Annales de la Fondation Fyssen

N° 36



Annales de la Fondation Fyssen

2021



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 2021 Cette publication ne peut être vendue / *Publication not for sale*

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

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

Activités de la FONDATION FYSSEN

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

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

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

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

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

- des ALLOCATIONS POST-DOCTORALES, qui permettent la formation de jeunes chercheurs français ou étrangers, titulaires d'un doctorat étranger, qui souhaitent réaliser leur projet dans des laboratoires en France ou à des chercheurs, français ou étrangers et titulaires d'un doctorat français, qui souhaitent réaliser leur projet dans un laboratoire étranger;
- des **SUBVENTIONS DE RECHERCHE**, destinées à des chercheurs français ou étrangers, pour réaliser un projet scientifique collectif au sein d'un laboratoire d'accueil en France dont l'activité entre dans les objectifs de la Fondation :

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

- des **COLLOQUES**, des **SÉMINAIRES**, des **PUBLICATIONS** sur des thèmes jugés importants pour atteindre les buts de la Fondation ;
- la parution annuelle des «ANNALES FYSSEN » qui comportent des articles originaux dans les domaines soutenus par la Fondation ;
- un **PRIX SCIENTIFIQUE INTERNATIONAL** destiné à couronner une découverte, ou l'ensemble d'une œuvre scientifique, ayant contribué d'une manière décisive aux progrès de la connaissance dans les domaines de recherche soutenus par la Fondation. Ce Prix est attribué chaque année à un chercheur de réputation internationale.

L'ensemble de ce dispositif doit permettre à la Fondation Fyssen de soutenir efficacement la recherche dans les sciences cognitives. Pour sa mise en œuvre, la Fondation dispose d'un Conseil d'Administration composé de scientifiques, juristes, financiers et hauts fonctionnaires, et d'un Conseil Scientifique.

Le Conseil Scientifique est chargé de lancer les appels à projets, d'évaluer la qualité des dossiers qui lui sont soumis, de suivre le déroulement des travaux qui bénéficient du soutien de la Fondation et enfin de désigner le lauréat du Prix International de la Fondation Fyssen.

CONSEIL D'ADMINISTRATION AU 01/01/2023

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

Monsieur Pierre JACQUET,

Économiste, Professeur de politique économique à l'École des Ponts – Paris Tech, membre du Cercle des économistes.

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

CONSEIL SCIENTIFIQUE AU 01/01/2023

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 Brice BATHELLIER (Neurobiologie)

Directeur de Recherche CNRS, Neurobiologie, Institut de l'Audition, Paris, France

Monsieur Andrew BEVAN (Technologie et Histoire des Techniques),

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

Monsieur Joël FAGOT (Primatologie),

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

Monsieur Jean-Antoine GIRAULT (Neurobiologie),

Directeur de Recherche à l'INSERM « Classe exceptionnelle » (DRCE), Institut de Fer à Moulin, Paris, France

Madame Susanne KUECHLER (Anthropologie Sociale),

Professeur à l'University College de Londres, 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-Hominim Diversity Archaeology),

Professeur à l'Université de Leiden, Pays-Bas

Monsieur Manos TSAKIRIS (Neurosciences Cognitives),

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

Monsieur Thomas WIDLOK (Anthropologie Sociale),

Professeur d'Anthropologie, Université de Cologne, Allemagne

COMITÉ DE LECTURE

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,

Professeur de Classe Exceptionnelle de Neurosciences Centre de Recherches sur la Cognition Animale CNRS – Université de 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

Stéphanie TROUCHE

Chargée de recherche INSERM, Institut de Génomique Fonctionnelle, Département de Neurosciences, Montpellier

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

DELVOYE Adrien (Allocation post-doctorale 2019)	
Poteries d'hier et d'aujourd'hui : Dynamiques techniques, fonctionnelles et historiques entre Sénégal et Gambie (I ^{er} et II ^e millénaires de notre ère)	11
Past and present African pottery traditions: Technical, functional and historical dynamics between Senegal and The Gambia (Ist and IInd millennium CE)	29
GIRAUD Anne-Sophie (Subvention de Recherche 2019)	
L'envers du décor : le cas des techniques procréatives	44
Behind the scenes: the case of reproductive technologies	52
ZUPPI Andréa (Allocation post-doctorale 2021)	
De la manière d'élever un enfant dangereux et fragile. Contraception et période périnatale chez les Madiha (Kulina) d'Amazonie	59
How to raise a dangerous and fragile child. On contraception and the perinatal period among the Madiha (Kulina) of Amazonia	71
ETHOLOGIE / PSYCHOLOGIE – ETHOLOGY / PSYCHOLOGY	
LECLAIRE Sarah (Subvention de Recherche 2019)	
Investissement dans le sperme en fonction de la compatibilité génétique du couple chez un oiseau marin monogame	80
The investment into sperm depends on genetic compatibility between pair mates in a monogamous species	87
LOCKE Shannon (Allocation post-doctorale 2019)	
Confiance et apparence dans la prise de décision perceptive	92
Confidence and appearance in perceptual decision-making	98
MALASSIS Raphaëlle (Allocation post-doctorale 2019)	
Comment étudier les apprentissages implicites et explicites chez les animaux ?	104
How to study implicit and explicit learning in animals?	113
MASCARO Olivier (Subvention de Recherche 2019)	
L'apprentissage humain est guidé par des représentations intuitives de l'informativité	121
Human learning is guided by intuitive representations of informativeness	128
ZIDAT Timothée (Allocation post-doctorale 2019)	
Reconnaissance du nid : quel parfum attire les pétrels bleus dans leur terrier la nuit ?	135
Nest recognition: what fragrance attracts blue petrels to their burrow at night?	143

SOMMAIRE / CONTENTS

NEUROBIOLOGIE - NEUROBIOLOGY

BOURDILLON Pierre (Allocation post-doctorale 2021)								
Nouvelles modalités d'électrophysiologie corticale, perspectives en recherche médicale et en physiologie humaine								
New modalities of cortical electrophysiology, perspectives in medical research and human physiology	156							
DUCROCQ Fabien (Allocation post-doctorale 2020)								
Une balance énergétique négative altère le circuit dopaminergique de récompense	162							
Negative energy balance affects the dopamine reward system								
PALÉONTOLOGIE / ARCHÉOLOGIE – PALEONTOLOGY / ARCHAEOLOGY								
BRASSARD Colline (Allocation post-doctorale 2020)								
Une vie de chien en Égypte ancienne. Combiner morphométrie géométrique et anatomie fonctionnelle pour décrypter les pratiques liées à la momification des canidés	180							
A dog's life in ancient Egypt. Combining geometric morphometrics and functional anatomy to decipher the practices surrounding the mummification of canids	196							

Poteries d'hier et d'aujourd'hui : Dynamiques techniques, fonctionnelles et historiques entre Sénégal et Gambie (Ier-IIe millénaires de notre ère).

Adrien DELVOYE

Maître Assistant, Laboratoire d'Archéologie Africaine et Anthropologie (Université de Genève, Suisse).

Résumé

Support matériel privilégié de l'anthropologie des techniques et de l'ethnoarchéologie, la poterie est un artisanat encore actif dans de nombreuses régions d'Afrique, comme au Sénégal et en Gambie. Dans ces deux pays, la poterie constitue également un marqueur chronologique incontournable des sites funéraires mégalithiques (8e-16e s. AD) et un témoin privilégié des savoir-faire anciens. D'hier à aujourd'hui, nos connaissances sur les productions domestiques de cette région restent néanmoins très lacunaires. Notre recherche souhaite pallier cette lacune en explorant la diversité des traditions céramiques actuelles des régions centrales du Sénégal et de Gambie, par des enquêtes conduites auprès de potières de différentes communautés (Wolof, Malinké, Sarakolé). Reliée au contexte socio-économique de la production, cette ouverture à l'ethnographie questionne autant les modes de transmission des connaissances, la variabilité des chaînes opératoires de fabrication, les modes de consommation ou les rapports entre techniques et identités. Cette contribution soulignera plus particulièrement en quoi cette approche amène à dégager des interprétations d'ordre historique pouvant être mises en lien avec les données archéologiques disponibles pour les Ier et IIe millénaires de notre ère.

Mots-clés

Ethnoarchéologie, savoir-faire techniques, fonctions céramiques, dynamiques culturelles, Sénégal, Gambie

Past and present African pottery traditions: Technical, functional and historical dynamics between Senegal and The Gambia (Ist-IInd millennia CE).

Abstract

Pottery is a privileged medium for studies in anthropology of techniques and ethnoarchaeology, and is still an active craft in many regions of Africa, such as Senegal and The Gambia. There, pottery also constitutes an important chronological marker of megalithic funerary sites (8th-16th century CE) and a major indicator of ancient know-how. For both Past and Present, our knowledge of domestic production remains nevertheless very fragmentary in this region. Our research aims to overcome this lacuna by exploring the diversity of current ceramic traditions in the central regions of Senegal and The Gambia, through surveys among various potting communities (Wolof, Malinke, Sarakole). Related to the socio-economic context of production, this opening to ethnography questions the transmission of knowledge, the variability of *chaînes opératoires*, the modes of consumption, and the relationships between technical skills and potter's identities. This contribution will particularly highlight how this approach can lead to historical interpretations that could, in turn, be set in parallel with available archaeological data from the 1st and 2nd millennia CE.

Keywords

Ethnoarchaeology, technical knowledge, functions, cultural dynamics, Senegal, The Gambia

Introduction

n archéologie comme en ethnoarchéologie, la céramique constitue un objet d'étude privilégié pour appréhender les dynamiques culturelles. C'est notamment le cas en Afrique, où la poterie est à la fois abondamment représentée parmi les vestiges archéologiques et est encore produite de nos jours parmi de nombreuses populations. Grâce au concept de *chaînes opératoires* issu de l'anthropologie des techniques (Maget 1953; Cresswell [1976] 2010); Lemonnier 1992), les techniques jouent un rôle central dans la reconnaissance de différentes traditions céramigues et communautés de pratiques. Etudiées au présent, toutes les étapes des processus de fabrication depuis l'extraction et le traitement des matières premières, les modes de façonnage et de décoration, ou les modes de cuisson contribuent ainsi à interroger les liens entre savoirfaire, transmission des connaissances et identi-Considérées comme des documents historiques à part entière (Gosselain 2019), les chaînes opératoires éclairent les dynamiques socio-économiques et culturelles des sociétés dans lesquelles elles s'insèrent (Gallay 1970, Gallay 1994; Gallay et al. 2012; Gosselain 2003; Livingstone-Smith 2001; Mayor 2010). Leur étude au présent contribue à mettre en évidence des corrélations entre les faits matériels et leur interprétation, et parfois d'en comprendre les mécanismes, conduisant ainsi à reconstituer l'évolution des traditions techniques et à mieux comprendre les contextes archéologiques (voir Mayor 2011a et b; Mayor *et al.* 2005).

Au Sénégal, les recherches ethnoarchéologiques dédiés aux artisanats céramiques visèrent principalement à retracer l'évolution des pratiques techniques (Gueye 1998; Thiam 2010), à interroger les rapports entre techniques, identités et dynamiques de peuplement (Sall 2005), ou à analyser les modalités favorables aux emprunts techniques (Gelbert 2003). Plus récemment, l'ethnoarchéométrie des recettes de pâtes céramiques (Cantin et Mayor 2018) ou l'étude des fonctions céramiques et des pratiques alimentaires associées (Projet Foodways in West Africa, dir. A. Mayor) contribuent grandement à renouveller les perspectives de recherche. De nouvelles régions et aires culturelles sont également investies. Les regards portés sur la façade atlantique et la vallée du fleuve Sénégal s'enrichissent ainsi de nouveaux travaux au Sénégal oriental, à la frontière avec le Mali (Mayor et Guèye 2015; Mayor et Cantin 2016; Delvoye *et al.* en préparation) et en pays Bédik à la frontière avec la Guinée (Mayor et Vieugué 2017; Mayor *et al.* 2018; Drieu *et al.* 2022).

Cette recherche conduite grâce à la Fondation Fyssen s'inscrit dans ce riche contexte scientifique, et vise plus particulièrement à retracer l'évolution des savoir-faire céramiques et leur transmission entre Sénégal et Gambie au cours des I^{er} et II^e millénaires de notre ère. Le choix de cette zone d'étude est directement lié à son contexte archéologique, particulièrement favorable au développement d'une telle approche diachronique. Cette région concentre en effet l'un des plus importants phénomènes mégalithiques du continent africain (Delvoye 2021), dont le caractère exceptionnel a été reconnu en 2006 par l'UNESCO. Daté entre les 8e et 16e siècles AD, ce phénomène est contemporain de grandes entités politiques médiévales telles que le Ghâna (5e-13e s.), le Songhay (7e-17e s.), ou le Mâli (13e-17e s.). Les recherches archéologiques méthodiques réalisées dès les années 1970 sur plusieurs sites de la région mirent au jour une riche et abondante culture matérielle, dont la céramique figure comme un élément récurrent (Gallay et al. 1982; Gallay 2010; Holl et Bocoum 2017; Thilmans et al. 1980). L'absence de données stratigraphiques fiables constitua pourtant longtemps un obstacle à une compréhension diachronique de ces productions matérielles. Les récents travaux sur la nécropole de Wanar pallient cette lacune (Laporte et al. 2012, 2017) et amènent à proposer un nouveau modèle de périodisation des productions céramiques, croisant approches typologiques et techniques (Delvoye 2018, 2022; Delvoye et al. 2016, 2021). A Wanar, cette périodisation révéla notamment la présence de différentes traditions techniques, reflets de communautés artisanales se succédant entre le 8e et le 16e siècles environ. Ces mutations font écho à l'évolution fonctionnelle de certains récipients, dont le rôle dans les pratiques rituelles et commémoratives a aussi changé. Cette périodisation valable à l'échelle de l'aire mégalithique, du Sénégal et de la Gambie, et de l'Afrique de l'Ouest repose pourtant essentiellement sur du matériel issu de contextes funéraires. Les sites d'habitat de Sénégambie et leur culture matérielle restent en effet encore très largement inconnus sur le plan archéologique.

Face à cet important vide documentaire, l'ouverture au champ ethnographique constitue une opportunité unique d'élargir nos connaissances aux productions en contexte domestique, et un premier pas vers une reconstruction de l'évolution des traditions céramiques en Sénégambie au cours des deux derniers millénaires. Nous chercherons ici à souligner l'apport de l'ethnoarchéologie dans la reconstruction de dynamiques culturelles, et en quoi cette approche peut conduire à des interprétations d'ordre historique. Après une présentation générale de la méthodologie de nos enquêtes et du contexte socio-économique des artisanats céramiques actuels, un premier axe thématique dédié à la sphère de consommation décrira la diversité fonctionnelle des productions et leur diffusion. Un second volet abordera l'éventail des savoir-faire techniques mobilisés, à travers les modes d'acquisition et de traitement des matières premières, les processus de faconnage, de décoration et de cuisson. Nous verrons finalement que les éléments de variabilité documentés témoignent de traditions céramiques dynamiques, soumises à des reconfigurations plus ou moins anciennes. Articulées avec les données historiques régionales, ces informations enrichiront une discussion sur les dynamiques culturelles en jeu depuis plusieurs siècles dans notre région d'étude. Elles pourront, *in fine*, être mise en parallèle avec les données archéologiques disponibles.

Méthodologie et corpus d'étude

L'acquisition des données ethnoarchéologiques s'est déroulée lors d'enquêtes participantes au sein de communautés artisanales de différents groupes de population (Wolof, Malinké, Sarakolé), des régions de Kaolack et Kaffrine au Sénégal, et de la North Bank Region, Lower River Region et Central River Region en Gambie¹ (Fig. 1). Sur le terrain, des fiches d'enquête relatives aux villages, aux concessions, aux potières et aux poteries ont permis de hiérarchiser les informations.

