argentine ants were collected in Toulouse (France) in April 2019. Ant individuals were split

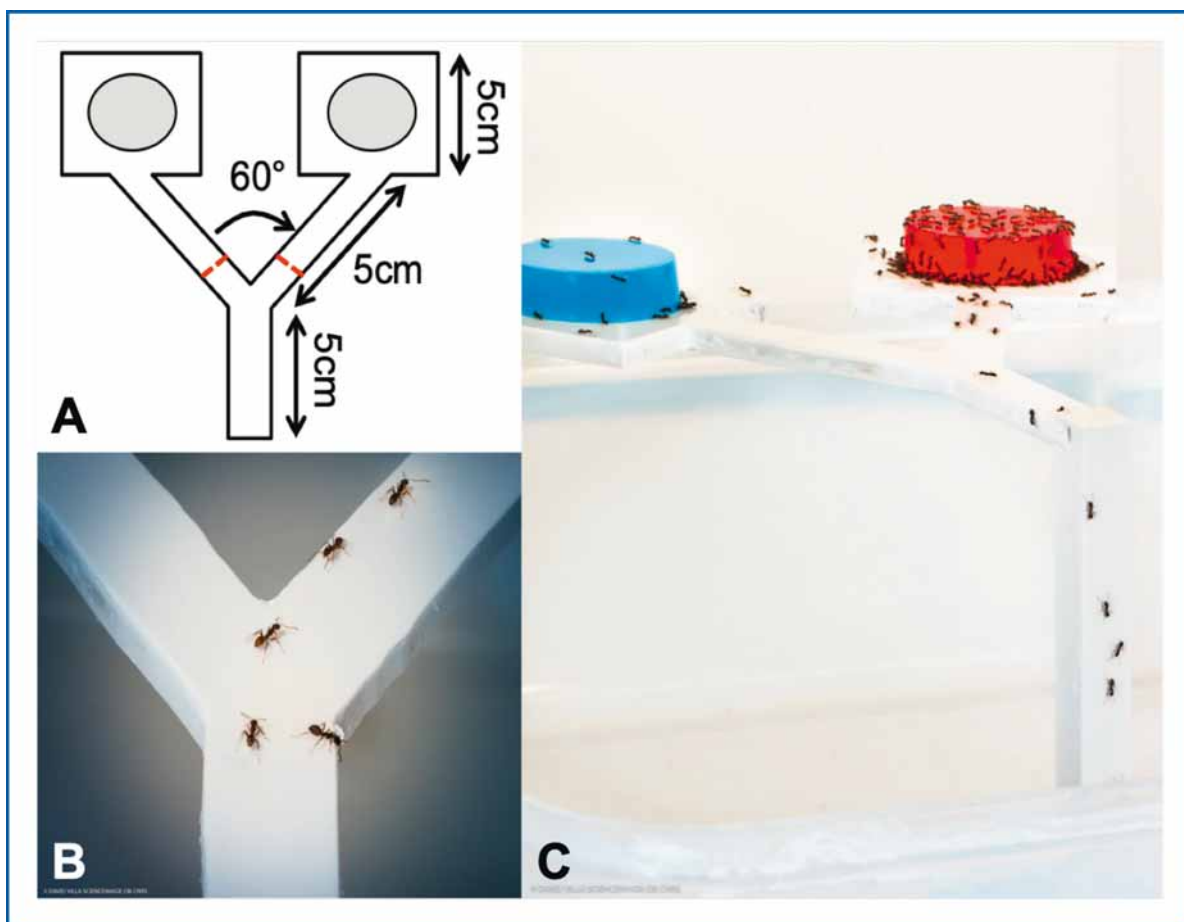


Fig. 2A. Experimental set-up: colonies were fed to a single diet lacking one nutrient offered ad libitum. Each nutritional treatment was followed by a 1 h food choice assay, during which ants could compensate their nutrient deficiency. A colony was connected to a Y-shaped bridge, with two branches of equal length. At the end of each branch was a platform where each solution (5 mL) was poured on a piece of cotton in a plastic plate (diameter 4 cm). The ants had access to both food solutions for 1 h. To assess foraging activity, we counted the number of ants crossing a line drawn 1 cm from the choice point (red dotted line) every minute for 1 h in each assay. **B.** The behavior of at least 150 ants traveling to each solution for each nutritional treatment was tracked. **C.** For each ant, we recorded whether the ants fed for more than 5 s at the food source. The measures began 10 min after the beginning of an assay, when the outbound and nest-bound flows of ants were at equilibrium. (Photograph B-C by David Villa).

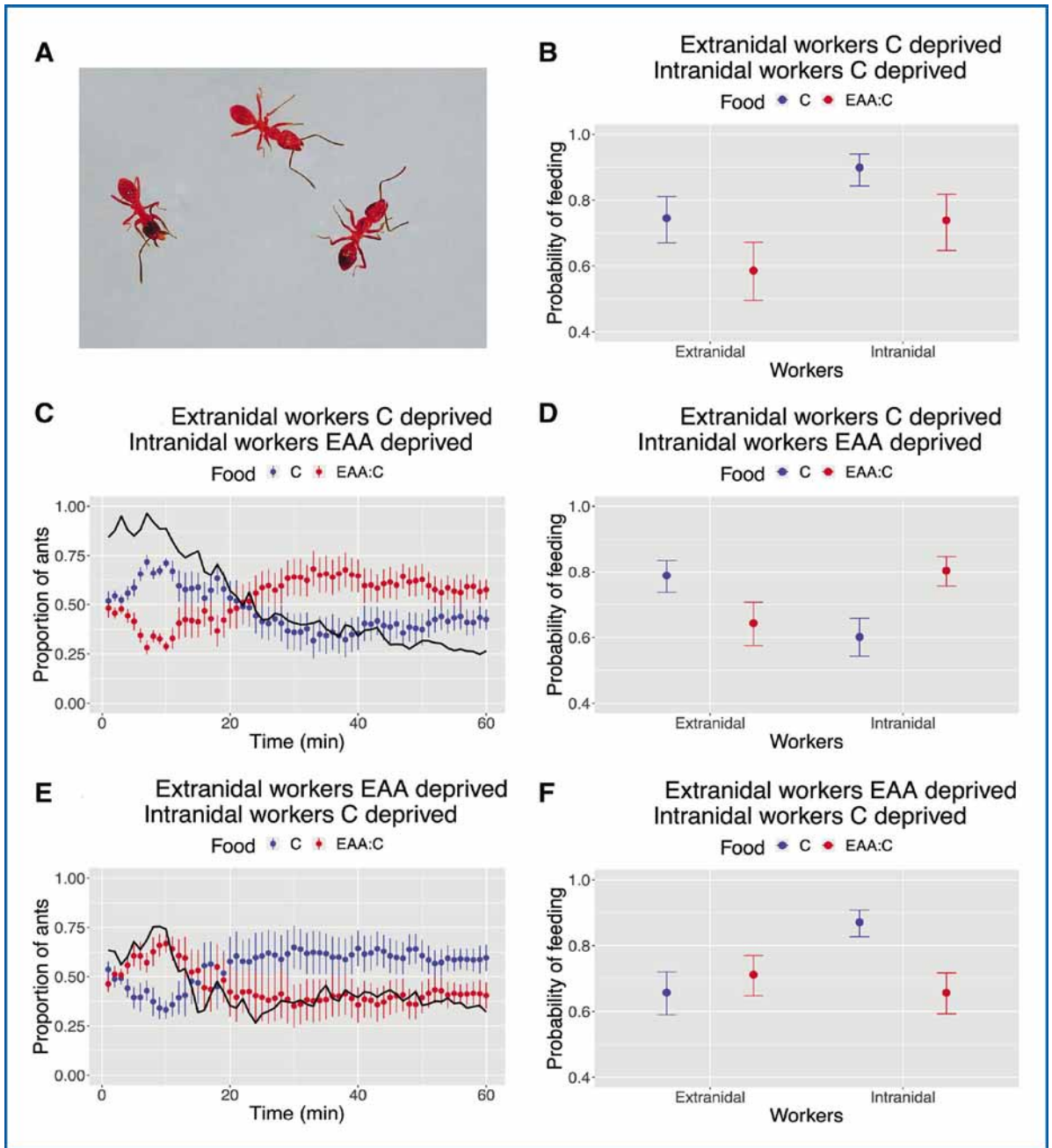


Fig. 3A. Extranidal workers colored with powder paint. **B.** Probability of feeding in absence of nutritional conflict. All ants were deprived of carbohydrate. **C** Ant's distribution between two food sources when extranidal workers were C deprived and the intranidal workers were EAA deprived. **D.** Probability of feeding when extranidal workers were C deprived and the intranidal workers were EAA deprived. **E.** Ant's distribution between the two food sources when extranidal workers were EAA deprived and the intranidal workers were C deprived. **F.** Probability of feeding when extranidal workers were EAA deprived and the intranidal workers were C deprived. The black line indicates the proportion of extranidal workers engaged in foraging behavior. Error bars in C and E are SE. Error bars in D and F are 95% confidence interval. Adapted from Csata et al. 2020 Current Biology.

into 20 experimental colonies, each containing about 1000 workers (adults and young individuals) with brood (larvae and pupae) and queens (up to 10). The number of workers was estimated by weight. For each experimental colony, ants were housed in 6 test tube nests (15 cm length, 1.3 cm in diameter). These tubes were placed in a rearing box (20 × 10 × 10 cm) with walls coated with Fluon to prevent ants from escaping. Colonies were kept at room temperature (25 ± 1°C) with a 14:10 L:D photoperiod.

Nutritional conflicts

Ants were fed for 5 days to either 1) an imbalanced diet lacking carbohydrate (*C deficiency treatment*) or 2) an imbalanced diet lacking essential amino acids (*EAA deficiency treatment*). To create a deficiency, we removed one nutrient from a fully balanced diet (Arganda et al. 2017: glucose 20%, essential amino-acids: Arginine, Histidine, Isoleucine, Leucine, Lysine, Methionine, Phenylalanine, Threonine, Tryptophan, Valine, 0.2% each, and sterol 0.1%, Vanderzant Vitamins mix 0.2%, Wesson salt mix 0.2%, ascorbic acid 0.2%, inositol 0.2% choline chloride 0.2%). Once the nutrient deficiency was established, during one hour we collected all the ants we found exploring the foraging arena, the extranidal workers. These ants were colored with powder paint (BioQuip Products, Inc.) green or yellow (we applied the color randomly). We did not color the intranidal workers to avoid nest disturbance. After half an hour, we introduced these workers to a nest that experienced the alternative nutrient deficiency. Extranidal workers that experienced the *C deficiency treatment* were mixed with intranidal workers that experienced the *EAA deficiency treatment* and vice-versa. After allowing the ants to settle for 15 min we started the food choice assay. All newly formed colonies were offered a choice between: an EAA:C solution (2%:20%) and a C solution (0%:20%) for one hour. We also tested 4 extra control assays where extranidal workers were painted and added to colonies where intranidal workers shared the same nutritional state.

Collective behavior

The ant traffic on the two branches was recorded by a video camera for one hour. To determine foraging effort, we counted the number of ants traveling on each branch at a particular point (one centimeter from the choice point **Fig. 2A**) every minute for one hour. Counting began as soon as the first ant climbed onto the bridge and lasted for 60 min (**Fig. 2B, 2C**).

Individual behavior

To determine feeding effort we tracked the behavior of at least 150 ants traveling to each solution for each choice offered. Each ant was tracked from the moment it entered the platform housing the food to the moment it left it. For each ant, we recorded if the ants fed for more than 5 seconds once at the food source (**Fig. 2C**) and computed the probability of feeding as the number of ants that fed divided by the total number of ants tracked.

Results and Discussion

In our study, nutritional conflicts were induced within the colony by swapping extranidal and intranidal workers between different colonies that experienced either a *C* deficiency of an *EAA* deficiency. Extranidal workers were tracked using powder paint (**Fig. 3A**). First, we run four control assays, where no conflict was induced. Our results showed, that both intranidal and extranidal workers have a higher probability of consuming the food containing the missing nutrient (**Fig. 3B**). However, when conflict was induced, the collective first followed the nutritional state of the extranidal workers but then changed to appease the needs of the intranidal workers (**Fig. 3C, 3E**). When extranidal workers were deprived of carbohydrate, they foraged first, while the intranidal workers were recruited later in the assay.

To feed or not (the probability of feeding) was influenced by the worker's own nutritional state, especially for intranidal workers (**Fig. 3D, 3F**). In all organisms, food intake needs to be adjusted over time to maintain nutritional homeostasis. In social insects, such as ants, colony nutritional

“Our results showed, that both intranidal and extranidal workers have a higher probability of consuming the food containing the missing nutrient.”

homeostasis depends heavily on a minority of workers, since any food entering the colony is brought by the foragers (Ribeiro & Dickson 2010, Csata & Dussutour 2019). Compensation for nutrient deficiencies to maintain nutritional homeostasis at the colony level (Bazazi et al. 2016) demands some form of signal to inform the foragers about the colony's nutritional state and to dictate their foraging behavior. In ants, this signal contains a chain of demand originating from the brood (Cassill & Tschinkel 1995, 1999). Larvae demand food from nurses, which in turn request food from foragers. As a result, foragers leave the nest to seek food. Then, in response to feedbacks emanating from the nest, e.g. the rate of food acceptance (Cassill 2003) foragers adjust their subsequent foraging behavior to satisfy the current demands for nutrients within the nest (Ribeiro & Dickson 2010) and consequently compensate for nutritional deficiencies (Bazazi et al. 2016). Our experiment demonstrated that even if the collective decision depended initially on the extranidal workers own nutritional state, this decision could be strengthened or reversed

depending on the nutritional state of the recruited intranidal workers.

Conclusion

In ants, the nutritional decisions of a forager not only depend on its own nutritional needs but also critically on the nutritional requirements of its congeners. Our results show that by adjusting their feeding behavior at the individual level ants sustain homeostasis at the colony level.

Acknowledgements

I am very grateful to the Fyssen Foundation for supporting this research with a postdoctoral study grant. I thank the Research Center on Animal Cognition for hosting me. I am thankful to Audrey Dussutour, who has supported me throughout my Fyssen project. Gérard Latil for technical assistance and I thank Marion Cordonnier for proofreading the french version of the article. I thank Jean-Paul Lachaud, David Villa for providing photographs. For further information please see the articles of Csata E. and Dussutour A. 2019 *Myrmecological News*, and Csata et al. 2020 *Current Biology*.

Environnement social et stress animal : ce que nous apprend l'écologie animale

Vincent A. VIBLANC

Centre National de la Recherche Scientifique, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, UMR 7178 CNRS-UdS

Résumé

Qu'il s'agisse de pressions sociales dans la vie professionnelle, en société ou au sein du foyer familial ; qu'il s'agisse d'un soutien psychologique, moral ou émotionnel, entre amis, proches parents ou à l'aide d'un professionnel : les situations sociales impliquant la genèse ou la gestion d'un stress semblent être monnaie courante chez l'être humain. Ces situations peuvent avoir des conséquences importantes sur notre santé, mais également, de manière plus subtile, des répercussions à long-terme sur la santé de nos descendants. Si chez l'homme, nous avons tendance à interpréter le stress comme un phénomène négatif, nous oublions souvent qu'il s'agit d'une propriété de notre biologie ayant évolué pour nous permettre de faire face aux contraintes de l'environnement, et que nous partageons avec un grand nombre d'animaux au sein du vivant. Et tout comme l'homme, un grand nombre d'animaux vit dans des groupes sociaux plus ou moins complexes, où la nature et quantité des relations sociales unissant les membres du groupe peuvent avoir des conséquences marquées sur la physiologie et la santé des individus. Cet article donne un bref état de l'art sur nos connaissances quant aux relations entre environnement social et stress chez les vertébrés, avant de documenter les résultats mis en évidence chez un écureuil terrestre, le spermophile du Columbia (*Urocitellus columbianus*).

Mots-clés

Interactions sociales, stress, glucocorticoïdes, santé, vieillissement, télomères, stress oxydant.

The social environment and animal stress: lessons learned from animal ecology

Abstract

Whether it is social pressure in the professional life, in society or within the household; whether it is psychological support, moral or emotional, between friends, close relatives or through the help of a professional: social situations implicating the genesis, or the management of a stress, seem to be common currency in humans. These situations may not only have important consequences on our health, but may also have long-term repercussions on the health of our children. As humans, we tend to interpret stress as a negative phenomenon. However, we often forget that it is a property of our biology which has evolved in order to allow us to face environmental challenges. It is also a property that we share with a great number of species. Just like humans, many animals live in social groups that are more or less complex; and where, the type and quantity of social relations between members of the group may have marked consequences on the physiology and health of individuals. This article provides a brief overview of our current knowledge on the relationships between the social environment and stress in vertebrates, with a specific focus on a colonial mammal, the Columbian ground squirrel (*Urocitellus columbianus*).

Keywords

Social interactions, stress, glucocorticoids, health, ageing, telomeres, oxidative stress.

Stress social : une réalité humaine...

Qui d'entre nous n'a jamais expérimenté une situation sociale particulièrement tendue, conflictuelle, ou tout simplement angoissante ? Entre les pressions sociales rencontrées dans la vie professionnelle, celles rencontrées au sein du foyer familial, ou celles expérimentées plus largement dans la société, le fait que notre environnement social peut avoir des conséquences marquées sur notre état émotionnel, notre stress et notre santé, paraît presque une évidence. Toutefois, ce n'est que relativement récemment que l'on commence à réellement prendre la mesure des conséquences que peut avoir l'environnement social sur notre physiologie. Ces effets, souvent marqués, font l'objet d'un intense champ de recherche, en particulier chez l'homme. Ainsi, plusieurs études ont pu montrer qu'un environnement social conflictuel pouvait mener à un stress accru, avec des conséquences négatives en termes de santé¹⁻⁵. En contraste, des stimulations sociales positives peuvent quant à elles avoir d'importants bénéfices en termes d'allègement du stress, et de santé⁶⁻⁹. L'importance de l'environnement social est telle, que ses effets peuvent même franchir la barrière des générations : des pressions sociales expérimentées par des parents peuvent avoir des répercussions à long terme sur leurs descendants. Chez l'homme, le stress de nature psychosocial subit par des mères pendant la grossesse peut ainsi affecter le développement du fœtus, et le comportement et la physiologie de ces fœtus une fois enfants, voire adultes^{3,4,10,11}. Un effecteur physiologique important reliant l'environnement social perçu aux possibles conséquences sur la santé, est l'axe hypothalamo-hypophyso-corticosurrénalien (HPA). Cet axe agit afin de réguler un ensemble de voies métaboliques dans l'organisme, notamment via l'action d'hormones (glucocorticoïdes) sécrétées par les glandes surrénales, et souvent appelées hormones du stress. Ces hormones agissent entre autres fonctions sur le métabolisme énergétique, la reproduction, l'immunité, la croissance, les processus de réparation cellulaire, la formation de mémoires, et régulent environ 10 % de l'expression du génome¹². Elles sont ainsi centrales dans la réponse de l'organisme à l'environnement, lui permettant généralement de s'adapter à des changements dans les contraintes environnementales. Dans certains cas toutefois,

lorsque les contraintes de l'environnement perdurent, ces hormones peuvent conduire à certains aspects pathologiques (ex. immunodépression) : on parle alors du stress chronique^{13,14}.

... mais pas seulement !

Si les conséquences de l'environnement social sur la physiologie humaine font l'objet d'un pan actif de recherche, de nombreux autres vertébrés vivent en sociétés animales plus ou moins complexes, et tout comme l'être humain, sont soumis aux défis/bienfaits quotidiens que peuvent représenter les interactions sociales entre congénères. En particulier, de nombreuses études montrent que les vertébrés sociaux sont particulièrement sensibles à leurs congénères (identité, nature des liens sociaux les reliant), et l'environnement social agit ainsi comme un modulateur important de l'état de stress des individus¹⁵. Que ce soit chez des mammifères, poissons ou oiseaux par exemple, l'exposition à des situations sociales potentiellement conflictuelles peut avoir des répercussions sur l'axe du stress¹⁶⁻¹⁹. En guise d'exemple, les relations de subordination-dominance chez les vertébrés sociaux engendrent souvent des différences en termes de stress chronique que ce soit chez les subordonnés (différences souvent supposées être à l'origine d'un phénomène de suppression reproductive), ou les dominants (stress lié au maintien de la position hiérarchique)¹⁷. De la même manière que chez l'homme, des différences en termes de niveaux de stress chez les parents peuvent avoir des conséquences à long-terme sur leurs descendants^{20,21}. Par exemple, chez l'oiseau, un niveau de glucocorticoïdes (hormones du stress) élevé chez la mère conduit souvent à une croissance et masse diminuée du poussin avant l'envol, ou bien encore à une compétitivité diminuée du poussin pour des ressources alimentaires plus tard dans la vie²¹ (mais voir²²). Au contraire, chez certains mammifères (ex. les écureuils roux ; *Tamiasciurus hudsonicus*), des niveaux de glucocorticoïdes élevés chez des mères soumises à une forte compétition sociale, semblent conduire à une croissance élevée des jeunes, un avantage pour atteindre l'indépendance dans un environnement social compétitif²³. Le contraste des résultats précédents illustre bien la complexité de la relation entre environnement social, stress maternel et conséquences sur la génération suivante chez les animaux sociaux dans leur milieu naturel.

Stress social et vieillissement

S'il est un phénomène biologique ayant particulièrement intéressé la communauté scientifique au cours des 40-50 dernières années, il s'agit du processus de senescence et vieillissement de l'organisme, et pourquoi celui-ci a évolué²⁴⁻²⁸. Dans la caractérisation des mécanismes sous-jacents au processus de vieillissement, une attention particulière a été portée au stress oxydant (le déséquilibre entre espèces réactives de l'oxygène pro-oxydantes générées par le métabolisme aérobie de nos cellules, et mécanismes compensatoires antioxydants) et ses conséquences sur l'ADN^{26,28,29}. En particulier, le stress oxydant pourrait affecter la dynamique de séquences de notre ADN, les télomères, directement impliquées dans le processus du vieillissement³⁰. Les télomères sont des séquences génétiques non-codantes situées à l'extrémité des chromosomes, et gardiennes de l'intégrité de l'information génétique³¹. La dynamique de ces derniers, qui résulte de l'interaction entre érosion télomérique et activité de la télomérase (une enzyme qui régénère activement les séquences érodées), a été reliée à la santé des individus, au vieillissement cellulaire, et plus généralement, à la senescence de l'organisme^{32,33}. De manière intéressante, le stress subi par un individu, y compris psychosocial, pourrait avoir des conséquences directes sur la dynamique de ces télomères^{1,2,34-38}, mettant ainsi en exergue un rôle potentiel de l'environnement social sur les patrons de vieillissement des individus³⁹. Toutefois, les mécanismes d'interactions entre stress (ou prévention du stress) dû à l'environnement social, physiologie et santé des êtres vivants en groupe social restent grandement méconnus, et leurs conséquences ultimes sur la reproduction des adultes ainsi que trans-générationnelles sur les jeunes de la génération n+1 largement inexplorées.

Le cas d'un rongeur colonial : le spermophile du Columbia

L'objectif de ce projet de recherche visait à tester les liens entre environnement social, stress et vieillissement des individus, chez une espèce sociale vivant en conditions naturelles : le spermophile du Columbia (*Urocitellus columbianus*). Cette espèce animale apparaît en effet

comme étant particulièrement adaptée à appréhender les effets potentiels de l'environnement social sur le stress des individus, ainsi que ses conséquences trans-générationnelles. Les spermophiles du Columbia sont de petits rongeurs de la famille des sciuridés (famille des marmottes, écureuils arboricoles, chiens de prairies, etc.). Ils vivent dans des colonies d'environ une centaine d'individus en Amérique du Nord, se distribuant principalement dans les pairies alpines des montagnes Rocheuses (Montana, Idaho, Oregon, Washington, Colombie Britannique, Alberta ;⁴⁰). Au sein de ces colonies, l'espèce adopte une structure sociale dite matrilineaire : les femelles tendent à grandir et rester à proximité de leur lieu de naissance au cours de la vie adulte, tandis que les mâles ont plutôt tendance à disperser soit vers d'autres populations, soit plus loin dans la même population^{41,42}. Au sein de ces colonies, les femelles apparentées, issues de la même matriligne, tendent à coïncider à la fois spatialement (ces femelles occupent souvent des territoires voisins), et temporellement (coexistence de plusieurs générations : grand-mères, mères, filles, sœurs)⁴³⁻⁴⁶. Cette structure matrilineaire procure un avantage important aux femelles en termes de reproduction. Nos études précédentes suggèrent en effet que lors de la période d'allaitement des jeunes, les femelles entourées de proches apparentées (mère, fille, sœur) se reproduisent mieux que des femelles n'ayant pas ou peu d'apparentées dans leur entourage^{44,47}. Ces différences semblent être dues en partie au fait que des femelles entourées d'apparentées sont capables d'allouer plus d'énergie à leur reproduction, au détriment de leur maintenance, comparées à des femelles ayant peu ou pas d'apparentées dans leur entourage⁴⁸. Par ailleurs, pendant la période d'allaitement des jeunes, bien que les femelles soient territoriales⁴⁹, celles-ci sont plus tolérantes et moins agressives envers leurs parentes proches qu'envers des femelles non apparentées⁵⁰ (voir aussi⁵¹), et l'infanticide – quand il survient – semble être perpétré majoritairement entre femelles non-apparentées⁵². Ainsi, s'établir au sein de communautés de proches parentes pourrait procurer des avantages conséquents en termes de gestion du budget temps et d'énergie investis dans la défense du territoire. A ce stade

toutefois, aucune étude n'a été menée pour comprendre les mécanismes physiologiques sous-jacents. Par exemple, la mobilisation des ressources énergétiques est notamment sous contrôle des hormones glucocorticoïdes chez les vertébrés. Ces hormones glucocorticoïdes sont donc susceptibles d'être affectées par la composition de l'environnement social – et la présence de proches parents pourrait avoir des conséquences importantes sur la gestion du stress des femelles en reproduction chez cette espèce.

Stress social chez le spermophile : de subtils effets de la famille

Au cours de ce projet de recherche, nous avons donc testé l'hypothèse que la présence d'apparentés agissait comme un tampon réduisant l'agression sociale et le stress qui pouvait en découler chez cette espèce. En particulier, nous nous attendions à ce que la présence de proches apparentées ait un effet bénéfique sur les femelles allaitantes en réduisant leurs niveaux de stress basaux, et qu'à contrario, une densité plus importante de femelles non-apparentées ait l'effet inverse. Pour tester cette hypothèse, nous avons donc suivi plusieurs populations de spermophiles du Columbia pendant leur saison de reproduction. Ces populations, qui font parties intégrantes de suivis à long-terme, ont l'avantage que la grande majorité des individus est connue depuis leur naissance et identifiée à l'aide de bagues permanentes (petites boucles d'oreilles métalliques sur lesquelles sont gravées un identifiant unique) (**Fig. 1**).

Ainsi, nous sommes en mesure de disposer d'informations sur l'histoire de vie de chaque individu, comme par exemple l'âge, le nombre de reproductions passées, ou encore les liens d'apparentement. Au cours de cette étude, nous avons donc déterminé pour chaque femelle en lactation le nombre d'apparentées dont elle disposait, à la fois dans l'environnement proche de son territoire (30m autour du terrier où elle élève ses petits) et au sein de la colonie en général. En parallèle, nous avons mesuré pour chaque femelle ses niveaux d'hormones glucocorticoïdes (dites hormones du stress) pendant la lactation. Afin de réaliser cette mesure, nous avons collecté pour chaque femelle un échantillon de matière fécale pendant la lactation, dans lequel nous avons mesuré les produits de dégradation de ces



Fig. 1. Spermophile du Columbia (*Urocitellus columbianus*). L'individu est identifiable grâce aux bagues métalliques numérotées qu'il porte aux oreilles.

hormones (FCM), un reflet des niveaux circulant de ces hormones dans le sang^{53,54}. Nos résultats sont surprenants : en effet, tandis que les femelles ne semblaient pas influencées par l'environnement social local (ni la présence de proches apparentées, ni la présence d'individus non-apparentés), les niveaux d'hormones glucocorticoïdes des femelles allaitantes étaient influencés par le nombre de femelles apparentées au niveau de la colonie (**Fig. 2**), mais pas selon le patron attendu. Tandis que la présence d'une apparentée femelle semble effectivement provoquer une réduction du stress individuel de l'ordre de 15 %, ce stress semble ré-augmenter dès lors que plus d'une apparentée est présente (**Fig. 2**). Ces résultats suggèrent un effet modéré de l'environnement social sur le stress des individus chez cette espèce. Si la présence de femelles apparentées peut clairement être considérée comme un avantage à faible échelle, ces effets bénéfiques sur le stress pourraient bien disparaître quand trop d'apparentées sont présentes, peut être sous l'effet d'une compétition accrue pour des ressources^{55,56}.

Par ailleurs, en nous focalisant plus spécifiquement sur la décroissance de taux d'hormones

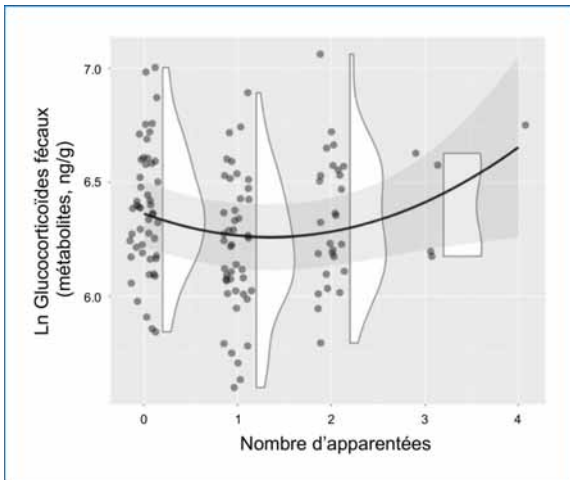


Fig. 2. Variabilité des niveaux de métabolites de glucocorticoïdes fécaux (un indice du stress) chez des femelles de spermophiles du Columbia, en relation avec l'environnement social (nombre d'apparentées femelles). Il est intéressant de noter un effet quadratique : une décroissance des niveaux individuels de stress avec la présence d'une apparentée reproductive, mais une ré-augmentation pour > 1 apparentée, sans doute liée à de la compétition locale pour les ressources. Behav Ecol Sociobiol 74 :50 (2020)

glucocorticoïdes liés à la présence d'une apparentée (de 0 à 1 apparentée sur la figure 2 ci-dessus), nous avons découvert que l'identité de ce congénère social était un important modulateur de la réponse au stress. Ainsi, tandis que la présence d'une mère dans son entourage social ne semblait pas provoquer de diminution marquée des niveaux de FCM chez les femelles allaitantes, la présence d'une sœur ou d'une fille provoquait des diminutions de FCM de l'ordre de 14 % à 23 % par rapport à des femelles n'ayant pas d'apparentées dans la colonie (**Fig. 3**). Ces résultats pourraient en partie s'expliquer par des relations de dominance entre individus : avoir des mères dominantes présentes lors de la lactation engendrerait des niveaux de stress similaires à ne pas avoir d'apparentées du tout, tandis qu'avoir des sœurs ou filles d'un même rang hiérarchique ou d'un rang hiérarchique inférieur serait moins stressant. Ceci semble en accord avec nos résultats précédents, à savoir que l'agression reçue par une femelle semble diminuer avec l'âge, suggérant un patron de dominance lié à l'âge chez cette espèce⁵⁰. Finalement, nos résultats ont également mis en évidence que les taux

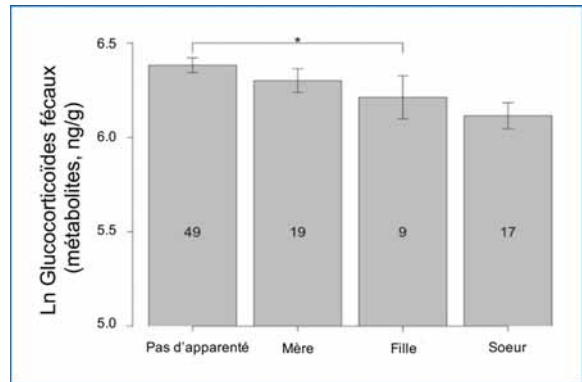


Fig. 3. Variabilité des niveaux de métabolites de glucocorticoïdes fécaux (un indice du stress) chez des femelles de spermophiles du Columbia, en fonction de la nature de l'environnement social pour des femelles ayant 0 vs. 1 apparentée présente dans la colonie. Cette apparentée était soit la mère, une fille, ou une sœur. Les différences significatives entre groupe sont symbolisées par un astérisque. Behav Ecol Sociobiol 74 :50 (2020)

d'hormones du stress semblent augmenter avec l'âge chez cette espèce⁵⁷. Ce dernier résultat est particulièrement intéressant, car il suggère une possible détérioration de l'axe du stress (axe hypothalamo-hypophyso-cortico-surrénalien, responsable de la sécrétion d'hormones glucocorticoïdes) avec l'âge, empêchant les mécanismes de rétrocontrôles négatifs et perturbant le fonctionnement endocrinien⁵⁸. Ceci soulève la question du rôle joué par l'axe du stress dans les processus de senescence et de vieillissement de l'organisme chez les animaux sauvages.

Pour aller plus loin !

Les résultats précédents suggèrent qu'il existe un effet subtil de l'environnement social sur le stress des femelles chez le spermophile du Columbia. Afin de tester cet effet, nous avons expérimentalement manipulé la perception de l'environnement social chez des femelles en lactation. L'objet de cette expérience était de tester si les femelles étaient capables de discriminer l'identité de leurs congénères sociaux sur la base d'un marquage territorial, et si la nature des marques territoriales auxquelles les femelles étaient exposées (odeurs provenant de femelles apparentées ou d'individus non familiers) avait des répercussions différentes sur leur comportement. Chez les spermophiles, la communication olfactive est particulièrement importante⁵⁹⁻⁶¹ et ces

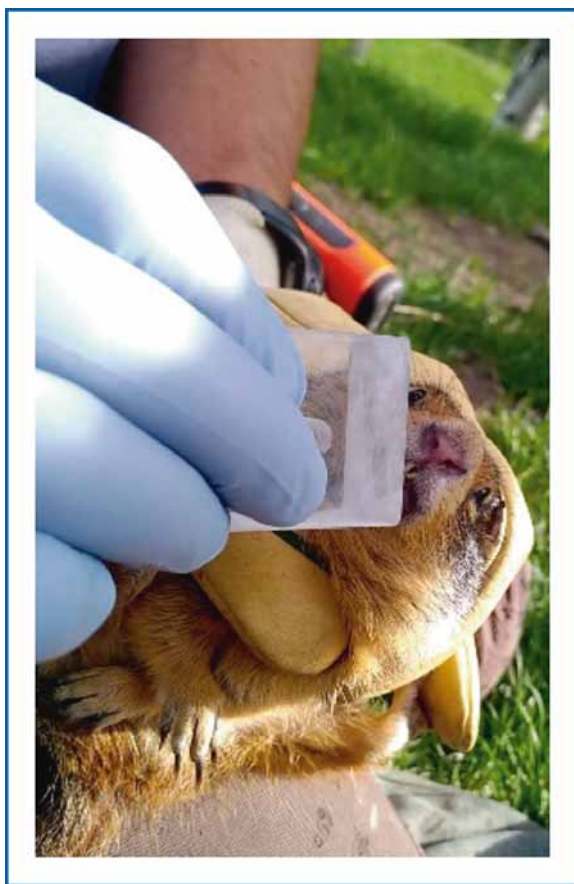


Fig. 4. Prélèvement d'odeurs chez le spermophile du Columbia. Un cube acrylique est délicatement frotté 3 fois contre les glandes jugales de l'animal situées aux coins de la bouche. Une marque graisseuse odorante caractéristique est alors déposée sur le cube. Procédure décrite par^{61,62}.

animaux utilisent des glandes sébacées afin de marquer leur territoire⁵⁹ pendant la saison de reproduction. Nous avons donc exposé des femelles allaitantes à différents signaux olfactifs provenant de femelles apparentées ou non-apparentées pendant la période de lactation, afin de mesurer l'effet de ces stimulations sociales expérimentales sur le comportement des femelles. Si effectivement la présence d'apparentés permet de réduire le stress, notamment à travers une réduction de l'agression et des risques d'infanticide⁵⁰⁻⁵², alors nous nous attendions à ce que des femelles exposées à des odeurs d'apparentées sur leur territoire passent moins de temps en vigilance que des femelles exposées à des odeurs d'individus non-familiers. Ainsi pendant la période d'allaitement, nous avons collecté

l'odeur de différentes femelles en marquant de petits cubes acryliques comme précédemment réalisé chez cette espèce⁶². Ces odeurs étaient collectées la veille de l'expérience pour une femelle donnée, et conservées hermétiquement, au frais (**Fig. 4**). Chaque femelle testée était au préalable habituée à la présence de cubes en continu sur son territoire (afin d'éviter tout effet d'attraction ou répulsion lié à la présence d'un objet non familier), au moins une semaine avant l'expérience. L'expérience s'est déroulée sur 2 jours. Le premier jour, des cubes non-marqués ont été disposés autour du terrier de lactation (terrier unique où les petits sont élevés) avant le réveil des individus. Le comportement des femelles a ensuite été enregistré pendant une heure suite à leur émergence matinale du terrier. Le second jour, l'expérience a été renouvelée et cette fois, les cubes disposaient d'un marquage odorant. Ce marquage provenait soit d'une femelle apparentée (sœur, fille ou mère), d'une femelle non apparentée issue d'une autre population, ou était issu de la femelle testée elle-même (sa propre odeur : un contrôle). À l'issue de cette heure d'observation, les cubes sont à nouveau remplacés par des cubes sans odeur, et le comportement de vigilance est enregistré pour une heure supplémentaire.

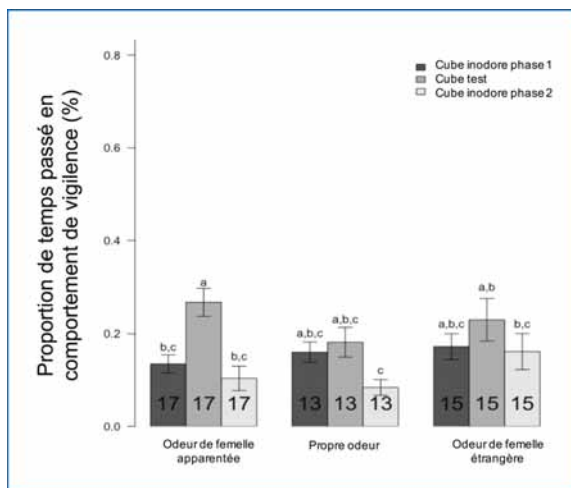


Fig. 5. Proportion de temps passé en comportement de vigilance avant, pendant et après avoir été exposé aux marquages odorants de différentes classes de congénères (femelle apparentée, femelle étrangère, ou propre odeur comme contrôle négatif). Les histogrammes ne partageant pas les mêmes lettres diffèrent au seuil $P < 0.05$ (Tukey HSD).

Nos premières données basées sur le comportement des individus livrent des résultats surprenants. En effet les stimulations odorantes semblent avoir un effet important sur la proportion de temps passé en comportement de vigilance (**Fig. 5**). De manière générale, la proportion de temps passé en vigilance pendant l'heure d'observation semble augmenter pour toutes les classes quand les femelles sont exposées à des cubes portant des marques odorantes (sauf peut-être pour les cubes portant la marque odorante de la femelle elle-même), par rapport aux situations contrôles où les cubes ne disposent pas de marques odorantes (**Fig. 5**). De manière plus surprenante, le comportement de vigilance semble parti-

culièrement augmenter (de manière significative) chez les femelles exposées à des odeurs d'apparentées, ce qui n'est pas le cas des autres catégories (**Fig. 5**). Ce résultat est contraire à nos attentes. Une explication possible pourrait être que les femelles sont plus attentives à des odeurs familières car elles auraient une bonne connaissance des territoires occupés par leurs apparentées, et un marquage à proximité de leur propre terrier pourrait être synonyme d'une invasion territoriale. A contrario, le marquage par un individu non-familier (les odeurs provenaient d'individus d'autres colonies) pourrait potentiellement être interprété comme un simple passage migratoire sans grande conséquence sur les territoires défendus. Ainsi, ces résultats suggèrent que les effets de l'environnement social sur le stress individuel sont complexes, et posent question quant à la nature des relations sociales (individus familiers, non-familiers, relations mères-filles-sœurs) dans la gestion du stress chez cette espèce.

Conclusions

« Si l'on pense souvent au stress comme un attribut purement humain, on a souvent tendance à oublier que le stress est une propriété de notre biologie, que nous partageons avec un grand nombre d'espèces pour lesquelles cette réponse

de l'organisme aux challenges de l'environnement est avant tout adaptative⁶³ ». Si un nombre croissant d'études documentent des effets de l'environnement social sur le stress chez diverses espèces de vertébrés¹⁵, notre compréhension de comment ce stress peut engendrer des réponses adaptatives ou pathologiques reste dans ses balbutiements. En particulier la mesure dans laquelle l'environnement social affecte les patrons de vieillissement par le biais du stress social au travers

des vertébrés, reste à définir. C'est la direction dans laquelle nous travaillons actuellement grâce au soutien de la Fondation Fyssen. Ainsi, nos études en cours ont pour objet de caractériser plus précisément la toile sociale reliant les

animaux (**Fig. 6**), et les conséquences de se situer dans telle ou telle position de cette toile sur les processus de vieillissement cellulaire, notamment au travers du raccourcissement de séquences spécifiques de l'ADN, les télomères.

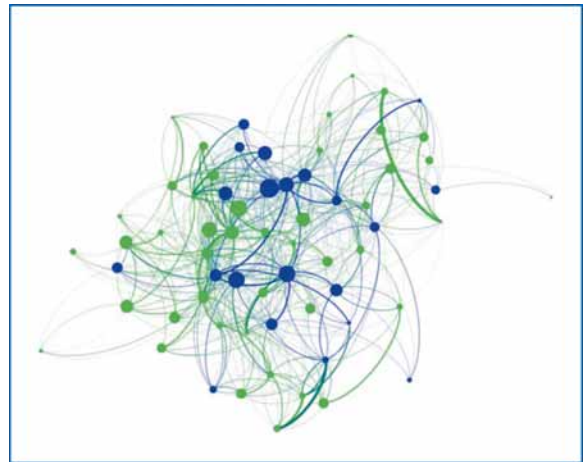


Fig. 6. Réseau social d'agression chez le spermophile du Columbia obtenu à partir d'observations comportementales réalisées pendant la période de reproduction. Chaque individu est symbolisé par un cercle, les agressions émises entre individus sont symbolisées par des liens. La largeur des liens est proportionnelle au nombre d'agressions échangées entre deux individus. Les femelles sont représentées en vert, les mâles en bleu.

Informations supplémentaires

Un reportage sur ces travaux de recherche, réalisé en partenariat avec CNRS Le Journal et Le Monde, est disponible à l'adresse suivante : <https://bit.ly/3aJAR5c>.

Remerciements

Ces études représentent le travail collaboratif de nombreuses personnes impliquées sur le terrain chaque année. Je remercie les nombreux étudiants et assistants ayant contribué à ce projet, ainsi que mes nombreux co-auteurs et en particulier F.S. Dobson, J.O. Murie, C. Sarau, P. Neuhaus, K. Ruckstuhl, F. Criscuolo, P. Uhrich, S. Zahn et R. Boonstra pour leur soutien sans faille au fil de ces études. Je remercie l'Université de Calgary (Biogeoscience Institute – et en particulier E.A. Johnson, A. Cunnings et S. Vamosi) ainsi que Parks Alberta et Fish & Wildlife pour avoir permis et facilité la collecte des données. Je remercie en particulier E.A. Johnson pour son soutien continu dans le projet de suivi à long-terme des spermophiles. Je remercie S. Sosa pour la figure du réseau social. Ce travail n'aurait pu être réalisé sans le soutien financier de la Fondation Fyssen, du CNRS, et de la Fondation AXA à V.A. Viblanc, ainsi que le soutien de l'Institut d'Études Avancées de l'Université de Strasbourg, de la Région Grand Est et de l'Euro-métropole de Strasbourg à F.S. Dobson.

Bibliographie

- 1. Entringer, S. *et al.* Stress exposure in intrauterine life is associated with shorter telomere length in young adulthood. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **108**, E513-E518 (2011).
- 2. Epel, E. S. *et al.* Accelerated telomere shortening in response to life stress. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **101**, 17312–17315 (2004).
- 3. Douros, K. *et al.* Prenatal Maternal Stress and the Risk of Asthma in Children. *Front. Pediatr.* **5**, 202 (2017).
- 4. McGowan, P. O. & Matthews, S. G. Prenatal Stress, Glucocorticoids, and Developmental Programming of the Stress Response. *Endocrinology* **159**, 69–82 (2018).
- 5. Slavich, G. M., Way, B. M., Eisenberger, N. I. & Taylor, S. E. Neural sensitivity to social rejection is associated with inflammatory responses to social stress. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **107**, 14817–14822 (2010).
- 6. Kroenke, C. H., Kubzansky, L. D., Schernhammer, E. S., Holmes, M. D. & Kawachi, I. Social Networks, Social Support, and Survival After Breast Cancer Diagnosis. *J. Clin. Oncol.* **24**, 1105–1111 (2006).
- 7. Lutgendorf, S. K. *et al.* Social Support, Psychological Distress, and Natural Killer Cell Activity in Ovarian Cancer. *J. Clin. Oncol.* **23**, 7105–7113 (2005).
- 8. Uchino, B. N. Social Support and Health: A Review of Physiological Processes Potentially Underlying Links to Disease Outcomes. *J. Behav. Med.* **29**, 377–387 (2006).
- 9. Uchino, B. N. *et al.* Social support, social integration, and inflammatory cytokines: A meta-analysis. *Heal. Psychol.* **37**, 462–471 (2018).
- 10. Rakers, F. *et al.* Transfer of maternal psychosocial stress to the fetus. *Neurosci. Biobehav. Rev.* doi: S0149-7634(16)30719-9 (2017).
- 11. Glover, V., O'Donnell, K. J., O'Connor, T. G. & Fisher, J. Prenatal maternal stress, fetal programming, and mechanisms underlying later psychopathology—A global perspective. *Dev. Psychopathol.* **30**, 843–854 (2018).
- 12. Le, P. P. *et al.* Glucocorticoid Receptor-Dependent Gene Regulatory Networks. *PLoS Genet.* **1**, e16 (2005).
- 13. Herman, J. P. *et al.* Regulation of the Hypothalamic-Pituitary-Adrenocortical Stress Response. in *Comprehensive Physiology* vol. 6 603–621 (2016).
- 14. McEwen, B. S. Stress, Adaptation, and Disease: Allostasis and Allostatic Load. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **840**, 33–44 (1998).
- 15. Creel, S., Dantzer, B., Goymann, W. & Rubenstein, D. R. The ecology of stress: effects of the social environment. *Funct. Ecol.* **27**, 66–80 (2013).
- 16. Øverli, Ø., Harris, C. A. & Winberg, S. Short-Term Effects of Fights for Social Dominance and the Establishment of Dominant-Subordinate Relationships on Brain Monoamines and Cortisol in Rainbow Trout. *Brain. Behav. Evol.* **54**, 263–275 (1999).
- 17. Creel, S. Social dominance and stress hormones. *Trends Ecol. Evol.* **16**, 491–497 (2001).
- 18. Carere, C., Groothuis, T. G. G., Möstl, E., Daan, S. & Koolhaas, J. M. Fecal corticosteroids in a territorial bird selected for different perso-

nalities : daily rhythm and the response to social stress. *Horm. Behav.***43**, 540–548 (2003).

- 19. Kotrschal, K., Hirschenhauser, K. & Möstl, E. The relationship between social stress and dominance is seasonal in greylag geese. *Anim. Behav.***55**, 171–176 (1998).

- 20. Kaiser, S. & Sachser, N. The effects of prenatal social stress on behaviour: mechanisms and function. *Neurosci. Biobehav. Rev.***29**, 283–294 (2005).

- 21. Henriksen, R., Rettenbacher, S. & Groothuis, T. G. G. Prenatal stress in birds: Pathways, effects, function and perspectives. *Neurosci. Biobehav. Rev.***35**, 1484–1501 (2011).

- 22. Boogert, N. J., Farine, D. R. & Spencer, K. A. Developmental stress predicts social network position. *Biol. Lett.***10**, 20140561 (2014).

- 23. Dantzer, B. *et al.* Density Triggers Maternal Hormones That Increase Adaptive Offspring Growth in a Wild Mammal. *Science***340**, 1215–1217 (2013).

- 24. Kirkwood, T. B. L. Evolution of ageing. *Nature***270**, 301–304 (1977).

- 25. Kirkwood, T. B. L. & Holliday, R. The Evolution of Ageing and Longevity. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.***205**, 531–546 (1979).

- 26. Selman, C., Blount, J. D., Nussey, D. H. & Speakman, J. R. Oxidative damage, ageing, and life-history evolution: where now? *Trends Ecol Evol. Trends Ecol. Evol.***27**, 570–577e (2012).

- 27. Jones, O. R. *et al.* Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecol. Lett.***11**, 664–673 (2008).

- 28. Finkel, T. & Holbrook, N. J. Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. *Nature***408**, 239–247 (2000).

- 29. Balaban, R. S., Nemoto, S. & Finkel, T. Mitochondria, Oxidants, and Aging. *Cell***120**, 483–495 (2005).

- 30. von Zglinicki, T. Oxidative stress shortens telomeres. *Trends Biochem. Sci.***27**, 339–344 (2002).

- 31. Blackburn, E. H. Structure and function of telomeres. *Nature***350**, 569–573 (1991).

- 32. Blackburn, E. H. Telomere states and cell fates. *Nature***408**, 53–56 (2000).

- 33. Aubert, G. & Lansdorp, P. M. Telomeres and Aging. *Physiol. Rev.***88**, 557–579 (2008).

- 34. Beery, A. K. *et al.* Chronic stress elevates telomerase activity in rats. *Biol. Lett.***8**, 1063–1066 (2012).

- 35. Aydinonat, D. *et al.* Social Isolation Shortens Telomeres in African Grey Parrots (*Psittacus erithacus erithacus*). *PLoS One***9**, e93839 (2014).

- 36. Kotrschal, A., Ilmonen, P. & Penn, D. J. Stress impacts telomere dynamics. *Biol. Lett.***3**, 128–130 (2007).

- 37. Haussmann, M. F. & Heidinger, B. J. Telomere dynamics may link stress exposure and ageing across generations. *Biol. Lett.***11**, 20150396 (2015).

- 38. Blackburn, E. H. & Epel, E. S. Telomeres and adversity : Too toxic to ignore. *Nature***490**, 169–171 (2012).

- 39. Amdam, G. V. Social context, stress, and plasticity of aging. *Aging Cell***10**, 18–27 (2011).

- 40. Elliott, C. L. & Flinders, J. T. *Spermophilus columbianus*. *Mamm. Species***372**, 1–9 (1991).

- 41. Wiggett, D. & Boag, D. A. The resident fitness hypothesis and dispersal by yearling female Columbian ground squirrels. *Can. J. Zool.***70**, 1984–1994 (1992).

- 42. Wiggett, D. R. & Boag, D. A. Intercolony natal dispersal in the Columbian ground squirrel. *Can. J. Zool.***67**, 42–50 (1989).

- 43. King, W. J. Spacing of female kin in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Can. J. Zool.***67**, 91–95 (1989).

- 44. Viblanc, V. A., Arnaud, C. M., Stephen Dobson, F. & Murie, J. O. Kin selection in columbian ground squirrels (*Urocitellus columbianus*): Littermate kin provide individual fitness benefits. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.***277**, (2010).

- 45. Arnaud, C. M., Dobson, F. S. & Murie, J. O. Philopatry and within-colony movements in Columbian ground squirrels. *Mol. Ecol.***21**, 493–504 (2012).

- 46. King, W. J. & Murie, J. O. Temporal overlap of female kin in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.***16**, 337–341 (1985).

- 47. Dobson, F. S., Viblanc, V. A., Arnaud, C. M. & Murie, J. O. Kin selection in Columbian ground squirrels: Direct and indirect fitness benefits. *Mol. Ecol.***21**, (2012).

- 48. Viblanc, V. A., Saraux, C., Murie, J. O. & Dobson, F. S. Kin effects on energy allocation in group-living ground squirrels. *J. Anim. Ecol.***85**, (2016).
- 49. Murie, J. O. & Harris, M. A. Social interactions and dominance relationships between female and male Columbian ground squirrels. *Can. J. Zool.***66**, 1414–1420 (1988).
- 50. Viblanc, V. A., Pasquaretta, C., Sueur, C., Boonstra, R. & Dobson, F. S. Aggression in Columbian ground squirrels: relationships with age, kinship, energy allocation, and fitness. *Behav. Ecol.* (2016).
- 51. King, W. J. Kin-differential behaviour of adult female Columbian ground squirrels. *Anim. Behav.***38**, 354–356 (1989).
- 52. Stevens, S. D. High incidence of infanticide by lactating females in a population of Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Can. J. Zool.***76**, 1183–1187 (1998).
- 53. Bosson, C. O., Palme, R. & Boonstra, R. Assessment of the Stress Response in Columbian Ground Squirrels: Laboratory and Field Validation of an Enzyme Immunoassay for Fecal Cortisol Metabolites. *Physiol. Biochem. Zool.***82**, 291–301 (2009).
- 54. Sheriff, M. J., Krebs, C. J. & Boonstra, R. Assessing stress in animal populations: Do fecal and plasma glucocorticoids tell the same story? *Gen. Comp. Endocrinol.***166**, 614–619 (2010).
- 55. Dobson, F. S. Regulation of population size: evidence from Columbian ground squirrels. *Oecologia***102**, 44–51 (1995).
- 56. Dobson, F. S. & Kjelgaard, J. D. The influence of food resources on population dynamics in Columbian ground squirrels. *Can. J. Zool.***63**, 2095–2104 (1985).
- 57. Sosa, S. *et al.* Social stress in female Columbian ground squirrels: density-independent effects of kin contribute to variation in fecal glucocorticoid metabolites. *Behav. Ecol. Sociobiol.***74**, 50 (2020).
- 58. Gupta, D. & Morley, J. E. Hypothalamic-Pituitary-Adrenal (HPA) Axis and Aging. in *Comprehensive Physiology* 1495–1510 (John Wiley & Sons, Inc., 2014). doi :10.1002/cphy.c130049.
- 59. Steiner, A. L. Body-rubbing, marking, and other scent-related behavior in some ground squirrels (Sciuridae), a descriptive study. *Can. J. Zool.***52**, 889–906 (1974).
- 60. Harris, M. A. & Murie, J. O. Responses to oral gland scents from different males in Columbian ground squirrels. *Anim. Behav.***30**, 140–148 (1982).
- 61. Raynaud, J. & Dobson, S. F. Scent communication by female Columbian ground squirrels, *Urocitellus columbianus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.***65**, 351–358 (2011).
- 62. Harris, M. A. & Murie, J. O. Discrimination of oestrous status by scent in Columbian ground squirrels. *Anim. Behav.***32**, 939–940 (1984).
- 63. Boonstra, R. Reality as the leading cause of stress: rethinking the impact of chronic stress in nature. *Funct. Ecol.***27**, 11–23 (2013).

Social stress: a human reality...

Who amongst us has never experienced a social situation which was particularly tense, conflictual, or simply anguishing? Between social pressures in the professional life, those in the household, or those widely experienced in society; the fact that our social environment has marked effects on our emotional state, our stress and our health, seems quite obvious. It is, however, only relatively recently that we have started to measure the consequences that the social environment may have on our physiology. These often-marked effects are the subject of an intense field of research, namely in humans. Several studies have been able to show that a conflictual social environment may lead to elevated stress, leading to negative health consequences^{1–5}. On the other hand, positive social stimulation may have important benefits on stress alleviation, as well as on health^{6–9}. The importance of the social environment is such, that its effects may even be trans-generational: social pressures affecting parents may, in the long-term, have repercussions on their offspring. In humans, stress of a psycho-social nature experienced by mothers during pregnancy may thus affect the development of the fetus, as well as the behavior and physiology of these fetuses once they are children

or even adults^{3,4,10,11}. The hypothalamic-pituitary-adrenal (HPA) axis is an important physiological effector linking the perceived social environment to its possible consequences on health. This axis helps regulate a set of metabolic pathways in the organism, namely via the action of hormones (glucocorticoids) secreted by the adrenal glands. These are often called the stress hormones. These hormones act, amongst other functions, on energy metabolism, reproduction, growth, the immune system, the processes of cellular repair, the creation of memories, and regulate ca. 10% of the genome expression¹². They are thus central in the organism's response to the environment, as they generally allow it to adapt to changes in the environment. Nonetheless, in some cases, when environmental stressors persist, these hormones can lead to certain pathological aspects (e.g. immuno-depression): we then refer to this as chronic stress^{13,14}.

... but not only!

Even though the consequences of the social environment on human physiology are at the center of an active branch of research, numerous other vertebrates live in animal societies with varying degrees of complexity. Just as the human being, they are subject to daily challenges/benefits that come with social interactions between conspecifics. Multiple studies show that social vertebrates are particularly sensitive to their conspecifics (identity, nature of their social bonds). The social environment thus acts as an important modulator of stress in group-living individuals¹⁵. For instance, whether it is in mammals, fishes or birds, the encounter of conflictual social situations can have repercussions on the stress axis^{16–19}. As an example, relationships of subordination-domination in social vertebrates often lead to an increase in stress – whether it is in subordinates (these differences are often surmised to be the source of a reproductive suppression phenomenon), or in dominants (stress linked to the maintenance of a top-hierarchical position)¹⁷. Similarly to humans, differences in terms of stress levels in parents may have long-term consequences on their offspring^{20,21}. In birds, for instance, an elevated level of glucocorticoids (stress hormones) in the mother often results in a reduced growth and diminished mass of the chick before it fledges. It may also lead to a reduced competitiveness of the chick

for food resources later on in life²¹ (but see²²). Contrarily, in certain mammals (e.g. red squirrels; *Tamiasciurus hudsonicus*), high levels of glucocorticoids in mothers subject to high social competition, seem to promote a higher growth in their young – an advantage in achieving independence in a socially competitive environment²³. The contrast of the previous results effectively illustrates the complexity of the relationship between the social environment, maternal stress and the consequences on the following generation in social animals in their natural environment.

Social stress and ageing

If there is one biological phenomenon that has interested the scientific community over the last 40-50 years, it is the process of senescence and ageing of the organism, as well as why it evolved^{24–28}. In characterizing the mechanisms responsible of the ageing process, particular attention has been given to oxidative stress (the imbalance between reactive pro-oxidating oxygen species generated by the aerobic metabolism of our cells, and compensatory antioxidating mechanisms) and its consequences on the DNA^{26,28,29}. Oxidative stress could namely affect our DNA, where telomeres are directly implicated in the ageing processes³⁰. Telomeres are non-coding genetic sequences that are located at the extremity of chromosomes. They are the safe-keepers of genetic information integrity³¹. Their dynamics, which are the result of the interaction between telomeric erosion and telomerase activity (an enzyme that actively regenerates eroded sequences), has been linked to individual health, cellular ageing, and more generally, to the organism's senescence^{32,33}. Interestingly, the stress sustained by an individual (including psychological stress), could have direct consequences on the dynamics of these telomeres^{1,2,34–38}, thus highlighting a potential impact of the social environment on patterns of ageing of individuals³⁹. Nonetheless, the mechanisms of interactions between stress (or stress prevention) due to the social environment, psychology, and health of group living beings remains widely unknown. Their ultimate consequences on the reproduction of adults, as well as on the trans-generational offspring of the generation $n+1$, also are largely unexplored.

The case of a colonial rodent: the Columbian ground squirrel

The objective of this research project was to test the links between social environment, stress and the ageing of individuals, in a social species living in natural conditions: the Columbian ground squirrel (*Urocitellus columbianus*). This species seems particularly well-suited to capture the potential effects of the social environment on the stress of individuals, as well as its trans-generational consequences. Columbian ground squirrels are small rodents of the sciuridae family (marmots, tree-dwelling squirrels, prairie dogs, etc.). They live in colonies of approximately a hundred individuals in North America. They are mainly distributed in the alpine prairies of the Rocky mountain range (Montana, Idaho, Oregon, Washington, British Columbia, Alberta;⁴⁰). Within these colonies, the species adopts a so-called matrilineal social structure: females tend to grow and stay in the proximity of their birthplace, whereas males tend to disperse either towards other populations, or further within the same population^{41,42}. In these colonies, related females born from the same matriline tend to coincide both spatially (these females often occupy neighboring territories), and temporally (co-existence of several generations: grandmothers, mothers, daughters, sisters)^{43–46}. This matrilineal structure gives an important advantage to females in terms of reproduction. Our previous studies show that females that are surrounded by close relatives (mother, daughter, sister) reproduce better than females that have few or no close relatives in their surroundings^{44,47}. These differences seem to be partly due to the fact that females surrounded by close relatives are capable of allocating more energy to their reproduction, at the cost of their maintenance, compared to females that have few or no close relatives in their surroundings⁴⁸. Moreover, even though females are territorial⁴⁹, they are more tolerant and less aggressive towards their close relatives compared to non-related females⁵⁰ (see also⁵¹) during lactation. When infanticide occurs, it seems to mainly be the case between non-related females⁵². Establishing oneself within a community of close relatives could procure consequent advantages in terms of managing the time budget and the energy invested in territory defense. At the moment, however, there have been no studies

done to understand the underlying physiological mechanisms. The mobilization of energetic resources is, for instance, controlled in part by glucocorticoid hormones in vertebrates. These glucocorticoid hormones are thus susceptible to be affected by the composition of the social environment – and the presence of close relatives could have important consequences on the management of stress in reproductive females of this species.

Social stress in ground squirrels: subtle family effects

During this research project, we tested the hypothesis that the presence of relatives acts as a buffer that reduces social aggression and the stress that could thereby be associated in this species. We were specifically expecting that the presence of close relatives would have beneficial effect on nursing females by reducing their basal stress levels, and that opposingly, a higher density of non-related females might have the inverse effect. In order to test this hypothesis, we thus followed several populations of Columbian ground squirrels during their reproductive season. These populations are integral parts of a long-term monitoring. They have the advantage that the vast majority of individuals are known since their birth and are identified using permanent tags (small metal ear-rings on which a unique ID is inscribed) (**Fig. 1**).

We are thus able to gain information on the life history of each individual, such as the age, the number of passed reproductions, or the kinship links. Throughout this study, we determined for every lactating female the number of kin females she had, both in the environment close to her territory (30m around the burrow where she rears her pups) and more generally within the colony. In parallel, we measured glucocorticoid hormone (so-called stress hormones) levels for each female during lactation. In order to perform this measurement, we collected a fecal sample, for each female during lactation, in which we measured the degradation products of these hormones (FCM) which reflect the hormonal levels circulating in the bloodstream^{53,54}. Our results are surprising: whereas females did not seem to be influenced by the local social environment (neither the presence of close relatives, nor the



Fig. 1. Columbian ground squirrel (*Uroditellus columbianus*). The individual can be identified with the numbered metal ear tags they are wearing.

presence of non-related individuals), the levels of glucocorticoid hormones of nursing females were influenced by the number of related females at the colony level (**Fig. 2**) – however, not in an expected pattern. Although the presence of related females did seem to be associated with a reduction in individual stress of roughly 15%, this stress appeared to re-increase as soon as more than one relative was present (**Fig 2**). These results suggest a moderate effect of the social environment on individual stress in this species. If the presence of related females can clearly be considered an advantage on a small scale, these beneficial effects on the stress could well disappear when too many relatives are present – maybe due to an effect of increased competition for resources^{55,56}.

Furthermore, by specifically focusing on the decrease of glucocorticoid hormone levels due to the presence of one relative (from 0 to 1 relative on figure 2 above), we discovered that the identity of the social partner was an important modulator of the stress response. Thus, whereas the presence of a mother, in the social surrounding of nursing females, did not seem to cause a

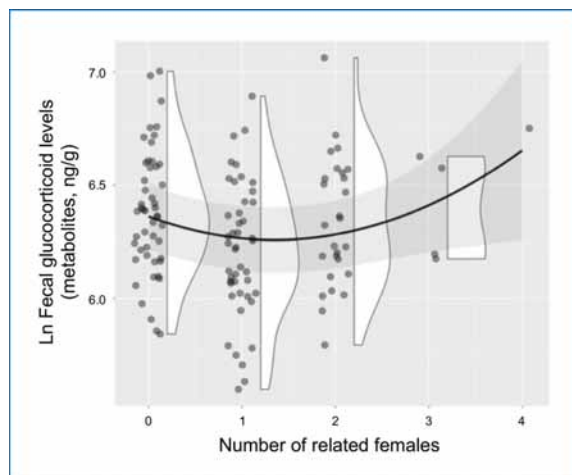


Fig. 2. Fecal glucocorticoid metabolite level variability (a stress indicator), in females of the Columbian ground squirrel, in relation to the social environment (number of related females). It is interesting to note the quadratic effect: a decrease of individual stress levels with the presence of a reproductive kin, but a re-increase for > 1 kin; possibly due to local competition for resources. *Behav Ecol Sociobiol* 74:50 (2020).

marked reduction of FCM levels; the presence of a sister or daughter could cause reductions of FCM at an order of magnitude between 14% to 23%, in comparison to females that did not have relatives in the colony (**Fig. 3**). These results could partly be explained by the dominance relationships between individuals: having mothers present during lactation would lead to stress levels similar to having no relatives at all, whereas having sisters or daughters, of the same or lower hierarchical rank, would be less stressful. This seems to concur with our previous results – namely that the aggression received by a female seems to diminish with age, which suggests a pattern of dominance related to age in this species⁵⁰. Finally, our results also show that stress hormone levels seem to increase with age in this species⁵⁷. This last result is particularly interesting as it suggests a possible deterioration of the stress axis (HPA axis, responsible for the secretion of glucocorticoid hormones) with age. This would impede negative feedback mechanisms and disturb the endocrine function⁵⁸. This raises the question of the role played by the stress axis in the senescence and ageing processes of the organism in wild animals.

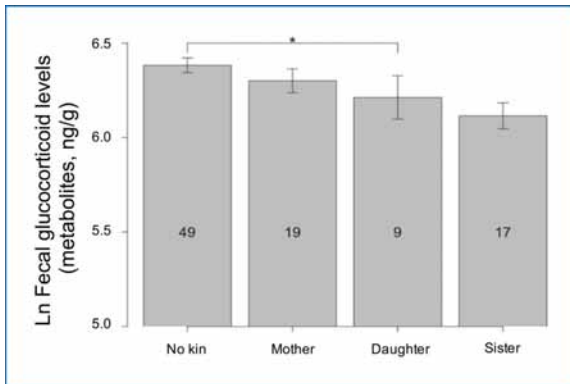


Fig. 3. Fecal glucocorticoid metabolite level variability (a stress indicator), in females of the Columbian ground squirrel, in relation to the nature of the social environment for females having 0 vs. 1 relative present in the colony. This relative was either a mother, a daughter or a sister. The significant differences between groups are marked with an asterisk. *Behav Ecol Sociobiol* 74:50 (2020).

To go even further!

These results suggest there exists a subtle effect of the social environment on female stress in Columbian ground squirrels. In order to test this effect, we experimentally manipulated the perception of the social environment in lactating females. The purpose of this experiment was to test whether females were capable of discriminating the identity of their social partners on the basis of territorial markings, and whether the nature of the territorial markings to which females were exposed to (scents coming from related females or non-familiar individuals), had differing repercussions on their behavior. In ground squirrels, olfactory communication is specifically important^{59–61}. These animals use their sebaceous glands in order to mark their territory⁵⁹ during the reproductive season. We thus exposed nursing females to different olfactory signals coming from related or non-related females, during the lactating period, in order to measure the effect of these experimental social stimulations on the behavior of females. If the presence of relatives can indeed reduce stress, namely through the reduction of aggression and the risk of infanticide^{50–52}, then we would expect that females exposed to the scents of relatives on their territory, would spend less time in vigilance than females exposed to the

scents of non-familiar individuals. Thus, during the nursing period, we collected the scents of various females by marking small acrylic cubes, as previously done in this species⁶². These scents were collected the day prior to the experiment for a given female, and were refrigerated as well as hermetically preserved (**Fig. 4**). Each tested female was previously habituated to the continuous presence of cubes on their territory (in order to mitigate any attraction or repulsion effect linked to the presence of a non-familiar object) for at least a week prior to the experiment. The experiment ran over 2 days. The first day, non-marked cubes were placed all around the lactation burrow (a unique burrow where the pups are raised) before the individuals woke up.



Fig. 4. Sampling of scents in the Columbian ground squirrel. An acrylic cube is delicately rubbed 3 times against the animal's jugal glands, located at the corners of the mouth. A characteristic fatty odorous mark is then deposited onto the cube. Procedure described as per ^{61,62}.

The behavior of the females was then recorded during one hour following their morning emergence from the burrow. The second day, the experiment was renewed. This time, the cubes were marked with a scent. This marking either came from a related female (sister, daughter or mother), a non-related female from another population, or from the tested female herself (her own scent: a control). After this observational hour, the cubes were replaced again with non-scented cubes, and the vigilance behavior was recorded for a further hour.

Our preliminary data on the behavior of the individuals revealed surprising results. The olfactory stimulations seem to have, indeed, an important effect on the proportion of time spent performing vigilance behavior (Fig. 5). Generally, the proportion of time spent in vigilance during the hour of observation seems to increase for all classes, when the females are exposed to cubes bearing scent marks (except maybe for the cubes marked by the own scent of the female), compared with the control situations where the cubes did not bear any scent marks (Fig. 5). Even more surprisingly, the vigilance behavior seems to specifically increase (significantly) in females exposed to the scent of relatives, which was not the case in other categories (Fig. 5). This result is contrary to our expectations. A possible explanation could be that females are more attentive to familiar scents, as they might have a good knowledge of the territories occupied by their relatives, and a marking in the proximity of their own burrow could be synonymous to a territorial invasion. Conversely, markings by a non-familiar individual (the scents came from individuals of other colonies) could potentially be interpreted as a mere migratory passage that has no great consequence on the defended territories.

Thus, these results suggest that the effects of the social environment on individual stress are complex, and beg the question regarding the nature of social relationships (familiar indi-

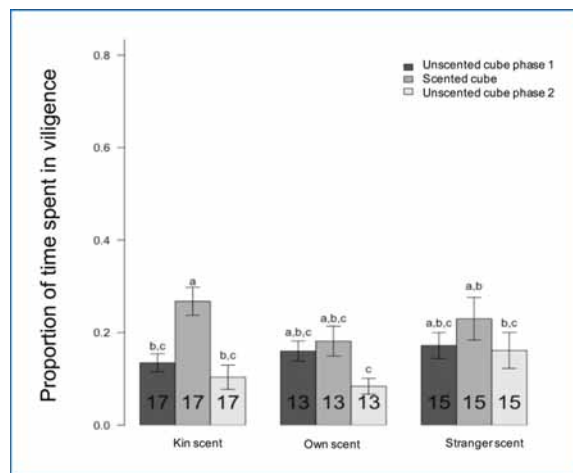


Fig. 5. Proportion of time spent in vigilance behavior before, during and after having been exposed to scent markings of conspecifics of different classes (related female, foreign female, or their own scent as a negative control). The histograms that do not share the same letters differ at a $P < 0.05$ threshold (Tukey HSD).

iduals, non-familiar, mother-daughter-sister relationships) in the management of stress in this species.

Conclusions

“If we often think of stress as a solely human attribute, we tend to forget that stress is a property of our biology which we share with a great number of species for which this is foremost an adaptive response of the organism to environmental challenges⁶³”. If an increasing number of studies docu-

ment the effects of the social environment on stress in various vertebrate species¹⁵; our knowledge of how social stress can lead to adaptive or pathological responses is merely in its infancy. We still specifically need to define in what measure does the social environment affect the patterns of ageing via social stress in vertebrates. This is the direction we are currently working towards, thanks to the support of the Fyssen

“If we often think of stress as a solely human attribute, we tend to forget that stress is a property of our biology which we share with a great number of species for which this is foremost an adaptive response of the organism to environmental challenges”

Foundation. Our current studies thus have the objective to characterize more precisely the social ties linking these animals (**Fig. 6**), as well as the cellular ageing processes, namely by the shortening of specific DNA sequences: telomeres.

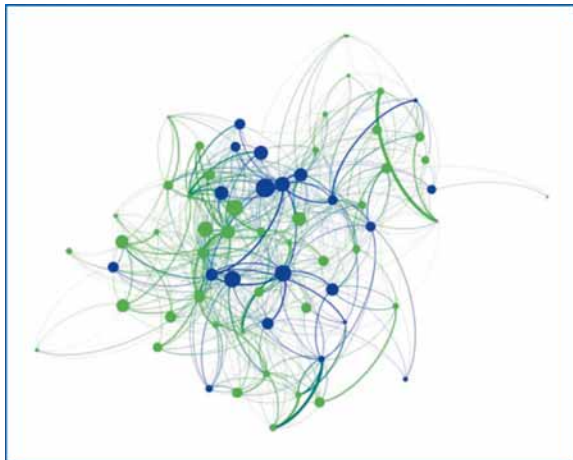


Fig. 6. Social network of aggressions in the Columbian ground squirrel obtained from behavioral observations carried out during the reproductive period. Each individual is symbolized by a circle, aggressions emitted between individuals are symbolized by links. The width of the links is proportional to the number of exchanged aggressions between two individuals. Females are represented in green; males in blue.

Supplementary materials

A documentary of this research, in collaboration with CNRS Le Journal and Le Monde, is available at this address: <https://bit.ly/3aJAR5c>.

Acknowledgments

These studies represent the collaborative work of numerous persons that were implicated in the field each year. I thank all the students and assistants having contributed to this work, and my many co-authors and colleagues, in particular FS Dobson, JO Murie, C Saraux, P Neuhaus, K Ruckstuhl, F Criscuolo, P Uhlrich, S Zahn et R Boonstra for their unwavering support during these studies. I thank the University of Calgary and the Biogeoscience Institute (in particular EA Johnson, A Cunnings and S Vamosi) as well as Parks Alberta et Fish & Wildlife for having facilitated data collection. I am especially grateful to EA Johnson for his continued support in the long-term monitoring project. I thank P Viblanc for translating the text into English and S Sosa for his help with the social network figure. This work would not have been possible without the financial support of the Fondation Fyssen, the CNRS, and the AXA Research Fund to VA Viblanc, or without the support of the Institute for Advanced Studies of the University of Strasbourg, and of the Région Grand Est and l'Euro-métropole de Strasbourg to FS Dobson.

What do macaques understand about the friendships of others?

Dr Jamie WHITEHOUSE

Research Fellow, Nottingham Trent University, UK.

Summary

Many primates live in complex societies, shaped by the social relationships that they form with others. The benefit of these relationships in maintaining stable groups has led to the evolution of social knowledge in primates. In a playback experiment, I presented Tonkean macaques with simulated conflicts involving third-party dyads that were either friends or non-friends. Hearing a conflict between friends elicited a stronger behavioural response (defined here as an increase in look-time) in listeners compared to hearing a conflict between non-friends. This study demonstrates that monkeys have a social knowledge of the third-party friendships that exist in their social group - friendships that they themselves are not involved in. These findings enhance our understanding of the evolution of these sophisticated cognitive mechanisms in humans, and highlight the important role friendships have within the societies of social primates.

Keywords

Friendship, Social knowledge, Playback experiment, Evolution, Tonkean macaques

Introduction

As humans, we live in very complex societies that are shaped and built by the friendships that we form with other people. We have evolved the brain capacity to remember sometimes hundreds of unique relationships, and have the ability to recall our past interactions with each of them. We not only know who is our own friend and who isn't, but also, we have an understanding that other people have friendships that are different and unique to our own. As an example, someone could know that they themselves are friends with both person X and person Y, but, they could also know that person X and person Y are *not* friends, a knowledge which would change the way they interact with them both in a group.

Interestingly, friendship does not seem to be entirely unique to humans. In fact, many social animals seem to develop friendship-like relationships with individuals in their group [1] choosing to interact with others based on preference for their company – a preference which cannot be explained by other relationships such as family connections, or dominance relationship but instead may be based on past positive interactions such as a tendency to cooperate. In monkeys, these are incredibly valuable and having big friendship networks lead to a longer life with healthier

offspring [2-3]. But, do monkeys see their social world like we do? Do monkeys recognise and understand the friendships of others like humans? So far, we are not so sure. Monkeys seem to have an understanding of which individuals are members of the same family or not (e.g. Monkey A knows that Monkey B is the mother of Monkey C [4]), and, who is more dominant individual between two group-mates (e.g. Monkey D knows that Monkey E is higher in the hierarchy than Monkey F [5]) – but we don't know if they can also classify the friendships of others in a similar way.

In this study funded by the Fyssen Foundation, we attempted to gain a better understanding of this - to see if monkeys have a social knowledge of the friendships between others in a way that is comparable to how we see our social world. And to do this, we look at Tonkean macaques. Comparative to many other primates, Tonkean macaques are a very cooperative species with social group structured more so by friendly and tolerant behaviours and less so by hierarchical rank and aggression. As friendship seems to have a strong influence on how these monkeys associate and behave, we believe them to be an ideal model for this study as we could also expect these animals to have evolved skills to manage and understand these friendships.

One way of assessing this ability to understand third-party relationships is through audio

playback experiments. Playback experiments (which usually involve playing back some audio, often the calls or vocalisations of an animal, and measuring a response in a listener) are a common technique used to learn about social knowledge, and most of what we know about dominance and kin recognition are due to these kinds of experiments [5]–[8]. Here, we presented Tonkean macaques with audio recordings of a conflict between two other animals in their group; one of which was a conflict between two close friends, and one of which was a conflict between two non-friends. By seeing how subjects response to these conflicts, we can see if the animals are understanding the quality of the friendship of the animals, by measuring their attention towards these recordings. Conflicts between friends represent a greater social disruption to the social group, and therefore so should elicit a bigger response from listeners compared with conflicts between non-friends, which are less disruptive and lead to little to on change to the social network.