¹ En raison de la pandémie de Covid-19, une première mission prévue entre mars et mai 2020 a dû être annulée, et fut reportée entre janvier et mars 2021.

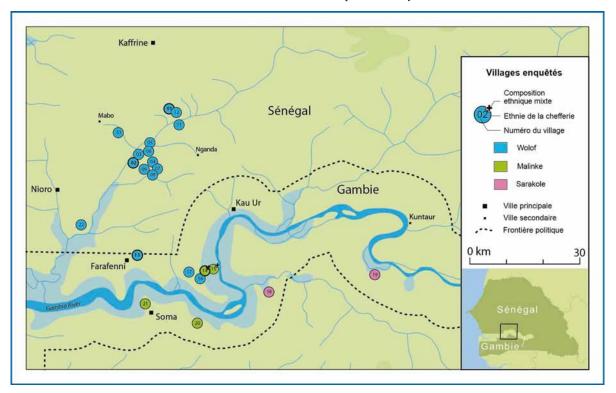


Figure 1 – Localisation des villages enquêtés parmi les populations wolof, malinké et sarakolé situées de part et d'autre du fleuve Gambie, et emplacement des sources d'argiles documentées (DAO : A. Delvoye).

La documentation recueillie regroupe des données qualitatives et quantitatives, dont certaines peuvent ensuite être cartographiées. Une abondante documentation photographique illustre ce travail, notamment concernant les chaînes opératoires de fabrication. Des échantillons de matières premières brutes et traitées furent par ailleurs systématiquement prélevées tout au long de la chaîne opératoire de fabrication. Ils font actuellement l'objet d'une étude pétrographique, minéralogique et géochimique par N. Cantin et Nicolas Frèrebeau (CNRS IRAMAT – Univ. de Bordeaux, France), visant à préciser la diversité des géo-ressources locales employées par les artisans.

Au total, 22 villages de potières ont été visités, et 3 autres potentiels ont été enregistrés (**Tableau 1**). Des recensements systématiques des potières autonomes, en apprentissage, et inactives ont été systématiquement réalisés. Cette démarche, originale dans le contexte ouestafricain, s'avère pourtant indispensable pour discuter de l'intensité de cet artisanat à l'échelle régionale.

Pour des raisons de temps évidentes, l'étude détaillée des modes de production et de consommation repose sur un échantillonnage réalisé seulement dans certains villages (V1, V2 au Sénégal; V13, V14 en Gambie), étayé par les enquêtes et observations menées par ailleurs. Près de 306 potières autonomes et 168 potières apprenties furent recensées, soit un total de 474 potières actives. À ce décompte d'ajoutent 42 potières à la retraite ou n'exercant plus leur activité pour des raisons de santé ou familiales. De manière assez commune en Afrique de l'Ouest, la poterie est ici une activité strictement réservée aux femmes. La répartition de ces potières dans la zone d'étude révèle néanmoins une réalité extrêmement contrastée. Les potières autonomes en activité se concentrent en effet dans seulement trois villages. Deux sont wolofs (V13, V22), un est Sarakolé (V19). La prise en compte des apprenties pour aboutir au nombre total de potières actives confirme que ces mêmes villages sont des centres majeurs de production (plus de 65 potières). Elle révèle aussi un second groupe de six villages comptant sensiblement moins de potières actives (entre 28 et 37). Dans ces deux groupes, on compte entre 10 et 18 potières apprenties. L'ensemble le plus important reste néanmoins celui des 13 localités rassemblant un très faible nombre de potières (\leq 14). Ces données préliminaires conduisent par exemple à interroger le dynamisme actuel des artisanats céramiques dans cette région. Les disparités observées pourraient-elles ainsi témoigner d'une forme de déclin des traditions céramiques ou, au contraire, de leur perpétuation? Une publication ultérieure abordera en détail cette question, de même que les facteurs et mécanismes qu'elle implique (Delvoye et Mayor, *en préparation*).

Contexte socio-économique des artisanats céramiques

En Afrique de l'Ouest, les pratiques artisanales (poterie, forge, tissage, cordonnerie, boissellerie) sont souvent le fait de groupes socioprofessionnels endogames, dont l'ancienneté remonterait au minimum au 13e siècle (Tamari 1991). Au Sénégal et en Gambie, les individus exerçant ces activités artisanales sont nommés ñeeño en wolof, nyamalo en malinké et nyamakala en sarakolé. Ils s'opposent aux non-artisans (respectivement nommés gëër, sula et hoore) dont l'activité repose principalement sur l'agriculture. Dans ces trois sociétés, le statut d'artisan implique une endogamie de groupe, une hérédité du statut et une spécialisation de l'activité. Cette dernière implique que la production d'objets consommés par la communauté villageoise ou régionale tout entière est réservée à un groupe spécifique (voir Roux et Corbetta 1989 : 5). Les artisans forment donc des familles distinctes, regroupées au sein de concessions, de quartiers ou de villages entiers. Selon les contextes culturels, les femmes « artisans » peuvent toutefois se marier avec n'importe quel type d'artisan. Contrairement aux autres artisanats masculins, il n'existe pas de statut de « potière » à part entière. Les potières adoptent donc le statut de leur père (forgeron, cordonnier...). Leur activité se déroule normalement durant la saison sèche - entre janvier et mai -, une fois les travaux agricoles et de maraîchage suffisamment avancés.

Sur 22 villages de potières directement documentés, 18 se situent sur la rive nord du fleuve Gambie (Fig. 1). Seize d'entre eux comprenaient uniquement des potières se disant Wolof. Seuls les villages gambiens de Kanikunda Suba (V14) et Kanikunda Tendala (V15) étaient à la fois occupés par des potières wolof et malinké,

appartenant souvent aux mêmes familles. Si les mariages se bornent aux limites de la caste artisanale, ils unissent sans distinction les deux groupes ethniques. Au sud du fleuve, les quelques communautés malinké inventoriées (V20, V21) côtoient des groupes Sarakolé (V18, V19). Les deux populations sont d'ailleurs rattachées au même groupe ethno-linguistique Mandé.

Modes de transmission des savoir-faire

De nos jours, l'apprentissage de la poterie intervient le plus souvent après le mariage. Le mode de résidence patrilocale implique que cet enseignement est majoritairement dispensé par les femmes de la famille du mari – et notamment la mère de ce dernier (Tableau 1; Fig. 7, bas). L'importance des tâches domes-

/	Villages	Nb total potières	Code potière enquêtée	Ethnie	Cat. socio-prof. Potière	Cat. socio-prof. Mari	Période apprentissage	Statut du maître
	V1. Ndiagnène	37	V1.C1.Po1	Wolof	Recho	Reeno-uude (cordonnier)	Après mariage	Belle-mère
			V1.C1.Po2 V1.C2.Po1	Wolof Wolof	Neeño Neeño	Reeño-uude (cordonnier) Reeño-uude (cordonnier)	Après mariage Après mariage	Belle-mère Grande soeur
			V1.C2.P01 V1.C3.P01	Wolof	Neeno Neeno	Neeno-uude (cordonnier) Neeno-uude (cordonnier)	Apres manage Avant mariage	Mère
			V1.C3.Po2	Wolof	Neeño-tëgg (forgeron)	Neeño-uude (cordonnier)	Après mariage	Belle-mère
			V1.C4.Po1	Wolof	Reeño-uude (cordonnier)	Reeño-uude (cordonnier)	Après mariage	Grande soeur
			V1.C4.Po2	Wolof	Neeño-uude (cordonnier)	Ñeeño-uude (cordonnier)	Avant mariage	Co-épouse de sa mère
- 1	V2. Ndimbe Birane	34	V2.C1.Po1	Wolof	Neeño-uude (cordonnier)	Neeño-uude (cordonnier)	Après mariage	Grand-mère+Co-épouse
			V2.C1.Po2	Wolof	Reeño-uude (cordonnier)	Neeño-uude (cordonnier)	Après mariage	Mêre
			V2.C1.Po3	Wolof	Neeno-tegg (forgeron)	Reeno-uude (cordonnier)	Après mariage	Mère
			V2.C1.Po4 V2.C2.Po1	Wolof Wolof	Neeño-uude (cordonnier) Neeño-têgg (forgeron)	Reeño-uude (cordonnier) Reeño-uude (cordonnier)	Après mariage Avant mariage	Belle-mère Grand-mère+mère
			V2.C2.Po2	Wolof	Neeno-tegg (rorgeron) Neeno-uude (cordonnier)	Neeño-uude (cordonnier)	Après mariage	Grande tante par alliano
senegai			V2.C3.Po1	Wolof	Neeño-uude (cordonnier)	Neeño-uude (cordonnier)	Après mariage	Belle-mère
5			V2.C4.Po1	Wolof	Ñeeño-tëgg (forgeron)	Ñeeño-tëgg (forgeron)	Après mariage	Belle-mère
Ē			V2.C4.Po2	Wolof	Ñeeño-tëgg (forgeron)	Neeño-tëgg (forgeron)	Après mariage	Nièces+Mère+Belle-mère
8			V2.C5.Po1	Wolof	Neeño-uude (cordonnier)	Neeño-tëgg (forgeron)	Après mariage	Belle-mère
.			V2.C6.Po1	Wolof	Neeño-uude (cordonnier)	Reeño-uude (cordonnier)	Après mariage	Co-épouses
			V2.C6.Po2	Wolof	Reeño-uude (cordonnier) Reeño-uude (cordonnier)	Ñeeño-uude (cordonnier) Ñeeño-uude (cordonnier)	Avant mariage	Mère
			V2.C6.Po3 V2.C6.Po4	Wolof Wolof	Neeño-uude (cordonnier)	Neeño-uude (cordonnier)	Après mariage Après mariage	Mère Belle-mère
			V2.C7.Po1	Wolof	Neeño-tëgg (forgeron)	Neeño-tégg (forgeron)	Après mariage	Belle-mère
- 1	V3. Ndimbe Taba	36		Wolof			- April 1 manage	Service strates
- 1	V4. Ndimbe Diancko	4		Wolof				
- 1	V5. Ndiao Bambali	13		Wolof				
	V6. Bambali	10		Wolof				
	V7. Leona	12		Wolof				
- 1	V8. Sonkoron	6		Wolof				
- 1	V9. Tisse Kayemor	5		Wolof				
- 1	V10. Sinthiou Wanar	2		Wolof				
	V11. Sinthiou Mandack Wolof V12. Mouye Tonghor	32 13		Wolof				
	V22. Kantora Diasse	69		Wolof				
\neg	V13. Numukunda	73	V13.C1.Po1	Wolof	Neeño	Ñeeño	Avant mariage	Mère
			V13.C1.Po2	Wolof	Neeño-tegg (forgeron)	Neeño	Après mariage	Tante
			V13.C1.Po3	Wolof	Neeño-têgg (forgeron)	Reeño	Après mariage	Grand-mère
			V13.C1.Po4	Wolof	Ñeeño	Ñeeño	Après mariage	Connaissance
			V13.C1.Po5	Wolof	Neeño-tëgg (forgeron)	Neeño	Après mariage	Belle-mère
			V13.C1.Po6	Wolof	Ñeeño-tëgg (forgeron)	Neeño-rabb (tisserand)	Après mariage	Mère
			V13.C1.Po7	Wolaf	Neeño-rabb (tisserand)	Reeño-rabb (tisserand)	Après mariage	Mère
			V13.C1.Po8	Wolof	"Ñeeño-tabakh"	Neeño	Après mariage	Grand-mère
			V13.C2.Po1	Wolof	Neeño-tëgg (forgeron)	Neeño	Après mariage	Soeur
			V13.C3.Po1	Wolof	"Neeño-tabakh"	Neeño	Après mariage	Soeurs
			V13.C4.Po1	Wolof	Ñeeño	Neeño	Après mariage	Cousine
			V13.C4.Po2 V13.C4.Po3	Wolof Wolof	Neeño Neeño-rabb (tisserand)	Reeño Reeño	Après mariage	Cousine Mère
			V13.C4.Po3 V13.C4.Po4	Wolof	Neeno-rabb (tisserand)	Neeno Neeno-rabb (tisserand)	Après mariage Après mariage	Mere Tante
			V13.C5.Po1	Wolof	Neeño-rabo (cisserana)	neeno-rabb (tisserano)	Après mariage	Belle-mère
			V13.C5.Po2	Wolof	Neeño-uude (cordonnier)	Reeño-uude (cordonnier)	Après mariage	Tante
Gambie			V13.C6.Po1	Wolof	Neeno-uude (cordonnier)	Neeño	Après mariage Après mariage	Soeur ainé
			V13.C7.Po1	Wolof	Neeño-uude (cordonnier)	Neeño-tëgg (forgeron)	Après mariage	Soeur
			V13.C8.Po1	Wolof	Neeño-têgg (forgeron)	Ñeeño-tëgg (forgeron)	Après mariage	Mère
2			V13.C9.Po1	Wolof	Neeño	Ñeeño-têgg (forgeron)	Après mariage	Amie
-51			V13.C10.Po1	Wolof	Neeño-rabb (tisserand)	Neeño-rabb (tisserand)	Après mariage	Soeur alné
			V13.C11.Po1	Wolof	Neeño	Ñeeño	Après mariage	Belle-mère+cousine
	V14. Kanikunda Suba	8	V14.C1.Po1	Wolof	Neeño-tëgg (forgeron)	Sula	Après mariage	Belle-mère
	NAMES OF TAXABLE PARTY.		V14.C1.Po2	Wolof	Neeño-têgg (forgeron)	Neeño-tëgg (forgeron)	Avant mariage	Mère
			V14.C1.Po3	Malinke	Nyamalo-farabo (tisserand)	Ñeeño-tëgg (forgeron)	Après mariage	Femme de la maisonnée
			V14.C2.Po1	Malinke	Nyamalo-farabo (tisserand)	Nyamalo-farabo (tisserand)	Après mariage	Connaissance
			V14.C3.Po1	Malinke	Nyamalo-jalo (griots)	Nyamalo-numu (forgeron)	Après mariage	Co-épouse
			V14.C3.Po2	Malinke	Nyamalo	Nyamalo-numu (forgeron)	Après mariage	Une voisine
			V14.C4.Po1	Wolof	Neeño-tëgg (forgeron)	Ñeeño-tëgg (forgeron)	Avant mariage	Grand-mère (maternelle
			V14.C4.Po2	Wolof	Reeño-tëgg (forgeron)	Ñeeño-tëgg (forgeron)	Avant mariage	Mère
	V15. Kanikunda Tendala	5		Malinke/Wolof				
	V16. Sarakunda	40		Wolof				
	V17. Kumbidja	6		Wolof				
	V18. Jarra Madina	2		Sarakole				
	V19. Jakhali	69		Sarakole				
	V20. Jappineh Tembeto	36		Malinke				

Tableau 1 – Inventaire des villages et des potières documentées dans la zone d'étude, de leur origine, et de celle de leurs maîtres.

tiques quotidiennes fait que, pour beaucoup de potières, l'apprentissage n'est intervenu que plusieurs années après le mariage. Lorsqu'il intervient avant le mariage, l'apprentissage se déroule alors principalement avec la mère ou une femme de la maisonnée. De manière générale, l'enfance et l'adolescence correspondent toujours à des périodes d'initiation où les jeunes filles aident les potières autonomes et suivent leurs directives lors de certaines opérations (extraction et transport de l'argile brute, pilagetamisage du dégraissant, collecte des combustibles).