Methods

Subjects and study site.

This study focused on 19 adult free-ranging Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*), in a social group of 23 individuals, at the Primate Centre of the University of Strasbourg. Subjects had access to a 3700m² outdoor wooden park, and had additional voluntary access to a 20 m² heated indoor enclosure.

Measuring friendship

Each adult macaque was followed for 20-minute periods using focal animal sampling [9]. Every 2-minutes a scan was conducted where all individuals within 2-meters of the focal individual were recorded, along with all social behaviour (e.g. social grooming and conflicts). This was continued this until there were 160 scan samples per individual. From this spatial association, a friendship score for each dyad was created, defined as the number of observations in which those two individuals were observed with 2m of each other. These friendships can be visualised as a social network (Figure 1).

Collecting conflict vocalisations and preparing stimuli

During the follows, all conflict audio that naturally occurred around the focal animal were collected. Conflict vocalisations in this species consist mainly of high-pitched screams, produced by one or

many animals at once. Conflict screams that were produced in isolation from any other sounds were catalogued (including other macaque vocalisations and wind). From these recordings, artificial audio conflict stimuli were created, that consisted of a fight between two individuals. To do this, the audio track of the scream of one individual was overlaid onto the audio track of the scream of another individual, and therefore, a final audio clip was produced which appeared to be two animals in conflict. Using this method, we could simulate a conflict between any individuals in the group – including conflicts occurring between close friends, and non-friends.

Design

Subjects were presented with 4 playbacks. 1) One between friends (where the subject was a friend with one of the playback animals), 2) One between non-friends (where the subject was a friend with one of the playback animals), 3) Another between friends (where the subject was friends with neither playback animals) and 4) Another between non-friends (where the subject was friends with neither playback animals). With this design we could test not only if the animals understand the friendship between the two individuals in conflict, but also whether or not being a direct connected to one of the individuals is influential.

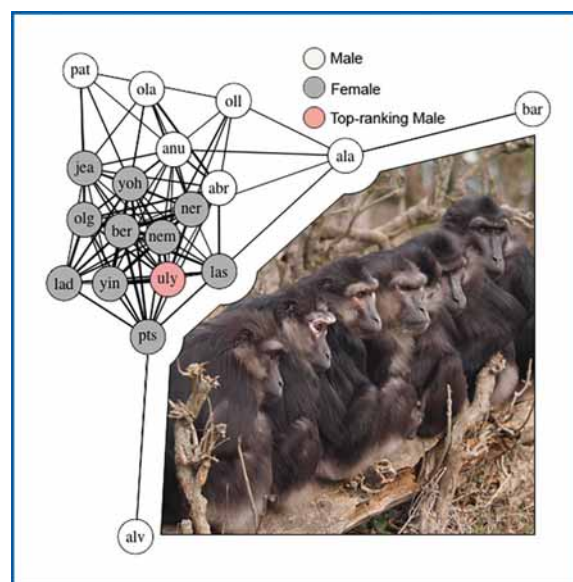


Figure 1. (top left) Social network of Tonkean macaque group. Circles and 3 letter codes represent individuals, and connections between the circles represent a friendship. (bottom right) Huddle of tonkean macaques.

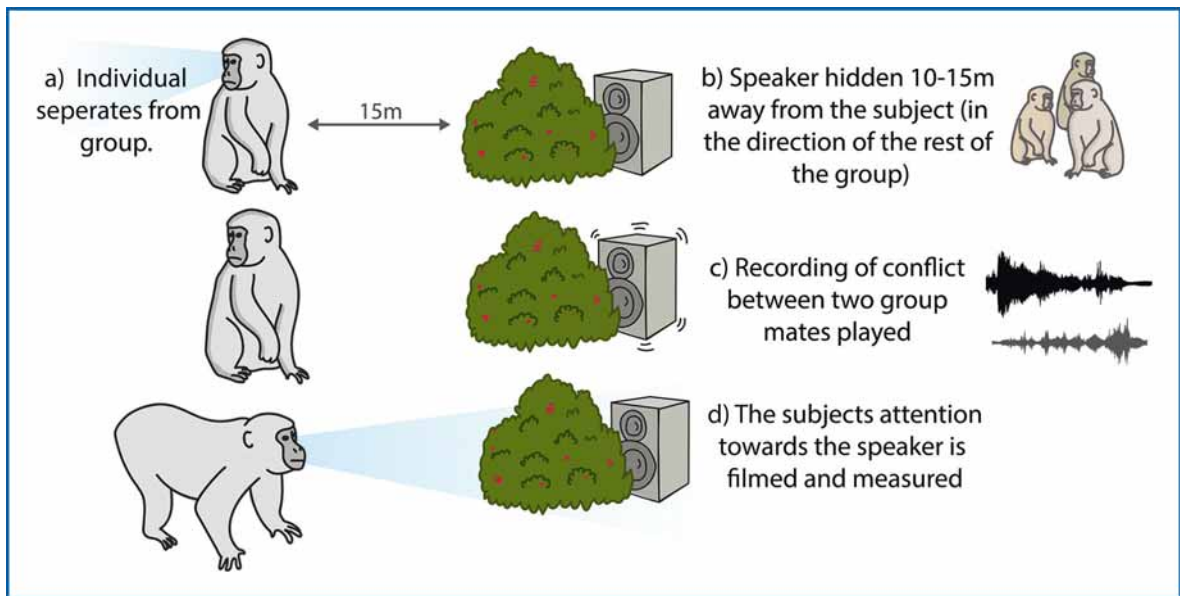


Figure 2. Visual representation of the experiment.

Experimental Procedure (Figure 2)

The experimental procedure had the following steps: a) The experimenter waited until 1 individual had separated from their social group and was sitting alone. b) a speaker was hidden in the park (e.g. normally behind a bush or tree) 10-15 meters from the subject, and in the direction of the rest of the social group. c) a playback featuring two individuals involved in a conflict (either two friends, or

two non-friends depending on which condition) was played through the speaker. d) The subjects' attention was recorded using a video camera, for later video coding of looking-time.

Once collected, the behaviour of the animal in the video was coded and for each experimental trial, the time (amount of seconds) the monkey spends looking towards the speaker in the 30 seconds after a playback was recorded (**Figure 3**). This

Example of a response to playback experiment (Yoh, 28/6/19)



Figure 3. Example of video recorded during experiment.

measurement (look-time towards the speaker) was the focus of our analysis.

Results

We conducted eight-two playback experiments, featuring 16 different monkeys. From our data, we created models to assess if the identity of the individuals involved in the conflict (i.e. in the playback audio), and the relationship between these animals (i.e. whether they are friends or not friends) affected the amount of time the subject spent looking at the speaker. Subjects in condition 1 (hearing a conflict between friends) looked towards the speaker for, on average, 5.19 seconds longer than subjects in condition 2 (hearing a conflict between non-friends,

“If such a complex cognitive ability (to remember the friendship of others) has evolved in this species, this could highlight the importance of friendship with social primates groups.”

Figure 4a, $t = -2.507$, $p = 0.016$). Subjects in condition 1 also looked at the speaker longer than in condition 4 (hearing a conflict between friends, where neither have a friendship connection to either of the callers, **Figure 4b**, $t = -2.141$, $p = 0.038$). When comparing the friendship score of the individuals in the playback, with the look-time of the subject, the closer the friendship between the two animals engaged in conflict the longer the subject looked in the direction of the speaker (**Figure 4c**, $t = 2.031$, $p = 0.046$). These two findings suggests that the social relationship of the individuals in the playback were having an impact on how the subject decided to response to the potential conflict in the group, and is evidence that they understood their friendship.

Discussion

This study provides us with some evidence that macaques, and potentially other non-human primates, can understand friendships between others. Macaques looked for longer towards conflicts involving two close friends, suggesting that these conflicts were more significant and important to the listener, perhaps because these conflicts represent a greater disruption of the animals social group and network. Importantly, this difference in attention between hearing friends and non-friends fighting means the macaques were able to categorise friends and

non-friends in the group and have a knowledge of these relationships. This could represent a sophisticated level of social-knowledge in these monkeys, and for a group of 19 individuals such as the one studied here, this would mean remembering the degree of friendship between 153 unique pairs of group-mates. If such a complex cognitive ability (to remember the friendship of others) has evolved in this species, this could highlight the importance of friendship with social primates groups. If friendship is so importance for survival of yourself, and your offspring, then there should be a strong evolutionary pressure to manage these friendship networks and the necessary cognitive tools may evolve.

Although designing experiments which measuring an

animal's attention towards something can allow us to demonstrate that an animal is discriminating between different kinds of stimuli, it cannot fully explain the reasons for the changes in looking-time [10]. Some argue that the duration an animal looks towards a stimulus, for example a communicative signal, the more interesting (and personally useful) that information is. Similarly, the more a certain stimuli effects your own fitness (or survival), the more an animal should attend to this information [11]. Conversely in this explanation, this means that non-useful information will be ignored (and attention towards it will be lower). Another explanation for the differences in look-time in these kinds of experiments is that animals focus their attention towards novel or unusual stimuli in their environments [10], and that stimulus they are exposed to regularly will be attended to less, whereas a new or rare stimulus will cause an animal to look for longer and with more interest. We suspect the cause of the differences in look-time in our study is a combination of both of these mechanisms. Conflicts between friends are likely to be unusual and rare, and therefore may elicit more attention because of their novelty. But, they are also providing new useful information for the listener, as this may mean there is a disruption in the social network. On the other hand, conflicts between non-friends are likely to be more common and less unusual,

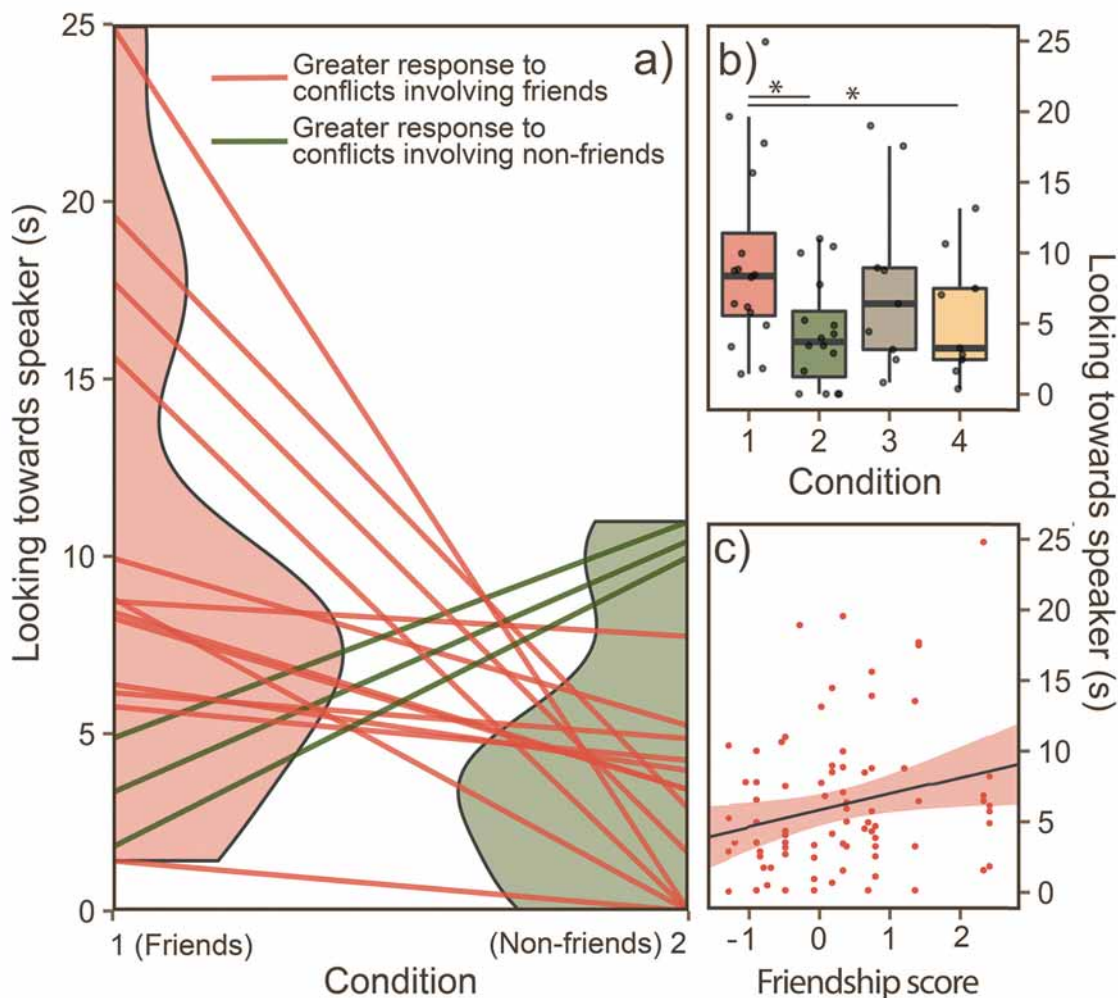


Figure 4. Results of playback experiments. **A)** Graph showing look-time towards the speaker when hearing a conflict between friends (green) and non-friends (red). Lines represent the difference between the conditions: a green line signifies an increase in look-time, and a red line signifies a decrease in look-time. **B)** Graph showing look-time when hearing all 4 conditions – 1: conflict between friends (where the subject was a friend with one of the playback animals), 2: conflict between non-friends (where the subject was a friend with one of the playback animals), 3: conflict between friends (where the subject was friends with neither playback animals) and 4: conflict between non-friends (where the subject was friends with neither playback animals). **C)** Graph showing look-time vs friendship score (between the two individuals in the conflict) regardless of condition. A positive friendship score means the individuals in the playback were closer friends than the groups average (and a negative score means the individuals in the playback were weaker friends than the groups average).

and, they do not provide any new information for the listener (a weak friendship would remain weak after a conflict, and would have less impact on the social network).

These findings have the potential to go beyond understanding the knowledge of friendship in others, however, and may help us think about the

capacity of monkeys to understand the perspectives of others. Perspective-taking abilities, such as theory of mind, is the ability to understand that another individual has a unique mental experience to your own. From our results, we could suggest that the animals have an understanding that their group mates have a unique social

experience with others and maintain relationships that are not necessarily the same as theirs. If the monkeys have such an understanding, this could represent an important step in our evolution of these more complex cognitive abilities (like theory of mind).

Acknowledgements

This research would not have been possible without the support of a Fyssen Foundation fellowship awarded to JW. We would like to thank all of the staff of the Strasbourg Primate Centre for enthusiastically supporting our research, particularly the primate care staff. I would also like to thank Cinzia Trapanese for her initial help in learning animal ID's. I would finally like to thank Peter Clark for his help during the reliability analysis, and Sébastien Ballesta for his helpful comments on a previous version of the manuscript.

References

- 1. Seyfarth, R. M. & Cheney, D. L. The Evolutionary Origins of Friendship. *Annu. Rev. Psychol.***63**, 153–177 (2011).
- 2. Brent, L. J. N. Friends of friends: Are indirect connections in social networks important to animal behaviour? *Anim. Behav.***103**, 211–222 (2015).
- 3. Silk, J. B., Alberts, S. C. & Altmann, J. Social Bonds of Female Baboons Enhance Infant Survival. *Science (80-)***302**, 1231–1234 (2003).
- 4. Cheney, D. L. & Seyfarth, R. M. Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys. *Anim. Behav.***28**, 362–367 (1980).
- 5. Bergman, T. J., Bergman, T. J., Beehner, J. C. & Cheney, D. L. Hierarchical Classification by Rank and Kinship in Baboons. *Science (80-)***1234**, (2013).
- 6. Seyfarth, R. M., Cheney, D. L. & Marler, P. Vervet Monkey Alarm Calls: Semantic Communication in a Free-Ranging Primate. *Science (80-)***210**, 801–803 (1980).
- 7. Seyfarth, R. M. & Cheney, D. L. The Structure of Social Knowledge in Monkeys. *Animal Social Complexity* (2014) doi:10.4159/harvard.9780674419131.c16.
- 8. Holekamp, K. E., Sakai, S. T. & Lundrigan, B. L. Social intelligence in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.***362**, 523–538 (2007).
- 9. Altmann, J. Observational study of behaviour. *Behaviour***49**, 227–267 (1974).
- 10. Winters, S., Dubuc, C. & Higham, J. P. Perspectives: The Looking Time Experimental Paradigm in Studies of Animal Visual Perception and Cognition. *Ethology***121**, 625–640 (2015).
- 11. Waite, C., Gerald, M. S., Little, A. C. & Kraiselburd, E. Selective attention toward female secondary sexual color in male rhesus macaques. *Am. J. Primatol.***68**, 738–744 (2006).

Rôle des signaux dopaminergiques dans l'apprentissage social

Nihaad PARAOUTY

Postdoctorante, Center for Neural Science, New York University

Résumé

Les récompenses explicites sont fréquemment utilisées pour renforcer un comportement, une forme d'apprentissage qui engage le système neuromodulateur dopaminergique. En revanche, l'acquisition des compétences s'améliore considérablement lors des expériences d'apprentissage social, alors que « l'observateur » ne reçoit aucune récompense explicite. Ici, nous testons si le système dopaminergique contribue à l'apprentissage social chez des gerbilles naïves qui sont exposées et apprennent d'un « démonstrateur » effectuant une tâche de discrimination auditive. Après cinq séances d'exposition, les gerbilles observatrices naïves sont autorisées à pratiquer la tâche auditive et leur performance est évaluée. Nous avons d'abord testé l'effet d'une récompense alimentaire explicite dans le compartiment de l'observateur reliée à la performance du démonstrateur lors des séances d'exposition. Les gerbilles observatrices naïves recevant une récompense apprennent la tâche de discrimination plus rapidement, par rapport aux observateurs non récompensés. L'effet de cette récompense explicite est aboli par l'administration d'un antagoniste des récepteurs dopaminergiques D1/D5 pendant les séances d'exposition. Pour tester si un signal dopaminergique est suffisant pour améliorer l'apprentissage social, nous avons administré un agoniste des récepteurs dopaminergiques D1/D5 lors des séances d'exposition au cours desquelles aucune récompense n'était présente, et avons constaté que l'apprentissage était significativement plus rapide. Ces résultats montrent le rôle central du système dopaminergique dans l'apprentissage social.

Mots-clés

Apprentissage social, récompense, dopamine, discrimination auditive

Dopaminergic signaling supports auditory social learning

Summary

Explicit rewards are commonly used to reinforce a behavior, a form of learning that engages the dopaminergic neuromodulatory system. In contrast, skill acquisition can display dramatic improvements from a social learning experience, even though the observer receives no explicit reward. Here, we test whether a dopaminergic signal contributes to social learning in naïve gerbils that are exposed to, and learn from, a skilled demonstrator performing an auditory discrimination task. Following five exposure sessions, naïve observer gerbils were allowed to practice the auditory task, and their performance was assessed across days. We first tested the effect of an explicit food reward in the observer's compartment that was yoked to the demonstrator's performance during exposure sessions. Naïve observer gerbils with the yoked reward learned the discrimination task significantly faster, as compared to unrewarded observers. The effect of this explicit reward was abolished by administration of a D1/D5 dopamine receptor antagonist during the exposure sessions. To test whether a dopaminergic signal was sufficient to enhance social learning, we administered a D1/D5 dopamine receptor agonist during the exposure sessions in which no reward was present, and found that the rate of learning occurred significantly faster. Together, these results suggests a pivotal role for dopaminergic signaling during social learning.

Keywords

Social learning, reward, dopamine, auditory discrimination

Introduction

Un large éventail de paradigmes comportementaux démontrent que des récompenses explicites, telles que la nourriture ou l'argent, peuvent renforcer les comportements et faciliter les apprentissages (Schultz, 2000 ; O'Doherty, 2004 ; Nakatani et al., 2009 ; Gottlieb et al., 2014). Ces renforcements mobilisent généralement le système dopaminergique qui agit pour moduler à la fois la motivation et la formation de la mémoire (Schultz, 2002 ; Lisman et Grace, 2005 ; Bromberg-Martin et al., 2010). Plus précisément, l'activité des neurones dopaminergiques dans la pars compacta de la substance noire et l'aire tegmentale ventrale est corrélée à la présentation de la récompense, ainsi qu'à l'anticipation de la récompense (Schultz et al., 1997 ; Schultz, 2013). De plus, l'activité dopaminergique induite par anticipation de la récompense permet de guider et d'accélérer l'apprentissage grâce à la potentialisation à long terme, dépendante des récepteurs dopaminergiques D1 (Schultz, 2006 ; Calabresi et al., 2007 ; Adamantidis et al., 2011). L'anticipation des récompenses permet également d'augmenter l'attention, ce qui améliore l'encodage des signaux sensoriels entrants (Maunsell et al., 2004 ; Seitz et Watanabe, 2005 ; Sasaki et al., 2010). Ainsi, les récompenses explicites ont un impact positif sur l'apprentissage et la rétention des tâches sensorielles et motrices (Roelfsema et al., 2010 ; Wickens et al., 2003 ; Abe et al., 2011 ; Orban et al., 2011 ; Shmuelof et al., 2012 ; Galea et al., 2015).

Le rôle du système dopaminergique dans l'apprentissage de tâches comportant des récompenses explicites suggère qu'il peut également être engagé par des récompenses implicites, telles que celles déclenchées par l'apprentissage elle-même, en l'absence de feedback (Ripolles et al., 2016 ; 2018), ou dans certains états de motivation intrinsèques, tels que la curiosité (Gruber et al., 2014). En principe, les signaux de récompense implicites partagent certains des mécanismes neuronaux qui accompagnent l'acquisition d'une récompense externe, y compris la libération de dopamine dans le noyau accumbens (Radhakishun et al., 1988 ; Hernandes et Hoebel, 1990 ; Martel et Fantino, 1993 ; Roitman et al., 2004). Par exemple, des fluctuations du niveau

de dopamine se produisent dans le noyau accumbens chez le rat lorsque des animaux naïfs observent la délivrance d'une récompense explicite à un conspécifique (Kashtelyan et al., 2014). Dans ces expériences, le rat observateur naïf connaît une augmentation initiale du niveau de dopamine, suivie d'une diminution. De même, Ripolles et al. (2014 ; 2016) ont montré que lorsque des personnes apprennent avec succès la signification de nouveaux mots présentés dans des contextes verbaux, en l'absence de toute récompense ou de feedback explicite, ils ont également une augmentation des mesures physiologiques liées aux émotions positives et ils évaluent plus positivement cette expérience. Un tel apprentissage en l'absence de récompense ou de feedback externe s'est avéré être lié de manière causale à la disponibilité de dopamine synaptique (Ripolles et al., 2018). Lorsque les sujets recevaient un précurseur de dopamine ou un antagoniste de dopamine, l'apprentissage ainsi que les évaluations d'expérience diffèrent significativement du groupe contrôle. Le groupe précurseur note une bonne expérience et apprend plus rapidement, tandis que le groupe antagoniste note plus négativement l'expérience et l'apprentissage est plus long.

Les interactions sociales, elles-mêmes, peuvent servir de récompenses (Panksepp et Lahvis, 2017 ; Dölen et al., 2013 ; Hung et al., 2017). L'accès aux stimuli sociaux ou l'isolement social recrutent tous deux le système dopaminergique (Gunaydin et al., 2014 ; Matthews et al., 2016 ; Tamir et Hughes, 2018). Dans la présente étude, nous nous sommes demandés si les signaux dopaminergiques lors d'une exposition à un conspécifique performant une tâche pouvait contribuer à l'apprentissage social, défini ici comme l'acquisition ou la facilitation de nouvelles compétences par l'observation ou l'exposition à un conspécifique exécutant un comportement bien défini (Carcea et Froemke, 2019 ; Paraouty et al., 2020). Nous avons précédemment montré que des gerbilles naïves réalisent correctement une tâche de discrimination sonore beaucoup plus rapidement lorsqu'elles sont préalablement exposées pendant cinq jours à un démonstrateur qui effectuait la tâche comparativement à trois groupes contrôles différents (Paraouty et al., 2020). Pour tester l'hypothèse selon laquelle l'apprentissage social engage un signal de récompense dopaminergique qui faci-

lite l'acquisition subséquente d'une tâche auditive, nous avons utilisé des manipulations pharmacologiques de perte et de gain de fonction des récepteurs dopaminergiques D1/D5 pendant les séances d'exposition. Les résultats suggèrent que les signaux dopaminergiques sont à la fois nécessaires et suffisants pour faciliter l'apprentissage social.

Résultats

La présence d'une récompense explicite améliore l'apprentissage social

Notre premier objectif était de déterminer si une récompense explicite pouvait faciliter l'apprentissage social. Comme décrit précédemment (Paraouty et al., 2020), les gerbilles démonstratrices ont d'abord été entraînées par l'expérimentateur pour effectuer une tâche Go-Nogo de discrimination de taux de modulation d'amplitude (AM). Les gerbilles démonstratrices ont un accès contrôlé à la nourriture et sont ainsi entraînées pour démarrer chaque essai en plaçant leur nez dans un bouton poussoir. Le stimulus Go (bruit AM 12 Hz) indique la présence d'une récompense alimentaire dans la mangeoire, tandis que le stimulus Nogo (bruit AM 4 Hz) signale l'absence d'une récompense alimentaire. Au cours des essais Go, les réponses sont notées comme 'Hit' lorsque les animaux s'approchent de la mangeoire pour obtenir une récompense alimentaire dans un laps de temps de 5 secondes. Si les animaux repoussent le bouton poussoir ou ne répondent pas durant la fenêtre de temps de 5 secondes suivant un stimulus Go, la réponse est notée comme un 'Miss'. Pendant les essais Nogo, les réponses sont notées comme 'False Alarm' lorsque les animaux s'approchent incorrectement de la mangeoire. Si les animaux repoussent le bouton poussoir ou ne répondent pas dans la fenêtre de temps de 5 secondes suivant un stimulus Nogo, la réponse est notée comme un 'Correct Reject'. La présentation des essais Go et Nogo est randomisée afin d'éviter que les animaux développent une stratégie prédictive. Une métrique de performance, d' prime (d') est ensuite calculée pour chaque session : $d' = z$ (taux de Hit) - z (taux de False Alarm). Pour être qualifié en tant que démonstrateur, les animaux doivent effectuer un minimum de 80 essais Go, et 20 essais Nogo et avoir une performance, d' supérieur à 1.5.

Nos résultats précédents ont démontré que l'observation seule conduisait à un apprentissage social (Paraouty et al., 2020), et nous avons d'abord reproduit ce résultat. Une gerbille observatrice naïve est placée à côté d'une gerbille démonstratrice préalablement entraînée et qui réalise la tâche pendant 5 séances d'exposition sur 5 jours consécutifs (**Figure 1A**, à gauche). Le compartiment du démonstrateur est séparé du compartiment de l'observateur par une cloison transparente, et comporte un bouton-poussoir ainsi qu'une mangeoire, permettant ainsi à la gerbille démonstratrice d'initier et d'effectuer des essais. La gerbille observatrice naïve a accès à tous les signaux sensoriels émanant du démonstrateur, ainsi qu'aux sons Go et Nogo délivrés 1 mètre au-dessus de la cage. Lors de chaque séance d'exposition, la gerbille observatrice naïve est exposée à un minimum de 80 essais Go et 20 essais Nogo réalisés par le démonstrateur. Après la cinquième séance (jour) d'exposition, le démonstrateur est retiré ainsi que la cloison, et la gerbille observatrice naïve est autorisée à pratiquer la tâche seule (**Figure 1A**, à droite). La métrique de performance, d' , est calculée pour toutes les sessions au cours desquelles la gerbille observatrice naïve réalise plus de 15 essais Nogo. En moyenne, les gerbilles observatrices naïves prennent 5.6 ± 0.35 jours (moyenne $\pm$ erreur standard) pour effectuer la tâche et atteindre un critère d' de 1.5 (**Figure 1C**, ligne noire). Ce résultat confirme notre constat antérieur d'apprentissage social d'une tâche de discrimination auditive (Paraouty et al., 2020) par rapport à 3 conditions contrôles : 1) des gerbilles naïves privées de toute exposition préalable avant d'effectuer la tâche, 2) des gerbilles naïves exposées à la cage seule pendant 5 jours avant d'effectuer la tâche, et 3) des gerbilles naïves exposées à un démonstrateur non-performant pendant 5 jours avant d'effectuer la tâche. Les 3 groupes contrôles ont tous mis significativement plus de temps à effectuer la tâche et à atteindre le critère d' de 1.5 par rapport aux groupes d'observateurs (voir la **Figure 2** dans Paraouty et al., 2020).

Pour tester si une récompense alimentaire explicite peut encore améliorer l'apprentissage social, nous avons placé une mangeoire dans le compartiment d'observation (**Figure 1B**, à gauche). Pour un nouveau groupe d'observateurs naïfs, l'expérience a été répétée sauf

qu'une récompense alimentaire leur a été fournie concomitamment à celle du démonstrateur, lorsque celui-ci répond correctement aux essais Go. Les observateurs naïfs dans ce cas sont également exposés à un minimum de 80 essais Go et 20 essais Nogo dans chaque session d'exposition. En moyenne, les gerbilles observatrices naïves recevant une récompense durant les sessions d'exposition prennent 3.3 ± 0.21 jours pour atteindre le critère de discrimination, d' de 1.5 (**Figure 1C**, ligne orange), ce qui est significativement plus rapide, par rapport à l'observation seule (en noir; test de Wilcoxon, $X^2(1)=12.87$, $p=0.0003$). Par conséquent, une récompense explicite pendant les séances d'exposition permet de faciliter l'apprentissage social et l'acquisition subséquente de la tâche de discrimination.

La diminution des signaux dopaminergiques dégrade l'apprentissage social

Nous nous sommes ensuite demandé si un signal dopaminergique intrinsèque pendant les séances d'exposition contribuait à l'apprentissage social. Avant chaque séance d'exposition, les gerbilles observatrices naïves sont brièvement anesthésiées avec de l'isoflurane et reçoivent soit une injection intra-péritonéale d'un antagoniste des récepteurs dopaminergiques D1/D5, SCH-23390 (0.03 mg/kg, **Figure 2A**, à gauche) ou une injection de solution saline (**Figure 2B**, à gauche). Les animaux ont ensuite 15 à 20 minutes de récupération avant le début de la séance d'exposition. Après les cinq jours d'exposition, les animaux observateurs naïfs sont autorisés à effectuer la tâche, et

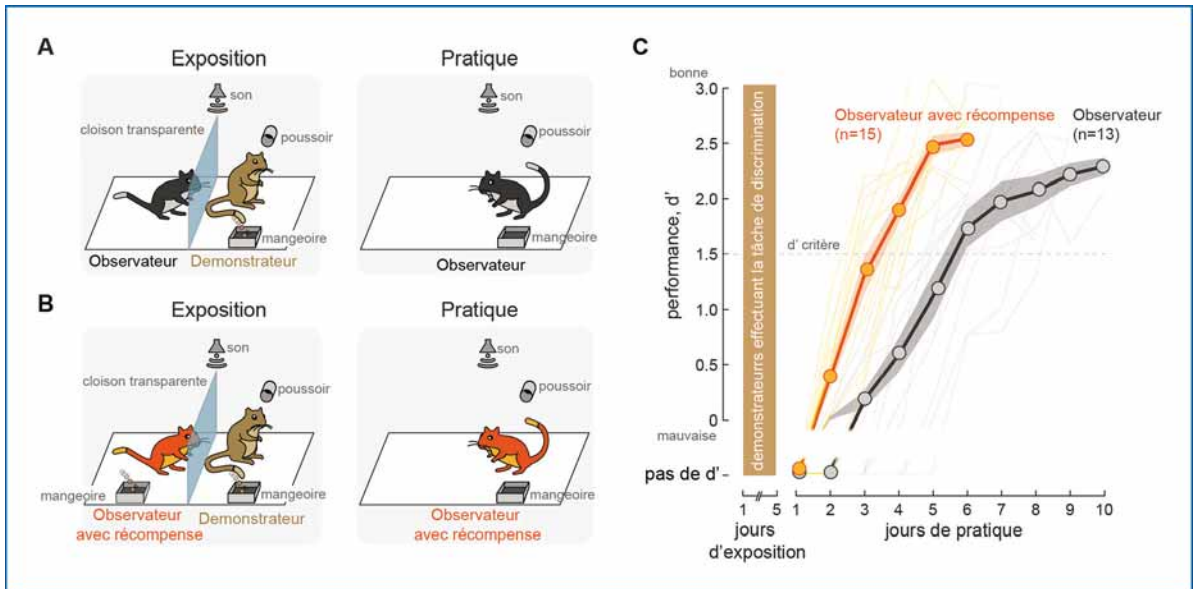


Figure 1 : La délivrance d'une récompense explicite à l'observateur facilite l'apprentissage social.

A. Réplication de la Figure 1 de Paraouty et al. (2020). À gauche : La gerbille observatrice naïve (illustrée en noire) est séparée d'une gerbille démonstratrice (illustrée en marron) par une cloison transparente. Le démonstrateur est préalablement entraîné par les expérimentateurs pour effectuer une tâche de discrimination auditive Go-Nogo. À droite : après cinq jours d'exposition au démonstrateur réalisant la tâche de discrimination auditive, la phase de pratique débute au cours de laquelle la gerbille observatrice naïve est autorisée à effectuer la tâche seule. **B.** À gauche : La gerbille observatrice recevant une récompense (illustrée en orange) est séparée d'une gerbille démonstratrice (illustrée en marron) par une cloison transparente. Une mangeoire est également présente dans le compartiment de l'observateur et la récompense du démonstrateur est rattachée à celle de l'observateur. À droite : séance de pratique de l'observateur seul, similaire à A (à droite). **C.** Performances individuelles (lignes fines) et moyennes $\pm$ SEM (lignes épaisses) des valeurs des performances des gerbilles observatrices naïves pendant les séances de pratique (avec récompense en orange et sans récompense en noir). La métrique de performance, d', n'est pas calculée lorsque les observateurs effectuent < 15 essais Nogo (pas de d').

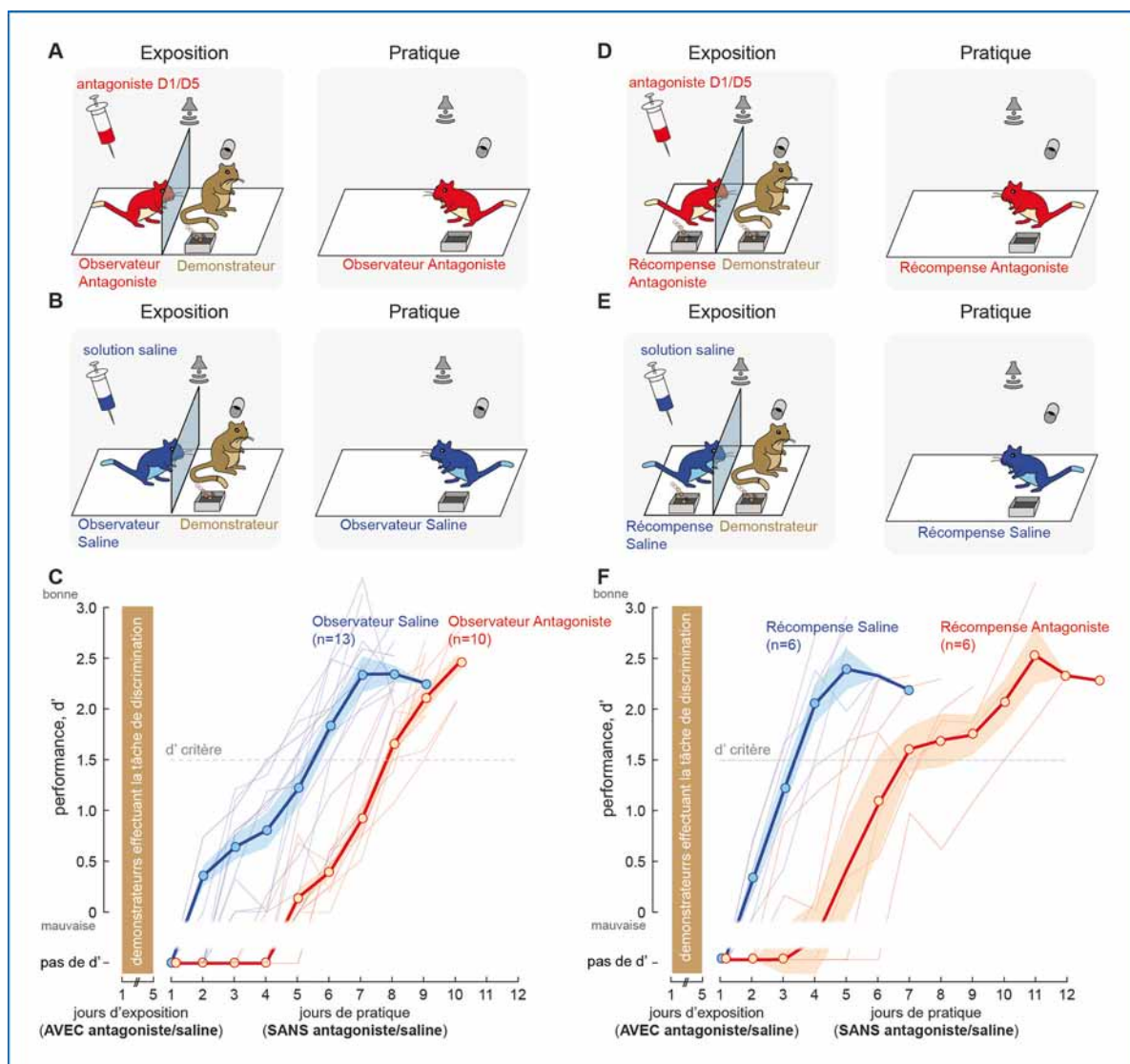


Figure 2 : La diminution de dopamine dégrade l'apprentissage social. **A.** Avant chaque séance d'exposition, les gerbilles observatrices naïves reçoivent une injection d'un antagoniste des récepteurs de la dopamine. Après 15-20 min de récupération, la séance d'exposition commence (à gauche). Aucune injection est effectuée avant les séances de pratique (à droite). **B.** Similaire à A, sauf qu'une solution saline est injectée avant chaque séance d'exposition (à gauche). Aucune injection est effectuée avant les séances de pratique (à droite). **C.** Les performances des gerbilles observatrices qui ont reçu un antagoniste de la dopamine (ligne rouge) et de celles qui ont reçu une solution saline (ligne bleu) en fonction des séances de pratique. **D.** Avant chaque séance d'exposition, les gerbilles observatrices avec récompense reçoivent une injection d'un antagoniste des récepteurs de la dopamine. Après 15-20 min de récupération, la séance d'exposition commence (à gauche). Aucune injection est effectuée avant les séances de pratique (à droite). **E.** Similaire à D, sauf qu'une solution saline est injectée avant chaque séance d'exposition (à gauche). Aucune injection est effectuée avant les séances de pratique (à droite). **F.** La performance des gerbilles observatrices avec récompense qui ont reçu un antagoniste de la dopamine (ligne rouge) et celles qui ont reçu une solution saline (ligne bleu) en fonction des séances de pratique.

aucune autre injection n'est administrée (**Figure 2A-B**, à droite). Lorsque le niveau tonique de dopamine est diminué pendant les séances d'exposition, les gerbilles observatrices naïves mettent significativement plus de temps pour atteindre le critère de performance (d' de 1.5), par rapport aux animaux observateurs injectés de solution saline (**Figure 2C** ; test de Wilcoxon, $X^2(1)=13.81$, $p=0.0002$). Les animaux ayant reçu une injection de solution saline ne diffèrent pas significativement des animaux non injectés (de la **Figure 1C** ; ligne noire, comparaison post-hoc avec correction Holm-Bonferroni, $p=0.7805$), ce qui suggère que la solution saline n'a pas influencé la vitesse d'acquisition de la tâche. Ainsi, une réduction du niveau tonique de dopamine pendant les séances d'exposition conduit à une diminution significative de la vitesse ultérieure d'acquisition de la tâche de discrimination auditive.