Des parcours individuels aux dynamiques de groupe

L'origine des potières et de leurs enseignantes permet finalement de reconstituer les réseaux d'apprentissage et les sphères d'endogamie reliant (ou non) les différentes communautés artisanales. Les liens unissant les familles de potières s'inscrivent ici dans des territoires précis. Le fleuve Gambie semble ainsi opérer une démarcation entre une zone septentrionale majoritairement Wolof, et un espace méridional occupé par des artisans malinké et sarakolé. Aucun lien généalogique parmi les potières enquêtées ne semble en effet connecter les communautés au nord et au sud du fleuve². Ainsi, les quelques potières malinkés identifiées au nord du fleuve sont complètement intégrées aux systèmes matrimoniaux wolof, et ignorent même l'existence d'autres communautés malinkés plus au sud. Cet effet de frontière transparaît également des premiers entretiens menés sur la rive sud du fleuve, parmi les communautés malinké et sarakolé.

La sphère de la consommation

Diversité fonctionnelle des récipients

Dans la zone enquêtée, la diversité fonctionnelle des récipients céramiques est globalement homogène. Au nord du fleuve Gambie, les potières wolof et malinké produisent aujourd'hui essentiellement des jarres à eau de différents modules, des couscoussières et des brûle-parfum, auprès desquels subsistent quelques vases destinées à l'hygiène du corps et aux ablutions, ainsi que quelques poteries médicinales, servant aussi à protéger les maisons (Fig. 2). L'absence quasitotale de poteries culinaires est toutefois notable; à l'exception des couscoussières. Les récipients ont ainsi essentiellement pour fonction la conservation de l'eau, la diffusion de senteurs ou l'hygiène du corps et la santé. Les mêmes catégories fonctionnelles se retrouvent au sud du fleuve, parmi les potières malinké et sarakolé. Les poteries sarakolé se distinguent toutefois par leur morphologie, notamment les jarres à eau.

Diffusion des productions

Le plus souvent, les potières vendent directement leur production à leur domicile. Ce mode de distribution est notamment privilégié pour les commandes spécifiques, comme des jarres offertes lors de mariages, des poteries médicinales ou destinées à la protection de la maisonnée. De nos jours, la solution privilégiée par les artisans est d'assister aux marchés hebdomadaires (loumas) organisés dans la région (Fig. 3). Créés au début des années 1980 (Perry 1998, 2000), ces marchés d'importance variable sont des rendez-vous incontournables de la vie économique et sociale locale. Les déplacements s'effectuent le plus souvent en charrette, empruntée pour l'occasion à leur famille ou louée le cas échéant. La location représente alors un coût important. Dès lors, les artisans tendent à privilégier les lieux de forte affluence, où les possibilités de vente seront les plus favorables.

La polarisation des échanges lors des *loumas* explique d'ailleurs en grande partie que les potières délaissent aujourd'hui de plus en plus la vente dans les villages alentours. Avant la création des *loumas*, cette pratique constituait pourtant la seule alternative à la vente au domicile de la potière. Les potières âgées interviewées se rappellent que du temps de leurs grands-mères, ces déplacements vers les communautés périphériques s'effectuaient uniquement à pied, avec la charge de seulement quelques poteries.

Les modes de production

Acquisition et traitement des matières premières et des dégraissants

« Là où il y a de l'eau, il y a de l'argile! ». Cette formule énoncée par de nombreuses potières résume bien le lien étroit existant, en zone soudano-sahélienne, entre les gisements de matières premières argileuses et les lieux inondés, tout ou

² Cette dimension devra être confirmée par des enquêtes généalogiques systématiques dans la zone sud.



Figure 2 – Aperçu de la diversité des productions wolof et malinké de la rive nord du fleuve. 1 à 3 : Encensoirs. 4 : Jarre à eau. 5 : Vase médicinal et de protection de la maison. 6 : Vase pour se laver. 7. Support de cuisson (par ensemble de 3 éléments). 8. Couscoussière (Cliché : A. Delvoye).

partie de l'année **(Fig. 4)**. Quatre des sources documentées sont localisées sur des plaines inondables à la saison des pluies, en bordure du fleuve Gambie (M13, M14, M19³, M20).

Une autre est immédiatement située sur les rives du Bao Bolon, l'un de ses affluents septentrionaux (M02). Ces argiles prélevées à faible profondeur présentent parfois un degré d'humidité très important. Le site d'extraction M01, localisé dans les terres à proximité du village de Ndiagnène (V01), est une dépression uniquement inondée durant la saison des pluies. Ces mines d'argile correspondent toutes à des aires d'extraction en plein air et peu profondes (1,20 m maximum). Les argiles sont extraites à l'aide de herminettes, parfois sur près de 30 à 40 m en surface. Par expérience, les potières distinguent

différents types et qualités d'argiles, en fonction de leur teinte (dite noire, blanche ou rouge) et de leur teneur en impuretés (racines, graviers, nodules de fer...). La couche argileuse noirâtre recherchée pour le façonnage, généralement située entre 0,50 et 1 m de profondeur, est surmontée d'une couche intermédiaire comprenant une fraction plus importante de sable et d'impuretés, et d'une couche superficielle sableuse systématiquement écartée.

Les argiles brutes sont ensuite simplement mises à tremper, quelques jours ou seulement quelques minutes avant le début du façonnage. L'unique cas de pilage et tamisage de l'argile brute observé (V2) visait à enlever les nombreux nodules pisolithiques d'une argile « rouge » (ban bu-xonx), considérée par les potières comme de qualité moyenne. Ce procédé technique particulier répond donc ici directement à une contrainte environnementale, liée à la nature même du matériau.

³ À Jakhaly (Gambie), le lieu d'extraction de l'argile nous a été indiqué mais l'opération n'a pu être observée directement.

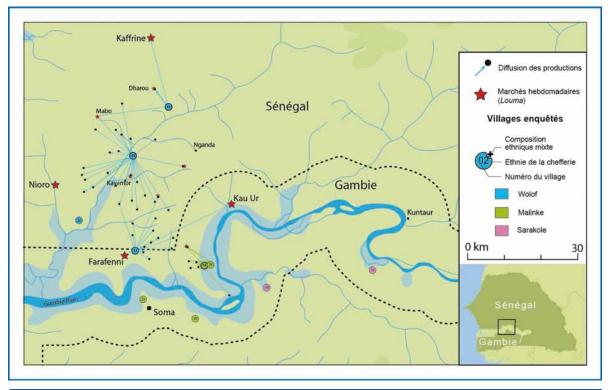


Figure 3 – Carte des réseaux de diffusion des productions céramiques par les potières wolof et malinké de la rive nord du fleuve Gambie vers les marchés hebdomadaires (*loumas*) et les villages alentours (DAO : A. Delvoye).

Les dégraissants ajoutés pour obtenir les recettes de pâte finales témoignent en revanche de pratiques plus diversifiées. Au nord du fleuve Gambie, les artisans wolof et malinké utilisent uniquement de la chamotte (Fig. 5). C'est également le cas des Malinké recensés au sud du fleuve (V21, V20). Le mélange s'opère à la main et en position assise, sur une bâche en plastique ou un sac de riz. Dans les communautés sarakolé, le dégraissant est un mélange de chamotte de poteries pilées et de paille de fonio (V18, V19). Il est associé à l'argile brute humidifiée par un pétrissage aux pieds, en position debout. Un regard attentif aux types de chamottes utilisées révèle toutefois des différences techniques notables. Au nord du fleuve, le « recyclage » de poteries usagées est en effet loin d'être systématique. La solution la plus répandue consiste à modeler des boules d'argile brute (tomol en wolof), qui seront ensuite cuites, pilées et tamisées. Cette méthode a été systématiquement observée dans les villages en bordure du Bao Bolon. Une solution alternative consiste à cuire directement des blocs d'argile brute (guebi en wolof), qui seront ensuite pilés et tamisés. Cette option a principalement été notée au nord de la zone d'étude. À Numukunda, les trois options techniques sont attestées. Le recours aux tomol ou aux guebi pourrait être directement lié au degré d'humidité plus ou moins important des argiles localement prélevées. Au final, seuls quatre villages gambiens situés sur la rive nord obtiennent leur chamotte à partir de poteries usagées (V14, V15, V16 et V17). Les potières trouvent donc ici suffisamment de matière première parmi les poteries usagées pour assurer le niveau actuel de production, et ne pas recourir à ce qui s'apparente à des techniques de remplacement.

Les techniques d'ébauchage et de préformage

Un regard à la diversité des modes de façonnage révèle l'existence de deux principales traditions dans la région. La première est commune à l'ensemble des potières installées sur la rive nord du fleuve Gambie, wolof comme malinké. Selon cette technique, une boule d'argile ovale est modelée et placée sur un support rotatif rempli de

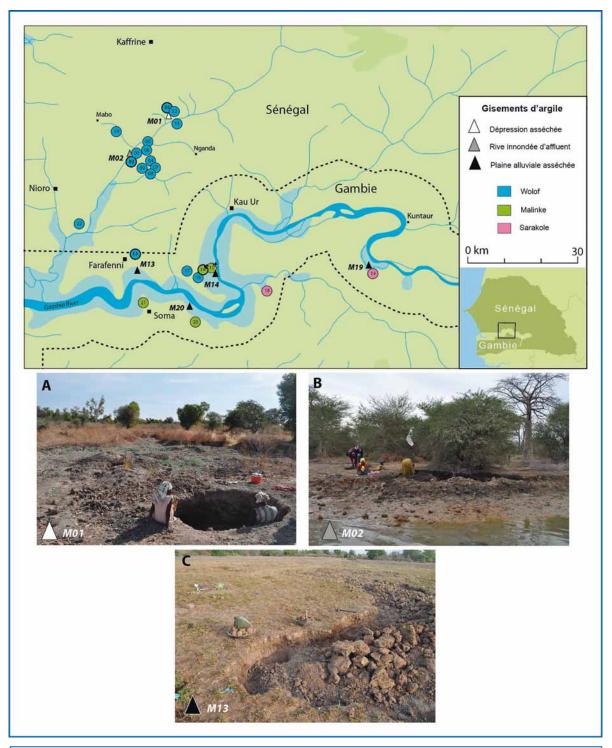


Figure 4 – Localisation des sources d'argiles documentées dans la zone d'étude : A. Dépression asséchée. B. Bord d'affluent en eaux. C. Plaine inondable asséchée en bordure du fleuve Gambie (DAO : A. Delvoye).

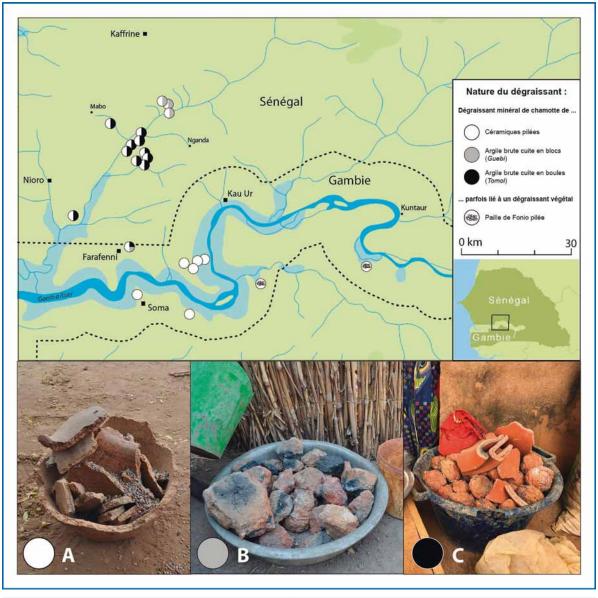


Figure 5 – Distribution des différents types de dégraissants employés par les potières dans la zone d'étude, avec un détail sur la variété des chamottes : A. Poteries ébréchées ou usagées. B. Blocs d'argile brute cuits. C. Boules d'argile brute cuites. (DAO et clichés : A. Delvoye).

sable, où elle sera aplanie avec l'avant du poing (Fig. 6, bas-gauche), dans un geste très similaire à celui documenté en d'autres contextes pour la technique du creusement d'une motte d'argile. La préforme est ensuite réalisée par superposition de colombins, essentiellement en chevauchement interne. Sur la rive sud du fleuve, seule la dernière potière malinké de Jarra Pakalinding (V21) semble pratiquer cette technique. Les potières malinké et sarakolé recensées plus à

l'est se distinguent par une tradition technique radicalement différente : le moulage sur forme convexe ; ici, une poterie retournée (Fig. 6, basdroite). Après avoir séchée au soleil, la préforme est replacée l'ouverture vers le haut et les parois sont montées aux colombins, en chevauchement interne puis externe.

Des actions techniques spécifiques correspondant aux traitement des surfaces (par raclage,

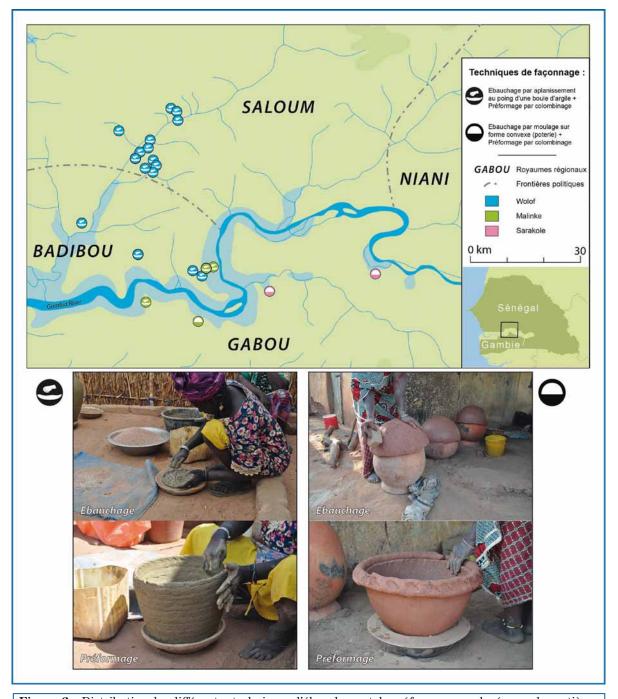


Figure 6 – Distribution des différentes techniques d'ébauchage et de préformage employées par les potières dans la zone d'étude (Gauche : Aplanissement au poing d'une boule d'argile et montage aux colombins en chevauchement interne. Droite : Moulage sur forme convexe et montage aux colombins en chevauchement externe), et mise en relation avec l'emprise des anciennes royautés régionales, du 16e au 19e siècle environ (DAO : A. Delvoye).

par lissage) viennent évidemment compléter les séquences propres à chacune de ces deux traditions. Elles impliquent l'utilisation d'outils réalisés dans différents matériaux; qu'ils soient locaux et naturels, ou exogènes et manufacturés. Il est donc notable d'observer que les rachis de mais et les estèques de calebasse utilisées par les Sarakolé pour régulariser les surfaces sont, respectivement, absentes ou très rares parmi les Wolof. Au nord du fleuve, les estèques de calebasse sont en réalité largement remplacées par de nouveaux matériaux tels que le plastique issus de bassines usagées ou des semelles de tongs. L'intégration de ces nouveaux matériaux au sein des trousses à outils des potières concerne également des éléments plus discrets comme les supports de travail (nattes, supports rotatifs), et se constate plus généralement par la présence de nombreux récipients en plastique, émail ou aluminium dans les ateliers des potiers (Fig. 7).

Motifs et techniques décoratives

Des différences entre ces deux traditions techniques se retrouvent aussi dans l'ornementation des récipients, même si nos enquêtes portèrent plus spécifiquement sur les communautés potières situées au nord du fleuve. Au nord du fleuve, la décoration des poteries consiste notamment en l'application d'une barbotine rouge sur tout ou partie des parois externes et/ou internes avant la cuisson. Des motifs géométriques à la peinture blanche et bleue, appliqués après cuisson, rehaussent parfois l'ornementation des jarres à eau et des brûle-parfum. Si la barbotine est obtenue à partir de pigments naturels, les peintures blanches et bleues sont produites industriellement. Leur généralisation parmi les potières actuelles tend à masquer de plus anciennes pratiques décoratives que certaines potières âgées perpétuent encore, comme les décors à la cendre (doom en wolof), les ajouts de matière et les motifs circulaires poinconnés sur les hauts de panse des jarres à eau. La barbotine rouge est parfois également appliquée par les potières malinké et sarakolé de la rive sud. Des motifs incisés et au peigne ornent aussi les panses des récipients, ainsi que des impressions de rachis de maïs sur les panses de certains vases. Les pratiques ornementales varient donc sensiblement d'une rive à l'autre, où elles peuvent être néanmoins partagées par différentes communautés.

Structures de cuisson et combustibles

L'étape de cuisson a uniquement été suivie parmi les artisans wolof de la rive nord du fleuve Gambie. Les structures de cuisson y prennent la forme de légères dépressions aménagées à même le sol et larges d'environ 2,50 m. Dans des centres majeurs de production, ces foyers en cuvette sont disposés par groupe de cinq ou six. Ils émergent d'environ 1m au-dessus du sol environnant, en raison de l'accumulation progressive des cendres. Les combustibles employés sont essentiellement végétaux. Il s'agit à la fois d'espèces naturellement présentes dans l'environnement (bois et coques des fruits du baobab, herbes sèches) et de variétés cultivées localement (mil. maïs). Les déjections animales sont ponctuellement employées par les potières, au gré de leur disponibilité et du passage de troupeaux transhumants peul durant la saison sèche. Contrairement à d'autres régions du Sénégal (Gelbert 2003; Mayor *et al.* 2014, 2015), leur utilisation ne semble pas faire l'objet d'un rejet ou d'une recherche systématique, mais apparaît plutôt opportuniste.

Dans toute cette zone, la structuration des foyers est identique. Après un nettoyage méticuleux du sol des foyers, un premier lit de branchage reposant directement sur la couche cendreuse est recouvert de poteries de différents modules. Les jarres à eau sont placées au centre, de champ, tandis que les couscoussières retournées et autres petits vases sont disposés en périphérie. Des fragments de tôles ou de bassines en aluminium placées verticalement ceinturent parfois les foyers pour faciliter la conduction de la chaleur. Suivant les villages, des blocs (guebi) ou des boules d'argile brute (tomol) sont insérées à ce dispositif. L'ensemble est recouvert de différentes couches de végétaux, du plus grossier au plus fin, jusqu'à former une structure en dôme composée de longs morceaux d'écorce de baobab, de tiges de mil, puis de balle de mil. Démarrée à la tombée du jour, la cuisson est longue et ininterrompue. La production est récupérée au matin et aucun traitement post-cuisson n'est appliqué.

De quelques générations à plusieurs siècles : retracer les dynamiques culturelles et historiques entre Sénégal et Gambie

Les données relatives aux contextes socio-économiques de production, aux étapes de fabrica-



Figure 7 – Vue schématique du façonnage chez les potières au nord du fleuve Gambie (ici chez la potière wolof V2.C6.Po1). En haut : Préparation de la recette de pâte à partir des résidus d'anciennes poteries et/ou de boules d'argile brute cuites (tomol), et mélange à la main en position assise. En bas : La fille de la potière reproduit par jeu le geste d'ébauchage par aplanissement au poing d'une motte d'argile, tandis que sa mère monte les parois d'une jarre à eau aux colombins. (Dessins : E. Gutscher, à partir de clichés d'A. Delvoye).

tion ou à la sphère de consommation expriment, chacune à leur mesure, une part de la diversité des traditions céramiques. Loin d'être statiques, ces cultures matérielles sont en réalité le résultat d'évolutions et d'adaptations, plus ou moins récentes, à des facteurs de différentes natures (environnemen-

"Loin d'être statiques, ces cultures matérielles sont en réalité le résultat d'évolutions et d'adaptations, plus ou moins récentes, à des facteurs de différentes natures (environnementales, socio-économiques, culturelles). Elles reflètent ainsi à la fois les dynamiques les plus actuelles ou intervenues au cours des dernières décennies, que celles inscrites dans une plus longue durée."

tales, socio-économiques, culturelles). Elles reflètent ainsi à la fois les dynamiques les plus actuelles ou intervenues au cours des dernières décennies, que celles inscrites dans une plus longue durée.

Les éléments de variabilité les plus récents, mis en évidence grâce aux enquêtes orales, concernent par exemple le remplacement d'outils de potière, l'évolution des décors, ou la disparition de certaines fonctions céramiques. Ces changements de pratiques témoignent d'une ouverture croissante à des produits manufacturés en série - souvent importés - et, parfois, à un attrait pour des éléments incarnant une certaine image de la modernité. Des ressources locales comme les calebasses sont ainsi largement abandonnées au profit de fragments de semelles ou de bassines en plastique au nord du fleuve Gambie, alors qu'ils sont encore très largement utilisés sur sa rive sud. Le détournement d'objets de leur fonction initiale (catachrèse) concerne l'ensemble de la chaîne opératoire. Les peintures industrielles sont ainsi plus valorisées que les anciens décors à la cendre, en reliefs ou poinçonnés à la baguette. L'abandon quasi-total des poteries culinaires ou aux fonctions spécifiques (emmener l'eau aux champs, pour l'hygiène corporelle) est en revanche une conséquence de l'adoption massive de récipients en fonte, aluminium, inox, émail et plastique, du début du 20e siècle à aujourd'hui (Sargent et Friedel 1986; Platte 2004). Ces nouveaux matériaux offrent chacun des avantages concrets tels que leur meilleure résistance aux chocs et leur longévité, ou encore parfois leur légèreté et leur apparence esthétique. Cette évolution moderne des récipients et de leurs usages témoigne des nouvelles dynamiques économiques et culturelles animant de nombreuses sociétés africaines (Gosselain et al. 2009a et b; Osborn 2017, 2018).

Certaines variabilités techniques semblent en revan-

che inscrites dans des temporalités plus longues. C'est notamment le cas de l'aplanissement au poing et du moulage sur forme convexe, deux techniques de faconnage documentées au nord et au sud du fleuve Gambie. Les sources historiques révèlent en effet que les limites de ces deux traditions techniques correspondent aux frontières d'entités politiques régionales pouvant remonter au 13e siècle : le Grand Djolof au nord, le royaume du Gabou au sud (Niane 1989; Boulègue 2013). Alors que le premier inclus des populations wolof, sereer et malinké sur ses marges méridionales, le second représente l'extension occidentale de la sphère mandingue que certaines traditions orales associent au Mâli à travers l'épopée de Soundjata Keita. Vers la fin du 16e siècle, la dislocation du Grand Djolof favorisa l'émergence de petites royautés au nord du fleuve, comme le Badibou, le Saloum et le Niani (Fig. 6). Le Gabou perdura quant à lui jusqu'au 19^e siècle.

Un premier rapprochement avec les données archéologiques du mégalithisme sénégambien peut être ici proposé, à titre exploratoire. À Wanar, la technique générique du moulage sur forme convexe est identifiée dès la fin du I^{er} millénaire sur de grands récipients cylindriques, et aux 11^e-12^e siècles sur de grandes poteries carénées adaptables en couvercle sur l'ouverture de jarres (Fig. 8). À partir du 12^e siècle, le déclin de cette production à Wanar coïncide avec l'émergence de petits vases commémoratifs façonnés par enroulement d'un colombin, parfois en spirale, et déposés à l'est des architectures

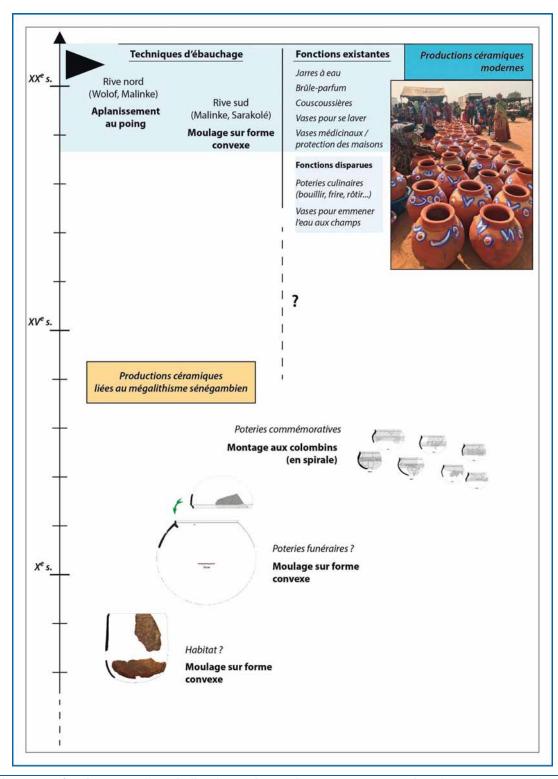


Figure 8 – Synthèse actualisée de l'évolution des productions céramiques dans les régions centrales du Sénégal et de Gambie, de la période du mégalithisme sénégambien à aujourd'hui. (DAO : A. Delvoye).

monumentales. Ils sont ici associés à l'arrivée d'une nouvelle communauté artisanale. Cette technique d'ébauchage est également documentée sur les mêmes productions, en d'autres sites de l'aire mégalithique sénégambienne. Elle ne trouve en revanche aucun parallèle ethnographique dans notre zone d'étude. Les plus proches exemples actuels se situeraient chez les Sereer du centre-ouest du Sénégal, et les Diola et Malinké de Basse-Casamance (Sall 2005; Obs. personnelle).

À ce jour, la technique générique d'ébauchage par aplanissement au poing d'une motte d'argile observée chez les actuelles potières wolofs ne trouve toutefois aucun parallèle dans la documentation archéologique du mégalithisme sénégambien. Elle pourrait donc être apparue plus récemment dans la région. Les récits historiques relatifs à la fondation de certains villages d'artisans des régions du Sénégal et de Gambie, recueillis lors de nos enquêtes, apporteraient une première piste de réflexion dans ce sens. À Ndiagnène (V1), Numukunda (V13) et Kanikunda Suba (V14), la mémoire locale s'accorde en effet pour attribuer la fondation des villages à des individus venus du Fouta et de la movenne vallée du fleuve Sénégal, probablement dès la fin du 18e siècle. Or, cette période fait directement suite aux importants mouvements de conquête et d'expansion des théocraties peules au 16e et 17^e siècles, qui se heurtèrent notamment au royaume du *Gabou*. L'origine peule des ancêtres de ces communautés artisanales n'est ni dissimulée, ni vue comme incompatible avec l'identité wolof aujourd'hui affichée - au moins à Ndiagnène et Numukunda. Sur le plan technique, la très forte proximité entre l'ébauchage par aplanissement au poing documenté dans notre région d'étude et l'ébauchage par creusage d'une motte, actuellement pratiquée par les potières peules de la moyenne vallée du fleuve Sénégal (Gelbert 2003), est particulièrement notable. L'hypothèse d'un lien entre les traditions techniques de ces deux régions offrirait ici un exemple supplémentaire de reconfiguration des identités - que nous avions déjà évoquée en évoquant la très forte proximité des communautés wolofs et malinkés actuelles de la rive nord du fleuve Gambie. Dès lors, faut-il voir dans les poteries archéologiques sénégambiennes façonnées par moulage sur forme convexe les fossiles directeurs d'une tradition céramique aujourd'hui limitée à la rive sud du fleuve Gambie et associée à des populations de culture mandingue ?

Dans une région aujourd'hui majoritairement musulmane, l'absence de poteries destinées à intégrer la sphère funéraire apparaît finalement comme un trait singulier des traditions céramiques contemporaines. Les exemples de synchrétismes montrant une coexistence entre un Islam de tradition soufie et des croyances préislamiques sont pourtant nombreux. L'absence des témoins matériels autrefois associés à certains rituels funéraires dans la région atteste ici autant de l'évolution fonctionnelle des productions que de profonds changements culturels, intervenus au cours de ces derniers siècles.

Conclusion

Entre archéologie et ethnographie, ce travail illustre comment les données relatives aux cultures matérielles anciennes et actuelles peuvent s'articuler pour déboucher sur des interprétations d'ordres historiques et anthropologiques. Grâce au concept de chaîne opératoire, l'étude d'un artisanat comme la céramique devient ainsi un vecteur d'information privilégié pour décrire l'évolution des sociétés. Pour la première fois dans la région, une concordance peut ainsi être établie entre la distribution de certains traits techniques et l'emprise d'anciens royaumes remontant parfois au 13e siècle. Il s'agit ici d'une étape décisive, apportant un éclairage nouveau sur les dynamiques culturelles en Sénégambie au cours des I^{er} et II^e millénaires de notre ère. La documentation disponible pour cette vaste échelle de temps reste néanmoins encore très limitée, au regard d'autres régions d'Afrique de l'Ouest. À l'avenir, le développement des recherches archéologiques et ethnoarchéologiques en contexte domestique apparaît ainsi comme un enjeu prioritaire.

Remerciements

Cette recherche postdoctorale a été rendue possible grâce à la confiance et au soutien financier accordés par la Fondation Fyssen (2019-2022), à qui j'exprime ma profonde reconnaissance. Je tiens à y remercier Andrew Bevan pour ses conseils toujours avisés, Valentina Vapnarsky pour sa relecture attentive de cet article, et Louise Wastin pour son écoute et sa disponibilité. Au Laboratoire Archéologie Africaine et Anthropologie (ARCAN) de l'Université de

Genève (Suisse), ce travail a bénéficié de la qualité d'encadrement inestimable offerte par Anne Mayor. Le talent artistique d'Eva Gutscher offre quant à lui une précieuse valeur ajoutée à la documentation de terrain. Ce projet s'inscrit également dans un partenariat scientifique de longue durée avec les institutions du Sénégal et de Gambie, et avec mes collègues Matar Ndiaye (IFAN, Dakar) et Hassoum Ceesay (NCAC, Banjul). Ma gratitude va finalement à l'ensemble des communautés rurales visitées pour leur chaleur humaine, ainsi qu'aux chefs de village et aux potières pour leur accueil toujours renouvelé.