Nous avons également testé si une diminution du signal dopaminergique intrinsèque pouvait être compensée par la présence d'une récompense externe (alimentaire) lors des séances d'exposition. Deux groupes supplémentaires de gerbilles observatrices naïves ont été brièvement anesthésiés avant chaque séance d'exposition et ont reçu soit une injection intra-péritonéale d'un antagoniste des récepteurs dopaminergiques D1/D5, SCH-23390 (0.03 mg/kg, **Figure 2D**, à gauche) ou une injection de solution saline (**Figure 2E**, à gauche). Après récupération, les deux groupes d'animaux naïfs ont bénéficié des 5 séances d'exposition, au cours desquelles ils ont reçu une récompense alimentaire qui était rattachée à la performance du démonstrateur. Après les 5 jours d'exposition, les animaux observateurs ont ensuite été autorisés à pratiquer la tâche, et aucune autre injection n'est administrée (**Figure 2D-E**, à droite). Les gerbilles observatrices naïves mettent significativement plus de temps à atteindre le critère de performance lorsque le niveau tonique de dopamine est diminué, malgré la présence de la récompense alimentaire pendant les séances d'exposition, par rapport au groupe contrôle recevant des injections de solution saline (**Figure 2F** ; test de Wilcoxon, $X^2(1)=8.67$, $p=0.0032$). En outre, les animaux ayant reçu une injection de solution saline ne diffèrent pas significativement des animaux non injectés recevant une récompense durant l'expo-

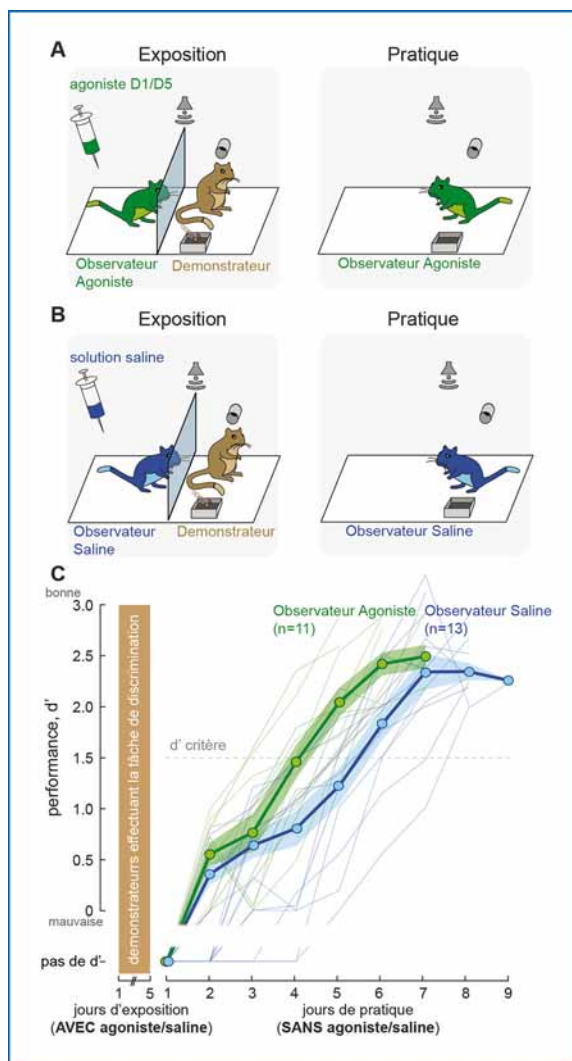


Figure 3 : L'augmentation de dopamine améliore l'apprentissage social. A. Avant chaque séance d'exposition, les gerbilles observatrices naïves reçoivent une injection d'un agoniste des récepteurs de la dopamine. Après 15-20 min de récupération, la séance d'exposition commence (à gauche). Aucune injection est effectuée avant les séances de pratique (à droite). B. Similaire à A, sauf qu'une solution saline est injectée avant chaque séance d'exposition (à gauche). Aucune injection est effectuée avant les séances de pratique (à droite). C. La performance des gerbilles observatrices ayant reçu un agoniste dopaminergique (ligne verte) et de celles ayant reçu une solution saline (ligne bleue) en fonction des séances de pratique.

sition (de la **Figure 1C** ; ligne orange, comparaison post-hoc avec correction Holm-Bonferroni, $p=0.8861$), ce qui suggère que la solution saline n'a pas influencé la vitesse d'acquisition de la tâche. Ainsi, une réduction du niveau tonique de dopamine intrinsèque au cours des séances d'exposition conduit à une diminution significative de la vitesse ultérieure d'acquisition de la tâche de discrimination auditive, malgré la présence d'une récompense externe (alimentaire). En outre, la comparaison des deux groupes d'observateurs qui ont reçu l'antagoniste de dopamine a révélé que les observateurs ayant la récompense alimentaire ne sont pas significativement plus rapide à atteindre le critère (comparaison post-hoc avec correction Holm-Bonferroni, $p=0.0807$). Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent un rôle crucial des signaux intrinsèques de dopamine dans l'apprentissage social.

L'augmentation des signaux dopaminergiques facilite l'apprentissage social

Afin de tester si un niveau élevé de dopamine intrinsèque était suffisant pour faciliter l'apprentissage social, les animaux observateurs naïfs ont reçu un agoniste des récepteurs dopaminergiques D1/D5 pendant les séances d'exposition. Avant chaque séance d'exposition, les gerbilles observatrices naïves sont brièvement anesthésiées et reçoivent soit une injection intra-péritonéale d'un agoniste des récepteurs dopaminergiques D1/D5, SKF-38393 (5.0 mg/kg, **Figure 3A**, à gauche) ou une injection de solution saline (**Figure 3B**, à gauche). Les animaux ont ensuite 15 à 20 minutes de récupération avant le début de la séance d'exposition. Après les 5 jours d'exposition, les animaux sont autorisés à pratiquer la tâche, et aucune autre injection n'est délivrée (**Figure 3A-B**, à droite). Lorsque le niveau tonique de dopamine est augmenté au cours des sessions d'exposition, les gerbilles observatrices naïves apprennent la tâche beaucoup plus rapidement, par rapport au groupe contrôle recevant des injections de solution saline (**Figure 3C** ; test de

Wilcoxon, $X^2(1)=9.84$, $p=0.0017$). Ainsi, une augmentation des signaux intrinsèques de dopamine pendant les séances d'exposition conduit à une acquisition ultérieure plus rapide de la tâche de discrimination.

Discussion

Le système dopaminergique joue un rôle clé dans l'apprentissage qui aboutit à l'acquisition de récompenses explicites (revue, Schultz, 2016), ce qui suggère qu'il peut également jouer un rôle dans les formes d'apprentissage social dépourvue de récompense immédiate. Pour tester cette idée, les signaux de dopamine ont été manipulés uniquement pendant les périodes d'exposition à un démonstrateur. Nous avons d'abord établi qu'une récompense explicite lors des séances d'exposition facilite le taux d'apprentissage ultérieur (**Figure 1**). Nous avons ensuite testé si une réduction du taux de dopamine tonique entraînait une dégradation de l'apprentissage social. Nous avons constaté que l'apprentissage était significativement retardé lorsque les animaux recevaient un antagoniste des récepteurs D1/D5 durant les séances d'exposition sociale, malgré la présence d'une récompense externe (**Figure 2**). Enfin, pour tester si le taux de dopamine tonique était suffisant pour faciliter l'apprentissage social en l'absence de toute récompense externe, les animaux ont reçu un agoniste des récepteurs D1/D5 durant les séances d'exposition sociale (**Figure 3**). Cela conduit à un apprentissage plus rapide de la tâche de discrimination, suggérant un rôle crucial du système dopaminergique au cours de l'apprentissage social lui-même, distinct de toute signalisation

“Dans l'ensemble, nos résultats suggèrent que les théories actuelles de la fonction dopaminergique doivent englober des paradigmes d'apprentissage dans lesquels les récompenses explicites et les erreurs de prédiction des récompenses ne sont pas présentes”

dopaminergique qui peut se produire pendant que les animaux pratiquent la tâche et commencent à recevoir une récompense alimentaire explicite. Dans l'ensemble, nos résultats suggèrent que les théories

actuelles de la fonction dopaminergique doivent englober des paradigmes d'apprentissage dans lesquels les récompenses explicites et les erreurs de prédiction des récompenses ne sont pas présentes.

Nos résultats n'excluent pas la participation d'autres circuits neuromodulateurs parallèles. Lors de l'apprentissage social, les ressources attentionnelles et mnémoniques de l'observateur se concentrent sur l'exploration et la performance du démonstrateur (Hoppit et Laland, 2013). Par conséquent, il est probable que les systèmes cholinergiques et noradrénergiques jouent un rôle dans la modulation de l'attention, et de la mémoire (Hasselmo, 1999 ; Fitzpatrick et al., 2019). De plus, les interactions sociales pendant les séances d'exposition impliquent probablement aussi de l'ocytocine et de la sérotonine (Dölen et al., 2013). À terme, il sera nécessaire d'évaluer l'impact relatif de chaque circuit neuromodulateur sur les mécanismes de plasticité neuronale qui soutiennent l'apprentissage social.

Remerciements

L'auteur remercie la Fondation Fyssen pour son soutien à ce travail, ainsi que le Professeur Dan H. Sanes, le directeur du laboratoire dans lequel cette recherche a été menée.

Bibliographie

- Abe, M., Schambra, H., Wassermann, E. M., Luckenbaugh, D., Schweighofer, N., & Cohen, L. G. (2011). Reward improves long-term retention of a motor memory through induction of offline memory gains. *Current Biology*, 21(7), 557-562.
- Adamantidis, A. R., Tsai, H. C., Boutrel, B., Zhang, F., Stuber, G. D., Budygin, E. A., ... & Lecea, L. (2011). Optogenetic interrogation of dopaminergic modulation of the multiple phases of reward-seeking behavior. *Journal of Neuroscience*, 31(30), 10829-10835.
- Bromberg-Martin, E. S., Matsumoto, M., & Hikosaka, O. (2010). Dopamine in motivational control: rewarding, aversive, and alerting. *Neuron*, 68(5), 815-834.
- Calabresi, P., Picconi, B., Tozzi, A., & Di Filippo, M. (2007). Dopamine-mediated regulation of corticostriatal synaptic plasticity. *Trends in neurosciences*, 30(5), 211-219.
- Carcea, I., & Froemke, R. C. (2019). Biological mechanisms for observational learning. *Current opinion in neurobiology*, 54, 178-185.
- Dölen, G., Darvishzadeh, A., Huang, K. W., & Malenka, R. C. (2013). Social reward requires coordinated activity of nucleus accumbens oxytocin and serotonin. *Nature*, 501(7466), 179-184.
- Fitzpatrick, C. M., Runegaard, A. H., Christiansen, S. H., Hansen, N. W., Jørgensen, S. H., McGirr, J. C., ... & Gether, U. (2019). Differential effects of chemogenetic inhibition of dopamine and norepinephrine neurons in the mouse 5-choice serial reaction time task. *Progress in Neuro-psychopharmacology and Biological Psychiatry*, 90, 264-276.
- Galea, J.M., Mallia, E., Rothwell, J., & Dierichsen, J. (2015). The dissociable effects of punishment and reward on motor learning. *Nature neuroscience*, 18(4), 597.
- Gottlieb, J., Hayhoe, M., Hikosaka, O., & Rangel, A. (2014). Attention, reward, and information seeking. *Journal of Neuroscience*, 34(46), 15497-15504.
- Gruber, M. J., Gelman, B. D., & Ranganath, C. (2014). States of curiosity modulate hippocampus-dependent learning via the dopaminergic circuit. *Neuron*, 84(2), 486-496.
- Gunaydin, L.A., Grosenick, L., Finkelstein, J.C., Kauvar, I.V., Fenno, L.E., Adhikari, A., ... & Tye, K.M. (2014). Natural neural projection dynamics underlying social behavior. *Cell*, 157(7), 1535-1551.
- Hasselmo, M. E. (1999). Neuromodulation : acetylcholine and memory consolidation. *Trends in cognitive sciences*, 3(9), 351-359.
- Hernandez, L., & Hoebel, B. G. (1990). Feeding can enhance dopamine turnover in the prefrontal cortex. *Brain research bulletin*, 25(6), 975-979.
- Hoppitt, W., & Laland, K. N. (2013). Social learning: an introduction to mechanisms, methods, and models. Princeton University Press.
- Hung, L.W., Neuner, S., Polepalli, J.S., Beier, K.T., Wright, M., Walsh, J.J., ... & Malenka, R.C. (2017). Gating of social reward by oxytocin in the ventral tegmental area. *Science*, 357(6358), 1406-1411.
- Kashtelyan, V., Lichtenberg, N. T., Chen, M. L., Cheer, J. F., & Roesch, M. R. (2014). Observation of reward delivery to a conspecific modulates dopamine release in ventral striatum. *Current Biology*, 24(21), 2564-2568.
- Lisman, J. E., & Grace, A. A. (2005). The hippocampal-VTA loop: controlling the entry of

information into long-term memory. *Neuron*, 46(5), 703-713.

- Martel, P., & Fantino, M. (1996). Mesolimbic dopaminergic system activity as a function of food reward: a microdialysis study. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 53(1), 221-226.

- Matthews, G. A., Nieh, E. H., Vander Weele, C. M., Halbert, S. A., Pradhan, R. V., Yosafat, A. S., ... & Wildes, C. P. (2016). Dorsal raphe dopamine neurons represent the experience of social isolation. *Cell*, 164(4), 617-631.

- Maunsell, J. H. (2004). Neuronal representations of cognitive state: reward or attention? *Trends in cognitive sciences*, 8(6), 261-265.

- Nakatani, Y., Matsumoto, Y., Mori, Y., Hirashima, D., Nishino, H., Arikawa, K., & Mizunami, M. (2009). Why the carrot is more effective than the stick : different dynamics of punishment memory and reward memory and its possible biological basis. *Neurobiology of learning and memory*, 92(3), 370-380.

- O'Doherty, J. P. (2004). Reward representations and reward-related learning in the human brain: insights from neuroimaging. *Current opinion in neurobiology*, 14(6), 769-776.

- Orban de Xivry, J. J., Criscimagna-Hemminger, S. E., & Shadmehr, R. (2011). Contributions of the motor cortex to adaptive control of reaching depend on the perturbation schedule. *Cerebral Cortex*, 21(7), 1475-1484.

- Panksepp, J. B., Lahvis, G. P. (2007) Social reward among juvenile mice. *Genes Brain Behav.* 6, 661-671.

- Paraouty, N., Charbonneau, J. A., & Sanes, D. H. (2020). Social learning exploits the available auditory or visual cues. *Scientific reports*, 10(1), 1-14.

- Radhakishun, F. S., van Ree, J. M., & Westerink, B. H. (1988). Scheduled eating increases dopamine release in the nucleus accumbens of food-deprived rats as assessed with on-line brain dialysis. *Neuroscience letters*, 85(3), 351-356.

- Ripollés, P., Marco-Pallarés, J., Hielscher, U., Mestres-Missé, A., Tempelmann, C., Heinze, H. J., ... & Noesselt, T. (2014). The role of reward in word learning and its implications for language acquisition. *Current Biology*, 24(21), 2606-2611.

- Ripollés, P., Marco-Pallares, J., Alicart, H., Tempelmann, C., Rodriguez-Fornells, A., & Noes-

selt, T. (2016). Intrinsic monitoring of learning success facilitates memory encoding via the activation of the SN/VTA-Hippocampal loop. *Elife*, 5, e17441.

- Ripollés, P., Ferreri, L., Mas-Herrero, E., Alicart, H., Gómez-Andrés, A., Marco-Pallares, J., ... & Rodriguez-Fornells, A. (2018). Intrinsically regulated learning is modulated by synaptic dopamine signaling. *Elife*, 7, e38113.

- Roelfsema, P. R., van Ooyen, A., & Watanabe, T. (2010). Perceptual learning rules based on reinforcers and attention. *Trends in cognitive sciences*, 14(2), 64-71.

- Roitman, M. F., Stuber, G. D., Phillips, P. E., Wightman, R. M., & Carelli, R. M. (2004). Dopamine operates as a subsecond modulator of food seeking. *Journal of Neuroscience*, 24(6), 1265-1271.

- Sasaki, Y., Nanez, J. E., & Watanabe, T. (2010). Advances in visual perceptual learning and plasticity. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(1), 53-60.

- Schultz, W., Dayan, P., & Montague, P. R. (1997). A neural substrate of prediction and reward. *Science*, 275(5306), 1593-1599.

- Schultz, W. (2000). Multiple reward signals in the brain. *Nature reviews neuroscience*, 1(3), 199-207.

- Schultz, W. (2002). Getting formal with dopamine and reward. *Neuron*, 36(2), 241-263.

- Schultz, W. (2006). Behavioral theories and the neurophysiology of reward. *Annu. Rev. Psychol.*, 57, 87-115.

- Schultz, W. (2013). Updating dopamine reward signals. *Current opinion in neurobiology*, 23(2), 229-238.

- Schultz, W. (2016). Dopamine reward prediction-error signalling : a two-component response. *Nature Reviews Neuroscience*, 17(3), 183.

- Seitz, A., & Watanabe, T. (2005). A unified model for perceptual learning. *Trends in cognitive sciences*, 9(7), 329-334.

- Shmuelof, L., Krakauer, J. W., & Mazzoni, P. (2012). How is a motor skill learned? Change and invariance at the levels of task success and trajectory control. *Journal of neurophysiology*, 108(2), 578-594.

- Tamir, D. I., & Hughes, B. L. (2018). Social Rewards: From basic social building blocks to

complex social behavior. *Perspectives on Psychological Science*, 13(6), 700-717.

- Wickens, J. R., Reynolds, J. N., & Hyland, B. I. (2003). Neural mechanisms of reward-related motor learning. *Current opinion in neurobiology*, 13(6), 685-690.

Introduction

A broad range of behavioral paradigms demonstrate that explicit rewards, such as food or money, can reinforce behaviors and facilitate learning (Schultz, 2000; O'Doherty, 2004; Nakatani et al., 2009; Gottlieb et al., 2014). These reinforcing rewards typically engage dopaminergic signaling which acts to modulate both motivation and memory formation (Schultz, 2002; Lisman and Grace, 2005; Bromberg-Martin et al., 2010). Specifically, dopamine neuron activity in pars compacta of substantia nigra and the ventral tegmental area is correlated with reward presentation, as well as reward anticipation (Schultz et al., 1997; Schultz, 2013). Furthermore, anticipatory dopaminergic activity is thought to guide and accelerate learning through D1 dopamine receptor-dependent long-term potentiation (Schultz, 2006; Calabresi et al., 2007; Adamantidis et al., 2011). Reward anticipation can also enhance attention and, in turn, boost the encoding of incoming sensory signals (Maunsell et al., 2004; Seitz and Watanabe, 2005; Sasaki et al., 2010). Thus, explicit rewards have a positive impact on the learning and retention of sensory and motor skills (Roelfsema et al., 2010; Wickens et al., 2003; Abe et al., 2011; Orban et al., 2011; Shmuelof et al., 2012; Galea et al., 2015).

The role of dopaminergic signaling in explicit reward learning suggests that it may also be engaged by implicit rewards, such as those triggered by learning in the absence of any external feedback (Ripolles et al., 2016; 2018), or certain intrinsic motivational states such as curiosity (Gruber et al., 2014). In principle, implicit reward signals share some of the neural mechanisms that attend the acquisition of an external reward, including dopamine release in the nucleus accumbens (Radhakishun et al., 1988; Hernandez and Hoebel, 1990; Martel and

Fantino, 1993; Roitman et al., 2004). For example, fluctuations in dopamine levels occur in rat nucleus accumbens when naïve animals observe the delivery of an explicit reward to a conspecific (Kashtelyan et al., 2014). In these experiments, the naïve observer rat experienced an initial increase in dopamine levels, followed by a decrease. Similarly, Ripolles et al. (2014; 2016) showed that when subjects successfully learn the meaning of new words presented in verbal contexts, in the absence of any explicit reward or feedback, they also experienced an increase in emotion-related physiological measures and subjective pleasantness ratings. Such learning in the absence of external reward or feedback was found to be causally related to synaptic dopamine availability (Ripolles et al., 2018). When the subjects were provided with a dopamine precursor or a dopamine antagonist, both learning and pleasantness ratings were shifted as compared to a placebo group. The precursor group showed enhanced learning and pleasantness ratings, while the antagonist group showed a decrease in learning and pleasantness ratings.

Social interactions, themselves, can act as rewards (Panksepp and Lahvis, 2017; Dölen et al., 2013; Hung et al., 2017). Access to social stimuli or social isolation both recruit the dopamine reward system (Gunaydin et al., 2014; Matthews et al., 2016; Tamir and Hughes, 2018). In the current study, we asked whether dopamine signaling during exposure to a performing conspecific could contribute to social learning, defined here as the acquisition or facilitation of new skills by observation or exposure to a conspecific performing a well-defined behavior (Carcea and Froemke, 2019; Paraouty et al., 2020). We previously reported that naïve gerbils acquire a sound discrimination task significantly faster when exposed for five days to a demonstrator that was performing the task, as compared to three different control groups (Paraouty et al., 2020). To test the hypothesis that social learning engages a dopamine-dependent reward signal that facilitates the subsequent acquisition of an auditory task, we used pharmacological loss- and gain-of-function manipulations of D1/D5 dopamine receptors during exposure sessions. The results suggest that dopaminergic signaling is both necessary and sufficient to facilitate social learning.

Results

Presence of an explicit reward improves social learning

Our first objective was to determine whether an explicit reward could facilitate social learning. As described previously (Paraouty et al., 2020), demonstrator gerbils were first trained by the experimenter to perform a Go-Nogo amplitude modulation (AM) rate discrimination task. Briefly, the demonstrators were placed on controlled food access and trained to initiate each trial by placing their nose in a nose port. The Go stimulus (12-Hz AM noise) indicated the presence of a food reward at the food tray, while the Nogo stimulus (4-Hz AM noise) signaled the absence of a food reward. During Go trials, responses were scored as a Hit when animals approached the food tray to obtain a food reward within a 5-second time window. If animals re-poked or did not respond during the 5-second time window following a Go stimulus, then it was scored a Miss. During Nogo trials, responses were scored as a False Alarm when animals incorrectly approached the food tray. If animals re-poked or did not respond during the 5-second time window following a Nogo stimulus, then it was scored a Correct Reject. The presentation of Go and Nogo trials were randomized to avoid animals developing a predictive strategy. A performance metric, d' prime (d') was calculated for each session by performing a z-transform of both Hit rate and False Alarm values: $d' = z(\text{Hit rate}) - z(\text{False Alarm rate})$. To qualify as a demonstrator, animals were required to perform > 80 Go trials and > 20 Nogo trials with a performance $d' > 1.5$.

Our previous results demonstrated that observation alone led to social learning (Paraouty et al., 2020), and we first replicated that finding. A naïve observer gerbil was placed adjacent to a previously-trained and performing demonstrator gerbil for 5 consecutive exposure sessions (Figure 1A, left). The demonstrator compartment was separated from the observer compartment by a transparent divider, and possessed a nose port and a food tray, thereby allowing the demonstrator gerbil to initiate and perform trials. The naïve observer gerbil had access to all sensory cues emanating from the demonstrator, and to the Go and Nogo sounds delivered above the test cage. During each exposure session, the naïve observer gerbil was exposed to a minimum

of 80 Go trials and 20 Nogo trials performed by the demonstrator. Following the fifth exposure session, the demonstrator was removed as well as the divider, and the naïve observer gerbil was permitted to practice the task on its own (Figure 1A, right). The sensitivity metric, d' , was computed for all sessions during which the naïve observer gerbil performed > 15 Nogo trials. On average, the naïve observer gerbils required 5.6 ± 0.35 days (mean $\pm$ standard error) to perform the task at a criterion d' of 1.5 (Figure 1C, black line). This result confirms our previous finding of social learning of a sound discrimination task (Paraouty et al., 2020) as compared to 3 control conditions: 1) naïve gerbils deprived of any prior exposure before performing the task, 2) naïve gerbils exposed to the test cage alone for 5 days prior to performing the task, and 3) naïve gerbils exposed to a non-performing demonstrator for 5 days prior to performing the task. The 3 control groups all took significantly longer to perform the task and reach the criterion d' of 1.5 as compared to the observer groups (see Figure 2 in Paraouty et al., 2020).

To test whether an explicit food reward could further enhance social learning, we next placed a food dispenser in the observation chamber (Figure 1B, left), and provided naïve observers with a food reward that was yoked to the demonstrator's performance during the five exposure sessions. In other words, a food pellet was delivered to both the demonstrator and the naïve observer when the demonstrator responded accurately on Go trials. The naïve observers in this case were also exposed to a minimum of 80 Go trials and 20 Nogo trials in each pairing session. On average, the naïve observer gerbils with an explicit yoked reward required 3.3 ± 0.21 days to reach the criterion d' (Figure 1C, orange line) which was significantly faster, as compared to observation alone (in black; Wilcoxon rank sum test, $X^2(1)=12.87$, $p=0.0003$). Therefore, an explicit food reward during the exposure sessions facilitates social learning.

Decreasing dopamine receptor signaling diminishes social learning

Next, we asked whether an intrinsic dopaminergic signal during the exposure sessions contributed to social learning. Prior to each exposure session, the naïve observer gerbils were briefly

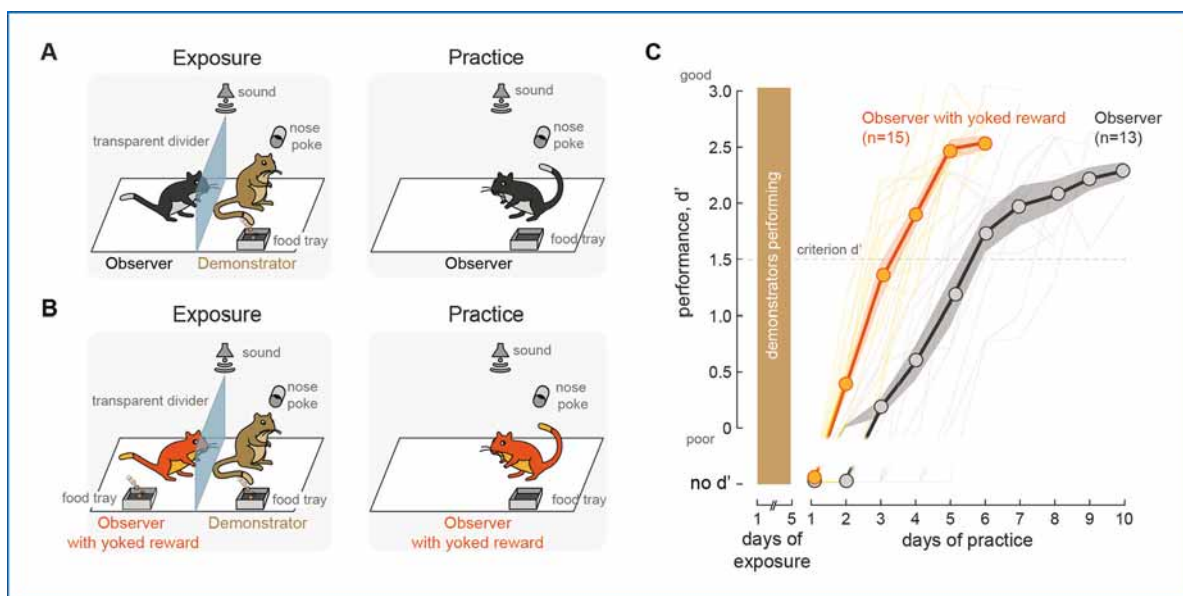


Figure 1 : Yoking food reward to an observer facilitates social learning. **A.** Replication of Figure 1 from Paraouty et al. (2020). Experimental Design. Left: Naïve observer gerbil (black) was separated from a performing demonstrator gerbil (brown) by a transparent divider. The demonstrator was previously trained by the experimenters to perform a Go-NoGo sound discrimination task. Right: Following five days of exposure to the performing demonstrator, the practice phase began during which the naïve observer gerbil was permitted to practice the task on its own. **B.** Experimental Design. Left: Yoked reward observer gerbil (orange) was separated from a performing demonstrator gerbil (brown) by a transparent divider. A food tray was also present in the observer's compartment, and the food reward of the demonstrator animal was yoked to that of the observer. Right: Practice session, similar to A (right). **C.** Individual (thin lines) and mean $\pm$ SEM (thick lines) performance d' values of the naïve observer gerbils during the practice sessions (with yoked reward in orange and without yoked reward in black). The performance sensitivity, d' was not calculated when the observers performed < 15 Nogo trials (no d').

anaesthetized with isoflurane and given an intra-peritoneal injection of a D1/D5 dopamine receptor antagonist, SCH-23390 (0.03 mg/kg, **Figure 2A**, left) or an injection of saline (**Figure 2B**, left). Animals were allowed to recover for 15-20 minutes before the exposure session began. Following the five days of exposure, the naïve observer animals were allowed to practice the task, and no further injections were delivered (**Figure 2A-B**, right). When D1/D5 receptors were blocked during the exposure sessions, naïve observer gerbils took significantly longer to reach the criterion performance, as compared to the saline-injected observer animals (**Figure 2C**; Wilcoxon rank sum test, $X^2(1)=13.81$, $p=0.0002$). The saline-injected animals did not differ significantly from the uninjected animals (from **Figure 1C**; Holm-Bonferroni-corrected post-hoc comparisons, $p=0.7805$), suggesting that saline injections did not influence the rate of task acquisition. Thus, a

decrease in tonic dopamine level during the exposure sessions led to a significant decrease in the subsequent rate of task acquisition.

We also tested whether a decrease in intrinsic dopaminergic signal could be compensated for by the presence of an external food reward during the exposure sessions. Two additional groups of naïve observer gerbils were briefly anaesthetized prior to each exposure session, and given an intra-peritoneal injection of a D1/D5 dopamine receptor antagonist, SCH-23390 (0.03 mg/kg, **Figure 2D**, left) or an injection of saline (**Figure 2E**, left). After recovery, both groups of naïve animals were provided with the exposure sessions, during which they received a food reward that was yoked to the demonstrator's performance. Following the five days of exposure, the yoked reward observer animals were allowed to practice the task, and no further injections were delivered (**Figure 2D-E**, right). Naïve observer gerbils took significantly

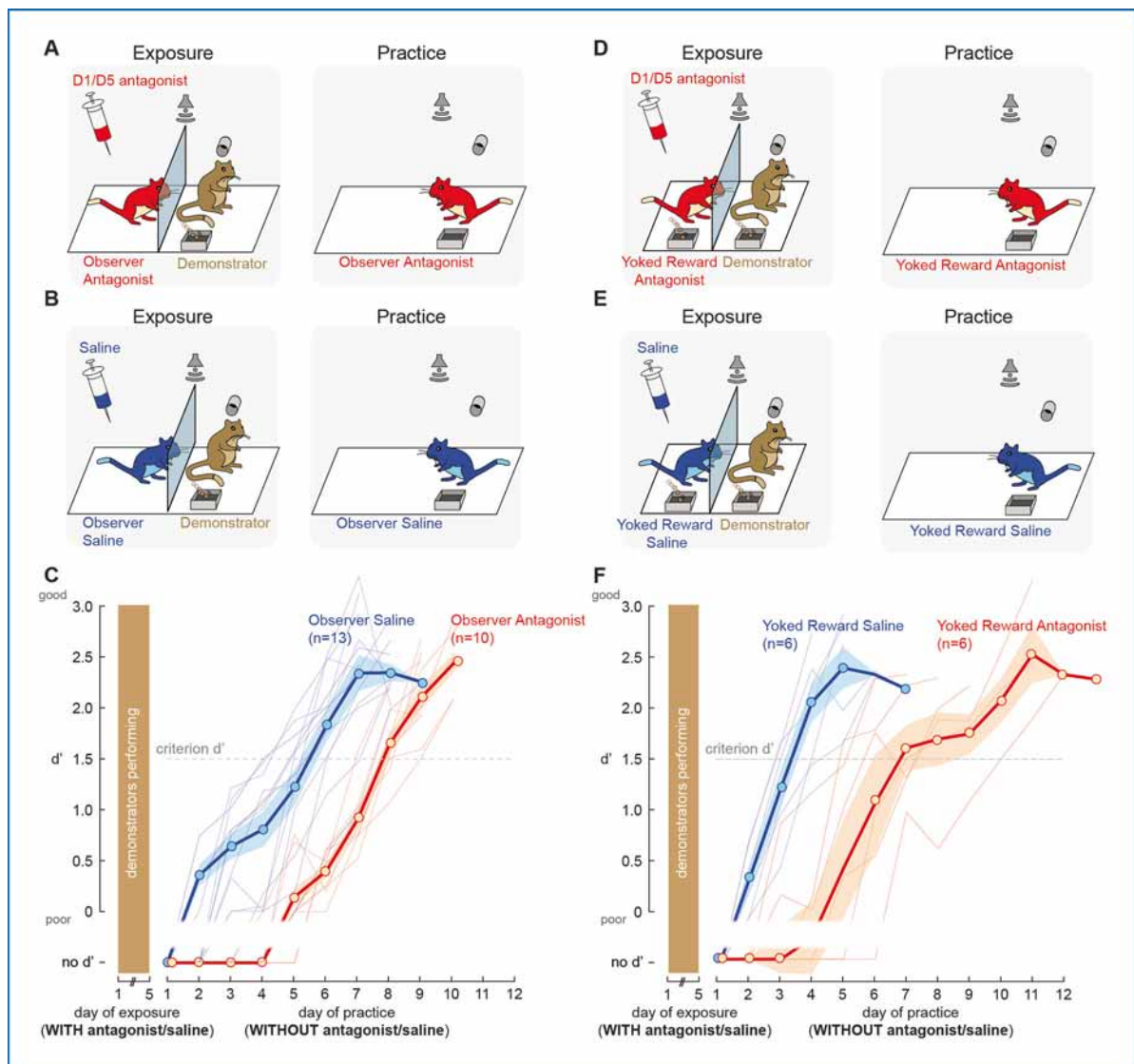


Figure 2 : Decrease of tonic dopamine level degrades social learning. **A.** Prior to each exposure session, the naïve observer gerbils were given an injection of a dopamine receptor antagonist. After 15-20 min of recovery, the exposure session began (left). No drug was injected during the practice sessions (right). **B.** Similar to A, except that saline was injected prior to each exposure session (left). No drug was injected during the practice sessions (right). **C.** The performance of the observer gerbils which received a dopamine antagonist (red) and those that received saline (blue) as a function of practice sessions. **D.** Prior to each exposure session, the yoked reward observer gerbils were given an injection of a dopamine receptor antagonist. After 15-20 min of recovery, the exposure session began (left). No drug was injected during the practice sessions (right). **E.** Similar to D, except that saline was injected prior to each exposure session (left). No drug was injected during the practice sessions (right). **F.** The performance of the yoked reward observer gerbils which received a dopamine antagonist (red) and those that received saline (blue) as a function of practice sessions.

longer to reach the criterion performance when D1/D5 receptors were blocked, despite the presence of the yoked food reward during exposure sessions, as compared to the saline-injected control group (Figure 2F; Wilcoxon rank sum test, $X^2(1)=8.67$, $p=0.0032$). In addition, the saline-injected animals did not differ significantly from the uninjected animals with the yoked reward (from **Figure 1C**; Holm-Bonferroni-corrected post-hoc comparisons, $p=0.8861$), suggesting that saline injections did not influence the rate of task acquisition. Thus, a decrease in intrinsic tonic dopamine level during the exposure sessions led to a significant decrease in the subsequent rate of task acquisition despite the presence of yoked food reward. Furthermore, comparison of both observers groups which received the dopamine antagonist revealed that observers with the yoked food reward did not perform significantly better than the one without the yoked food reward (Holm-Bonferroni-corrected post-hoc comparisons, $p=0.0807$). Together, these results suggest a crucial role of intrinsic dopamine signaling in social learning.

Increasing dopamine receptor signaling facilitates social learning

In order to test whether a high intrinsic dopamine level was enough to facilitate social learning, naïve observer animals received a D1/D5 dopamine receptor agonist during the observation sessions. Prior to each exposure session, naïve observer gerbils were briefly anaesthetized and given either an intra-peritoneal injection of a D1/D5 dopamine receptor agonist, SKF-38393 (5.0 mg/kg, **Figure 3A**, left) or an injection of saline (**Figure 3B**, left). Animals were allowed to recover for 15-20 minutes before the exposure session began. Following the five days of exposure, the animals were allowed to practice the task, and no further injections were delivered (**Figure 3A-B**, right). When D1/D5 receptors were activated during the exposure sessions, naïve observer gerbils subsequently learned the task significantly faster, as compared to a group of saline-injected animals (**Figure 3C**; Wilcoxon rank sum test, $X^2(1)=9.84$, $p=0.0017$). Thus, an increase in intrinsic dopamine signaling during the exposure sessions led to enhanced task acquisition during the subsequent practice sessions.