Bibliographie

- Boulègue J. (2013) Les royaumes wolof dans l'espace sénégambien (XIII^e XVIII^e siècle), Éd. Karthala, 504 p.
- Cantin N. et Mayor A. (2018) Ethnoarchaeometry in eastern Senegal: The connections between raw materials and finished ceramic products, *Journal of Archaeological Science*, 21, pp. 1181-1190.
- Cresswell R. ([1976] 2010) Techniques et Culture: les bases d'un programme de travail. *In:* Bartholeyns G., Govoroff N. & Joulian F. (eds.), *Cultures matérielles: Anthologie raisonnée de Techniques et Culture*, vol. 1, Techniques et Culture, Éditions de la Maison des Sciences de l'Homme: 20-45.
- Delvoye A. (2018) Les productions céramiques protohistoriques de l'aire mégalithique sénégambienne dans le contexte de l'Afrique de l'Ouest aux I^{er} et II^e millénaires de notre ère, Thèse de doctorat, Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne, 2 vol., 822 p. + 132 p.
- Delvoye A. (2021) Megaliths. *In:* The Encyclopedia of Ancient History: Asia and Africa (eds D.T. Potts, E. Harkness, J. Neelis and R.J. McIntosh).
- Delvoye A. (2022) Les traditions céramiques du mégalithisme du Sénégal et de Gambie : une nouvelle périodisation pour l'Afrique de l'Ouest aux I^{er} et II^e millénaires de notre ère, *Journal of African Archaeology*, 20(2), pp. 230-258.
- Delvoye A., Laporte L., Bocoum H., Bernard R., Cros J.-P., Djouad S., Dartois V., Lejay M., Athié A., Cissé F. & Quesnel L. (2016) L'Art et la manière: Approche technologique des céramiques de dépôt dans le mégalithisme sénégam-

- bien Le cas de la nécropole de Wanar (Sénégal), Journal of African Archaeology, 14 (2), pp. 115-134.
- Delvoye, A., Laporte, L. & Bocoum, H. (2021) Évolutions typo-technologiques des productions céramiques de la nécropole de Wanar (Sénégal) : démarche archéologique et implications anthropologiques. *In:* Giligny F., Dolbunova E., Gomart L. & Livingstone-Smith A. (eds.), Contribution of the ceramic technological approaches to the anthropology and archaeology of pre and protohistoric societies, Proceedings of the XVIII UISPP World Congress, vol. 12, Archaeopress, pp. 77-98.
- Delvoye A., Mayor A. & Guèye N.S. (en préparation) Beyond uniformity: Technical and historical dynamics among pottery traditions from Eastern Senegal.
- Drieu, L., Regert, M., Mazuy, A., Vieugué J., Bocoum H. & Mayor A. (2022) Relationships Between Lipid Profiles and Use of Ethnographic Pottery: an Exploratory Study, *Journal of Archaeological Method and Theory*, https://doi.org/10.1007/s10816-021-09547-1
- Gallay A. (1970) La poterie en pays Sarakolé (Mali, Afrique occidentale) : étude de technologie traditionnelle, *Journal de la Société des Africanistes*, 40, pp. 137-138.
- Gallay A. (1994) Sociétés englobées et traditions céramiques : le cas du Pays dogon (Mali) depuis le 13^e siècle. *In: Terre cuite et Société. La céramique comme document technique, économique, culturel.* XIV^e Rencontres Internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, Juan-les-Pins, Ed. APDCA : 67-89.
- Gallay A. (2010) Sériation chronologique de la céramique sénégambienne (Sénégal, Gambie). 700 cal. BC-1700 cal. AD, *Journal of African Archaeology* 8 (1), pp. 99-129.
- Gallay A., Gervaise P. & Curdy P. (1982) Mbolop Tobe (Sinthiou Kohel, Sénégal) contribution à la connaissance du Mégalithisme Sénégambien, *Archives suisses d'anthropologie générale*, vol. 46, n° 2, p. 247-259.
- Gallay A. & Huysecom E., Mayor A., Gelbert A. (collab) (2012) *Potières du Sahel*: à la découverte des traditions céramiques de la boucle de Niger (Mali), Infolio, Gollion, 376 p.
- Gelbert A. (2003) Traditions céramiques et emprunts techniques : études ethnoarchéologique

dans les haute et moyenne vallées du fleuve Sénégal (+ CD-ROM), Ed. Maison des Sciences de l'Homme – Epistèmes, Coll. Référentiels, Paris, 104 p.

- Gosselain O. P. (2003) Poteries du Cameroun méridional : Styles techniques et rapports à l'identité, CNRS Éditions, CRA-Monographie nº 26, 256 p.
- Gosselain, O. (2019) Pottery chaînes opératoires as Historical Documents. *In.*: The Oxford Encyclopedia of African Historiography: Methods and Sources. Oxford University Press.
- Gosselain O. P., Zeebroek R. & Decroly J.-M. (Eds.) (2009a) Des choses, des gestes, des mots: repenser les dynamiques culturelles, *Techniques et Culture*, 51, Ed. Maison des Sciences de l'Homme, 275 p.
- Gosselain O., Zeebroek R. et Decroly J.-M. (2009b), Les tribulations d'une casserole chinoise au Niger, *Techniques & Culture*, 51, pp. 18-89.
- Gueye N.S. (1998) Études ethnoarchéologiques de la production et de la distribution des poteries de la moyenne vallée du fleuve Sénégal du XVI^e au XIX^e siècles : approches ethnoarchéologique et ethnohistorique, Thèse de doctorat, 2 vols. Université Paris X-Nanterre, Paris.
- Holl A. & Bocoum H. (2017) Megaliths, cultural landscape and the production of ancestors, Saarbrücken, Éd. Universitaires européennes, 312 p.
- Laporte L., Bocoum H., Cros J.-P., Delvoye A., Bernard R., Diallo M., Diop M., Kane A., Dartois V., Lejay M., Bertin F. & Quesnel L., (2012) Megalithic monumentality in Africa: from graves to stone circles at Wanar, Senegal, *Antiquity*, 86, pp. 409-427.
- Laporte L., Bocoum H., Delvoye A., Sanogo K., Polet J., Ceesay B., Cros J.-P., Athié A., Djouad S., Ndiaye M., Armbruster B., Ballouche A., Eichhorn B., Garnier A., Lespez L., Mathé V. & Robion-Brunner C. (2017) Les mégalithes du Sénégal et de Gambie dans leur contexte régional, *Afrique : Arts et Archéologie*, 13, p. 93-119.
- Lemonnier P. (1992) Elements for an anthropology of technology, Ann Arbor: Museum of Anthropology, University of Michigan.
- Livingstone-Smith A. (2001) Chaîne opératoire de la poterie : références ethnographiques,

- analyses et reconstitution, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Publications digitales, 461 p.
- Maget, M. (1953) Guide d'étude directe des comportements culturels : ethnographie métropolitaine, Paris, Éd. Civilisations du Sud.
- Mayor A. (2010) Ceramic traditions and ethnicity in the Niger Bend, West Africa, *Ethnoarchaeology*, 2(1), pp. 5-48.
- Mayor A. (2011a) Traditions céramiques dans la boucle du Niger. Ethnoarchéologie et histoire du peuplement au temps des empires précoloniaux, Journal of African Archaeology Monograph Series 7, Peuplement humain & paléoenvironnement en Afrique de l'ouest 2, Africa Magna Verlag, Frankfurt a. M., 356 p.
- Mayor A. (2011b) Impressions de vanneries et technique du martelage sur forme concave: Anthropologie et histoire d'une technique dans la boucle du Niger, *Azania*, 46 (1), pp. 88-109.
- Mayor A., Huysecom E., Gallay A., Rasse M. & Ballouche A. (2005) Population dynamics and Palaeoclimate over the past 3000 years in the Dogon Country, Mali, *Journal of Anthropological Archaeology*, 24, pp. 25-61.
- Mayor A. & Guèye N.S. (2015) Ethnohistoire et traditions matérielles dans le Bélédougou et le Boundou. *In.*: Huysecom E. *et al.* La construction du cadre chronologique et paléoenvironnementale de la moyenne vallée de la Falémé 17^e année d'activité du programme international « Peuplement humain et paléoenvironnement en Afrique », SLSA Jahresbericht, Rapport annuel 2014 : 119-23.
- Mayor A. & Cantin N. (2016) Ethnoarchéologie des traditions artisanales. *In.:* Huysecom E. *et al.* Transitions et continuités dans la vallée de la Falémé (Sénégal): résultats de la 18e année de recherche du programme international « Peuplement humain et paléoenvironnement en Afrique », SLSA Jahresbericht, Rapport annuel 2015: 143-55.
- Mayor A. & Vieugué J. (2017) La construction d'un référentiel sur les fonctions céramiques en Pays bedik. In : Huysecom E. et al. : Milieux et techniques dans la Falémé (Sénégal oriental) et sondages au royaume d'Issiny (Côte d'Ivoire) : résultats de la 19^e année du programme « Peuplement humain et paléoenvironnement en Afrique », Jahresbericht SLSA 2016, pp. 179-190.

- Mayor A., Cantin N. & Kanté C.O. (2019) Les traditions céramiques actuelles bedik, peul et djalonké (Région de Kédougou). In: Mayor E. et al.: Archéologie et environnements au Sénégal oriental: résultats de la 21^e année du programme « Peuplement humain et paléoenvironnement en Afrique », Jahresbericht SLSA 2018, pp. 246-260.
- Niane D.T. (1989) *Histoire des Mandingues de l'Ouest : le Royaume du Gabou*, Éd. Karthala, Collection Hommes et Sociétés, 224 p.
- Osborn E.L. (2017) Containers, Energy, and the Anthropocene in West Africa." In Economic Development and Environmental History in the Anthropocene: Perspectives on Asia and Africa, edited by Gareth Austin. New York: Bloomsbury
- Osborn E.L. (2018) Containers and mobility in West Africa. *In.*: On containers, edited by Andrew Shyrock and Daniel Lord Smail. Special issue, *History and Anthropology* 29, no 1.
- Perry D. (1998) Village groups and weekly markets: defining a new social movement, *Political and Legal Anthropolgy Review* 21 (2): 41-54.
- Perry D. (2000) Rural weekly markets and the dynamics of time, space and community in Senegal, *The Journal of Modern African Studies* 38 (3): 461-486.
- Platte E. (2004) Towards an African Modernity: Plastic Pots and Enamel Ware in Kanuri-Women's Rooms (Northern Nigeria), Paideuma 50: 173-192.
- Roux V. & Corbetta D. collab. (1989) The potter's wheel: craft specialization and technical competence. Oxford and IBH Publishing.
- Sall M. (2005) Traditions céramiques, identités et peuplement en Sénégambie. Ethnographie comparée et essai de reconstitution historique, Cambridge Monographs in African Archaeology 63, BAR International Series 1407, 158 p.
- Sargent C.F. & Friedel D.A. (1986) From Clay to Metal: Culture Change and Container Usage Among the Bariba of Northern Bénin, West Africa, *The African Archaeological Review* 4: 177-195.
- Tamari T. (1991) The development of caste systems in West Africa, *Journal of African History* 32: 221-250.
- Thiam M. (2010) La céramique dans l'espace sénégambien : un patrimoine méconnu, L'Harmattan, 216 p.

• Thilmans G., Descamps C. & Khayat B. (1980) – *Protohistoire du Sénégal : les sites mégalithiques*. Tome I, Mémoires de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire, n° 91, IFAN, Dakar, 158 p.

Introduction

n archaeology as in ethnoarchaeology, pottery constitutes a privileged object of study for apprehending cultural dynamics. This is particularly the case in Africa, where this material is abundantly represented among archaeological remains, and is still produced today among many populations. Thanks to the concept of *chaînes opératoires* borrowed from the anthropology of techniques (Maget 1953; Cresswell [1976] 2010); Lemonnier 1992), techniques play a central role in the recognition of different ceramic traditions and communities of practice. When studied in the present, all stages of manufacturing processes, from the extraction and treatment of raw materials, to the modes of shaping and decoration, and to the firing methods, can potentially contribute to interrogate the links between know-how, transmission of knowledge and identities. Considered as historical documents (Gosselain 2019), manufacturing processes shed light on the socio-economic and cultural dynamics of the societies in which they are developed (Gallay 1970, Gallay 1994; Gallay et al. 2012; Gosselain 2003; Livingstone-Smith 2001; Mayor 2010). Their study in the present helps to highlight correlations between material facts and their interpretation, and sometimes to understand their mechanisms, thus allowing to reassemble the evolution of technical traditions and to better understand archaeological contexts (see Mayor 2011a and b; Mayor et al. 2005).

In Senegal, ethnoarchaeological research dedicated to ceramic craftworks has mainly aimed at tracing the evolution of technical practices (Gueye 1998; Thiam 2010), questioning the relationships between techniques, identities and settlement dynamics (Sall 2005), or analysing which are the most favourable conditions for technical borrowing (Gelbert 2003). More recently, the ethnoarchaeometry of ceramic paste recipes (Cantin and Mayor 2018), or the study of ceramic functions and associated food practices (Foodways in West Africa Project, dir. A. Mayor) have

greatly contributed to renewing research perspectives. New regions and cultural areas are also being investigated. The focus on the Atlantic coast and the Senegal River Valley is thus enriched by new surveys in Eastern Senegal, on the border with Mali (Mayor and Guèye 2015; Mayor and Cantin 2016; Delvoye *et al.* in preparation) and in Bédik country on the border with Guinea (Mayor and Vieugué 2017; Mayor *et al.* 2018; Drieu *et al.* 2022).

This research conducted thanks to the Fyssen Foundation is part of this rich scientific context, and aims more specifically to trace the evolution of ceramic skills and their transmission between Senegal and Gambia during the Ist and IInd millennia of our era. The choice of this study area is directly linked to its archaeological context, which is particularly favourable to the development of such a diachronic approach. Indeed, this region concentrates one of the most important megalithic phenomenon of the African continent (Delvoye 2021). Its exceptionality was recognised in 2006 by UNESCO, as four necropolis were enlisted on the World Heritage List. Dated between the 8th and 16th centuries CE, this phenomenon is contemporary with major medieval political entities such as Ghâna (5th -13th c.), Songhay (7th -17th c.), or *Mâli* (13th -17th c.). Methodical archaeological research carried out from the 1970s on several sites in the region revealed a rich and abundant material culture, of which ceramics are a recurrent element (Gallav et al. 1982; Gallay 2010; Holl and Bocoum 2017; Thilmans et al. 1980). However, the lack of reliable stratigraphic data has long been an obstacle to a diachronic understanding of these material productions. Recent research carried out on the Wanar necropolis remedied this knowledge gap (Laporte et al. 2012, 2017) and led to propose a new periodisation model of ceramic production combining typological and technical approaches (Delvoye 2018, 2022; Delvoye et al. 2016, 2021). At Wanar, this periodisation revealed in particular the presence of different technical traditions, reflecting distinct artisanal communities that succeeded one another between the 9th and 16th centuries. These mutations echo the functional evolution of certain vessels, whose role in ritual and commemorative practices also changed. This periodisation, which is valid at the scale of the megalithic area, Senegal and the Gambia, and of West Africa, is however essentially based on material from funerary contexts. Ancient Senegambian inhabitation sites and their material culture are still largely unknown from an archaeological perspective.

Considering this important documentary void, the opening to the ethnographic field represents a unique opportunity to broaden our knowledge of domestic ceramic production, as well as a first step towards a reconstruction of the evolution of Senegambian pottery traditions over the last two millennia. This work seeks to highlight how ethnoarchaeology can contribute to the reconstruction of cultural dynamics, and how this approach can lead to historical interpretations. After a general presentation of our ethnographic survey's methodology and of the socio-economic context of present-day ceramic crafts, a first thematic axis dedicated to the sphere of consumption will describe the functional diversity of productions and their diffusion. A second section will detail the range of local technical know-how, from the acquisition and treatment of raw materials, to the manufacturing, decoration and firing processes. We will finally demonstrate how the documented elements of variability bear witness to evolving ceramic traditions, affected by more or less ancient reconfigurations.

Combined with regional historical data, these unprecedented insights will enrich a discussion on the cultural dynamics at play since several centuries in our study area. These data shall finally be compared with the available archaeological data.

Methodology and materials

Ethnographic surveys were conducted through participatory observation of artisanal communities belonging to different population groups (Wolof, Malinke, Sarakole) in the Kaolack and Kaffrine regions of Senegal, and the North Bank Region, Lower River Region and Central River Region of The Gambia⁴ (Fig. 1). In the field, survey sheets relating to villages, households, potters and pottery were used to organize the information. The documentation collected includes both qualitative and quantitative data, some of which can subsequently be mapped. A large

⁴ Due to the Covid-19 pandemic, a first mission planned between March and May 2020 had to be cancelled, and was postponed to January and March 2021.

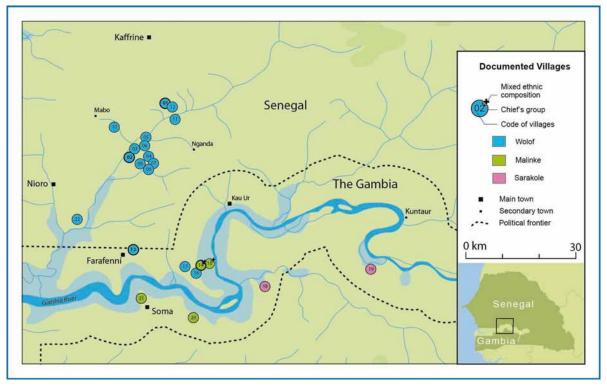


Figure 1 - Location of Wolof, Malinke and Sarakole villages with potting communities on the northern and southern sides of the Gambia river, and position of documented clay extraction sites (CAD: A. Delvoye).

amount of photographic documentation illustrates this work, particularly concerning the manufacturing process. Samples of raw and processed raw materials were also systematically collected throughout the manufacturing processes. They are currently the subject of a petrographic, mineralogical and geochemical study by N. Cantin and Nicolas Frèrebeau (CNRS IRAMAT-Univ. of Bordeaux, France), aiming to specify the diversity of local geo-resources used by potters.

In total, 22 potters' villages were visited and 3 other potential locations were registered (Table 1). Systematic censuses of autonomous, apprentice and inactive potters were systematically carried out. Although original in the West African context, this approach is essential to estimate the actual intensity of practice of this craft on a regional scale. For obvious reasons of time, the detailed study of production and consumption patterns is based on a sampling carried out only in certain villages (V1, V2 in Senegal; V13, V14 in The Gambia), supported by surveys and observations carried out elsewhere. Nearly 306 independent potters and 168 appren-

tice potters were counted, making a total of 474 active potters. To this count should be added 42 retired potters or those no longer working for health or family reasons. Pottery is here an activity strictly reserved to women, like in many other West African regions. The regional distribution of these artisans nevertheless reveals an extremely contrasted reality. In fact, active and autonomous potters are concentrated in only three villages. Two are Wolof (V13, V22), one is Sarakolé (V19). The inclusion of apprentices in the total number of active potters confirms that these same villages are major centers of production (more than 65 potters), thus also revealing a second group of six villages with significantly fewer active potters (between 28 and 37). Both groups include between 10 and 18 apprentice potters. Nevertheless, the largest group refers to 13 localities where only a very small number of potters are active (≤ 14). These preliminary data lead us to question the current dynamism of ceramic crafts in this region. Could the disparities observed reflect a decline in ceramic traditions or, on the contrary, their perpetuation?

/	Villages	Total nb Potters	Code surveyed Potters	Group	Socio-prof. cat. of Potters	Socio-prof. cat. of Husbands	Period of Apprenticeship	Master status
Senegal	V1, Ndiagnene	37	V1.C1.Po1	Wolof	Reeño	Neeño-uude (leatherworker)	After marriage	Mother-in-law
			V1.C1.Po2 V1.C2.Po1	Wolof Wolof	Neeño Neeño	Neeño-uude (leatherworker) Neeño-uude (leatherworker)	After marriage After marriage	Mother-in-law Elder sister
			V1.C3.Po1	Wolof	Neeno Neeno	Neeno-uude (leatherworker)	After marriage Before marriage	Mother
			V1.C3.Po2	Wolof	Neeño-tëgg (blacksmith)	Neeño-uude (leatherworker)	After marriage	Mother-in-law
			V1.C4.Po1	Wolof	Reeño-uude (leatherworker)	Reeño-uude (leatherworker)	After marriage	Elder sister
			V1.C4.Po2	Wolaf	Reeño-uude (leatherworker)	Reeño-uude (leatherworker)	Before marriage	Co-spouse of her mother
	V2. Ndimbe Birane	34	V2.C1.Po1	Wolaf	Neeño-uude (leatherworker)	Neeño-uude (Jeatherworker)	After marriage	Grand-mother+Co-spouse
			V2.C1.Po2	Wolof	Neeño-uude (leatherworker)	Reeño-uude (leatherworker)	After marriage	Mother
			V2.C1.Po3	Wolof	Neeño-tëgg (blacksmith)	Reeño-uude (leatherworker)	After marriage	Mother
			V2.C1.Po4 V2.C2.Po1	Wolof Wolof	Neeño-uude (leatherworker) Neeño-têgg (blacksmith)	Neeño-uude (leatherworker) Neeño-uude (leatherworker)	After marriage Before marriage	Mother-in-law Grand-mother+Mother
			V2.C2.Po2	Wolof	Neeno-tegg (blacksmith) Neeno-tude (leatherworker)	Reeno-uude (leatherworker)	After marriage	Great-aunt of husband
			V2.C3.Po1	Wolof	Neeño-uude (leatherworker)	Neeño-uude (leatherworker)	After marriage	Mother-in-law
			V2.C4.Po1	Wolof	Reeño-tëgg (blacksmith)	Reeño-tegg (blacksmith)	After marriage	Mother-in-law
			V2.C4.Po2	Wolof	Neeño-tëgg (blacksmith)	Reeno-tegg (blacksmith)	After marriage	Nieces+Mother+Mother-in-la
			V2.C5.Po1	Wolof	Neeño-uude (leatherworker)	Reeño-tëgg (blacksmith)	After marriage	Mother-in-law
(315)			V2.C6.Po1	Wolof	Neeño-uude (leatherworker)	Neeño-uude (leatherworker)	After marriage	Co-spouse
			V2.C6.Po2	Wolaf Wolaf	Neeño-uude (leatherworker) Neeño-uude (leatherworker)	Neeño-uude (leatherworker) Neeño-uude (leatherworker)	Before marriage	Mother Mother
			V2.C6.Po3 V2.C6.Po4	Wolof	Neeño-uude (leatherworker)	Neeño-uude (leatherworker)	After marriage After marriage	Mother-in-law
			V2.C7.Po1	Wolof	Neeno-tegg (blacksmith)	Neeño-tégg (blacksmith)	After marriage	Mother-in-law
	V3. Ndimbe Taba	36	1167/1177	Wolof	- 1010			
	V4. Ndimbe Diancko	4		Wolof				
	V5. Ndiao Bambali	13		Wolof				
	V6. Bambali	10		Wolof				
	V7. Leona	12		Wolof				
	V8. Sonkoron	6		Wolof				
	V9. Tisse Kayemor	5		Wolof				
	V10. Sinthiou Wanar V11. Sinthiou Mandack Wolof	32		Wolof				
	V12. Mouve Tonghor	13		Wolof				
	V22. Kantora Diasse	69		Wolof				
	V13. Numukunda	73	V13.C1.Po1	Wolof	Neeño	Reeño	Before marriage	Mother
	*13.140110001100		V13.C1.Po2	Wolaf	Neeño-tëgg (blacksmith)	Neeño	After marriage	Aunt
			V13.C1.Po3	Wolof	Neeño-tëgg (blacksmith)	Ñeeño	After marriage	Grand-mother
			V13.C1.Po4	Wolof	Neeño	Reeño	After marriage	Friend
			V13.C1.Po5	Wolof	Neeño-tëgg (blacksmith)	Neeño	After marriage	Mother-in-law
			V13.C1.Po6	Wolof	Neeno-tegg (blacksmith)	Neeño-rabb (weaver)	After marriage	Mother
			V13.C1.Po7	Wolof	Reeño-rabb (weaver)	Reeño-rabb (weaver)	After marriage	Mother
			V13.C1.Po8	Wolof	"Neeño-tabakh"	Neeño	After marriage	Grand-mother
			V13.C2.Po1	Wolof	Reena-tegg (blacksmith)	Neeño	After marriage	Sister
			V13.C3.Po1	Wolof	"Neeño-tabakh"	Reeño	After marriage	Sisters
			V13.C4.Po1	Wolof	Neeño	Reeño	After marriage	Cousin
			V13.C4.Po2	Wolof	Neeño	Neeño	After marriage	Cousin
			V13.C4.Po3	Wolof	Reeno-rabb (weaver)	Reeño	After marriage	Mother
_			V13.C4.Po4	Wolof	Neeno-rabb (weaver)	Reeño-rabb (weaver)	After marriage	Aunt
a			V13.C5.Po1	Wolof	Neeño	7	After marriage	Mother-in-law
<u> </u>			V13.CS.Po2	Wolof	Neeño-uude (leatherworker)	Neeño-uude (leatherworker)	After marriage	Aunt
E			V13.C6.Po1	Wolof	Reeño	Reeño	After marriage	Elder sister
The Gambia			V13.C7.Po1	Wolof	Neeno-uude (leatherworker)	Reeño-tëgg (blacksmith)	After marriage	Sister Mother
			V13.C8.Po1	Wolof	Neeño-têgg (blacksmith) Neeño	Neeño-tëgg (blacksmith) Neeño-tëgg (blacksmith)	After marriage	Mother Friend
ے ت			V13.C9.Po1 V13.C10.Po1	Wolof	Neeno Neeno-rabb (weaver)	Neeno-tegg (bracksmith) Neeno-rabb (weaver)	After marriage	Friend Flder sister
F			V13,C10,P01 V13,C11,P01	Wolof	Neeño	Neeño-rabo (weaver)	After marriage After marriage	Mother-in-law+cousin
	V14, Kanikunda Suba		V14.C1.Po1	Wolof	Neeño-tëgg (blacksmith)	Sula	After marriage	Mother-in-law
	Y 17, Natilikulida 300a		V14.C1.Po1	Wolof	Neeno-tegg (blacksmith)	Neeño-tëgg (blacksmith)	Before marriage	Mother Mother
			V14.C1.Po2	Malinke	Nyamalo-farabo (weaver)	Neeño-tegg (blacksmith)	After marriage	Household woman
			V14.C2.Po1	Malinke	Nyamalo-farabo (weaver)	Nyamalo-farabo (weaver)	After marriage	Friend
			V14.C3.Po1	Malinke	Nyamalo-jalo (griots)	Nyamalo-numu (blacksmith)	After marriage	Co-spouse
			V14.C3.Po2	Malinke	Nyamalo	Nyamalo-numu (blacksmith)	After marriage	Neighbour
			V14.C4.Po1	Wolof	Neeño-tëgg (blacksmith)	Neeño-tëgg (blacksmith)	Before marriage	Mother's grand-mother
			V14.C4.Po2	Wolof	Neeño-tëgg (blacksmith)	Neeño-tëgg (blacksmith)	Before marriage	Mother S grand-mother
	V15. Kanikunda Tendala	5		Malinke/Wolof		The state of the s	oc.ore manage	meant .
	V16. Sarakunda	40		Wolof				
	V17. Kumbidja	6		Wolof				
	V18. Jarra Madina	2		Sarakole				
	V19. Jakhali	69		Sarakole				
	V20. Jappineh Tembeto	36		Malinke				
	V21. Jara Pakalinding	1		Malinke				

Table 1 - Inventory of documented villages with potting communities and of all surveyed potters in our study area, with socio-professional informations related to their personal and husband' status, and their apprenticeship.

A forthcoming publication will specifically address this question, as well as the factors and mechanisms behind it (Delvoye and Mayor, *in preparation*).

Socio-economic context of ceramic crafts

In West Africa, artisanal practices (pottery, metallurgy, weaving, leatherworking, woodwor-

king) are often carried out by endogamous socioprofessional groups, which origin can be traced back to at least the 13th century (Tamari 1991). In Senegal and The Gambia, people in charge of these craft activities are called *ñeeño* in Wolof, *nyamalo* in Malinké and *nyamakala* in Sarakolé. They are opposed to non-artisans (respectively called *gëër*, *sula* and *hoore*) whose activity is mainly based on agriculture. In these three societies, the status of artisan implies group endogamy, heredity of status and specialisation of activity. The latter implies that the production of objects consumed by the entire village or regional community is confined to a specific group (see Roux and Corbetta 1989: 5). Artisans thus form distinct families, grouped within concessions, neighborhoods or entire villages. However, women belonging to an artisanal group may marry different type of artisan. Unlike other male crafts, there is no full-fledged "potter" status. Potters therefore adopt the status of their father (blacksmith, leatherworker, etc.). Their activity generally takes place during the dry season between January and May-once agricultural and market gardening work are sufficiently advanced.

Of 22 directly documented potters' villages, 18 are located on the north bank of the Gambia River (Fig. 1). Sixteen of these included only potters calling themselves Wolof. Only the Gambian villages of Kanikunda Suba (V14) and Kanikunda Tendala (V15) were occupied by both Wolof and Malinke potters, often from the same families. Although confined within the limits of the artisanal group, marriages unite members of both ethnic groups without any distinction. To the south of the river, the few Malinke communities inventoried (V20, V21) live alongside Sarakolé groups (V18, V19). Both populations are attached to the same Mande ethno-linguistic group.

Modes of transmitting knowledge

Nowadays, pottery apprenticeship often takes place after marriage. The patrilocal mode of residence implies that this instruction is mostly provided by women from the husband's family especially the husband's mother (Table 1; Fig. 7, bottom). For many potters, the importance of daily domestic tasks is an important obstacle to learning pottery; thus explaining why apprenticeship is generally possible only several years after marriage. When occurring before marriage, apprenticeship is mainly performed with the mother or a woman in the household. However, childhood and adolescence always correspond to periods of initiation during which young girls are requested to help autonomous potters and follow their instructions during certain operations (extraction and transport of raw clayey materials, preparation of the temper, fuels collection).

From individual paths to group dynamics

The identification of the origin of potters and their masters finally allow to reconstitute local learning networks and spheres of endogamy. linking (or not) the different artisanal communities. The links tied between potters' families are inscribed here in specific territories. The River Gambia thus seems to operate a demarcation between a northern zone, mainly Wolof, and a southern space occupied by Malinke and Sarakole artisans. Our surveys reveal that potting communities settled north and south of the Gambia river are not connected by any genealogical links⁵. As already mentioned, the few Malinke potters identified north of the river are completely integrated into the Wolof matrimonial systems, and are even unaware of the existence of other Malinke communities further south. This border effect, embodied by a major natural element, is also perceptible from the first interviews conducted on the south bank of the river, among Malinke and Sarakole communities.

The sphere of consumption

Functional diversity of containers

In our study area, the functional diversity of ceramic vessels is generally homogeneous. North of the Gambia River, Wolof and Malinke potters today produce mainly water jars of different size, streamers and incense burners, as well as a few body hygiene and ablution pots, or medicinal pottery also used to protect houses (Fig. 2). Excepting steamers, the almost total absence of culinary pots is however particularly notable. Ceramic containers thus essentially refer to water conservation, the diffusion of scents or hygiene purposes. The same functional categories are found south of the river, among Malinke and Sarakole potting groups. Sarakole pottery, however, are easily recognisable by their morphology; particularly the water jars.

Distribution of productions

Most often, potters sell their production directly at their own homes. This method of distribution is particularly privileged for specific

⁵ This dimension will have to be confirmed by systematic genealogical surveys in the southern zone.

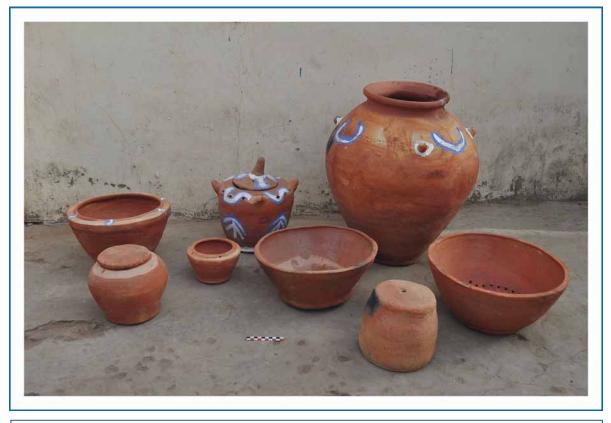


Figure 2 - Overview of the diversity of modern Wolof and Malinke pottery productions on the north of the Gambia river. 1 à 3: Incense burners. 4: Water jar. 5: Medecine pot and for the spiritual protection of the house. 6: Hygiene pottery. 7. Support for cooking place (set of 3 elements). 8. Steamer (Photographs: A. Delvoye).

containers such as wedding jars, medicinal pots or those intended to protect household. Nowadays, the artisans' preferred solution is to attend the weekly markets (loumas) organised regionally (Fig. 3). Created in the early 1980s (Perry 1998, 2000), these markets of varying importance are key events in the local economic and social life. Pottery are usually transported by cart, which is borrowed from their families for the occasion or rented if necessary. Hiring costs then represents a significant charge for potters. The more frequented and popular the market, the greater the chances of selling enough pots.