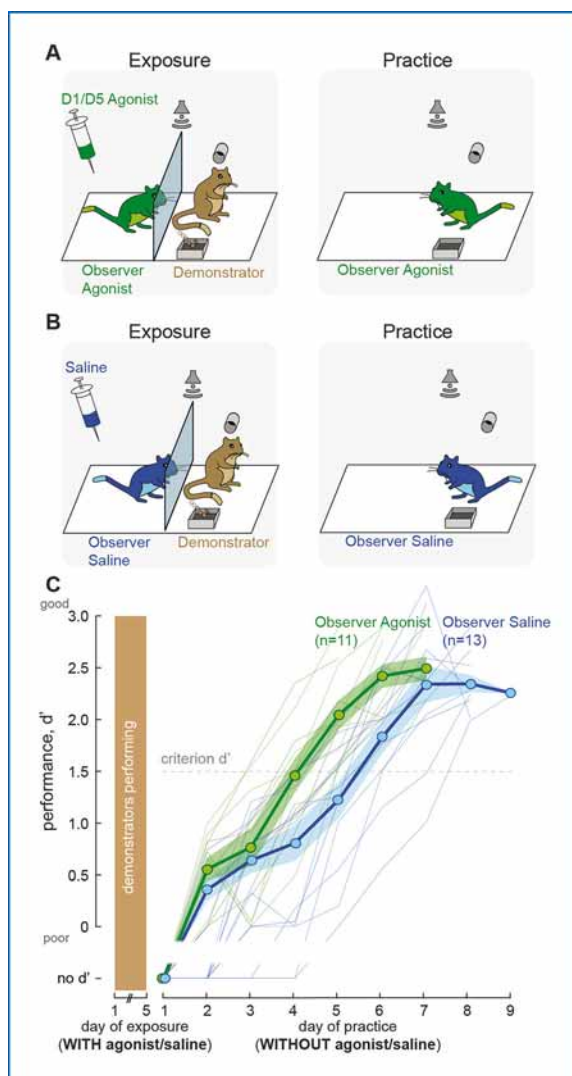


Figure 3 : Increase of tonic dopamine level enhances social learning. **A.** Prior to each exposure session, the naïve observer gerbils were given an injection of a dopamine receptor agonist. After 15-20 min of recovery, the exposure session began (left). No drug was injected during the practice sessions (right). **B.** Similar to A, except that saline was injected prior to each exposure session (left). No drug was injected during the practice sessions (right). **C.** The performance of the observer gerbils which received a dopamine agonist (green) and those that received saline (blue) as a function of practice sessions.

Discussion

Dopamine signaling plays a broad role in learning that results in acquisition of explicit rewards (review, Schultz, 2016), suggesting that it may play a general role in social forms of learning that do not yield an immediate reward. To test this idea, dopamine signaling was manipulated only during the periods of social exposure. We first established that an explicit food reward during social exposure could facilitate the subsequent rate of learning (**Figure 1**). We then tested whether a decrease in tonic dopamine signaling caused a reduction in social learning. We found that the rate of learning was significantly delayed when animals were treated with a D1/D5 receptor antagonist during social exposure (**Figure 2**). Finally, to test whether tonic dopamine signaling was sufficient to facilitate social learning, in the absence of any external reward, animals were treated with a D1/D5 receptor agonist during social exposure (**Figure 3**). This led to faster task learning, suggesting a role for dopaminergic signaling during social learning itself, which is distinct from any dopaminergic signaling that may occur while animals practice the task and begin to receive an explicit food reward. Overall, our current findings suggest that current theo-

“Overall, our current findings suggest that current theories of dopaminergic function can encompass learning paradigms in which explicit rewards and reward prediction errors are unavailable”

ries of dopaminergic function can encompass learning paradigms in which explicit rewards and reward prediction errors are unavailable.

The current results do not exclude the participation of other parallel neuromodulatory circuits. When learning from conspecifics, the observer's attentional and memory resources are focused on the demonstrator's exploration and performance of skilled behaviors (Hoppe and Laland, 2013). Therefore, it is likely that the cholinergic and noradrenergic systems play prominent roles in the modulation of attention, arousal, and memory formation (Hasselmo, 1999; Fitzpatrick et al., 2019). Moreover, social interactions during the exposure sessions likely engage oxytocin and serotonin signaling (Dölen et al., 2013). Ultimately, it will be necessary to assess the relative impact of each neuromodulatory circuit on the neural plasticity mechanisms that support social learning.

Acknowledgements

The author would like to thank the Fyssen Foundation for supporting this work, as well as Dan H. Sanes in whose lab this work was conducted.

D'un atelier à l'autre, entre matière et geste : approches des circulations des matières premières et des savoir-faire verriers dans l'Europe celtique (III^e -I^{er} siècle av. J.-C.).

Joëlle ROLLAND

Department of natural sciences and archaeometry, Institute of Archaeology, Czech Academy of Sciences.

Résumé

Témoin des bouleversements économiques que connaît le second âge du Fer européen, le verre est considéré aujourd'hui comme un matériau à même d'apporter une contribution majeure dans la reconstitution des réseaux d'échanges d'idées et de biens intra- et extra-européens. Le mobilier en verre issu de deux sites exceptionnels pour l'artisanat verrier celtique, Němčice et Staré Hradisko (Moravie, République tchèque), a fait l'objet d'analyses élémentaires visant à caractériser les compositions et l'origine géochimique des matériaux utilisés pour sa fabrication. Les résultats de l'étude apportent des données inédites et d'ampleur sur l'organisation des réseaux d'importation du verre en Europe depuis le Proche-Orient. L'étude technologique du mobilier permet de proposer des aires de diffusion restreintes de certains savoir-faire verriers et d'envisager leur partage sur le territoire européen.

Mots-clef

La Tène, artisanat du verre, savoir-faire, analyse des matériaux, réseaux d'échanges

From one workshop to another, between material and gesture: approaches to the circulation of glass-making raw materials and know-how in La Tène Europe (3rd-1st centuries BCE)

Summary

An indicator of the economic upheavals that occurred during the second Iron Age of Europe, today glass is considered as a material capable of making a major contribution in the reconstruction of exchange networks for goods and ideas both within Europe and between Europe and other regions. Elemental analyses have been carried out on glass artefacts from two sites with exceptional evidence for La Tène glass-working, namely Němčice and Staré Hradisko (Moravia, Czech Republic), with a view to characterising the compositions and geochemical origins of the materials used in their manufacture. The results of the study provide significant new data regarding the organization of networks for the importation of glass to Europe from the Near East. The technological study of the finds allows us to propose limited areas of diffusion for certain glass-working skills and to envisage the sharing of this know-how within Europe.

Keywords

La Tène, glass-working, know-how, skills, materials analysis, exchange networks

Introduction

En Europe continentale, le second âge du Fer européen est un moment de transformations économiques et sociales saisissantes. La mosaïque de peuples dits « celtiques », appartenant à la culture de La Tène, s'organise progressivement autour de centres urbains, où les activités marchandes, artisanales, religieuses et politiques se concentrent. Ce phénomène d'urbanisation s'associe à un renouvellement des échanges avec la Méditerranée, à l'apparition de la monnaie et à une intensification et une spécialisation des productions artisanales, dont celle du verre. À cette période, le verre est un matériau qui ne se travaille pas encore soufflé, mais par étirement ou filage pour produire principalement

des perles et de premiers récipients moulés. Au cours de la fin du ^{ve} siècle av. J.-C., un nouveau type de parure apparaît en Europe continentale : les bracelets en verre. Absents des autres territoires méditerranéens, les bracelets en verre constituent une innovation technologique discrète qui illustre un savoir-faire verrier unique et typiquement celtique, comme l'illustre la carte de répartition de ces objets (**Figure 1**).

Longtemps considérés comme des objets de pacotilles, babioles qui ne pouvaient être que féminines ou enfantines, les perles et les bracelets en verre de cette culture de La Tène furent principalement étudiés à travers leurs évolutions typologiques, mais le rôle social et économique de cet artisanat du verre au sein des premières agglomérations celtiques n'a que rarement été

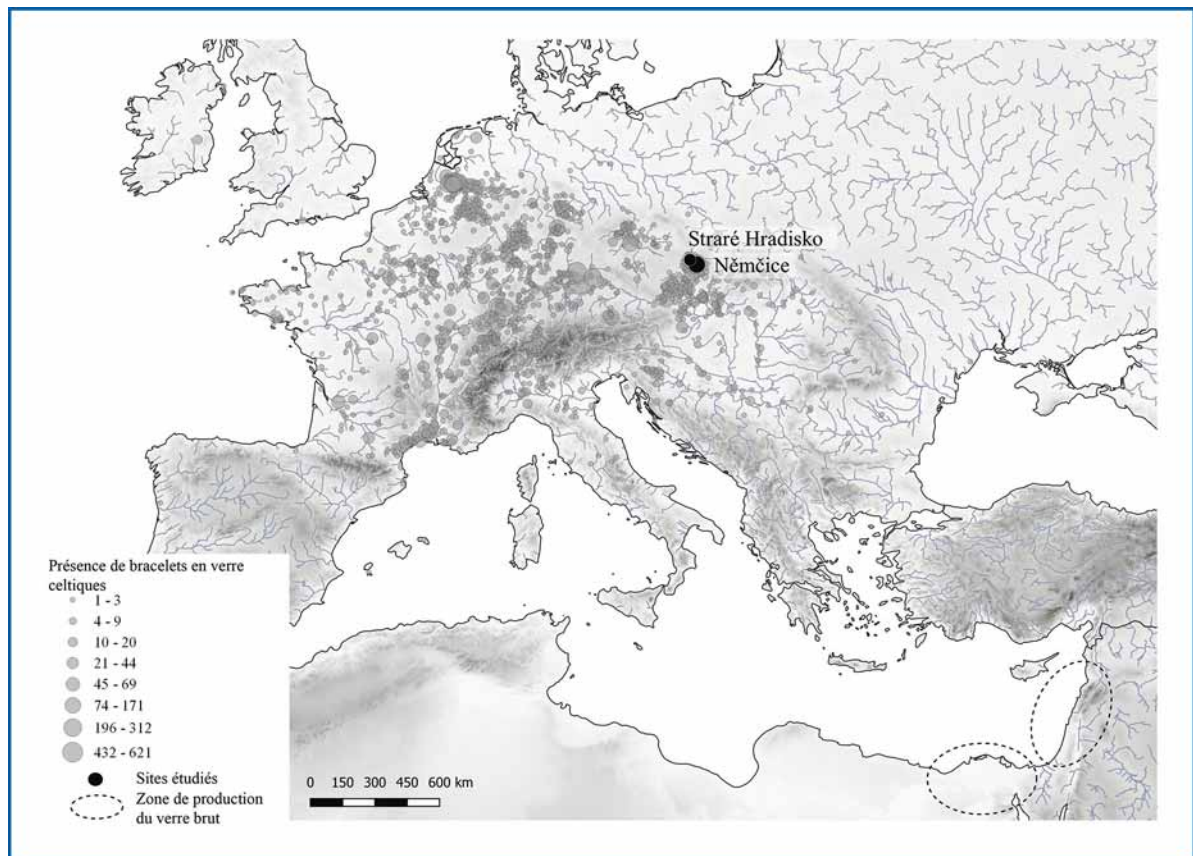


Figure 1 : Carte de répartition des bracelets en verre du second âge du Fer, sites étudiés et zones de production du verre brut.

abordé, tant cette matière fut, et est encore souvent, considéré comme un matériau secondaire. Pourtant, les études récentes ont mis en évidence toute la complexité du système de production de ces objets (Rolland, 2017a, 2020). L'ensemble des analyses de compositions des verres antiques réalisées depuis les années 1960 montrent que du VIII^e siècle av. J.-C. au IX^e siècle ap. J.-C. les verres utilisés par l'ensemble des verriers de l'Antiquité sont des verres calcosodiques, c'est-à-dire fabriqués à partir de soude minérale, le natron, dont les principales sources se trouvent en Égypte (Rehren and Freestone, 2015 ; Sayre and Smith, 1961). Ainsi, pour les populations de l'Europe celtique, comme pour leurs voisins de Méditerranée occidentale, le verre est un matériau exotique, importé d'Égypte et du Proche-Orient. La fabrication de parure celtique mobilise donc des réseaux d'échanges à longues distances et les compétences diplomatiques et politiques des élites celtiques et des acteurs marchands. Après l'importation du verre brut, la fabrication nécessite la mobilisation d'artisans spécialisés, au temps d'apprentissage long et qui développent des savoir-faire particuliers dans le domaine décoratif de ces objets comme le révèlent des travaux récents sur les techniques de fabrication (Rolland, 2021, 2020, 2018, 2017b ; Rolland and Clesse, 2014). Ce nouveau savoir-faire verrier semble se développer parallèlement au phénomène de concentration des populations, au sein des grandes agglomérations ouvertes.

C'est le cas en République tchèque. Positionnée stratégiquement sur la route de l'ambre reliant la Baltique à la Méditerranée, l'agglomération celtique de Némčice en Moravie a révélé en prospection un lot exceptionnel de 1 998 objets en verre celtiques, soit 730 perles, 534 bracelets et surtout 451 objets identifiés comme des perles ratées, déchets de verre ou fragments de verres

bruts (**Figure 1**). La typologie des objets trouvés sur le site permet de dater son occupation entre la seconde moitié du III^e siècle av. J.-C. et le début du dernier quart du II^e siècle av. J.-C. (La Tène C1-C2) (Venclová, 2016, 2009). L'occupation de la ville semble s'arrêter après cette date, alors qu'apparaît, 25 kilomètres au nord-est, la ville fortifiée de Staré Hradisko (Danielisová, 2013, 2010). Sur ce site, 475 objets en verre datés de la période allant de la fin du premier quart du II^e siècle av. J.-C. à la fin du I^{er} siècle av. J.-C., sont dénombrés : 105 bracelets, 292 perles, 25 fragments de verres bruts, 17 déchets ou fragments fondus et plusieurs fragments de récipients en verres moulés hellénistiques (La Tène C2-La Tène D) (Čížmář, 2003 ; Venclová, 2016).

Pour exploiter le potentiel informatif de ce matériau dans la reconstitution des phénomènes socio-économiques qui ont touché le second âge du Fer, et pour mieux comprendre la place du verre au sein des agglomérations ouvertes de cette période, le matériel des deux sites a été étudié sous des angles analytiques et techniques. En premier lieu, l'analyse élémentaire du mobilier des sites visait à identifier la nature des

“ Ainsi, au-delà des savoir-faire et des chaînes opératoires, ce sont des communautés de pratiques qui peuvent être identifiées, et par ailleurs, la possible circulation des savoir-faire et des idées entre ces différentes communautés. Ainsi, de la matière au geste, ce travail cherche à exploiter le potentiel informatif du verre pour modéliser les réseaux d'échanges de la matière première et des savoir-faire verriers au sein des territoires laténiens. ”

matières premières employées en Europe centrale et à les comparer à celles reconnues en Europe de l'Ouest. L'objectif était ainsi d'interroger la place de ces sites dans le réseau d'importation des verres bruts et de documenter ainsi l'organisation des réseaux de verres bruts provenant du Proche-Orient à l'échelle de l'Europe laténienne. Les populations de l'Europe de l'Ouest et d'Europe Centrale laténienne eurent-elles accès aux mêmes réseaux d'importation des verres bruts ? Existe-t-il des différences chronologiques ou géographiques dans cette accessibilité aux réseaux d'importation de verre brut ? En second lieu, une approche anthropologique des techniques (Roux, 2010) de fabrication des objets de Némčice et Staré Hradisko a été développée. Elle

permet d'identifier les gestes utilisés pour produire différents types d'objets et, avec eux, les différents savoir-faire développés par les artisans. Ces savoir-faire, et l'action qu'ils impliquent sur la matière, sont relatifs aux sociétés dans lesquelles ils se sont développés et du groupe dans lesquels ils ont évolué. L'expertise technique induit ainsi le partage du savoir-faire au sein d'une communauté, elle implique des apprentissages et des possibilités d'innovation qui sont elles aussi régies ou contraintes par cette communauté (Latour et al., 1994). De plus, au cours de l'apprentissage, les gestes appris se transforment en habitudes motrices qui vont être partagées de génération en génération au sein du groupe et dans un périmètre géographique restreint. Ainsi, au-delà des savoir-faire et des chaînes opératoires, ce sont des communautés de pratiques qui peuvent être identifiées, et par ailleurs, la possible circulation des savoir-faire et des idées entre ces différentes communautés. Ainsi, de la matière au geste, ce travail cherche à

exploiter le potentiel informatif du verre pour modéliser les réseaux d'échanges de la matière première et des savoir-faire verriers au sein des territoires laténiens.

De l'Orient à l'Europe centrale : nouveaux éléments dans la reconstitution des réseaux de circulation du verre à l'âge du Fer

Matériel et méthodes

Deux cent deux des 2023 objets provenant du site de Némčice ont été sélectionnés dans les réserves du Musée National de Brno pour analyses par spectrométrie de masse à plasma avec prélèvement par ablation laser (LA-ICP-MS). Il s'agit de 177 fragments de bracelets, d'un fragment de bague et de 25 fragments de déchets ou de verre bruts. Excellents marqueurs chronologiques et représentant une production spécifique, les 177 bracelets en verre ont été sélectionnés de façon privilégiée face aux perles, et selon leur typologie pour couvrir toute la période de production du site (**Figure 2**). Un échantillon de



Figure 2 : Échantillon des types de bracelets en verre provenant du site de Némčice analysés.

25 fragments de blocs de verre brut ou verre fondu provenant du site de Staré Hradisko a été sélectionné pour analyse. Cela représente 58 % des verres bruts et déchets de production retrouvés sur le site.

Ce total de 227 objets a été analysé au Centre Ernest-Babelon de l'Institut de Recherches sur les Archéomatériaux (UMR 5060 IRAMAT, CNRS/Université d'Orléans) par LA-ICP-MS. Les objets sont placés dans une cellule de quartz et des micro-prélèvements, invisibles à l'œil nu, sont effectués par un rayon laser (diamètre inférieur à 0,10 mm). La matière prélevée est transportée par un flux gazeux d'argon vers une torche à plasma (8 000° C) où elle est dissociée et ionisée. Les différents constituants du verre sont alors séparés, selon leur rapport masse/charge, et quantifiés par un détecteur électronique (Gratuze, 2016, 2013).

Les données obtenues permettent de classer les verres selon des groupes de compositions. Ces groupes expriment les recettes de verre utilisées par les producteurs d'Orient, c'est-à-dire l'association sur le temps long de matières premières identiques. Ils reflètent des traditions techniques et leurs évolutions. Des analyses factorielles des correspondances (AFC) réalisées sur les données analytiques et les données typologiques ont permis, en croisant ces sources d'informations, d'étudier la façon dont a évolué l'utilisation des différents groupes de compositions.

Résultats

Sur l'ensemble des verres analysés, six fragments de verres bruts incolores ou verts issus du site de Staré Hradisko, et un verre incolore issu de Némčice ont des teneurs en soude (Na_2O), en potasse (K_2O), en chlore (Cl), en titane (Ti) indiquant des verres de composition modernes, ils ont donc été exclus du corpus. Dans leurs teneurs en éléments majeurs et traces, les analyses des 221 autres verres présentent toutes les caractéristiques des verres produits au cours du second âge du Fer. Tout d'abord, leurs compositions indiquent qu'ils ont été fabriqués à partir d'un verre calco-sodique à fondant d'origine minérale, le natron (Tableau 1). L'exploitation du natron (carbonate de sodium) se fait en Égypte, sur les bords de lacs salins ou au sein d'anciens lacs asséchés probablement dans la région du Wadi Natrum. Les verres calco-sodique fabriqués avec du natron se retrouvent en

Europe du VIII^e av. J.-C. au IX^e siècle ap. J.-C. (Picon and Vichy, 2003). Ce sont ces verres au natron qui sont utilisés pour la production de bracelets et de perles en verre au second âge du Fer en Europe.

Au sein de cette grande famille de verres, qui présente une composition chimique moyenne relativement homogène sur près de deux millénaires, plusieurs sous-groupes se distinguent par l'emploi de matières premières d'origines différentes ou par des changements de recettes de coloration.

Tableau 1 : Teneurs moyennes en éléments principaux des verres du corpus indiquant leur fabrication à partir d'une soude minérale

Soude (Na_2O)	Potasse (K_2O)	Magnésie (MgO)	Chaux (CaO)	Alumine (Al_2O_3)
14,23 % (5,47 et 19,82 %]	0,84 % [0,15 et 7,31 %]	0,49 % [0,20 et 1,45 %]	0,49 % [0,20 et 1,45 %]	1,99 % [0,61 et 5,88 %]

Dans les verres de Némčice et de Staré Hradisko, deux origines des sables utilisés pour la production des verres sont perceptibles à travers l'observation des teneurs en strontium, zirconium et calcium (**Figure 1** et **Figure 3**). Les verres du corpus caractérisés par de fortes teneurs en oxydes de zirconium associées à de faibles teneurs en oxydes de strontium sont caractéristiques des verres produits avec des sables égyptiens. Les verres du corpus caractérisés par de fortes teneurs en oxydes de strontium associées à de faibles teneurs en oxydes de zirconium sont caractéristiques des verres fabriqués à partir de sables syro-palestiniens (Nenna and Gratuze, 2009 ; Rolland, 2017a). Cette distinction dans les sables utilisés est désormais bien connue dans les verres laténiens. Les verres fabriqués à partir de sables égyptiens aux fortes teneurs en zirconium sont principalement utilisés pour la production d'objets datés du début de La Tène au début du II^e siècle av. J.-C. Les verres syro-palestiniens aux fortes teneurs en strontium sont utilisés par les verriers celtiques pour produire des objets entre ce début du II^e siècle av. J.-C. et la fin I^{er} siècle av. J.-C. (Březinová et al., 2013 ; Gebhard, 2010 ; Karwowski, 2006, 2004a ; Rolland, 2021, 2017a).

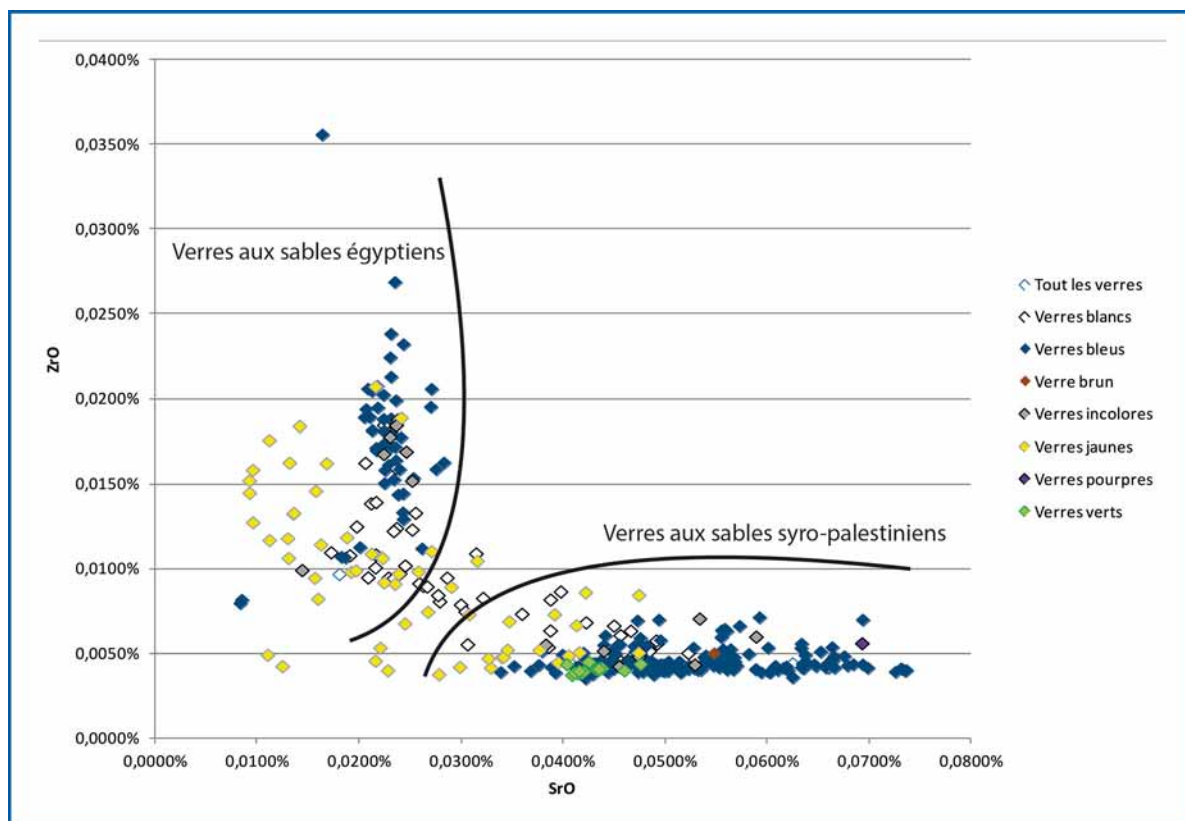


Figure 3 : Teneurs en Sr O vs Zr O dans les verres de Némčice et Staré Hradisko analysés.

Le diagramme ZrO_2/SrO (Figure 3) permet d'observer que dans les verres bleus, ces deux groupes sont bien distincts, alors que de nombreux verres jaunes et blancs montrent des teneurs moyennes entre les deux groupes. Cela illustre des pratiques de mélanges de verres d'origines distinctes par les verriers au sein d'un même creuset. Il faut également prendre en compte dans la lecture des graphiques que les verres jaunes furent colorés avec des stannate de plomb ou des antimonates de plomb et présentent toutes des teneurs en plomb particulièrement importantes comprises entre 6,5 et 36,5 %. Par rapport aux autres verres, les teneurs exprimées en pourcentages d'éléments principaux sont donc plus faibles.

Au sein de ces deux groupes de compositions, opposant verres fabriqués à partir de sables égyptiens et fabriqués à partir de sables syro-palestiniens, des sous-groupes se distinguent.

Deux groupes de compositions peuvent être isolés dans les verres aux sables d'origines égyptiennes (Tableau 2). Le premier groupe de verre

égyptien (EG1) se distingue par les teneurs en alumine les plus faibles du corpus et de très faibles teneurs en manganèse (Figures 4 et 5). Appartiennent à ce groupe 80 verres (42 verres bleus, 13 blancs, 4 incolores, 21 jaunes) appartenant à 59 objets du site de Némčice. Le deuxième groupe de verres égyptiens se caractérise par les teneurs en alumine particulièrement élevées qui se corrélient avec des teneurs en titane et des teneurs en manganèses très faibles. Appartiennent à ce groupe 10 verres (5 verres bleus,

Tableau 2 : Teneurs moyennes en éléments principaux et traces des verres du corpus fabriqués à partir de sables égyptiens

	Zirconium ZrO_2	Strontium SrO	Alumine Al_2O_3	Manganèse MnO	Titane/Ti O_2
EG1	[82ppm et 269ppm]	< 300ppm [93ppm et 289ppm]	< 1,23 %	[0,007 % et 0,021 %]	[0,06 % et 0,12 %]
EG2	[82ppm et 356ppm]	< 300ppm [165ppm et 272ppm]	[3,4 % et 5,8 %] moyenne : 4,41 %	[0,013 % et 0,048 %]	[0,90 % et 0,29 %]

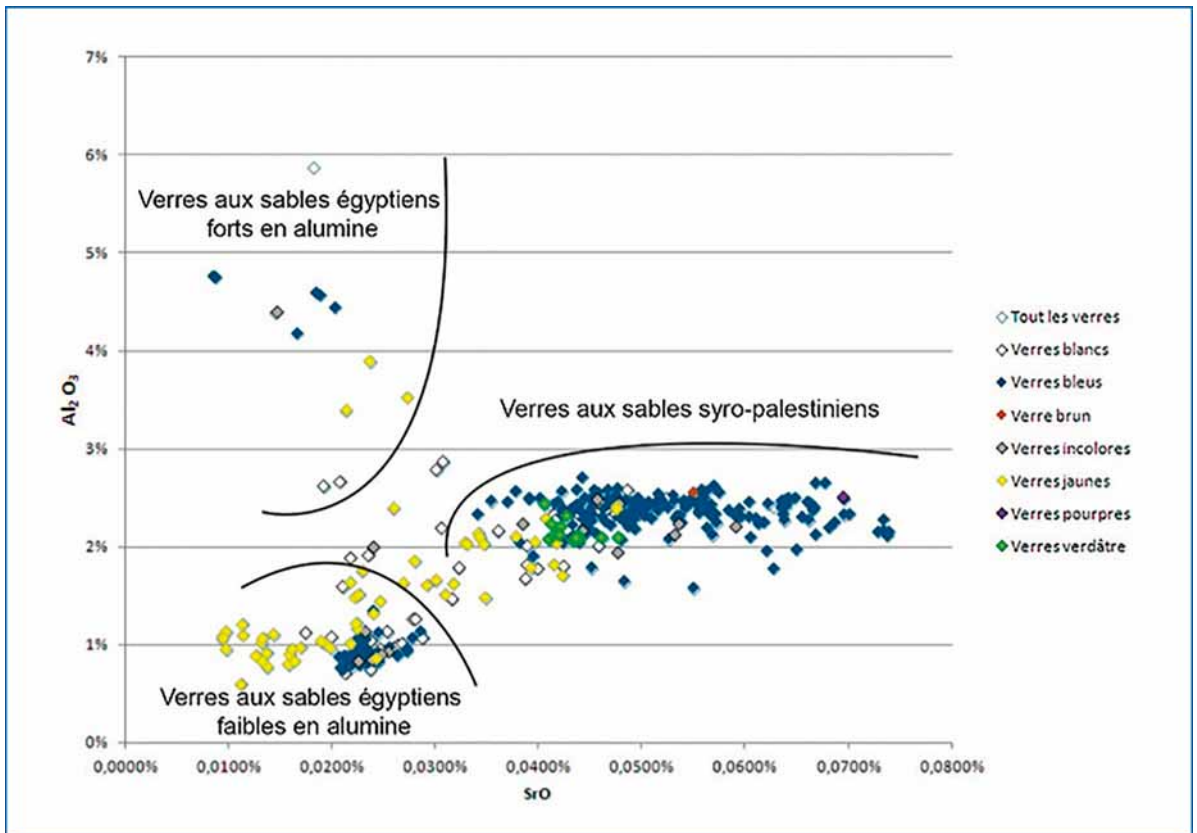


Figure 4 : Teneurs en Al vs Sr dans les verres de Némčice et Staré Hradisko analysés.

2 incolore, 3 jaunes) de 10 objets découverts sur le site de Némčice.

Dans les verres d'origines syro-palestiniennes, on distingue quatre groupes de compositions. Le premier se caractérise par de faibles teneurs en manganèse (SP2) (**Figure 5**), une caractéristique commune avec les deux groupes de verres égyptiens. Selon Robert Brill, les sables de la rivière du Bélus utilisés pour la fabrication des verres, et plus largement de la région syro-palestinienne, devraient avoir moins de 0,03 % de Mn si celui-ci était apporté naturellement uniquement par les sables (Brill, 1988 ; Vichy et al., 2002). Appartiennent à ce groupe de verres syro-palestiniens faibles en manganèse 46 verres (21 verres bleus, 1 incolore, 9 jaunes, 14 blancs, 1 ambre) appartenant à 38 objets découverts sur le site de Némčice. Les autres groupes syro-palestiniens se distinguent par des ajouts volontaires en manganèse. Le manganèse est un élément qui permet de mieux contrôler la coloration du verre en empê-

chant les oxydes métalliques naturellement présents dans les verres de colorer naturellement les verres. L'ajout volontaire de manganèse semble apparaître dans le début du deuxième siècle av. J.-C., les groupes de verres fabriqués à partir de sables égyptiens et syro-palestinien et faibles en manganèse marquent en effet les productions dont la typologie est antérieures à cette période (Gebhard, 2010 ; Huisman et al., 2017 ; Panighello et al., 2012 ; Rolland, 2017a).

Dans le corpus, les 189 verres analysés restant (pour 162 objets en verres) sont des verres fabriqués avec des sables d'origines syro-palestiniennes et aux fortes teneurs en manganèse (MnO). Selon leurs teneurs moyennes en chaux (Ca O), en alumine (Al_2O_3), en baryum (Ba) en manganèse (Mn O) et en magnésium (Mg), et strontium (Sr), les compositions de ces verres peuvent être divisées en plusieurs sous-groupes, indiquant l'utilisation de matière première différente (Tableau 3).

Tableau 3 : Teneurs moyennes en éléments principaux et traces des verres du corpus fabriqués à partir de sables syro-palestiniens

	Zirconium ZrO ₂	Strontium SrO	Chaux CaO	Alumine Al ₂ O ₃	Manganèse MnO	Magnésium MgO	Baryum Ba
SP1	< 110 [35ppm et 89ppm]	[291ppm et 700ppm]	[4,75 % et 9,88 %] Moyenne : 7,34 %	[1,49 % et 2,72 %] Moyenne : 2,25 %	[0,05 % et 1,56 %]	[0,29 % et 1 %]	[0,01 et 0,03]
SP2 Faible manganèse	< 110 [37ppm et 102ppm]	[229ppm et 695ppm]	[4 % et 9,9 %]	[3,4 % et 5,8 %] Moyenne : 4,41 %	< 0,03 % [0,008 % et 0,03 %]	[0,2 et 0,9 %]	[0,01 % et 0,02 %]
SP1 A Fort Baryum	[39ppm et 86ppm]	[340ppm et 665ppm]	[5 % et 9 %]	[1,6 % et 2,6 %]	[0,1 et 2,7]	[0,3% et 0,8%]	[0,03 % et 0,15 %]
SP1 B Fort Mn et Mg	[40ppm et 48ppm]	[554ppm et 732ppm]	[7 % et 10 %]	[2,2 % et 2,6 %]	[0,4 et 1,6]	[0,7 % et 1,45 %]	[0,020 % et 0,027]

Typologies et compositions

Lorsque l'on observe les liens entre la typologie des bracelets en verre de Nēmčice et les groupes de compositions identifiés, on observe des liens très nets entre certains types d'objets et certains groupes de compositions identifiés. Ces liens reflètent l'évolution chronologique de l'utilisation des différents types de verre dans la production de Nēmčice. Ainsi, tous les types les plus précoces, caractéristiques du III^e siècle av. J.-C., sont fabriqués avec des verres égyptiens, tandis que les verres syro-palestiniens forts en manganèse sont utilisés pour la production d'objets dont la datation est caractéristique de la première moitié du II^e siècle av. J.-C.

Des compositions et des réseaux d'importation du verre identiques en Europe centrale et en Europe de l'Ouest à l'âge du Fer

Ce programme d'analyses d'ampleur a permis de caractériser les compositions utilisées sur le site Nēmčice et pour partie de Staré Hradisko. De manière remarquable, il apparaît que ces groupes de compositions sont tout à fait comparables à ceux identifiés dans les verres de la culture laténienne retrouvés sur le territoire français pour les périodes du III^e au I^{er} siècle av. J.-C. (Rolland, 2017a). De façon tout à fait inédite, les analyses réalisées sur les verres de Nēmčice et de Staré Hradisko montrent que les mêmes types de composition circulent, à la même période, entre L'Europe centrale et l'ouest de l'Europe. Cela témoigne d'une accessibilité aux mêmes réseaux

d'importation du verre entre l'Europe centrale et l'Europe de l'Ouest. Cependant, la présence statistiquement importante des verres syro-palestiniens forts en baryum (Tableau 2) pourrait indiquer l'accès privilégié en Europe Centrale à cette matière première particulière et devra être interrogée plus amplement dans le futur, notamment par l'augmentation des corpus étudiés.

Nouvelles approches des savoir-faire verriers laténiens : des gestes aux communautés de pratique

Identifier les gestes derrière les objets

Le matériel de Nēmčice et de Staré Hradisko et sa typologie ont été publiés récemment (Venclová, 2016, 2009) mais les techniques de fabrication utilisées sur le site n'ont que peu été abordées. Pourtant, l'évolution des savoir-faire et des processus cognitifs impliqués dans cet artisanat du verre est déterminée par le contexte politique, social, économique et culturel dans laquelle ils se développent. C'est à la fois la demande en parures en verre mais aussi le degré de liberté des artisans et les éventuels contrôles ou contraintes exercés sur la production que ce contexte sociétal peut conditionner. À travers leurs actions, les artisans verriers celtes exprimaient à la fois ce qu'ils ont appris de la société, leurs normes sociales, mais aussi leurs propres savoir-faire, leurs compétences, leurs particularités et leurs statuts (Pigeot 2011).

Les expérimentations menées depuis 2009 sur les techniques de fabrication et de décoration des

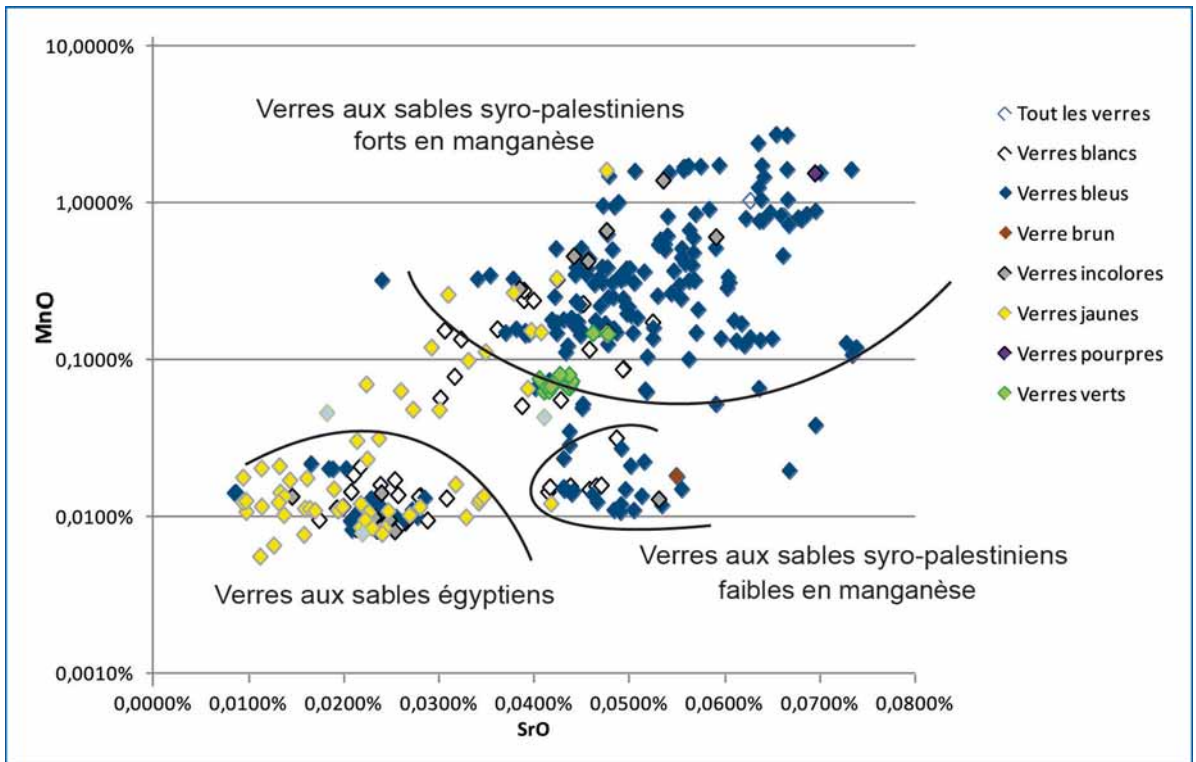


Figure 5 : Teneurs en Mn vs Sr dans les verres de Némčice et Staré Hradisko analysés.

bracelets en verre laténiens ont permis de retracer les différentes chaînes opératoires et avec elles les savoir-faire nécessaires à la fabrication des différents types (Rolland and Clesse, 2014 ; Rolland, 2017a, 2020). Elles ont mis en évidence que toute une mémoire procédurale doit être acquise pour chaque type de décoration, grâce à des processus cognitifs d'apprentissage, d'entretien et de développement. Pour chaque type de décor, de nouveaux gestes ont été inventés, développés et entretenus par les artisans, et tous ne sont probablement pas maîtrisés par l'ensemble des groupes verriers du monde celtique. En identifiant les savoir-faire exprimés sur les sites d'ateliers, comme ceux de Moravie, il devient possible d'approcher la transmission des gestes entre groupes d'artisans.