The polarisation of exchanges during *loumas* explains to a large extent why potters are now increasingly abandoning a traditional selling method: direct sales in neighboring villages. Before the creation of *loumas*, this practice was the only alternative to selling at the potter's home. The older potters interviewed recall that in their grandmothers' time, these trips to the

outlying communities were made only by foot, carrying only a few pots.

Production methods

Acquisition and processing of raw materials and tempers

"Where there is water, there is clay!" This expression, used by many potters, clearly illustrates the close link existing, in the Sudano-Sahelian zone, between deposits of raw clayey materials and flooded places, all or part of the year (Fig. 4). In fact, four mines documented are located on plains flooded during the rainy season, along the Gambia River (M13, M14, M19⁶, M20).

Another is located immediately on the banks of the Bao Bolon, one of its northern tributaries (M02). These shallowly extracted clays some-

⁶ In Jakhaly (Gambia), the location of the clay extraction was indicated to us but the operation could not be observed directly.

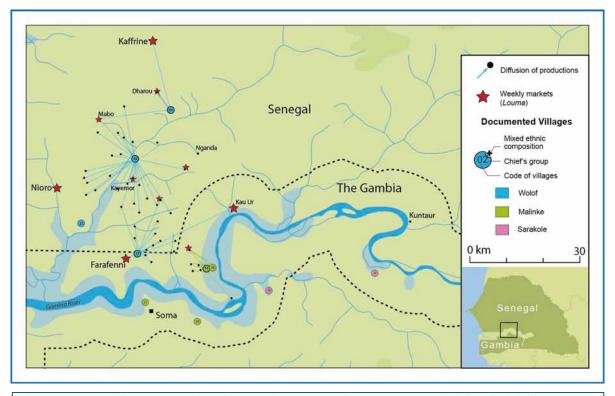


Figure 3 – Distribution networks of regional pottery productions among Wolof and Malinke artisanal communities on the north of the Gambia river, from producing villages to weekly markets (*loumas*) and neighboring villages (CAD: A. Delvoye).

times present a very high degree of humidity. Extraction site M01, located inland near the village of Ndiagnène (V01), is a simple depression flooded during the rainy season. In all cases, clay mines are open-air sites with shallow extraction areas (1.20m maximum). Clays are extracted by the potters with adzes, sometimes over 30 to 40 m on surface. By experience, potters differentiate different types and qualities of clays, depending on their colour (black, white or red) and the presence of non-plastic elements (roots, gravels, iron nodules...). The blackish clay layer sought for shaping, generally located between 0.50 and 1 m deep, is covered by an intermediate layer comprising a larger fraction of sand and impurities, and a sandy surface layer systematically rejected.

Once collected, raw clayey materials are soaked a few days, or only a few minutes before shaping begins. The only case of crushing and sieving of the raw clay observed (V2) aimed at removing the numerous iron nodules from a "red" clay (ban bu-xonx), considered by potters themselves to be of average quality. This particu-

lar technical process therefore responds directly to an environmental constraint, linked to the nature of the material itself.

Tempers, added to obtain the final paste recipes, reflect more diversified practices. Wolof and Malinke potters north of the Gambia River only use grog (Fig. 5), like Malinke artisans south of the river (V21, V20). Mixing is done by hand in a seated position, on a plastic sheet or a rice bag. Among Sarakole, temper both comprises grog obtained from crushed and sieved discarded pots, and fonio straw (V18, V19), then combined with raw moistened clay by kneading with the feet in a standing position. However, a closer observation reveals that grog is obtained through different technical processes. Indeed, the "recycling" of used pottery systematically observed south of the Gambia river is far from being systematic on its north bank.

The most widespread solution consists of modelling balls of raw clay (tomol in Wolof), which are then fired, crushed and sieved. This method has been systematically observed in

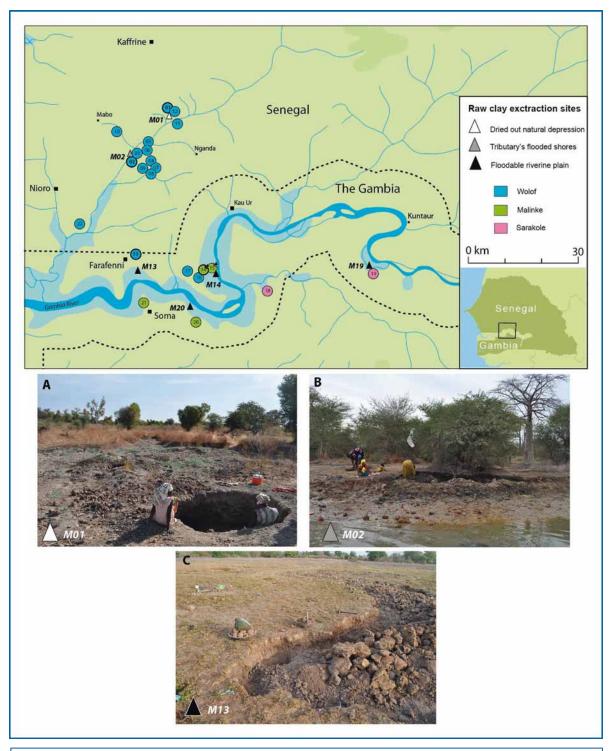


Figure 4 – Location of documented clay extraction sites in our study area: A. Dried out natural depression. B. Shores of a Gambia river' tributary. C. Floodable plain alongside the Gambia river (CAD: A. Delvoye).

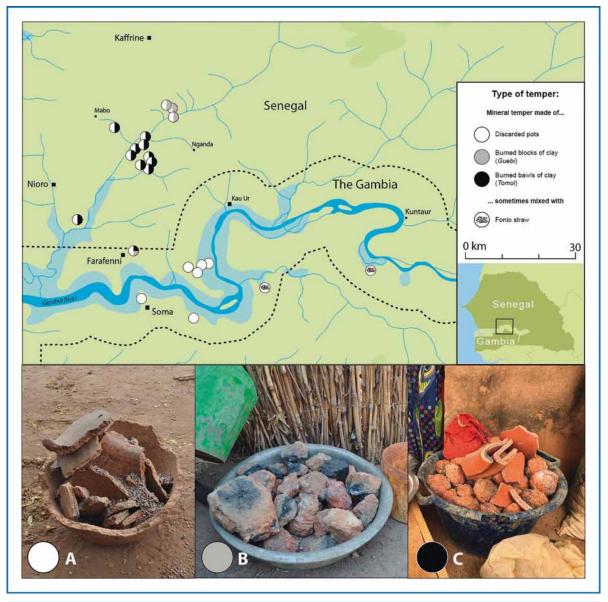


Figure 5 – Distribution of the different tempers employed in the study area, with a detail on the various types of grog documented in our study area: A. Broken or used pots. B. Burned blocks of raw clay. C. Bowls of raw clay (CAD and photographs: A. Delvoye).

potting communities settled along the Bao Bolon. An alternative solution is to directly fire blocks of raw clay (*guebi* in Wolof), which are then crushed and sieved. The latter option seems to be mainly employed in the north of the study area. At Numukunda, all three technical options are documented. The choice of using *tomol* or *guebi* could be directly linked to the respective degree of humidity of collected clays. Finally, only four Gambian villages located on north bank exclusi-

vely obtain their grog from discarded pottery (V14, V15, V16, V17). This suggests that these potters find enough used pots to process their grog, ensure the current level of production, and thus not to use a replacement technique.

Roughing out and preforming techniques

A look at the diversity of shaping methods reveals the existence of two main traditions in the region. The first is common to all potters living on

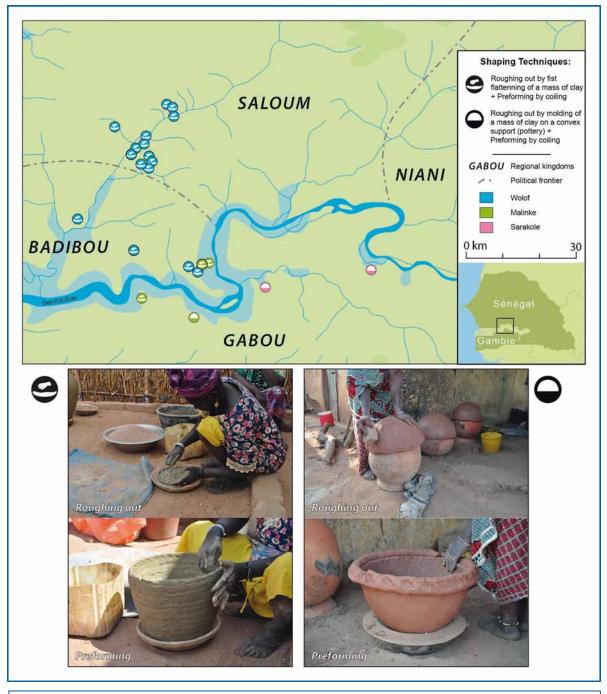


Figure 6-Distribution of the different roughing-out and preforming techniques currently employed by potters in our study area (Left: Fist flattenning of a mass of clay and assemblage of coils in internal overlapping. Right: Molding on a convex support and assemblage of coils in external overlapping), and relation with the ancient estimated frontiers of regional kingdoms from the ca. 16th to the 19th century AD (CAD: A. Delvoye).

the north bank of the Gambia River, whether Wolof or Malinke. According to this technique, an oval-shape loaf of clay is modelled by hands

and placed on a rotating support where it will be flattened with the front of the fist (Fig. 6, basgauche). This gesture appears very similar to

that documented, in other contexts, for the technique of hollowing a lump of clay. The preforming technique here consists in superimposing coils, essentially on their internal side. On the south bank of the Gambia river, only the last Malinke potter of Jarra Pakalinding (V21) seems to practice this technique. However, Malinke and Sarakole potters documented in villages further east share another roughing out tradition: the molding on a convex shape; here, an overturned pottery (Fig. 6, bas-droite). After a short moment of drying under the sun, the preform is turned over and coils are added, in their internal side and then on their external side.

Specific technical actions referring to surface smoothing, treatments (by by scraping) obviously complement the sequences of these two traditions. They involve the use of tools made of different materials, whether obtained from natural local resources or from non-local manufactured items. It is thus striking to notice that corn cobs and calabash stakes used by the Sarakole to scrap the inner and outer surfaces of pots are respectively not or very rarely used among the Wolof, north of the river. There, calabash stakes have been largely replaced by new materials such as plastic from used containers or flip-flop soles. The integration of these recent materials into potter's toolkits also concerns more discrete elements like working supports (mats, rotating supports), and is more generally perceptible through the presence of numerous plastic, enameled or aluminum containers in potter's workshops (Fig. 7).

Decorative patterns and techniques

Differences between these two technical traditions are also found in the vessels' ornamentation, even if our investigations on decorative patterns and techniques mainly focused on northern potting communities. In this area, the decoration of pottery mainly consists in the application of a red slip on all or part of the outer and/or inner surfaces before firing. Geometric white and blue painted patterns, applied after firing, sometimes enhance the decoration of water jars and incense burners. If red slip is obtained from natural pigments, white and blue paints are industrial products. Despite this recent trend, more ancient decorative motifs and techniques are still perpetuated by elder potters; such as ash decoration (doom in Wolof), the addition of relief decorations, or circular motifs stamped on the tops of water jars.

Red slip is also sometimes applied by Malinke and Sarakole potters from south bank. Incised and combed motifs also decorate the outer surfaces of vessels, as well as corn cobs impressions on the sides of certain vases. Ornamental practices thus vary significantly from one shore to another, where they may nevertheless be shared by different communities.

Firing Structures and Fuels

Firing were only followed among Wolof artisans on the north bank of the Gambia River. In this area, firing structures take the form of slight depressions about 2.5m wide. In major production centers, these hollowed structures are arranged in groups of five or six, arising about 1m above the surrounding ground because of the gradual accumulation of ashes. Fuels used are mainly plant-based, with both species naturally present in the environment (wood and shells of baobab fruits, dry grasses) and locally cultivated varieties (millet, corn). Animal dung is occasionally used by potters, depending on its availability and the passage of transhumant Fulbe herders during the dry season. Unlike other Senegalese regions (Gelbert 2003; Mayor et al. 2014, 2015), their use does not seem to be systematically rejected or sought after, but rather appears opportunistic.

The hearths' internal structuration is globally identical throughout this northern area. After a meticulous cleaning of hearth floors, a bed of branches resting directly on the ash surface is covered with pottery of different modules. Water jars are set on their sides, in the center, while upturned steamer pots and other small vases are placed on the periphery. Fragments of metal sheets or aluminium basins placed vertically sometimes surround the fireplaces to facilitate heat conduction. Depending on the village, blocks (guebi) or balls of raw clay (tomol) are also displayed. The whole is covered with different layers of vegetation, from the coarsest to the finest, until it forms a dome-shaped structure made up of long pieces of baobab bark, millet stalks and then millet chaff. The firing starts by nightfall and will be uninterrupted all night long. Pottery are only removed from hot ashes in the morning, and no post-firing treatment is applied.



Figure 7 – Schematic view of manufacturing potting procedures on the north of the Gambia river (here with the wolof potter V2.C6.Po1). Top: Preparation of the final paste recipe from the mixing of pounded and sieved discarded pots and/or bawls of burned raw clay (*tomol*), by hand and in a seated position. Down: Potter's daughter playing and reproducing the roughing out technique of fist flattening a mass of clay while her mother adds coils to manufacture a water jar (Drawings: E. Gutscher, from photographs taken by A. Delvoye).

"Far from being static, these material

cultures are in reality the result of more

or less recent evolutions and adaptations

to different kinds of factors (environmental,

socio-economic, cultural). They therefore

reflect both the most current dynamics

or those that have taken place over the

last few decades, as well as those with

a longer time frame."

From a few generations to several centuries: tracing back the cultural and historical dynamics between Senegal and Gambia

Data relating to socio-economic contexts of production, manufacture processes or modes of consumption express, each in their own way, a part of the diversity of ceramic traditions. Far from being static, these material cultures are in reality the result of more or less recent evolutions and adaptations to different kinds of factors (environmental, socio-economic, cultural). They therefore reflect both the most current dynamics or those that have taken place over the last few decades, as well as those with a longer time frame.

The most recent elements of variability, brought

to light through oral surveys, concern for example the replacement of some potter's tools, the evolution of decorations, or the disappearance of certain ceramic functions. These changes in practices reflect a growing openness to mass-produced

commodities-often imported-and, in some cases, an attraction to elements incarnating a certain image of modernity. Local resources such as calabashes are thus largely abandoned in favor of fragments of soles or plastic basins north of the River Gambia, whereas they are still widely used on its southern bank. The diversion of objects from their initial function (catachresis) affects the entire chaînes operatoires. Industrial paints are thus actually more valued than older ash-motifs, relief decorations or stamped decorations. However, the almost total abandonment of culinary pottery or pottery with specific functions (taking water to the fields, for personal hygiene) seems to result from the gradual but more and more massive adoption of containers made of cast iron, iron, aluminium, enamel, stainless steel and plastic, from the early 20th century to the present day (Sargent and Friedel 1986; Platte 2004). These new materials each offer concrete advantages such as improved impact resistance and durability, and sometimes lightness and even

their aesthetic appearance. This modern evolution of containers and their uses bears witness to new economic and cultural dynamics affecting many African societies (Gosselain *et al.* 2009a and b; Osborn 2017, 2018).

On the other hand, some technical variabilities seem to be rooted in longer temporalities. This is particularly the case for the fist flattening and molding on convex form techniques, two roughing out procedures documented to the north and south of the Gambia river. Indeed, historical sources reveal that the boundaries of these two technical traditions correspond to the borders of regional political entities that may date back to the 13th century: the *Grand Djolof* in the north,

and the *Gabou* kingdom in the south (Niane 1989; Boulègue 2013). If the former includes Wolof, Sereer and Malinke populations on its southern margins, the latter represents the western extension of the Mandinka cultural sphere that some

sphere that some oral traditions have associated with the *Mâli*, through the Soundjata Keita Epopee. Towards the end of the 16th century, the dislocation of the *Grand Djolof* favored the emergence of small kingdoms north of the river, such as the *Badibou*, the *Saloum* and the *Niani* (Fig. 6). The *Gabou* lasted until the 19th century.