Savoir-faire et traditions techniques verrière en Europe celtique : premières identifications de communautés de pratiques au sein du territoire européen

Grâce à cette nouvelle grille de lecture technique des processus de décoration des bracelets en verre celtique, il a été possible de classer les types

d'objets présents sur les sites de Némčice et Staré Hradisko en fonction des savoir-faire investis. Si la production du site de Némčice est datée du troisième et deuxième siècle av. J.-C. (du LTC2/LTC1 au LTC2), celle du site de Staré Hradisko se place dans la période du deuxième et premier siècle av. J.-C. (du LTC2 au LTD) (Venclová, 2016). De façon remarquable, l'approche technologique des objets des sites de Némčice et Staré Hradisko montre que les traditions techniques qui se reflètent dans le matériel de ces deux sites sont particulièrement proches : pour la période du LTC2 les deux sites partagent les mêmes savoir-faire décoratifs dans la production de bracelets en verre (**Figure 6**). Cette continuité temporelle entre les deux ateliers, et la présence de traditions techniques identiques montrent des liens entre les deux ateliers. Ce que nous savons de la relation et du rôle économiques de ces sites au sein de cette région semble confirmer cette hypothèse. Tournée vers les territoires actuels de la Slovaquie et l'Italie du Nord, l'agglomération artisanale ouverte de Némčice serait remplacée, dans la fin du II^e siècle av. J.-C., par la ville fortifiée de Staré Hradisko, distant d'une trentaine de

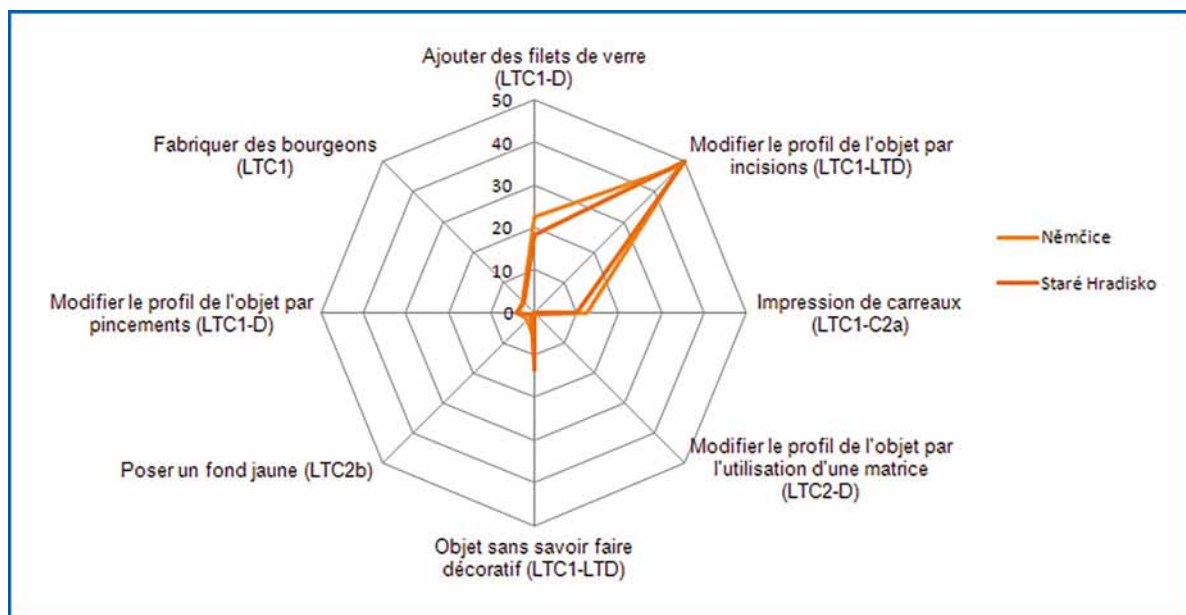


Figure 6 : Graphique en radar illustrant les savoir-faire décoratifs exprimés sur les sites d'ateliers présumés de Némčice et Staré Hradisko, les savoir-faire sont exprimés en pourcentage par site, selon le décompte des objets.

kilomètres (Danielisová, 2013, 2010). L'atelier verrier de Staré Hradisko pourrait donc remplacer celui de Némčice dans une logique de déplacement des artisans, d'échanges des savoir-faire ou de remplacement de l'atelier initial.

Lorsque l'on observe les savoir-faire maîtrisés dans les autres sites supposés producteurs d'Europe, on réalise que les traditions techniques exprimées dans les objets de Némčice et Staré Hradisko se retrouvent dans le mobilier d'une aire géographique plus grande : celle du Moyen Danube, qui s'étend de l'est de la Bavière allemande (sites probablement producteurs de Manching, Berching Pollantern et Eggfling, **Figure 7** en vert), au sud de la Slovaquie et englobe l'Autriche du sud du Danube (site probablement producteur de Dürnberg et/ou Kappeln, **Figure 7** en violet), la Bohême (site de Stradonice) et la Moravie où se situent les deux sites (**Figure 7** en orange). Les techniques communes utilisées dans cette région ne sont pas uniquement le résultat d'une expansion de la production verrière, ou d'échanges et de copies d'objets identitaires : les objets produits dans la région sont aussi le résultat d'une tradition technique partagée et d'échanges de savoir-faire privilégiés entre les artisans de cette zone qui pourrait constituer une communauté de pratiques.

Cependant, dans cet ensemble on remarque que les sites proposés comme producteurs de l'ouest du Moyen Danube (Manching, Berching Pollantern et Eggfling (Allemagne)), connaissent également des savoir-faire décoratifs typiques des périodes du LTC2 et du LTD qui n'apparaissent pas maîtrisés sur les sites de Némčice et Staré Hradisko (**Figure 7**). Il s'agit des savoir-faire consistant à modifier le profil de l'anneau avec une matrice, permettant la création d'objets au profil en V, et de ceux permettant la réalisation de bracelets et de perles en verre à fond jaune. Très peu représentés dans le mobilier de l'est du Moyen Danube, ces savoir-faire sont utilisés pour la production de très nombreux objets retrouvés dans les zones ateliers présumées de Suisse et de la région du Rhône (ceux de la région de Bâle (Suisse), Breisach-Hochstetten et Kirchzarten (Allemagne) **Figure 7** en bleu). La production d'objets nécessitant une modification du profil de la perle est particulièrement importante dans ces zones ateliers et pourrait caractériser la tradition technique de cette zone à la période de la fin du LTC2 et du LTD. La présence d'objets illustrant l'utilisation de ces techniques dans la zone est du Moyen Danube est donc probablement à interpréter désormais comme le résultat d'importations. Entre cette zone suisse et les ateliers de l'est, la zone allemande pourrait bénéficier de sa

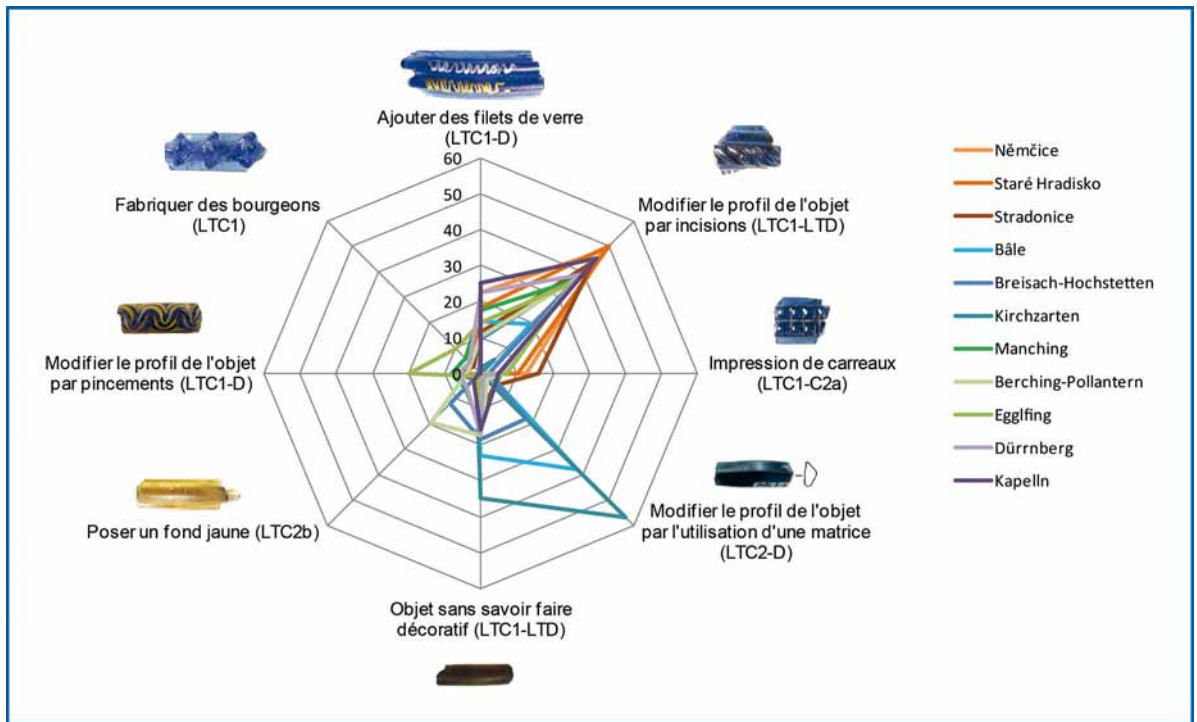


Figure 7 : Graphique en radar illustrant les savoir-faire présents dans les objets de différents sites présumés ateliers. Les savoir-faire sont exprimés en pourcentage par site, selon le décompte des objets (d'après Venclová, 1985 ; Gebhard, 1989 ; Kaenel, 1990 ; Venclová, 1990 ; Uenze, 2000 ; Brand, 2002 ; Karwowski, 2004b, 2004a ; Stork, 2007 ; Rolland, 2017a).

position centrale dans cet ensemble de réseaux de savoir-faire verriers.

Ainsi, avec cette première approche sociocognitive des traditions techniques verrière, des oppositions spatiales dans les savoir-faire connus sur les sites producteurs semblent se dessiner au sein d'un réseau d'échange européen. À terme, cette méthode permettra de modéliser les différentes communautés de pratiques verrières dans l'Europe du second âge du Fer et de reconstituer dans le temps et dans l'espace les réseaux de circulation de ces savoir-faire verriers.

Conclusion

De la matière au geste, cette étude a permis pour la première fois de documenter à l'échelle de l'Europe, les réseaux d'importation du verre brut et de circulations des savoir-faire verriers. Basée sur les analyses de composition et sur les aspects techniques et typologiques cette approche apporte un accès inédit aux trajectoires des gestes transmis entre individus et groupes sociaux à l'échelle du territoire européen du second âge du Fer. Mais en reconstituant progressivement la

circulation des biens et des idées qui s'organisent autour du verre, ce sont surtout les réseaux mobilisés par les élites celtiques dans une économie de biens uniquement dédiés à l'ostentation que nous approchons, et avec eux l'organisation hiérarchisée des premiers états celtiques, de leurs territoires et de leurs sociétés. Il conviendra de développer à l'avenir cette approche pluridisciplinaire et multiscalaire des ateliers de verriers celtiques tout en interrogeant de nouveau ce lien entre le développement des premières agglomérations celtiques et de leurs ateliers verrier.

Remerciements

Nous remercions ici chaleureusement Natalie Venclová et Alžběta Danielisová pour leur accompagnement dans ce travail. Nos remerciements vont également à Jana Čížmářová, Mgr. Jiří Mitáček, et toutes les équipes du Moravské zemské muzeum ainsi que le Ministère de la Culture tchèque qui ont permis le déplacement et l'emprunt de ce matériel pour analyse. Ce travail n'aurait pu être réalisé sans Bernard Gratuze, Directeur de recherche au CNRS à l'UMR

5060 Iramat/Ceb qui a accepté et réalisé avec nous la conduite de ces analyses. Cette étude a été réalisée dans le cadre d'un post-doctorat de la Fondation Fyssen et également supportée par le projet Nr. 18-20096S 'Mobility of materials and life cycles of artefacts: archaeometry of metals and glass of the La Tène and Early Roman period' of the Grant Agency of the Czech Republic.

Bibliographie

- Brand, C., 2002. Graphitton und Glass vom Dürrnberg, in: Dobiat, C., Sievers, S., Stöllner, T., Philipps-Universität. (Eds.), Dürrnberg und Manching: Wirtschaftsarchäologie im ostkel-tischen Raum, Kolloquien zur Vor- und Frühge-schichte, Römisch-Germanische Kommission, Frankfurt A.M.. - Bonn: R. Habelt, 1997-. R. Habelt, Bonn, Allemagne.
- Březinová, G., Venclová, N., Frána, J., Fikrle, M., 2013. Early blue glass bracelets in the middle Danube region. *Slovenská archeológia* (Slovak Archaeology) 61, 107–202.
- Brill, R.H., 1988. Scientific Investigations of the Jalame Glass and Related Finds, in: Excava-tions at Jalame: site of a glass factory in late Roman Palestine. University of Missouri Press, Columbia, Etats-Unis d'Amérique.
- Čizmář, M., 2003. Keltisches Oppidum Staré Hradisko, Olomouc. ed, Archeologické památky střední moravy. Gloria.
- Danielisová, A., 2013. The "Boii" and Mora-via—the same but different. Boier zwischen Real-ität und Fiktion. Akten des Internationalen Kol-loquiums in Český Krumlov vom 14., 11.
- Danielisová, A., 2010. The Role of the Oppida as Regional Centers Within Late Iron Age Central Europe, in: Praktische Funktion, Gesellschaftliche Bedeutung Und Symbolischer Sinn Der Frühgeschichtlichen Zentralorte in Mit-teleuropa, Studien Zur Archäologie Europas. Bonn, pp. 165–182.
- Gebhard, R., 2010. Celtic Glass, in: Zorn, B., Hilgner, A. (Eds.), Glass along the Silk Road from 200 BC to AD 1000: International Conference within the Scope of the "Sino-German Project on Cultural Heritage Preservation" of the RGZM and the Shaanxi Provincial Institute of Archaeo-logy, December 11th-12th, 2008. Verlag des Römisch-Germanischen Zentralmuseums, Mainz.
- Gebhard, R., 1989. Der Glasschmuck aus dem Oppidum von Manching, Die Ausgrabungen in Manching. F. Steiner Verl, Stuttgart.
- Gratuze, B., 2013. Glass Characterisation Using Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry Methods, in: Jans-sens, K. (Ed.), Modern Methods for Analysing Archaeological and Historical Glass. John Wiley & Sons Ltd, pp. 201–234.
- Huisman, D.J., van der Laan, J., Davies, G.R., van Os, B.J.H., Roymans, N., Fermin, B., Karwowski, M., 2017. Purple haze: Combined geochemical and Pb-Sr isotope constraints on colourants in Celtic glass. *Journal of Archaeological Science* 81, 59–78.
- Kaenel, G., 1990. Recherches sur la période de La Tène en Suisse occidentale analyse des sépultures, Cahiers d'archéologie romande. Bibliothèque historique vaudoise, Lausanne.
- Karwowski, M., 2006. Major questions concerning Celtic glass from the eastern regions of the La Tène culture. *Analecta Archaeologica Ressoiviensia* 1.
- Karwowski, M., 2004a. Latènezeitlicher Glasringschmuck aus Ostösterreich. Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Wien, Autriche.
- Karwowski, M., 2004b. The Probability of the Existence of Glass-working Sites from the Late Iron Age in Lower Austria, in: Zentrum Und Peripherie,. Presented at the Mitteilungen der Prähistorischen Kommission 57, H. Friesinger, A. Stuppner, Vienne, pp. 169-176.
- Latour, B., Herbich, I., Karlin, C., Lemon-nier, P., Lemonnier, P., 1994. De la préhistoire aux missiles balistiques : l'intelligence sociale des techniques. La Découverte.
- Nenna, M.-D., Gratuze, B., 2009. Étude dia-chronique des compositions de verre employés dans les vases mosaïqués antiques : résultats préliminaires, in : Annales du 17^e Congrès d'Association internationale pour l'histoire du verre. University Press Antwerp, Anvers, Bel-gique, pp. 199–205.
- Panighello, S., Orsega, E.F., van Elteren, J.T., Šelih, V.S., 2012. Analysis of polychrome Iron Age glass vessels from Mediterranean I, II and III groups by LA-ICP-MS. *Journal of Archaeological Science* 39, 2945–2955.

- Picon, M., Vichy, M., 2003. D'Orient en Occident : l'origine du verre à l'époque romaine et durant le haut Moyen Âge, in : *Echanges et Commerce Du Verre Dans Le Monde Antique*. Presented at the Acte du colloque de l'AFAV, Aix-en-Provence et Marseille, Montagnac, Aix-en-Provence et Marseille, pp. 17–31.
- Rehren, Th., Freestone, I.C., 2015. Ancient glass: from kaleidoscope to crystal ball. *Journal of Archaeological Science, Scoping the Future of Archaeological Science : Papers in Honour of Richard Klein* 56, 233–241.
- Rolland, J., 2017a. L'artisanat du verre dans le monde celtique au second âge du Fer : approches archéométriques, technologiques et sociales. (Thèse de Doctorat). Université Paris 1-Panthéon-Sorbonne, Paris.
- Rolland, J., 2017b. Produire pour mieux briller ? Elaborer et consommer les bracelets en verre au second âge du Fer., in : Marion, S., Deffressigne, S., Kaurin, J., Bataille, G. (Eds.), *Production et Proto-Industrialisation Aux Âges Du Fer. Perspectives Sociales et Environnementales*, Mémoires. Ausonius, pp. 591–604.
- Rolland, J., 2018. Reconstructing the Rules: Glass-Making in La Tène Europe from Specialized Technology to Social Production, in: *Artisans Rule: Product Standardization and Craft Specialization in Prehistoric Society*. UK: Cambridge Scholars Publishing, Newcastle upon Tyne.
- Rolland, J., 2020. Gestes, savoir-faire et décisions : regards technique sur l'évolution de la production de parures en verre au second âge du Fer. in : *La Spécialisation Des Productions et Les Spécialistes, Séances de La Société Préhistorique Française*.
- Rolland J., (2021). *Le verre de l'Europe celtique, Approches archéométriques, technologiques et sociales d'un artisanat du prestige au second âge du Fer*, SidestonePress, 360p. <https://www.sidestone.com/books/le-verre-de-l-europe-celtique>
- Rolland, J., Clesse, J., 2014. Filer le verre, porter le bleu ; enjeux techniques et sociaux de la production de parures en verre celtique. *Bulletin de l'Association Française pour l'Archéologie du Verre* 9–12.
- Roux, V., 2010. Lecture anthropologique des assemblages céramiques. Les nouvelles de l'archéologie 4–9.
- Sayre, E.V., Smith, R.W., 1961. *Compositional Categories of Ancient Glass*. Science 133, 1824–1826.
- Stork, I., 2007. Die spätkeltische Siedlung von Breisach-Hochstetten. Theiss.
- Uenze, H.P., 2000. Die jüngerlatènezeitliche Siedlung von Eggfling: Mit 18 Abbildungen. *Bayerische Vorgeschichtsblätter* 65, 1–38.
- Venclová, N., 2016. Němčice and Staré Hradisko, Iron Age glass and glass-working in Central Europe, *Archeologického ústavu AV ČR, Praha*, v. v. i. ed. Praha.
- Venclová, N., 2009. Iron Age glass-working: the evidence from Němčice in Moravia, in: *Relics of old decency: archaeological studies in later prehistory*. Wordwell, Dublin, Irlande.
- Venclová, N., 1990. Prehistoric glass in Bohemia. *Archeologický ústav ČSAV, Praha, Tchécoslovaquie*.
- Venclová, N., 1985. Collection of glass from Stradonice in Bohemia, in: *Annales Du 9^e Congrès International de l'AIHV*. Nancy (France), 22-28 Mai 1983. AIHV, pp. 65–75.
- Vichy, M., Picon, M., Thirion-Merle, V., 2002. Le manganèse comme impureté, décolorant ou colorant des verres au natron. *Bulletin de l'Association Française pour l'Archéologie du Verre* 15–17.

Introduction

In continental Europe, the second European Iron Age was a time of marked economic and social transformations. Gradually the mosaic of so-called “Celtic” peoples, belonging to the La Tène culture, became organized around urban centres where trading, craft working, and religious and political activities were concentrated. This urbanization phenomenon is associated with a renewal of exchanges with the Mediterranean world, the appearance of coinage and an intensification and specialization of craft production, including glass-making. At this period the technique of glass blowing had not yet been developed and glass was worked only by spinning or twisting it, principally to produce beads and the first moulded vessels. At the end of the 5th century BCE, a novel type of personal ornament, namely glass bracelets, appeared in continental Europe.

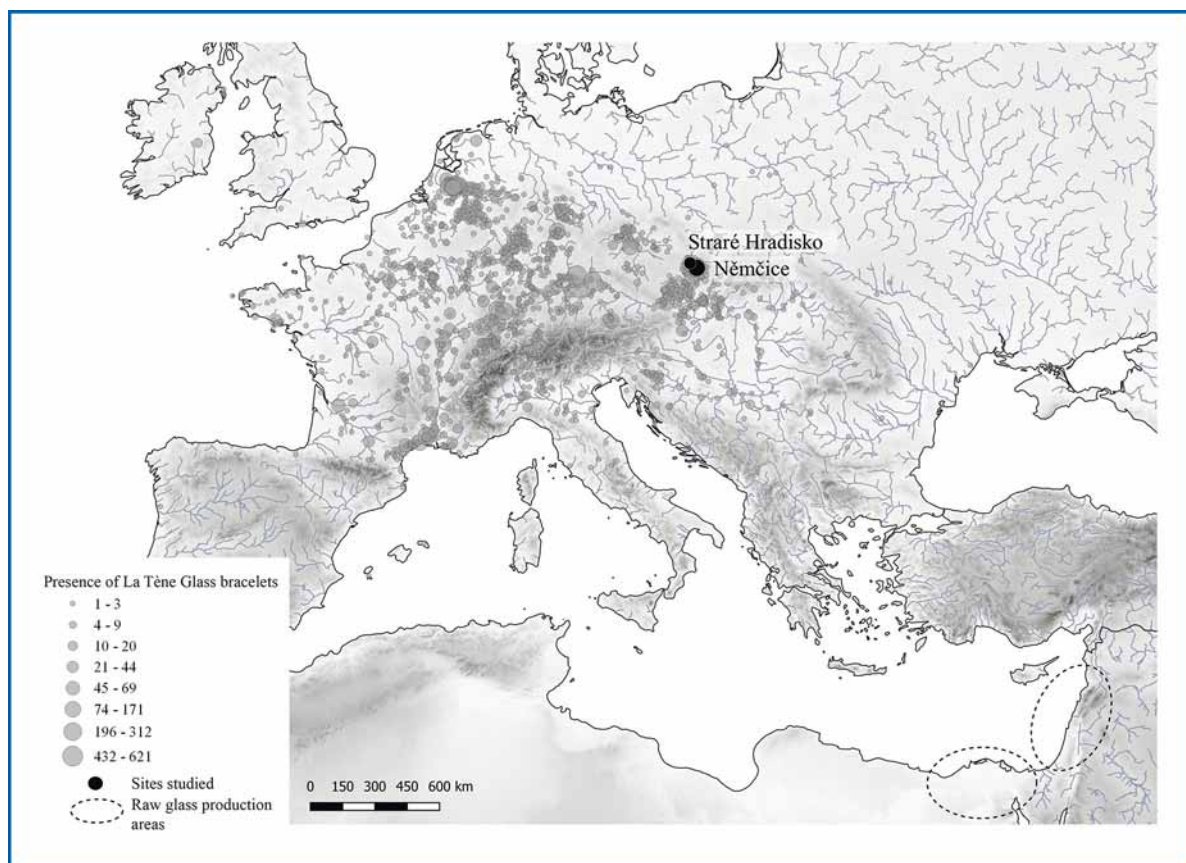


Figure 1 : Map showing the distribution of glass bracelets dating to the second Iron Age, sites studied and zones where raw glass was produced.

Absent from other Mediterranean areas, these glass bracelets were a true innovation.

Long considered as trinkets or baubles belonging to female or child paraphernalia, La Tène glass beads and bracelets were principally studied in terms of their typological evolution while the social and economic roles of glass-working within the first Celtic agglomerations were only rarely examined. Indeed, glass was, and still is, often seen as a secondary material. Recent studies, however, have revealed the true complexity of the production system of these objects (Rolland, 2017a, 2020).

Analyses of the compositions of ancient glass carried out since the 1960s show that types of glass produced from the 3rd century BCE to the 9th century CE are all of soda-lime type, in other words they are manufactured using mineral soda, also known as natron, the principal sources of which are in Egypt (Rehren and Freestone,

2015; Sayre and Smith, 1961). Thus, for the populations of La Tène Europe, and for their western Mediterranean neighbours, glass was an exotic material, imported from Egypt and the Near East. The manufacture of La Tène personal ornaments thus mobilized long distance exchange networks and the diplomatic and political competencies of the La Tène elites and merchants. Following the importation of the raw glass, the production of the ornaments required the mobilization of specialized artisans who underwent a long period of apprenticeship and who developed specific skills for the decoration of these objects, as has been demonstrated by recent studies of the manufacturing techniques employed (Rolland, 2021, 2020, 2018, 2017b; Rolland and Clesse, 2014). This new know-how in the domain of glass-working appears to have developed side-by-side with the phenomenon of population concentration within large, unenclosed agglomerations.

This was the case in the Czech Republic. Strategically situated on the amber trade route linking the Baltic to the Mediterranean, the La Tène agglomeration of Němčice in Moravia has yielded an exceptional corpus of 1998. La Tène glass objects, namely 730 beads, 534 bracelets and, in particular, 451 objects that are identified as botched beads, waste pieces and fragments of raw glass (**Figure 1**).

The typology of the finds from the site allows us to date its occupation from the second half of the 3rd century BCE to the beginning of the last quarter of the 2nd century BCE (La Tène C1-C2) (Venclová, 2016, 2009). The occupation of the town appears to have come to an end after this date while, some 25 km to the north-east, the fortified town of Staré Hradisko emerged (Danielisová, 2013, 2010). This site has yielded 475 glass objects dating to the period from the end of the first quarter of the 2nd century BCE to the end of the 1st century BCE. These finds include 105 bracelets, 292 beads, 25 fragments of

raw glass, 17 waste pieces or melted fragments and several fragments of Hellenistic moulded glass vessels (La Tène C2 - La Tène D) (Čižmář, 2003; Venclová, 2016).

In order to exploit the informational potential of this material in the context of the reconstruction of the socio-economic phenomena that marked the second Iron Age, and to gain a better understanding of the place of glass within unenclosed agglomerations of this period, the material from these two sites has been studied from analytical and technical angles. Firstly, elemental analyses of the finds from the sites has been carried out with the aim of identifying the nature of the raw materials used in Central Europe and to compare them with those identified in Western Europe. The objective was thus to examine the place of these sites within the importation network for raw glass and to document the organization of the importation networks for raw glass from the Near East at the scale of La Tène Europe. Did the La Tène populations of Western



Figure 2 : Sample of the types of glass bracelets from Němčice analysed as part of the current study.

Europe and Central Europe have access to the same raw glass importation networks? Are there chronological or geographical differences in the accessibility of the raw glass importation networks? Secondly, an anthropological approach has been developed with regard to the techniques used in the manufacture of the objects from Nĕmčice and Staré Hradisko (Roux, 2010). This approach allows us to identify the gestures used to produce the different types of objects and also the various skills developed by the artisans. These skills, and the action on the raw material that they entail, are related to the societies within which they were developed and to the group within which they evolved. The technical expertise thus involves the sharing of know-how within a given community; it implies apprenticeships and possibilities for innovation that are themselves governed or constrained by this community (Latour et al., 1994). Furthermore, over the course of the apprenticeship, the gestures that are learnt become motor patterns, which will be passed on from generation to generation within the group and within a limited geographical perimeter.

Therefore, beyond skills and *chaines opératoires*, we can identify communities of practice and we can also trace the possible circulation of skills and ideas between these different communities. Therefore, from the raw material to the gesture, this study seeks to exploit the informational potential of glass in order to model the exchange networks of raw materials and glass-making skills within La Tène territories.

From the East to Central Europe: new elements in the reconstruction of glass circulation networks in the Iron Age

Material and methods

Of the 2023 objects from the site of Nĕmčice, 202 were selected from the collections of the National Museum of Brno for plasma mass spec-

trometry analysis with laser ablation sampling (LA-ICP-MS). The objects in question are 177 bracelet fragments, a ring fragment and 25 fragments of waste glass or raw glass. The 177 bracelet fragments were chosen over beads because they are excellent chronological markers and representatives of a specific product; they were selected according to their typology to cover the entire period of production on the site (Figure 2). A sample of 25 fragments of raw glass blocks and melted glass from the site of Staré Hradisko were selected for analysis. This sample represents 58% of the raw glass and production waste discovered on the site.

All 227 objects were analysed using LA-ICP-MS at the Centre Ernest-Babelon in the Institut de Recherches sur les Archéomatériaux (UMR 5060 IRAMAT, CNRS/Université d'Orléans). The objects were placed within a quartz cell and

micro-samples, invisible to the naked eye, were taken using a laser beam (diameter < 0.10 mm). The sampled material was then transported via an argon gas flow towards a plasma torch (8 000° C) where it was dissociated and ionised. The various constituents of the glass were thus separated according to their mass-to-charge ratio and quantified by an electronic detector (Grazu, 2016, 2013).

The data obtained allowed the glass to be classified according to groups of compositions. These groups express the glass recipes used. They reflect technical traditions and their evolutions. Factorial correspondence analysis [FCA] carried out on the analytical and typological data allow us, by cross referencing these sources of information, to study the way in which the use of the various composition groups evolved.

Results

Of the glass analysed, six fragments of colourless or green raw glass from Staré

“ Therefore, beyond skills and *chaines opératoires*, we can identify communities of practice and we can also trace the possible circulation of skills and ideas between these different communities. Therefore, from the raw material to the gesture, this study seeks to exploit the informational potential of glass in order to model the exchange networks of raw materials and glass-making skills within La Tène territories.”

Hradisko and one piece of colourless glass from Nĕmčice revealed soda (Na_2O), potash (K_2O), chlorine (Cl), and titanium (Ti) contents that are indicative of modern glass compositions; they have therefore been excluded from the corpus. In terms of their major and trace element compositions, the remaining 221 pieces of glass exhibit all of the characteristics of glasses produced during the second Iron Age. Firstly, their compositions indicate that they were made from a soda-lime glass with a mineral flux, namely natron (Table 1). The natron (sodium carbonate) was sourced in Egypt, on the edges of salt lakes or within ancient dry lakes probably located within the Wadi Natrum region. Soda-lime glasses manufactured using natron are found in Europe from the 8th century BCE to the 9th century CE (Picon and Vichy, 2003). These types of natron-containing glasses were used in the production of glass beads and bracelets during the second Iron Age in Europe.

Table 1 : Average contents of principal elements for glasses in the corpus indicating their manufacture using a mineral soda

Soda (Na_2O)	Potash (K_2O)	Magne- sia (MgO)	Lime (CaO)	Alumina (Al_2O_3)
14.23% (5.47 and 19.82 %]	0.84 % [0.15 and 7.31 %]	0.49 % [0.20 and 1.45%]	0.49 % [0.20 and 1.45%]	1.99 % [0.61 and 5.88 %]

Within this broad family of glasses, which exhibits a relatively homogenous mean chemical composition over almost two millennia, several sub-groups can be distinguished by the use of raw materials from different sources and by changes in colouring recipes.

In the case of the glass from Nĕmčice and Staré Hradisko, the strontium, zirconium and calcium contents indicate two origins for the sands used in their manufacture (**Figure 1** and **Figure 3**). On the one hand, Glasses in the corpus characterized by high zirconium oxide contents, associated with low strontium oxide contents, are typical of glasses produced using Egyptian sands. On the other, glasses in the corpus characterized by high strontium oxide contents, associated with low zirconium oxide contents, are characteristic of glasses made using Syro-Palestinian, or Levantine sands (Nenna and Gratuze, 2009; Rolland, 2017a). Today this distinction between the

sands used in La Tène glass is well-attested. Glass made from Egyptian sands with high zirconium contents was principally used in the production of objects dating from the beginning of the La Tène to the beginning of the 2nd century BCE. Syro-Palestinian glass, with high strontium contents, was used by La Tène glass makers between the beginning of the 2nd century BCE and the end of the 1st century BCE (Březinová et al., 2013; Gebhard, 2010; Karwowski, 2006, 2004a; Rolland, 2021, 2017a).

The ZrO_2/SrO diagram (**Figure 3**) shows that in the case of blue glass, these two groups are very distinct, while numerous yellow and white glasses exhibit average contents that lie between the two groups. This indicates that glasses with distinct origins were mixed together by glass makers within the same crucible. When reading these diagrams it is also important to note that yellow glasses were coloured using lead stannate or lead antimonate and thus contain particularly high quantities of lead (between 6.5 and 36%). Relative to the other glasses, the contents expressed in percentages of principal elements are thus lower.

Within these two groups of compositions, opposing glasses made from Egyptian sands on the one hand and Syro-Palestinian sands on the other, a number of sub-groups can be observed.

Within the glasses made with Egyptian sands two composition groups can be discerned (Table 2). The first group of Egyptian glass (EG1) is characterized by the lowest alumina contents within the group and by very low manganese contents (**Figures 4 and 5**). Eighty glasses (42 blue, 13 white, 4 colourless and 21 yellow glasses), from 59 objects from the site of Nĕmčice, fall into this group. The second group of Egyptian glasses is characterized by particularly high alumina contents which coincide with very low titanium and manganese contents. This group is made up of 10 glasses (5 blue, 2 colourless and 3 yellow) from 10 objects discovered at Nĕmčice.

Among the glasses of Syro-Palestinian origin, 4 composition groups can be identified. The first is characterized by low manganese contents (SP2) (**Figure 5**), a characteristic that is shared with the two groups of Egyptian glass. According to Robert Brill, sands from the River Belus used in the manufacture of glass, and more broadly

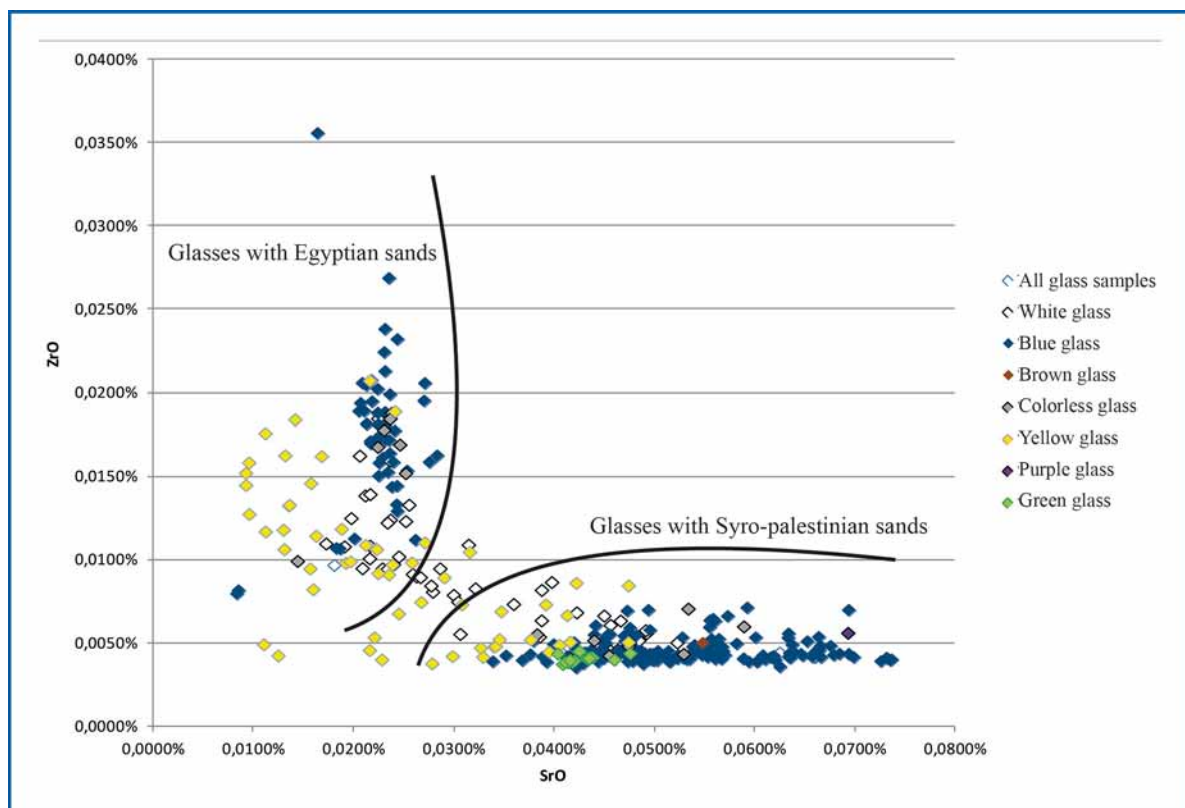


Figure 3 : Sr O vs Zr O contents of analysed glasses from Némčice and Staré Hradisko.

from the Syro-Palestinian region, should have a Mn content of at least 0.03% if this is naturally contributed by the sands alone (Brill, 1988, 270-271; Vichy et al., 2002).

Forty six glasses (21 blue, 1 colourless, 9 yellow, 14 white and 1 amber) from 38 objects from Némčice, can be attributed to this group of Syro-Palestinian glasses with low manganese contents. The other Syro-Palestinian groups are distinguished by deliberate additions of manganese. Manganese allows better control over the colouring of glass by preventing naturally present metal oxides from staining the glass. The deliberate addition of manganese seems to appear at the beginning of the 2nd century BCE; the glass groups made from Egyptian and Syro-Palestinian sands and with low manganese contents are in fact characteristic of objects whose typology places them earlier than this period (Gebhard, 2010; Huisman et al., 2017; Panighello et al., 2012; Rolland, 2017a).

The remaining 189 analysed glasses in the corpus (from 162 glass objects) were made using

sands of Syro-Palestinian origin with high manganese (MnO) contents. Depending on their average lime (CaO), alumina (Al₂O₃), barium (Ba), manganese (MnO), magnesium (Mg) and strontium (Sr) contents, these glasses can be divided into several sub-groups, each indicating the use of a different raw material (Table 3).

Typologies et compositions

When the typology of the glass bracelets from Némčice and the identified composition groups are cross-referenced, we observe very clear links

Tableau 2 : Average contents of principal and trace elements for glasses in the corpus manufactured using Egyptian sands

	Zirconium ZrO ₂	Strontium SrO	Alumina Al ₂ O ₃	Manganese MnO	Titanium Ti O ₂
EG1	[82ppm and 269ppm]	< 300ppm [93ppm and 289ppm]	< 1.23%	[0.007% and 0.021%]	[0.06% and 0.12%]
EG2	[82ppm and 356ppm]	< 300ppm [165ppm and 272ppm]	[3.4% and 5.8%] Average: 4.41%	[0.013% and 0.048%]	[0.90% and 0.29%]

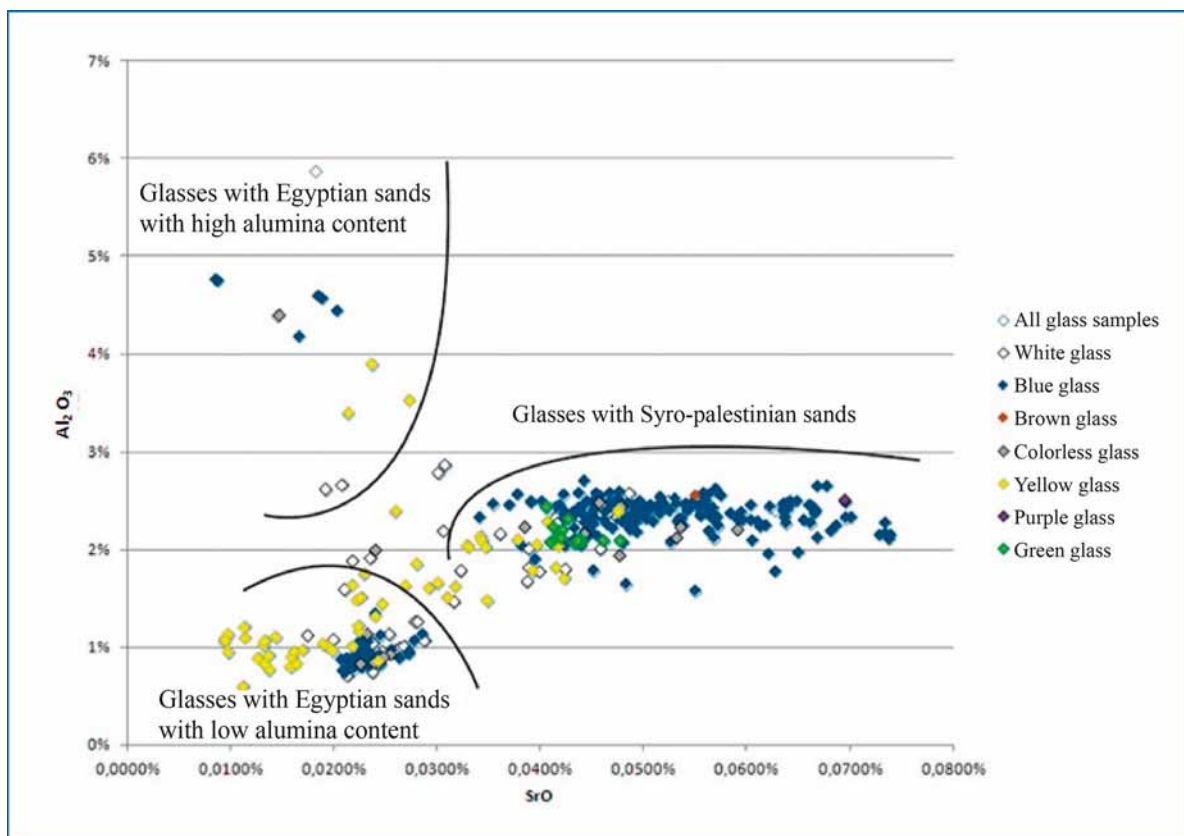


Figure 4 : Al vs Sr contents of analysed glasses from Nĕmčice and Staré Hradisko.

Table 3 : Average contents of principal and trace elements for glasses in the corpus manufactured using Syro-Palestinian sands

	Zirconium ZrO ₂	Strontium SrO	Lime CaO	Alumina Al ₂ O ₃	Manganese MnO	Magnesium MgO	Barium Ba
SP1	< 110 [35ppm and 89ppm]	[291ppm and 700ppm]	[4.75% and 9.88%] Average: 7.34 %	[1.49% and 2.72%] Average: 2.25%	[0.05% and 1.56%]	[0.29% and 1%]	[0.01 and 0.03]
SP2 Low manganese	< 110 [37ppm and 102ppm]	[229ppm and 695ppm]	[4% and 9.9%]	[3.4% and 5.8%] Average: 4.41%	< 0.03% [0.008% and 0.03%]	[0.2 and 0.9%]	[0.01% and 0.02%]
SP1 A High Barium	[39ppm and 86ppm]	[340ppm and 665ppm]	[5% and 9%]	[1.6% and 2.6%]	[0.1 and 2.7]	[0.3% and 0.8%]	[0.03% and 0.15%]
SP1 B High Mn and Mg	[40ppm and 48ppm]	[554ppm and 732ppm]	[7% and 10%]	[2.2% and 2.6%]	[0.4 and 1.6]	[0.7% and 1.45%]	[0.020% and 0.027]

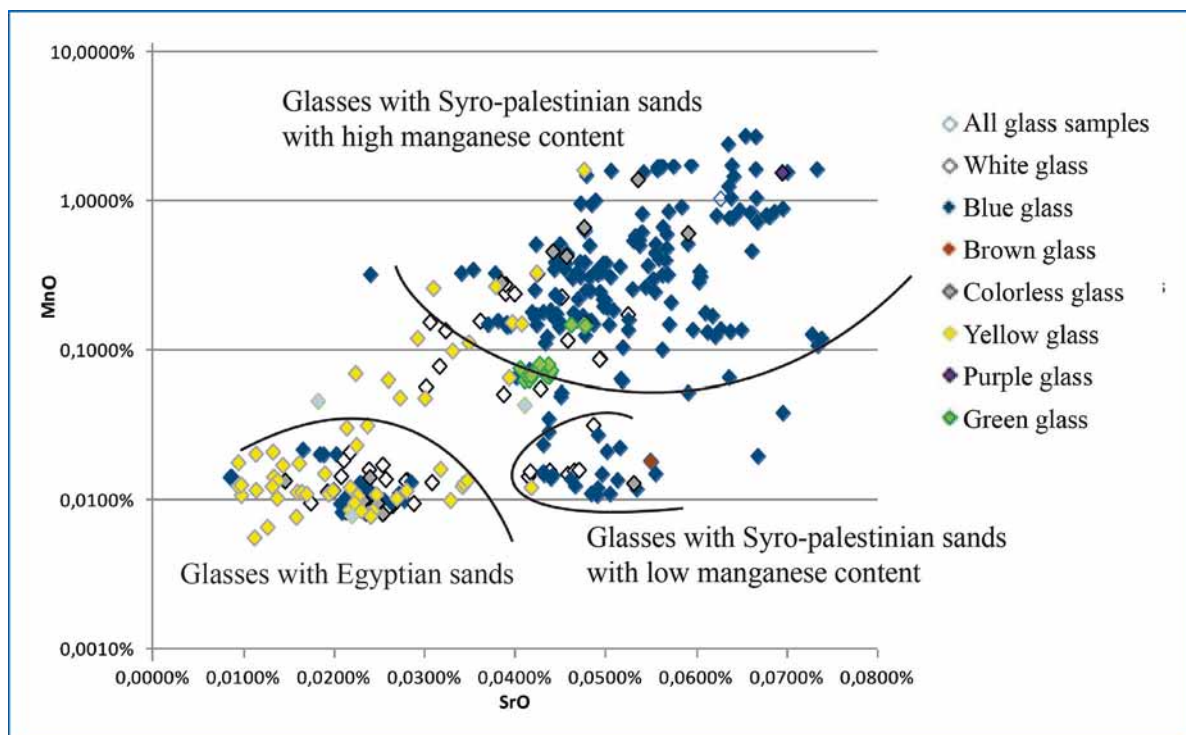


Figure 5 : Mn vs Sr contents of analysed glasses from Némčice and Staré Hradisko.

between certain objects and certain composition groups. These links reflect the chronological evolution in the use of the various types of glass by glass workers at Némčice. Thus, all of the earliest types, characteristic of the 3rd century BCE, are made using Egyptian glasses, while the Syro-Palestinian glasses, with a high manganese content, are used for the manufacture of objects that are characteristic of the first half of the 2nd century BCE.

Identical glass compositions and importation networks in Central and Western Europe during the Iron Age

This large scale programme of analyses has allowed us to characterise the compositions used at Némčice and, to some extent, at Staré Hradisko. Quite remarkably it appears that these composition groups are entirely comparable to those identified for La Tène glasses discovered in France for the period from the 3rd to the 1st centuries BCE (Rolland, 2017a). These new analyses of the glasses from Némčice and Staré Hradisko reveal that the same types of glass composition were circulating, at the same period, between Central and Western Europe. This attests to the fact that

Central Europe and Western Europe had access to the same glass importation networks. However, the statistically significant presence of Syro-Palestinian glasses, with high barium contents (Table 2), might indicate that Central Europe had privileged access to this particular raw material. This possibility needs to be explored further in future studies, particularly by increasing the size of the corpora under consideration.

New approaches to La Tène glass-working skills: from gestures to communities of practice

Identifying the gestures behind the objects

The glass finds from Némčice and Staré Hradisko and their typologies have recently been published (Venclová, 2016, 2009) but to date little attention has been paid to the techniques employed in their manufacture. However, the skills and cognitive processes involved in this glass-working were determined by the political, social, economic and cultural context in which they developed. This societal context may not only have conditioned the demand for items of

personal adornment made from glass but also the degree of freedom exercised by the glass workers and the potential controls or constraints applied to the production. Through their actions, La Tène glass workers expressed both what they learnt from society, its social norms, and also their own skills, competencies, particularities and statuses (Pigeot 2011).

Since 2009, experiments carried out on the manufacturing and decorating techniques used in the production La Tène glass bracelets have allowed us to retrace the various *chaînes opératoires* and to identify the skills required for the manufacture of the different types (Rolland and Clesse, 2014; Rolland, 2017a, 2020). These studies have revealed that an entire procedural memory had to be acquired for each type of decoration, through cognitive processes of apprenticeship, maintenance and development. For each type of decoration, new gestures were invented, developed and maintained by the artisans, and all of these gestures were probably not mastered by all groups of glass-workers in the La Tène world. By identifying the skills expressed on workshop sites, like those in Moravia, it is possible to gain insights into the transmission of gestures between groups of artisans.

Glass-working skills and technical traditions in La Tène Europe: the first identifications of communities of practice within Europe

Thanks to this novel technical interpretation of the processes used in the decoration of La Tène glass bracelets, it has been possible to classify the types of objects present on the sites of Némčice and Staré Hradisko according to the skills invested in their manufacture. While production at Némčice dates to the 3rd and 2nd centuries BCE (from LTC2/LTC1 to LTC2), production at Staré Hradisko dates to the 2nd and 1st centuries BCE (from LTC2 to LTD) (Venclová, 2016). The technological approach to the objects from Némčice and Staré Hradisko shows that the technical traditions reflected in the finds from both sites are strikingly similar: for the LTC2, both sites share the same decorating skills in the production of glass bracelets (Figure 6). This temporal continuity between the two workshops, and the presence of identical technical traditions, indicate that links existed between both workshops. This hypothesis appears to be confirmed by what we know of the economic relationships and the roles of these sites within the region. Turned towards the present-day territories of Slovenia

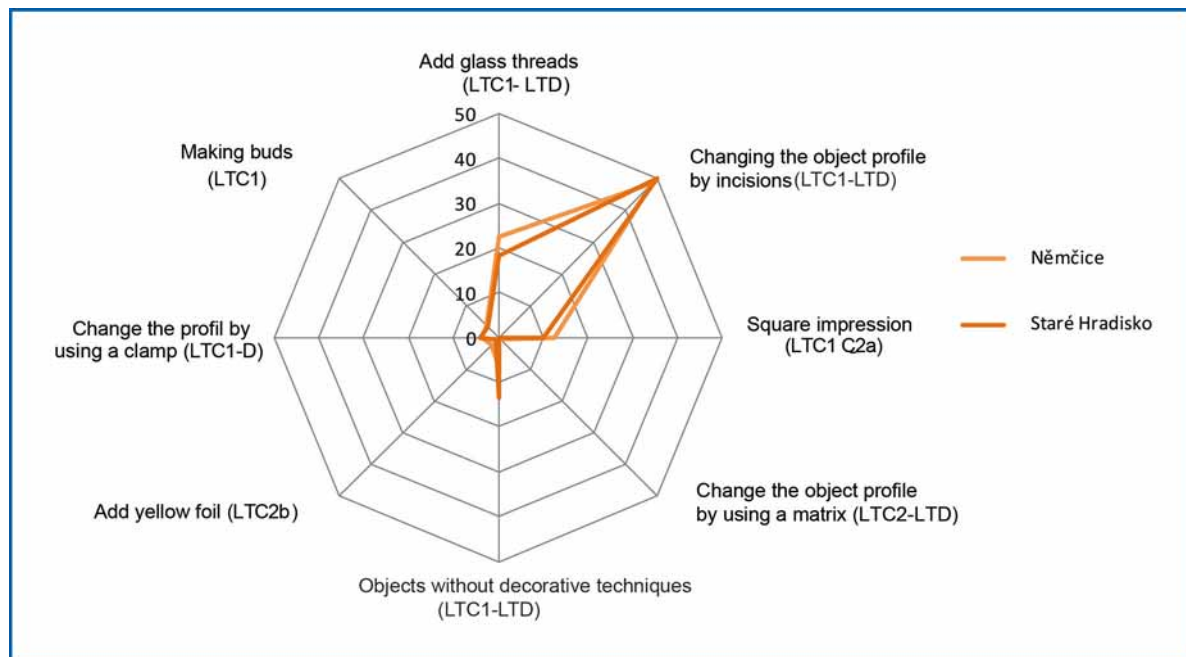


Figure 6 : Radar diagram illustrating decorating skills expressed in the presumed workshop sites of Némčice and Staré Hradisko; the skills are expressed as percentages per site, according to the number of objects.

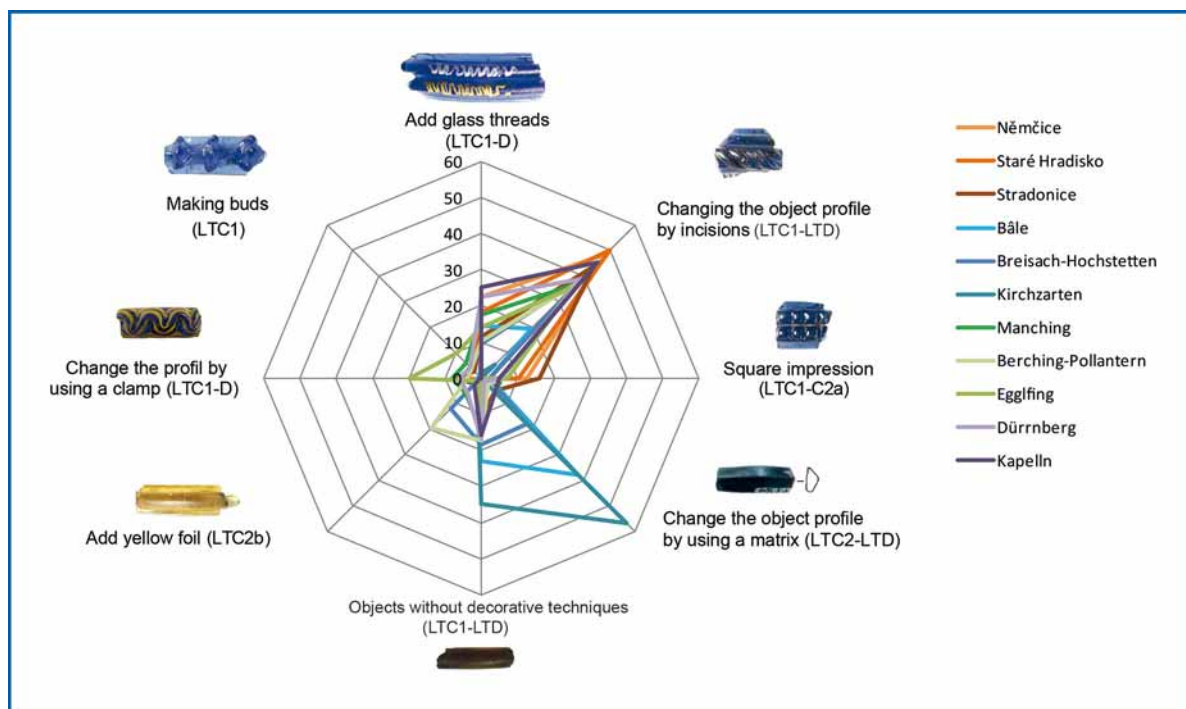


Figure 7 : Radar diagram illustrating the skills attested in objects from various presumed workshop sites. The skills are expressed as percentages per site, according to the number of objects (after Venclová, 1985; Gebhard, 1989; Kaenel, 1990; Venclová, 1990; Uenze, 2000; Brand, 2002; Karwowski, 2004b, 2004a; Stork, 2007; Rolland, 2017a).

and Italy, the unenclosed craft centre of Němčice was replaced, at the end of the 2nd century BCE, by the fortified settlement of Staré Hradisko, located some 30 km away (Danielisová, 2013, 2010). The Staré Hradisko glass workshop may thus have replaced that at Němčice as part of a logic involving movement of artisans, exchanges of know-how and replacement of the initial workshop.

When we look at the skills that were mastered on other assumed production sites in Europe we realise that the technical traditions expressed in the objects from Němčice and Staré Hradisko are to be found in finds from a much larger area, namely the Middle Danube. This region extends from the eastern part of German Bavaria (probable production sites at Manching, Berching Pollantern and Eggfling, marked in green in **Figure 7**) to southern Slovakia and encompasses the part of Austria to the south of the Danube (probable production sites of Dürrnberg and/or Kappeln, marked in purple in **Figure 7**), Bohemia (the site of Stradonice), and Moravia where our two sites are located (marked in

orange in **Figure 7**). The shared techniques used within this region are not just the result of an expansion of glass production or of exchanges or copies of identity-defining objects: the objects produced in this region are also the result of a shared technical tradition and privileged exchanges of know-how between the artisans of this zone which may have constituted a community of practices.

However, within this grouping we note that suggested producer sites in the western part of the Middle Danube region (Manching, Berching Pollantern and Eggfling in Germany) also had knowledge of decorative techniques typical of the period from the LTC2 and LTD which do not appear to have been mastered at Němčice and Staré Hradisko (**Figure 7**). These specific areas of know-how included the use of a matrix to modify the profile of glass rings, allowing the production of objects with a V-shaped profile, and the creation of bracelets and beads with a base of yellow glass (with inner yellow foils). Very rare in assemblages from the eastern part of the Middle Danube, these skills were used in the

manufacture of a very large number of objects found in the presumed workshop zones of Switzerland and the Rhone region (i.e. workshops in the regions of Basle in Switzerland, and of Breisach-Hochstetten and Kirchzarten in Germany, indicated in blue in **Figure 7**). The production of objects involving modification of bead profiles is particularly significant in these workshop zones and may characterize the technical tradition in this zone in the period at the end of the LTC2 and the LTD. Thus, the presence of objects displaying the use of these techniques in the eastern area of the Middle Danube can probably be explained by importation. Between the Swiss zone and the workshops of the east, the German zone may have benefitted from its central position within this grouping of glass know-how networks.

Therefore, through this first socio-cognitive approach to the technical traditions of glass-working we can perceive spatial contrasts in the skills evident on the production sites within a European exchange network. Eventually, this approach will allow us to model the various communities of glass-working practices in Europe during the second Iron Age and to reconstruct, both temporally and spatially, the circulation networks for glass-working know-how.

Conclusion

From the material to the gesture, this study has, for the first time, allowed us to document, on a European scale, the importation networks for raw glass and the circulation of glass-working skills. Based on composition analyses and on technical and typological aspects, this approach

throws new light on the trajectories of gestures transmitted between individuals and social groups at the scale of Iron Age Europe. But, in gradually reconstructing the circulation of goods and ideas organized around the manufacture of glass, we also gain particular insights into the networks mobilized by the La Tène elites for the exchange of goods of a purely prestige nature, and into the hierarchical organization of the first La Tène states and of their societies and territories. Moving forward, it will be useful to develop this multi-disciplinary and multi-scale approach to La Tène glass-working while at the same time further examining the link between the development of the first La Tène agglomerations and their glass workshops.

Acknowledgements

We wish to express our sincerest thanks to Natalie Venclová and Alžběta Danielisová for their support throughout this study. We also extend our thanks to Jana Čizmarová, Mgr. Jiří Mitáček, and all of the team at Moravské Zemské Muzeum. Thanks also to the Czech Ministry for Culture who permitted us to borrow and transport the material for analysis. Our work could not have been carried out without Bernard Gratuze, Director of Research at the CNRS at UMR 5060 Iramat/Ceb. This study was undertaken within the framework of a post-doctorate funded by the Fondation Fyssen. It was also supported by project Nr. 18-20096S 'Mobility of materials and life cycles of artefacts: archaeometry of metals and glass of the La Tène and Early Roman period' of the Grant Agency of the Czech Republic.

La locomotion verticale des premiers primates : un compromis entre préhension, masse corporelle et taille de la tête

Séverine TOUSSAINT

Chercheuse postdoctorante, Institut für Biologie – Humboldt Universität zu Berlin, Allemagne

Résumé

Les origines des primates font l'objet d'importantes controverses. Leurs relations de parenté au sein des euarchontes sont débattues. Aussi, l'interprétation fonctionnelle et évolutive des spécialisations morphologiques les définissant, notamment leurs capacités de préhension, est incertaine. Ce projet s'est axé sur un aspect fondamental de l'évolution des primates : la locomotion verticale, et en particulier la descente verticale. J'ai quantifié les stratégies de descente de plusieurs mammifères arboricoles, et lié ces comportements à des paramètres morphologiques clés, pour établir des relations définies entre forme et fonction, et pour aider à compléter la paléoécologie des formes éteintes. Les résultats permettent de proposer de nouveaux scénarios sur l'évolution des adaptations morphologiques et cognitives des anciens primates en relation avec leur environnement arboricole.

Mots-clés

Arboricolie, locomotion, origine des primates, écologie évolutive, morphologie fonctionnelle

The vertical locomotion of first primates: a trade-off between grasping abilities, body mass and head size

Abstract

The origins of primates are subject to important controversies. Their relationships within euarchontans are debated. Moreover, the functional and evolutionary interpretation of morphological specializations that define primates, notably their grasping capabilities, is uncertain. This project focused on a fundamental aspect of the evolution of primates: vertical locomotion, and especially vertical descent. I quantified the strategies of descent of various arboreal mammals, and linked these behaviors to key morphological parameters, to establish specific relations between form and function, and to help complete the paleoecology of extinct forms. The results allow to propose new scenarios on the evolution of morphological and cognitive adaptations of early primates in relation with their arboreal environment.

Keywords

Arboreal adaptation, locomotion, primate origins, evolutionary ecology, functional morphology

Introduction

Les origines des primates : un débat multidisciplinaire

Les premiers représentants du groupe des primates sont supposés être apparus il y a environ 60 millions d'années, pendant le Paléocène¹, dans des forêts tropicales de l'hémisphère nord de la planète². Ils étaient probablement de petite taille et adaptés pour vivre dans les arbres. Mais la radiation initiale des primates est toujours un sujet débattu, de même que leurs relations phylogénétiques au sein des euarchontes (le clade incluant les primates, scandentia, dermoptères et le groupe éteint des plésiadapiformes)^{3,4} (**Fig. 1A**). La plupart des études paléontologiques considèrent les plésiadapiformes comme étant des primates souche (ce qu'on appelle l'hypothèse des Euprimateformes)^{4,5}. Cependant, une étude que j'ai précédemment conduite avec des collègues a soulevé quelques préoccupations méthodologiques. En réexaminant le genre *Plesiadapis* (un représentant crucial des plésiadapiformes) et les matrices de caractères construites spécifiquement pour l'étude de ses relations de parenté au sein des euarchontes, nous avons trouvé que l'hypothèse des euprimateformes est peut-être contestable, et que les euprimateformes (l'ensemble des primates actuels et éteints) seraient probablement plutôt groupe frère des plésiadapiformes (Toussaint, Godinot et Ladevèze, en prep.). Cela impliquerait de profondes différences dans l'interprétation de l'histoire évolutive des primates.

Une autre controverse fondamentale est qu'il est encore difficile d'expliquer précisément comment et pourquoi les primates ont acquis ce qui les rend unique au sein des mammifères, notamment des ongles remplaçant les griffes sur les phalanges distales ainsi que la capacité à diverger le pouce des autres doigts (**Fig. 1B**). Ces spécificités sont apparues très tôt dans l'histoire évolutive des primates et constituent une partie des caractères définissant l'ordre entier, avec entre autres la possession d'yeux convergents dirigés vers l'avant du visage⁶⁻⁸. Ces innovations morphologiques sont intrinsèquement liées avec le développement de comportements préhenseurs et ont probablement constitué un prérequis pour l'évolution plus tardive de la manipulation habile et de l'expansion cognitive associée notamment

chez les grands singes⁹. Cependant, le contexte évolutif dans lequel les caractéristiques préhensiles et crâniennes des primates sont apparus reste flou, de même que leur ordre d'acquisition. Par conséquent, le morphotype ancestral (c.-à-d. la morphologie et le comportement des premiers primates) est également débattu, malgré un consensus sur la petite taille et l'arborescence de nos ancêtres.

L'adaptation arboricole des premiers primates : importance des supports verticaux

L'exploitation d'un environnement arboricole a imposé des contraintes physiques importantes sur l'évolution des morphologies des premiers primates. Plusieurs scénarios ont proposé que leurs adaptations morphologiques particulières leur auraient permis d'exploiter la niche spécifique qu'est la périphérie des arbres, composée de branches fines, en leur permettant de se déplacer prudemment sur ces substrats et pour accéder à des types de nourriture variés, comme des fruits, fleurs ou insectes^{8,10,11}. Mais d'autres scénarios proposent que ces adaptations pourraient plutôt refléter d'une capacité pour le saut ou le fait de grimper sur des troncs verticaux^{12,13}. Cependant, de nombreuses autres espèces de mammifères occupent des niches similaires et présentent des morphologies soit convergentes soit très différentes (**Fig. 1B**). En bref, des efforts supplémentaires sont nécessaires pour aboutir à une image plus précise des adaptations arboricoles partagées par d'autres espèces.

De façon intéressante, l'adaptation pour une locomotion sur des supports verticaux et le fait de grimper ou de sauter est souvent reconstruit chez les fossiles de primates anciens, d'après l'étude de leur structure osseuse postcrânienne (**Fig. 1C**)^{14,15}. De plus, malgré une grande diversité de types locomoteurs observée durant l'histoire des primates, l'utilisation de supports verticaux est en effet très répandue parmi les espèces éteintes et actuelles. Il a même été argumenté que la bipédie humaine proviendrait d'un ancêtre grimpeur plutôt que d'un ancêtre terrestre¹⁶.

Dans une précédente étude, j'ai mené une analyse quantitative des répertoires posturaux des mains et pieds pendant la locomotion sur



Figure 1. A) Représentation des relations phylogénétiques débattues des primates au sein des euarchontes. **B)** Photographies de mains et pieds de diverses espèces arboricoles de primates (à gauche) et d'autres mammifères (à droite). Les primates ont des phalanges et la cheville allongés, des pouces divergents et des ongles plats sur leurs doigts. Les non-primates ont des doigts plus courts avec des griffes étroites, et certains peuvent avoir un gros orteil opposable (ex. du marsupial *Didelphis virginia*) ou une réduction / perte d'un doigt (ex. du pouce chez le rongeur *Sciurus vulgaris*). **C)** Photographies du primate fossile *Darwinius masillae* (Adapiformes)³⁰ et illustration représentant son probable comportement de grimpeur vertical.

différents types de substrats chez plusieurs espèces de mammifères primates et non-primates¹⁷. Cette étude a montré que la capacité de divergence des pouces procure un avantage pour grimper sur des supports verticaux de diamètre moyen à fin, mais que les ongles des primates ne confèrent globalement pas d'avantage dans l'utilisation de supports fins. Ceci nous a permis avec mes collègues de proposer un scénario où l'utilisation fréquente de supports verticaux, tels que des lianes ou hautes herbes, pourrait avoir constitué une condition préalable au développement des capacités de préhension par les pouces chez les premiers primates, alors que les ongles pourraient ne pas résulter d'une adaptation fondamentale pour la locomotion arboricole.

Dans ce contexte, il semble important d'étudier la locomotion verticale plus en détails. Cependant, les études se focalisent principalement sur le grimper vertical, c.-à-d. se déplacer vers le haut. Mais qu'en est-il de la descente verticale, c.-à-d. se déplacer vers le bas ? Les deux induisent des contraintes biomécaniques particulières, mais très peu est connu concernant la locomotion en terrain pentu chez les primates, et chez les animaux en général¹⁸. Or quand un animal utilise un support vertical par exemple pour accéder aux strates hautes de la canopée, quelle stratégie utilise-t-il s'il doit descendre en utilisant le même support ? Dans cette étude, j'ai donc étudié le comportement de descente verticale chez différentes espèces de mammifères arboricoles. J'ai

également examiné si cela peut se corréliser avec des paramètres morphologiques et si nous pouvons inférer de tels comportements aux espèces éteintes, dans le but d'améliorer notre connaissance sur l'histoire de l'adaptation arboricole des primates et des mammifères en général.

Etude des descentes verticales chez plusieurs mammifères arboricoles

J'ai travaillé dans plusieurs parcs zoologiques où j'ai enregistré la locomotion verticale de 58 individus appartenant à 21 espèces de mammifères arboricoles de petite à moyenne taille, incluant des primates (strepsirrhiniens de Madagascar et platyrrhiniens d'Amérique du Sud), un scandentia, des petits rongeurs, des carnivores et des marsupiaux (liste complète dans¹⁷). J'ai combiné les méthodes d'échantillonnage par « scan » et par « focal animal » en utilisant une caméra portable ainsi que plusieurs caméras de type GoPro positionnées sous différents angles de vue pour obtenir à la fois le comportement global et des zooms des individus se déplaçant sur les supports d'intérêt (**Fig. 2A**). Avec ce jeu de données j'ai alors analysé les stratégies employées pour descendre les supports verticaux. De façon très intéressante, j'ai observé deux grands types de descentes que j'ai nommé « descente tête en premier » et « descente fesses en premier » (**Fig. 2B**). Pendant une descente « tête en premier », le corps est positionné tête en bas, mains et pieds ancrés au substrat, et les yeux regardent

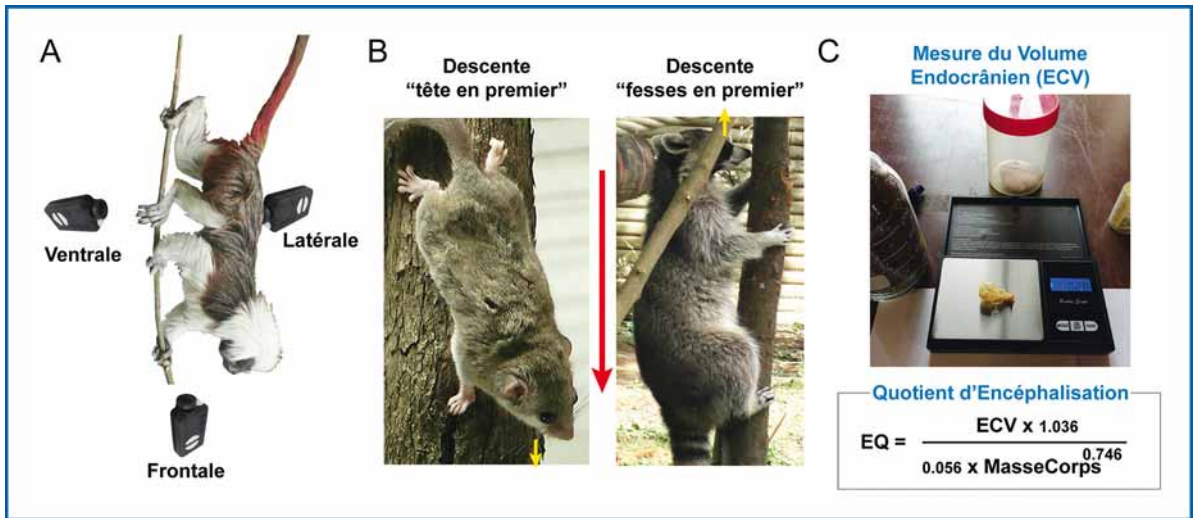


Figure 2. A) Illustration représentant la méthode employée pour enregistrer la locomotion verticale en parc zoologiques. B) Définition des deux catégories de stratégie de descente verticale observées. C) Photographie du matériel utilisé pour mesurer le volume endocrânien sur des spécimens préservés en collections de muséums (crédit : John Nyakatura), et formules (à partir de²² et ²³) utilisées pour calculer le quotient d'encéphalisation de chacune des espèces actuelles et éteintes étudiées ici.

vers le sol. Pendant une descente « fesses en premier », l'arrière-train est positionné vers le bas, dans une position similaire qu'en montée, et la tête est dirigée soit vers le haut soit vers le bas.

Les résultats montrent que la majorité des non-primates étudiés sont descendu uniquement la tête en premier, en particulier les scandentia, rongeurs et marsupiaux (**Fig. 3**). Chez les carnivores, seuls les rats-laveurs (*Procyon lotor*) descendaient préférentiellement les fesses en premier, mais les autres espèces étudiées (les coatis *Nasua nasua* et les kinkajous *Potos flavus*) descendaient tête en premier. Chez les primates, la plupart des strepsirrhiniens (lémuriens) sont descendu majoritairement les fesses en premier, alors que les platyrrhiniens (tamarins, saimiris et singes titi) ont utilisé les deux stratégies en proportions équivalentes (**Fig. 3**).

La descente tête en premier a précédemment été expliquée dans la littérature comme existant chez des animaux de relativement petite taille (en dessous d'1 kg) ou ayant une queue préhensile¹⁹. Cependant, nous montrons ici que des espèces de taille plus importante et ayant des queues non-préhensibles comme les coatis (~ 4 kg) descendent principalement la tête en premier. À l'inverse, les lémuriens de taille moyenne (*Eulemur rubriventer*, *mongoz* et *coronatus*, ~ 1.2 to 2 kg) et certains platyrrhiniens (*Callicebus*

cupreus et *Aotus lemurinus*, ~ 1 kg) descendent plutôt les fesses en premier. Mais curieusement, le loris (*Nycticebus pygmaeus*, ~ 360 g), plus petit primate étudié ici, descendait majoritairement tête en premier. Par conséquent, il semble que la descente verticale implique des mécanismes adaptatifs plus complexes que la masse seule.

À partir de ce jeu de données, j'ai également extrait plusieurs variables permettant d'analyser les paramètres spatiotemporels de la locomotion, comme la vitesse et la démarche, ainsi que les comportements préhenseurs, comme les amplitudes de mouvement des mains et pieds et les postures des doigts. Les résultats ont montré que la stratégie de descente fesses en premier des primates est assez efficace car leur permet de maintenir une vitesse similaire à celle de montée. Les autres animaux descendant tête en premier diminuent leur vitesse comparée aux montées, ce qui indique que cette posture les contraint à être plus prudents dans leurs mouvements. Aussi, les primates possèdent un pied avec un hallux allongé et très puissant, capable de saisir n'importe quel support, et leur permettant de se maintenir dans la position fesses en premier même en descendant des supports verticaux, tout en libérant leurs mains pour d'autres activités, comme la manipulation de nourriture (Tous-saint, Youlatos & Nyakatura, in prep.).

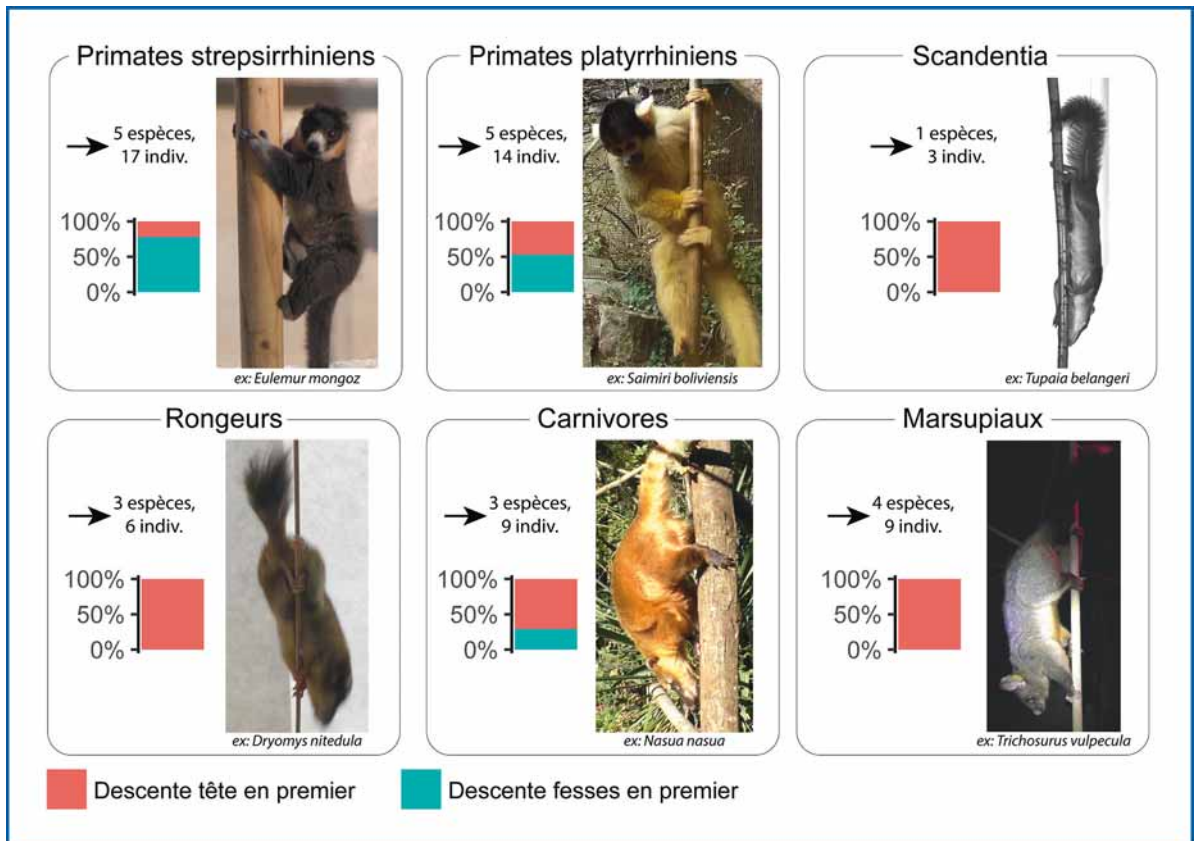


Figure 3. Proportions des descentes verticales « tête en premier » ou « fesses en premier », par groupes phylogénétiques.

Corrélat morphologiques des descentes verticales

À la suite de ces résultats j'ai alors examiné, pour les mêmes espèces d'intérêt, les potentiels liens existants entre ces comportements de descente verticale et des paramètres morphologiques. J'ai récolté des variables comme le poids, les proportions des membres et du corps, et la taille relative de la tête. En effet, comme la masse de la tête est reliée à la position du centre de masse du corps, je me suis demandé si cela pourrait également influencer sur la stratégie de descente adoptée. J'ai alors quantifié le quotient d'encéphalisation (EQ)²⁰, une variable conventionnellement utilisée pour représenter la taille relative du cerveau, tout en prenant en compte les potentiels effets allométriques (c.-à-d. les proportions globales de masse et de taille). L'EQ permet d'évaluer si la taille cérébrale d'une espèce donnée est plus basse (< 1) ou plus haute (> 1) qu'attendue lorsqu'on considère ses relations

allométriques cerveau-corps. Aussi, l'EQ est souvent présenté comme un bon corrélat pour l'étude des capacités cognitives²¹.

Avant de pouvoir calculer l'EQ en utilisant une formule récente²², j'ai d'abord collecté les volumes endocrâniens (ECV, **Fig. 2C**). L'ECV peut être obtenue à partir de crânes préservés, en remplissant leur cavité interne avec des billes de masse volumique connue (ici nous avons utilisé des graines de chia). Le volume de billes résultant permet d'approximer le volume endocrânien et donc la masse cérébrale relative²³ (**Fig. 2C**). Ce jeu de données a été récolté soit directement sur des spécimens hébergés dans les collections d'anatomie de muséums d'histoire naturelle, soit d'après la littérature²⁴⁻²⁹.

De façon très intéressante, j'ai trouvé que la masse corporelle ainsi que l'EQ sont significativement reliés avec l'augmentation des descentes fesses en premier, en particulier chez les primates, et chez les carnivores dans une moindre

mesure (Fig. 4). En effet, les espèces avec un poids plus important tendent à faire plus de descentes fesses en premier, mais aussi, les carnivores et les primates possèdent un haut EQ (> 1), ce qui signifie que leur tête est relativement plus lourde comparée aux autres espèces étudiées. Par conséquent, il semble qu'avoir un quotient d'encéphalisation plus élevé pourrait également contraindre les mammifères arboricoles à adopter une posture fesses en premier pour descendre des supports verticaux. Ceci peut être expliqué par le fait qu'une tête plus lourde décale le centre de masse vers l'avant du corps, ce qui peut induire plus de contraintes mécaniques lors de comportements acrobatiques en milieu arboricole comme lors d'une descente verticale ou de sauts. De plus, j'ai trouvé que les proportions des membres, et en particulier la longueur des jambes, est aussi significativement corrélée

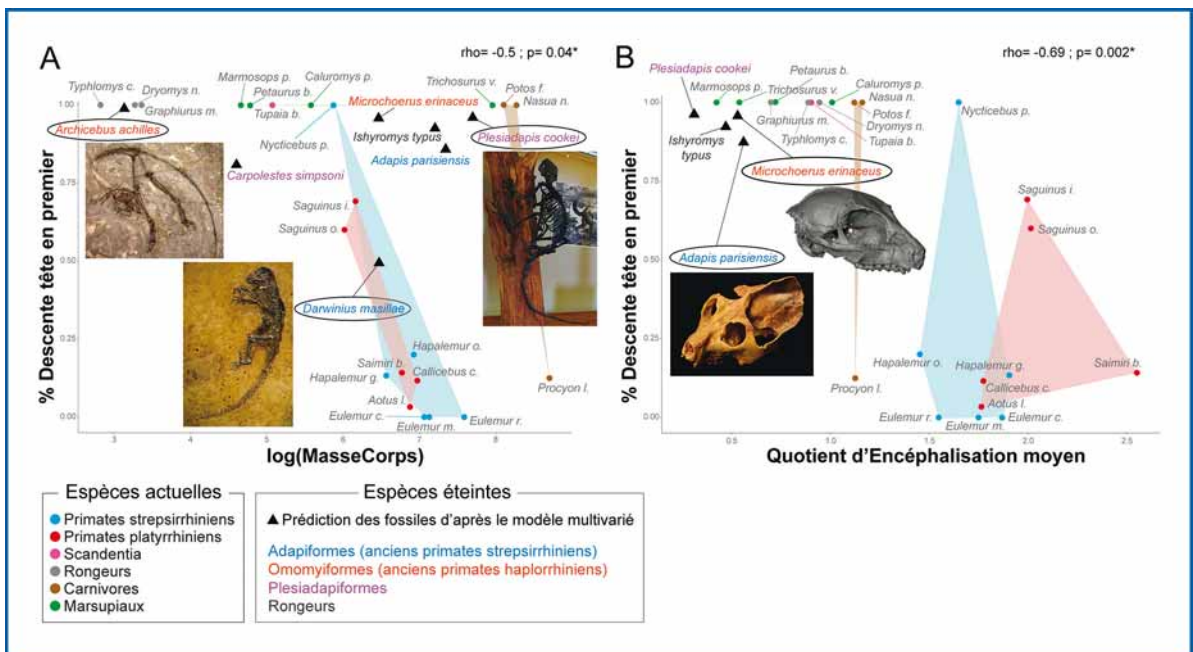
“J’ai trouvé que la masse corporelle ainsi que l’EQ sont significativement reliés avec l’augmentation des descentes fesses en premier, en particulier chez les primates, et chez les carnivores dans une moindre mesure”

avec l’augmentation de descentes fesses en premier, les primates ayant des jambes relativement longues comparé aux autres mammifères étudiés. En plus de

refléter une adaptation au saut, cela peut également participer à induire des contraintes mécaniques forçant les animaux à adopter une stratégie de descente verticale fesses en premier.

Inférence aux espèces fossiles

J’ai ensuite généré un modèle multivarié basé sur ces résultats pour prédire la proportion de descentes tête en premier chez certains fossiles d’euarchoptes. J’ai choisi des espèces fossiles clés de primates, plesiadapiformes et d’un rongeur pour lesquels les restes postcrâniens et/ou crâniens sont relativement complets et disponibles dans la littérature^{5,30–33} (Fig. 4). Selon ces disponibilités pour chaque fossiles, le modèle



considère les variables morphologiques ayant une corrélation significative avec la stratégie de descente verticale, comme la masse corporelle et l'EQ (Fig. 4).

La prédiction estime que la plupart des espèces fossiles analysées présentent une proportion haute de descente tête en premier ($> 75\%$), sauf pour l'adapiforme *Darwinius masillae*, qui est estimé à 48 % de descente tête en premier seulement (Fig. 4). Il est intéressant de noter que les primates anciens *Darwinius masillae*, *Adapis parisiensis* et *Archicebus achilles* ont été reconstruit comme probables grimpeurs et sauteurs^{30,33,34} (*Microchoerus erinaceus* n'est connu que par ses restes crâniens). En revanche, les plésiadapiformes *Carpolestes simpsoni* qui a été reconstruit comme marcheur quadrupède¹⁰ et *Plesiadapis cookei* qui est décrit comme grimpeur scansorial³⁵ n'étaient probablement pas capables de saut.

Si l'on considère que les premiers primates utilisaient des supports verticaux, et dans la mesure où ils étaient relativement petits et possédaient un EQ plus faible ainsi que des membres plus courts, il est donc en effet plausible qu'ils se déplaçaient avec une descente tête en premier. La stratégie de descente fesses en premier serait donc apparu plus tard pendant l'évolution des primates. Cependant, dans le cas des espèces fossiles de plus grande taille et présentant un EQ relativement bas (comme *Microchoerus erinaceus*, *Adapis parisiensis* et *Plesiadapis cookei*), les résultats sont peut-être incertains, car tombent en dehors de la zone de validité du présent modèle.

Conclusions et perspectives

Dans l'ensemble cette étude souligne que l'évolution des premiers primates dans un environnement arboricole a probablement résulté d'un compromis entre capacités de préhension, masse corporelle et taille de la tête, selon le type de substrat utilisé et les adaptations locomotrices associées.

Ces résultats combinés nous permettent de formuler un scénario plus raffiné sur l'histoire évolutive des premiers primates et l'ordre d'acquisition de leurs spécificités morphologiques et cognitives uniques. Je propose notamment que l'acquisition préalable des particularités morphologiques postcrâniennes des primates, comme les doigts préhenseurs, les

ongles et les membres allongés, associés avec des adaptations locomotrices telles que le grimper vertical et le saut, aient pu favoriser la descente verticale dans une posture fesses en premier, ce qui a pu en retour constitué un prérequis pour une augmentation du quotient d'encéphalisation, et donc l'évolution plus tardive de leurs aptitudes cognitives impressionnantes (Toussaint et al., en prep.).

Comme perspective, il serait intéressant d'étudier la locomotion verticale d'autres espèces arboricoles, ayant des tailles plus importantes mais des EQ plus faibles que les primates, comme certains carnivores ou rongeurs, afin de mieux comprendre les paramètres complexes impactant les adaptations arboricoles des mammifères. Aussi, ajouter des quantifications biomécaniques, comme les forces de préhension, permettront d'améliorer notre connaissance sur les adaptations morphologiques. Finalement, un raffinement des relations de parenté entre plésiadapiformes et euprimates aiderait également à mieux élucider l'histoire évolutive de nos ancêtres au sein des euarchontes.

Remerciements

Je suis très reconnaissante envers la fondation Fyssen d'avoir supporté ce projet postdoctoral. Je remercie chaleureusement les équipes du Parc Zoologique de Paris, du Zoo de Mulhouse et du Spaycific Zoo de m'avoir accueillie et aidée pour ma prise de données comportementales. Je remercie Prof. D. Youlatos pour son aide et ses conseils. Je remercie le laboratoire CR2P du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, ainsi que Sorbonne Université pour avoir financé une partie précédemment obtenue de cette base de données. Je remercie l'équipe du Museum für Naturkunde de Berlin pour nous avoir fourni des crânes complets pour nos mesures d'ECV. Je remercie Dr. M. Michaud qui m'a conseillée dans l'étude des EQ. Finalement, je remercie grandement Prof. J. Nyakatura pour m'avoir accueillie à son laboratoire, pour sa contribution dans la prise de mesures ECV, et pour sa confiance, ses conseils et son soutien.

Bibliographie

- 1. Williams, B. A., Kay, R. F. & Kirk, E. C. New perspectives on anthropoid origins. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **107**, 4797–4804 (2010).

- 2. Vandenberghe, N., Hilgen, F. J. & Speijer, R. P. The Paleogene Period. in *A Geological Time Scale* 855–921 (2012). doi :DOI:10.1016/B978-0-444-59425-9.00028-7
- 3. Janecka, J. E. *et al.* Molecular and Genomic Data Identify the Closest Living Relative of Primates. *Science* (80-.). **318**, 792–794 (2007).
- 4. Chester, S. G. B., Williamson, T. E., Bloch, J. I., Silcox, M. T. & Sargis, E. J. Oldest skeleton of a plesiadapiform provides additional evidence for an exclusively arboreal radiation of stem primates in the Palaeocene. *R. Soc. Open Sci.* **4**, 170329 (2017).
- 5. Silcox, M. T., Bloch, J. I., Boyer, D. M., Chester, S. G. B. & López-Torres, S. The evolutionary radiation of plesiadapiforms. *Evol. Anthropol.* **26**, 74–94 (2017).
- 6. Szalay, F. S. The Beginnings of Primates. *Evolution* (N. Y.) **22**, 19 (1968).
- 7. Martin, R. D. *Primate origins and evolution : A phylogenetic reconstruction*. (Princeton, NJ: Princeton University Press., 1990).
- 8. Cartmill, M. New views on primate origins. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* **1**, 105–111 (1992).
- 9. Almécija, S. & Sherwood, C. C. *Hands, Brains, and Precision Grips: Origins of Tool Use Behaviors. Evolution of Nervous Systems* (Elsevier, 2016). doi:10.1016/b978-0-12-804042-3.00085-3
- 10. Bloch, J. I. & Boyer, D. M. Grasping primate origins. *Science* (80-.). **298**, 1606–1610 (2002).
- 11. Sussman, R. W., Rasmussen, D. & Raven, P. H. Rethinking Primate Origins Again. *Am. J. Primatol.* **75**, 95–106 (2013).
- 12. Dagosto, M. The postcranial morphotype of primates. *PRIMATE Orig. Adapt. Evol.* 489–534 (2007). doi:10.1007/978-0-387-33507-0_15
- 13. Szalay, F. S. & Dagosto, M. Evolution of hallucial grasping in the primates. *J. Hum. Evol.* **17**, 1–33 (1988).
- 14. Boyer, D. M., Toussaint, S. & Godinot, M. Postcrania of the most primitive euprimate and implications for primate origins. *J. Hum. Evol.* **111**, 202–215 (2017).
- 15. Yapuncich, G. S., Feng, H. J., Dunn, R. H., Seiffert, E. R. & Boyer, D. M. Vertical support use and primate origins. *Sci. Rep.* 1–10 (2019). doi:10.1038/s41598-019-48651-x
- 16. Schmitt, D. Insights into the evolution of human bipedalism from experimental studies of humans and other primates. *J. Exp. Biol.* **206**, 1437–1448 (2003).
- 17. Toussaint, S., Llamasi, A., Morino, L. & Youlatos, D. The Central Role of Small Vertical Substrates for the Origin of Grasping in Early Primates. *Curr. Biol.* **30**, 1–14 (2020).
- 18. Birn-Jeffery, A. V. & Higham, T. E. The scaling of uphill and downhill locomotion in legged animals. *Integr. Comp. Biol.* **54**, 1159–1172 (2014).
- 19. Youlatos, D. & Gasc, J. Critical foraging locomotor patterns : Head-first vertical descent in the red howler monkey (*Alouatta seniculus*). *Z. Morphol. Anthropol.* **80**, 65–77 (1994).
- 20. Jerison, H. J. Evolution of the brain and intelligence. *Acad. Press. New York* (1973).
- 21. Roth, G. & Dicke, U. Evolution of the brain and intelligence. *Trends Cogn. Sci.* **9**, 250–257 (2005).
- 22. Boddy, A. M. *et al.* Comparative analysis of encephalization in mammals reveals relaxed constraints on anthropoid primate and cetacean brain scaling. *J. Evol. Biol.* **25**, 981–994 (2012).
- 23. Ebinger, P. A. Cytarquitectonic volumetric comparison of brains in wild and domestic sheep. *Z Anat Entwickl-Gesch.* **144**, 267–302 (1974).
- 24. Fleagle, J. G. *Primate adaptation and evolution*. (Elsevier, 2013).
- 25. Cheng, F. *et al.* Phylogeny and systematic revision of the genus *Typhlomys* (Rodentia, Platacanthomyidae), with description of a new species. *J. Mammal.* **98**, 731–743 (2017).
- 26. Dos Santos, S. E. *et al.* Cellular Scaling Rules for the Brains of Marsupials: Not as ‘primitive’ as Expected. *Brain. Behav. Evol.* **89**, 48–63 (2017).
- 27. Powell, L. E., Isler, K. & Barton, R. A. Re-evaluating the link between brain size and behavioural ecology in primates. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **284**, 1–8 (2017).
- 28. Finarelli, J. A. Estimation of endocranial volume through the use of external skull measures in the Carnivora (Mammalia). *J. Mammal.* **87**, 1027–1036 (2006).

- 29. Ashwell, K. W. S. Encephalization of Australian and New Guinean marsupials. *Brain. Behav. Evol.* **71**, 181–199 (2008).
- 30. Franzen, J. L. *et al.* Complete primate skeleton from the middle Eocene of Messel in Germany: Morphology and paleobiology. *PLoS One* **4**, (2009).
- 31. Ramdarshan, A. & Orliac, M. J. Endocranial morphology of *Microchoerus erinaceus* (Euprimates, Tarsiiformes) and early evolution of the Euprimates brain. *Am. J. Phys. Anthropol.* **159**, 5–16 (2016).
- 32. Bertrand, O. C. & Silcox, M. T. First virtual endocasts of a fossil rodent: *Ischyromys typus* (Ischyromyidae, Oligocene) and brain evolution in rodents. *J. Vertebr. Paleontol.* **36**, (2016).
- 33. Ni, X. *et al.* The oldest known primate skeleton and early haplorhine evolution. *Nature* **498**, 60–64 (2013).
- 34. Marigó, J., Verrière, N. & Godinot, M. Systematic and locomotor diversification of the *Adapis* group (Primates, Adapiformes) in the late Eocene of the Quercy (Southwest France), revealed by humeral remains. *J. Hum. Evol.* **126**, 71–90 (2019).
- 35. Youlatos, D. & Godinot, M. Locomotor adaptations of *Plesiadapis tricuspidens* and *Plesiadapis* n. sp. (Mammalia, Plesiadapiformes) as reflected in selected parts of the postcranium. *Anthropologica* **82**, 103–118 (2004).

Introduction

Primate origins: a multidisciplinary debate

The first representatives of primates are supposed to have appeared around 60 million years ago, during the Paleocene epoch¹, in the tropical forests of the northern hemisphere of the planet². They were probably of small size and adapted for a life in trees. But the initial radiation of primates is still debated as well as their phylogenetic relationships within euarchontans (the clade including primates, scandentians, dermopterans and the extinct group of plesiadapiforms)^{3,4} (**Fig. 1A**). Most paleontological studies consider plesiadapiforms as stem primates (called the Euprimates hypothesis)^{4,5}. However, a study I conducted together with colleagues

raised some methodological concerns. By reappraising the critical genus *Plesiadapis* (a representative of the plesiadapiformes) and the associated character matrices aimed at studying their phylogenetic relationships within euarchontans, we found that the euprimates hypothesis may be questionable, and that euprimates (all extinct and extant primates) and plesiadapiformes may be sister taxa instead (Toussaint, Godinot and Ladevèze, in prep.). This could imply profound differences in the interpretation of the evolutionary history of primates.

Another fundamental debate is that we still cannot precisely explain how and why primates acquired what makes them unique among mammals: nails instead of claws on their distal phalanges and the ability to diverge the thumb (*i.e.* pollex) and big toe (*i.e.* hallux) from the other digits (**Fig. 1B**). These specificities were acquired very early in primate evolution and constitute some of the defining characters of the whole order, together with notably the acquisition of relatively big convergent eyes oriented towards the front of the face^{6–8}. These morphological key innovations are intrinsically linked with the development of grasping behaviors and probably constituted the initial prerequisite for the evolution of dexterous manipulation and associated cognitive expansion in primates⁹. However, the evolutionary context in which their grasping and cranial characteristics originally appeared remains blurry, as well as their order of acquisition. Therefore, the ancestral morphotype (*i.e.* morphology and behavior of first primates) is also debated, despite the consensual small size and arboreality of our ancestors.

Arboreal adaptation of first primates: importance of vertical substrates

The exploitation of the arboreal environment imposed strong physical constraints on the evolution of the morphologies of first primates. Several scenarios proposed that their specific morphological adaptations permitted them to exploit the particular niche of the peripheral tree zone, composed of narrow branches, by allowing cautious movement on such substrates and access to varied types of food sources, such as fruit, flowers or insects^{8,10,11}. But other scenarios propose that these adaptations would instead reflect a capability for jumping and climbing on vertical trunks^{12,13}. However, several non-primate species occupy similar niches, and exhibit either



Figure 1. A) Representation of the debated phylogenetic relationships of primates within euarchontans. B) Photographs of hands and feet of various arboreal primates (left) and other mammals (right). Primates have elongated phalanges and ankle, opposable pollex and hallux, and bear flat nails on their fingertips. Non-primates possess shorter digits and narrow claws, and some possess a convergent opposable hallux (ex. of the marsupial *Didelphis virginia*) or the loss/reduction of a digit (ex. of the pollex of the rodent *Sciurus vulgaris*). C) Photograph of the primate fossil *Darwinius masillae* (Adapiformes)³⁰ and illustration representing its probable vertical climbing behavior.

quite different or convergent morphologies (fig. 1B). In short, more efforts are needed to provide a clear picture of the arboreally-related adaptations shared by other mammals.

Interestingly, adaptation for a locomotion on vertical substrates, notably for climbing and/or vertical jumping, is often reconstructed in early primate fossils from the study of their postcranial bone structure (Fig. 1C)^{14,15}. Moreover, despite the high diversity of locomotor adaptations occurring during primate history, the use of vertical substrates is widespread among both extant and extinct species. It was even argued that the human bipedalism may have arisen from a climbing ancestor instead of a terrestrial one¹⁶.

During a previous study, I conducted a quantitative analysis of manual and pedal postural repertoires during locomotion on various substrate types, in several primates and non-primate species¹⁷. This underlined that the capability for pollical and hallucal divergence yields a particular advantage on vertical substrates of medium to small diameter for climbing, but that nails do not confer an advantage in negotiating small substrates. This allowed me and my colleagues to propose a scenario where the frequent climbing of vertical substrates, such as lianas or tall grass, may have constituted a prerequisite for the development of pollical and hallucal grasping capabilities of first primates, although nails may not have resulted from a fundamental adaptation to arboreal locomotion.

In this context, vertical locomotion seems particularly important to study in depth. However, most studies only focus on climbing behaviors, *i.e.* going upwards. But what about descending vertical substrates, *i.e.* going downwards? Both induce specific biomechanical constraints, but very little is known about decline locomotion in primates, and in animals in general¹⁸. But when an animal uses a vertical substrate, for instance to access high strata of the canopy, what strategy does it use if it needs to go down using the same substrate? In the present study, I investigated the behavior of vertical descents of various arboreal mammal species. I additionally investigated whether this behavior may correlate to morphological parameters, and if we can infer such behavior to fossil specimens, in order to improve our knowledge on the history of arboreal adaptation of primates and mammals in general.

Analysis of vertical descents in various extant arboreal mammals

I worked in several zoological parks where I recorded the vertical locomotion of 58 adult individuals from 21 species of small to medium-sized arboreal mammals, including primates (strepsirrhines from Madagascar, and South-American platyrrhines), a scandentia, small rodents, carnivorans and marsupials (see the complete list in¹⁷). I performed a combination of scan sampling and focal animal sampling methods, using a hand camera and several GoPro-like cameras positioned in different angle views, to record both gene-

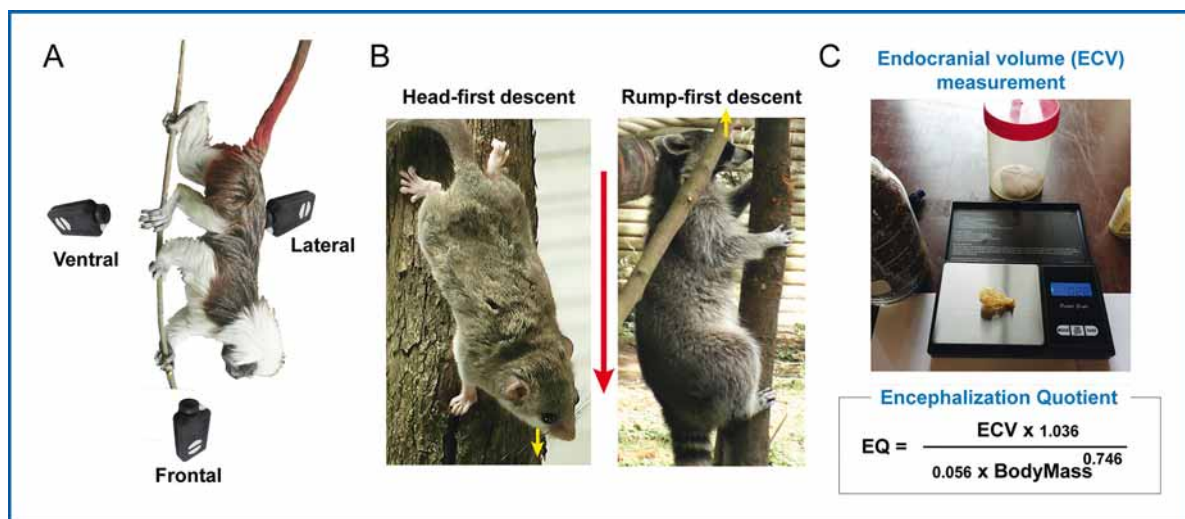


Figure 2. **A)** Illustration of the methodology used in this study to record vertical locomotion in zoological parks. **B)** Definition of the two categories of vertical descent strategy observed. **C)** Photograph of the material used to measure the endocranial volume from specimen preserved in museums' collections (credit: John Nyakatura), and formula (from²²and²³) used to calculate the encephalization quotient for each extant and extinct species analyzed.

ral behavior and close-ups of the individuals while moving on the substrates of interest (**Fig. 2A**).

From this dataset, I analyzed the strategies used to descend vertical substrates. Interestingly, I observed two major types of descents that I called “head-first descent” and “rump-first descent” (**Fig. 2B**). During a “head-first descent”, the body is positioned upside-down, hands and feet are anchored to the substrate, and the head and eyes are facing the ground. During a “rump-first descent”, the rump is positioned below, in a similar manner than during an ascent, but the eyes and head can either face up or down.

Very interestingly, I found that the majority of the non-primate species studied showed only the head-first descent, notably the scandentia, rodents, and marsupials (**Fig. 3**). For carnivores, only the raccoons (*Procyon lotor*) descended preferably using the rump-first strategy, but the other species studied (the coatis *Nasua nasua* and the kinkajous *Potos flavus*) mainly used the head-first descent. For primates, most of the strepsirrhines species (lemurs) descended using the rump-first strategy, whereas platyrrhines (tamarins, saimiris and titi monkeys) exhibited both strategies in equal proportions (**Fig. 3**).

The head-first descent behavior was previously argued in the literature as being exhibited by

animals of relatively small size (under 1kg) or having a prehensile tail¹⁹. However, we found that species of relatively larger size but with non-prehensile tail, like the coatis (~4kg) predominantly descended in a head-first position. Moreover, even the medium sized strepsirrhines primates (*Eulemur rubriventer*, *mongoz* and *coronatus*, ~1.2 to 2kg) and some platyrrhines (*Callicebus cupreus* and *Aotus lemurinus*, ~1kg) descended mainly in a rump-first position. But interestingly, the slow loris (*Nycticebus pygmaeus*, ~360g), the smallest primate species of this dataset, mainly used a head-first position. Therefore, it seems that the vertical descent strategy may implies more complex mechanisms of adaptation.

From this dataset, I also extracted several variables allowing to analyze the spatiotemporal parameters of locomotion such as the speed and gait, and the grasping behavior such as the hands and feet range of movements and digital postures. Results showed that the particular rump-first strategy exhibited by primates is in fact quite efficient in a way that it allows them to maintain a constant speed compared to ascents. When descending head-first, other animals lower their speed compared to ascents, which may indicate that this posture constrains them to perform more cautious movements. Moreover, primates possess a specific foot with an elongated and

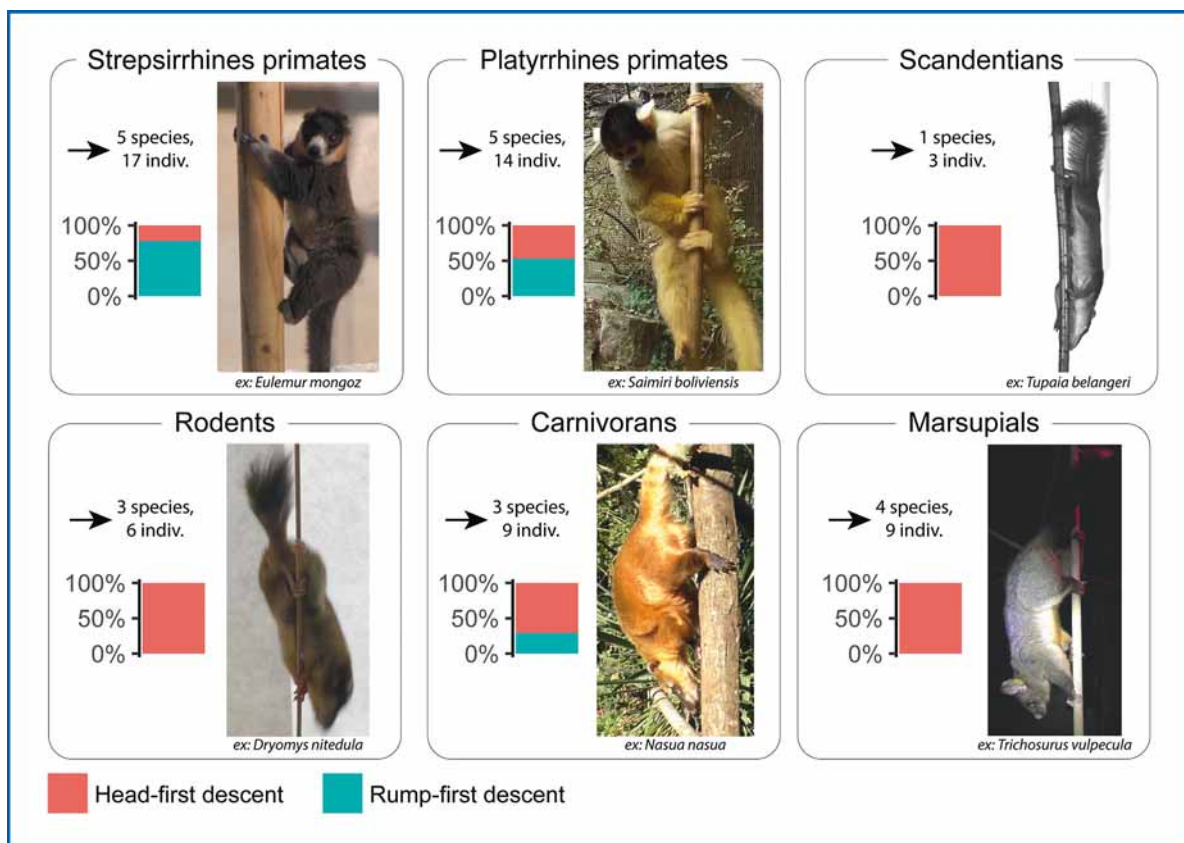


Figure 3. Proportion of vertical descents in head- and rump-first strategy, by phylogenetic groups.

powerful hallux able to grasp any substrate, allowing them to maintain a rump-first body posture even in descent on vertical substrates, while freeing their hands for other activities, such as food manipulation (Toussaint, Youlatos & Nyakatura, in prep.).

Morphological correlates of vertical descents

Following these interesting results, I investigated further the potential links between these behaviors of vertical descent and morphological parameters, for the same species of interest. I thus quantified several variables such as body mass, limbs and body proportions, and the relative size of the head. Indeed, as head mass is intrinsically linked with the position of the body center of mass, I wondered whether it also correlates with the strategies of vertical locomotion observed. I therefore quantified the encephalization quotient (EQ)²⁰, a variable conventionally used to represent the relative brain size of

an animal, but taking into account its potential allometric effects (*i.e.* global mass and size proportions). The EQ permits to assess whether the relative brain mass of a given species is lower (< 1) or higher (> 1) than expected considering its brain to body allometric relationships. Moreover, the EQ is also argued to be a good correlate to investigate cognitive abilities²¹. Prior to calculate the mean EQ using a recent formula²², I gathered the endocranial volume (ECV) (**Fig. 2C**). The ECV can be obtained from preserved skulls by filling their internal cavity with beads of known volumic mass (here we used chia seeds) and quantifying the resulting volume of beads obtained as a proxy for the endocranial volume, and thus relative brain mass²³ (**Fig. 2C**). This dataset was gathered either from measurements collected from specimens hosted in anatomical collections of natural history museums, and from the literature^{24–29}.

Interestingly, I found that both the body mass and the EQ are indeed significantly correlated

with the increasing use of rump-first descent, particularly in primates, and in carnivorans to a lesser extent (Fig. 4). Indeed, primates with

higher body mass observed in this study tend to use more rump-first descent than smaller ones. Moreover, carnivorans and especially primates possess a high EQ (> 1), meaning that their head is relatively heavier compared to other species. Therefore, it seems that having a higher encephalization quotient also constrains arboreal mammals to adopt a rump-first posture when descending vertical substrates. This can be explained by the fact that a heavier head shifts the center of mass toward the front of the body, which may induce more mechanical constraints during acrobatic arboreal behaviors such as head-first descent or jump. Additionally, I found that limb proportions, and especially leg length, is also significantly correlated with the increasing use of rump-first descent, with primates having rela-

“ I found that both the body mass and the EQ are indeed significantly correlated with the increasing use of rump-first descent, particularly in primates, and in carnivorans to a lesser extent ”

tively elongated legs compared to the other mammals studied. Besides reflecting jumping adaptation, this may also induce a mechanical constraint forcing

the animals to adopt a rump-first vertical descent.

Inference to fossil species

I then generated a multivariate model based on these results to predict the proportion of vertical head-first descent in some fossil specimens of euarchontans. I chose key fossil species of primates, plesiadapiformes and rodent of relatively complete postcranial and/or cranial remains available from literature^{5,30–33} (Fig. 4). The model thus considers variables that have the most significant correlation with vertical descent strategy, such as the body mass, EQ, and hindlimb relative length (not shown here), depending on which variables are available for a given fossil species.

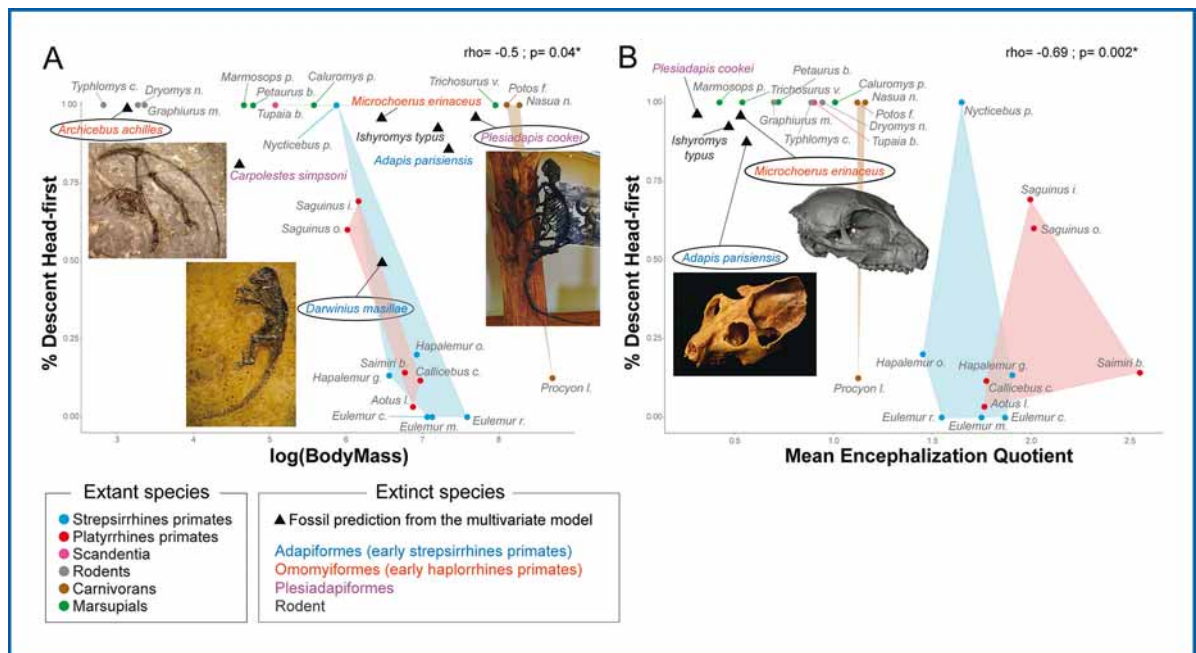


Figure 4. Plot of the percentage of head-first descent against **A)** the logarithm of body mass and **B)** the mean encephalization quotient. Data are presented by species, with associated spearman correlation ρ and Benjamini-Hochberg corrected p-values, and with inclusion of fossil predictions according to the multivariate model. Morphological data of extant species are either from this study or from literature^{24–29} and an online data base (animaldiversity.org). Data and photographs of extinct species are from literature^{5,30–33}.

I found that most fossil species are estimated to exhibit relatively high proportion of head-first vertical descent strategy ($>75\%$), except the adapiform *Darwinius masillae*, which is estimated at 48% of head-first descent (Fig.4). Interestingly, the early primates *Darwinius masillae* as well as *Adapis parisiensis* and *Archicebus achilles* were all reconstructed as probably able of climbing and jumping^{30,33,34} (*Microchoerus erinaceus* is only known from its cranial remains). In contrast, for the plesiadapiformes *Carpolestes simpsoni*, which is reconstructed as cautious quadrupedal walker and climber¹⁰, and *Plesiadapis cookei*³⁵ which is described as scansorial climber, both were probably not capable of jumping.

Provided that early primates used vertical substrates but considering that they were relatively small and possessed a relatively low EQ and shorter legs, it is thus indeed plausible that they initially exhibited more head-first vertical descents. Rump-first strategy may thus have arisen later in primate evolution. However, in the case of fossil species of relatively higher body mass but still possessing a low EQ, (like *Microchoerus erinaceus*, *Adapis parisiensis* and *Plesiadapis cookei*) the results might be uncertain, as they fall outside the range of validity of the present model.

Conclusions and perspectives

Overall, this study highlights that the evolution of first primates in an arboreal environment was probably the result of a global trade-off between grasping capability, body mass and head size, depending on their substrate use and associated locomotor adaptation.

These results altogether allow us to formulate a more refined scenario about early primate history and order of acquisition of their unique morphological and cognitive specificities. I notably propose that the prior acquisition of postcranial morphological specificities such as gasping digits, and elongated limbs, associated

with locomotor adaptations such as vertical climbing and jumping, may have favored the use of rump-first descent, which may in turn have constituted a prerequisite for the expansion of the encephalization quotient of primates, and thus the later evolution of their impressive cognitive ability (Toussaint et al., in prep.).

As perspectives, it would be interesting to study vertical locomotion of arboreal species with high body mass but lower EQ than primates, like carnivorans and some rodents, to better understand the complex parameters at play regarding arboreal adaptation in mammals. Moreover, adding biomechanical parameters such as quantification of grasping forces would also help to improve our knowledge on morphological adaptations. Finally, a refinement of the phylogenetic relationships of plesiadapiformes and euprimates would greatly help us elucidate the evolutionary history of our ancestors within euarchontans.

Acknowledgments

I am very grateful to the Fyssen Foundation for having supported this postdoctoral project. I warmly thank the staff of the Parc Zoologique de Paris, the Zoo de Mulhouse and the Spaycific'Zoo for hosting and helping me with the behavioral data acquisition. I thank prof. D. Youlatos for his help and advice. I thank the CR2P laboratory of the Muséum National d'Histoire Naturelle of Paris as well as the Sorbonne University (France) for supporting a previously obtained part of this dataset. I thank the staff of the Museum für Naturkunde of Berlin for providing us with complete skulls for our ECV measurements. I thank Dr. M. Michaud who advised me with EQ analysis. Finally, I am very grateful to Prof. J. Nyakatura for hosting me in his laboratory at the Humboldt University of Berlin, for his contribution to ECV measurements, and for his trust, advice and support.

Remerciements

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.