An initial comparison with the archaeological data from Senegambian megalithism can be proposed here, for exploratory purposes. At Wanar, the generic technique of molding on a convex shape was identified from the end of the 1st millennium on large cylindrical vessels, and in the 11th -12th centuries on large carinated pottery that could be adapted as a lid on the opening of jars (Fig. 8). From the 12th century onwards, the decline of this production at Wanar coincides with the emergence of small commemorative vases shaped by coiling, sometimes in spiral, and deposited to the east of monumental architectures. They are associated here with the arrival of a new artisanal community. However, we found

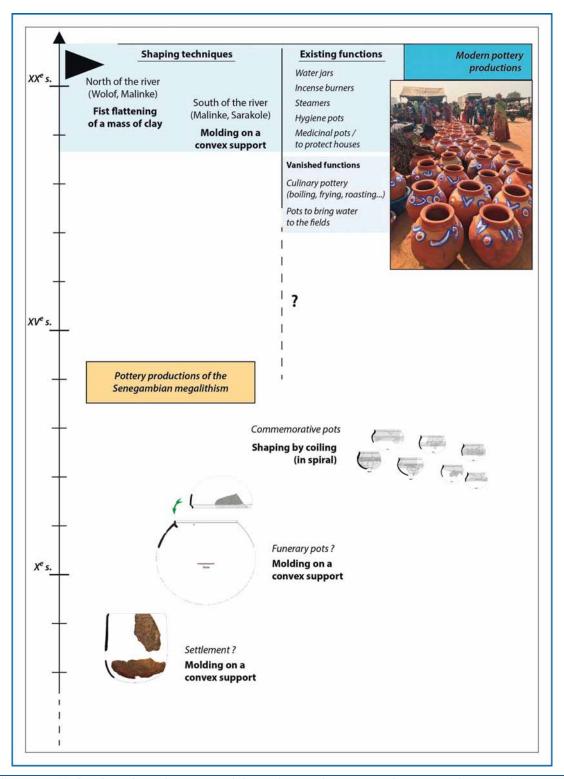


Figure 8 – Updated synthetical overview of the evolution of pottery productions in the central regions of Senegal and The Gambia, from the Senegambian megalithic period to nowadays (CAD: A. Delvoye).

no ethnographic parallels to this technique in our study area. The closest current examples were identified among the Sereer of west-central Senegal, and the Diola and Malinke of lower Casamance (Sall 2005; personal observation).

To date, the roughing out technique of flattening with the fist observed among present-day Wolof potters has no parallel in the archaeological documentation of Senegambian megalithism. It may therefore have appeared more recently in the area. Historical narratives relating the foundation of certain artisan villages in our study area, collected during our surveys, could offer some preliminary elements of discussion. In Ndiagnène (V1), Numukunda (V13) Kanikunda Suba (V14), local knowledge agree that the villages were founded by people from the Fouta and the middle Senegal River valley, probably at the end of the 18th century. It is worth noting that this period follows directly the major conquering and expansionist movements of Fulbe theocracies in the 16th and 17th centuries, which were confronted with the Gabou kingdom. The Fulbe origin of the ancestors of these craft communities is neither dissimulated nor seen as being in contradiction with their present-day Wolof identity - at least in Ndiagnene and Numukunda. From a technical point of view, the very strong similarity between the fist flattening roughing out technique we documented and the hollowing of a mass of clay technique currently employed by Fulani potters of the middle Senegal River valley (Gelbert 2003) is particularly remarkable. The hypothesis of a link between the technical traditions of these two regions would offer another example of how identities can be reconfigured through times-which we already addressed when mentioning the very close proximity of Wolof and Malinke communities on the northern bank of the Gambia River. Therefore, should we consider Senegambian archaeological pottery shaped by the molding on a convex support technique to be the ancient origin of a ceramic tradition that is today limited to the southern bank of the Gambia River, and associated with populations of Manding culture?

In a region that is now predominantly Muslim, the absence of pottery intended for the funerary sphere finally appears to be a singular feature of contemporary ceramic traditions. However, numerous examples of synchretism illustrate the coexistence of Sufi Islamic and pre-Islamic beliefs. The absence of pottery formerly associated with funerary rituals in the region attests as much to the functional evolution of production as to profound cultural changes occurred during the last centuries.

Conclusion

Between archaeology and ethnography, this work illustrates how data relating to ancient and current material cultures can be articulated to lead to historical and anthropological interpretations. Thanks to the concept of the chaîne opératoire, the study of a craft such as ceramics thus becomes a privileged vector of information for describing the evolution of societies. For the first time in the region, a concordance can be established between the distribution of certain technical features and the presence of ancient kingdoms, sometimes dating back to the 13th century. This decisive step sheds new light on cultural dynamics in Senegambia during the Ist and IInd millennia of our era. However, the documentation available for this vast time scale is still very limited compared to other regions of West Africa. In the future, the development of archaeological and ethnoarchaeological research in a domestic context thus appears to be a priority issue.

Acknowledgments

This postdoctoral research was made possible thanks to the trust and financial support of the Fyssen Foundation (2019-2022), to whom I am deeply grateful. I would like to thank Andrew Bevan for his always wise advices, Valentina Vapnarsky for her attentive review of this article, and Louise Wastin for her listening and availability. At the Laboratory of Archaeology of Africa & Anthropology (ARCAN) of the University of Geneva (Switzerland), this work benefited from the invaluable supervision and expertise offered by Anne Mayor. Eva Gutscher's artistic talent provides a precious additional value to the field documentation. This project is also part of a longterm scientific partnership with the Senegalese and Gambian institutions, and with my colleagues Matar Ndiaye (IFAN, Dakar) and Hassoum Ceesay (NCAC, Banjul). Finally, my deepest gratitude goes to all rural communities visited for their warm hospitality, as well as to the village chiefs and potters for their constant welcome.

L'envers du décor : le cas des techniques procréatives¹

Anne-Sophie GIRAUD

Chargée de recherche au CNRS, LISST-Centre d'anthropologie sociale (UMR 5193), Toulouse.

Résumé

Le sur-enregistrements des naissances extraordinaires obtenues par les techniques procréatives occupent le devant de la scène du paysage médiatique et culturel français. Cela contribue à donner à la médecine et aux biotechnologies une image de « toute puissance ». Toutefois, cette représentation occulte non seulement un aspect de la réalité ordinaire de ces techniques, à savoir leurs nombreux échecs et ratés, mais aussi les choix difficiles, parfois insoutenables, auxquels sont confrontés leurs protagonistes.

Mots-clés

Techniques procréatives, diagnostic préimplantatoire, fécondation in vitro, embryon, échecs

Behind the scenes: the case of reproductive technologies²

Abstract

The over-representation of extraordinary births obtained through procreative technologies has been brought to the forefront by the French media and cultural landscape since the 1970s. It gives medicine and biotechnology an image of "all mighty power." However, this representation obscures not only an aspect of the ordinary reality of these techniques, namely their many failures and misfires but also the difficult, sometimes unbearable, choices faced by their users.

Keywords

Assisted reproductive technologies, preimplantation genetic testing, in vitro fertilization, embryo, failure

Introduction

epuis les années 1970, plusieurs naissances obtenues par les techniques de procréation assistée ont occupé le devant de la scène médiatique et culturelle: 1978, naissance de Louise Brown en Angleterre, premier enfant né suite à une fécondation *in vitro* (FIV); 1990, l'Angleterre annonce le premier diagnostic préimplan-

tatoire (DPI) jamais réalisé, une analyse génétique réalisée avant même le transfert de l'embryon dans l'utérus afin d'éviter la transmission d'une maladie génétique héréditaire ou d'une anomalie chromosomique. Plus récemment encore, en 2018, le scientifique chinois He Jiankui annonce la naissance de deux enfants, Nana et Lulu, dont l'ADN a été modifié *in vitro* afin de les protéger d'une éventuelle infection

¹ L'article s'inscrit dans le cadre du projet de recherche financé par la fondation Fyssen HuMa, l'Humanité par ses marges, et auquel ont participé Jérôme Courduriès (LISST-Cas, UT2J), Laurent Gabail (LISST-CAS, UT2J), Léa Linconstant (LISST-Cas, UT2J) et Jennifer Merchant (CERSA, Université Panthéon Assas). Le projet ANR NorPro (Normes procréatives) est sa poursuite (ANR-22-CE41-0001).

² This article is part of a research project funded by the Fyssen HuMa Foundation, *Humanity through its margins*. Jérôme Courduriès (LISST-Cas, UT2J), Laurent Gabail (LISST-CAS, UT2J), Léa Linconstant (LISST-Cas, UT2J) and Jennifer Merchant (CERSA, Université Panthéon Assas) were members of this project. The ANR research project NorPro, *Procreative norms* (ANR-22-CE41-0001), is its continuation.

par le VIH. Le sur-enregistrement des « bébés miracles », sauvés par la médecine périnatale (Casper 1998) contribue également de cette tendance à célébrer les naissances présentées comme « extra-ordinaires » (de la Rochebrochard 2021, 151). Ces annonces ont suscité d'intenses débats politiques et scientifiques. Les réactions sont d'autant plus vives que ces techniques touchent au domaine de la procréation, souvent envisagé comme un des fondements de notre humanité. Elles bousculeraient un ordre pensé comme « naturel » qui ne souffrirait pas de l'intervention de tiers ou de médiations technologiques et qui résulterait idéalement de la relation amoureuse et procréative de deux individus. homme et femme (Schneider 1980). Mais le traitement médiatique et culturel de ces histoires singulières et extra-ordinaires contribue à donner à la médecine et aux biotechnologies une image de « toute puissance ». Nous serions pris dans la marche inéluctable du progrès.

Je défends dans cet article que cette représentation occulte non seulement un aspect de la réalité ordinaire de ces techniques, à savoir les nombreux échecs et ratés, mais surtout les choix difficiles, parfois insoutenables, auxquels sont confrontés leurs protagonistes. En m'appuyant sur les parcours des personnes directement impliquées, je propose une vision plus nuancée que celle habituellement présentée dans le paysage médiatique et culturel. Je me servirai en particulier de l'exemple du DPI. C'est une technique de procréation assistée qui permet d'éviter la transmission d'une maladie génétique héréditaire ou d'une anomalie chromosomique en évitant le transfert dans l'utérus d'embryons porteurs par l'analyse de cellules embryonnaires prélevées in vitro.

Méthodes et matériels

Mon propos se fonde sur deux enquêtes réalisées en France et couvrant plus de deux décennies, entre 2003 et 2022. La première a été réalisée dans le cadre de ma thèse entre 2011 et 2015 sur les statuts de l'embryon et du fœtus en France, étudié par le prisme de l'embryon produit dans le cadre d'une FIV sans recours à un tiers, et du fœtus mort *in utero* (Giraud 2015). En plus de mes propres recherches, j'ai utilisé les données d'une enquête dirigée par le Dr Maurice Adjiman en 2003 et 2004 (Adjiman 2006) sur les



Figure 1. Ingénieure en biologie de la reproduction en train de prélever des cellules sur un embryon en vue d'une analyse génétique. Photo de l'autrice. 2021.

patients en FIV. L'autre enquête a été réalisée dans le cadre du projet de recherche collectif HuMA (L'humanité par ses marges) financé par la fondation Fyssen entre 2020 et 2022 sur le DPI. Pour mener ces deux enquêtes, j'ai réalisé des observations de plusieurs mois dans deux centres de fertilité français en 2014 et 2015, ainsi qu'un centre de DPI en 2020 et 2021. J'ai également réalisé des entretiens semi-directifs avec des professionnels de santé (gynécologues-obstétriciens, sage-femmes, biologistes de la reproduction, généticiens, etc. 62 entretiens avec des professionnels en FIV et 27 avec des professionnels en DPI) ainsi qu'avec des personnes qui avaient vécu une mort périnatale (64 personnes), des patients inscrits en FIV (40 personnes) et des patients inscrits en DPI (13 couples). L'enquête sur le DPI est toujours en cours.

Le mythe de la médecine moderne toute puissante

La biomédecine et les biosciences (édition génomique, clonage, FIV ou encore séquençage génétique) ont permis de comprendre, manipuler et transformer le domaine du vivant (Franklin et Lock 2003). Ce faisant, il s'est développé tout un imaginaire collectif autour de ces techniques, entre espoirs et craintes, en particulier dans le domaine de la procréation.

Les technologies procréatives suscitent de nombreux espoirs. Capables de créer et modifier la vie, elles pourraient soulager la douleur et guérir les maladies (Watson 2001). Elles permettent par exemple d'éviter la naissance d'enfants atteints d'une maladie génétique héréditaire sévère. Ces techniques ont également permis à des couples infertiles d'accéder à la parentalité. À l'inverse, ces nouvelles formes de choix et de contrôle qu'elles amènent sont critiquées et craintes car perçues comme non naturelles, immorales et non sûres. La procréation étant pensée comme le socle de notre humanité, les possibilités que laissent entrevoir ces techniques font émerger dans le paysage médiatique et culturel le sentiment d'un basculement civilisationnel : déshumanisation, eugénisme, fin des relations sexuelles, de l'amour conjugal et parental, ou encore de la famille (Bonnet et al. 2021). Ce discours est porté autant par des associations catholiques pro-vie que par des scientifiques. Les critiques se focalisent en particulier sur les technologies de procréation dites sélectives dont le but est de prévenir ou permettre la naissance d'un certain type d'enfants (Gammeltoft et Wahlberg 2014), dont fait partie le DPI. Leurs détracteurs leur reprochent tout autant de vouloir satisfaire le fantasme d'un enfant « sur-mesure » que de conduire à de la discrimination génétique susceptible de remettre en question le droit des personnes en situation de handicap (Kerr et Shakespeare 2007).

Mais que ces techniques soient considérées néfastes ou positives, l'accent est toujours mis sur un contrôle, présent ou futur, toujours plus grand dans le domaine procréatif. Les frontières de notre existence humaine et du vivant en général n'auraient plus de limites biologiques et pourraient être façonnées à volonté (Squier 2004, 9). Cette image de « toute puissance » (de la Rochebrochard 2021) de la technologie et de la biomédecine repose sur le « mythe mélioratif » (Fussell 2000) particulièrement présent depuis la révolution industrielle et la science Newtonienne. Nous croyons en une croissance linéaire et sans fin et percevons les progrès comme nécessairement et inévitablement cumulatifs. Bien que la problématique des dérives de la biomédecine soit prégnante dans le débat bioéthique français depuis les années 1990, peu de personnes doutent de ses progrès. Cette conviction est particulièrement présente dans le domaine des techniques procréatives et ce depuis la naissance de Louise Brown. L'ensemble des personnes prises en charge dans des parcours d'assistance médicale à la procréation (AMP) que j'ai pu interroger témoignaient d'une grande confiance envers l'évolution de la médecine et des techniques. Elles s'appuvaient sur les progrès déjà réalisés et le développement des connaissances dans le domaine de la procréation et de la génétique. Les personnes inscrites en DPI interrogées sur une éventuelle transmission à leur enfant de leur infertilité liée à une anomalie chromosomique, qui peut être transmise à l'état équilibré³ malgré le DPI, ne doutent pas pour la plupart, qu'au moment où leur enfant sera en âge de procréer, les techniques auront évolué. Leurs enfants auront plus de facilité qu'eux à procréer : « Déjà il faut qu'on arrive à faire des enfants, d'ici le temps qu'ils puissent en avoir aussi, les techniques auront encore évoluées. Puis peut-être qu'ils n'auront pas à subir ca aussi [le DPI]. D'ici là, les techniques auront évolué » (Amandine Hameaux⁴, en parcours de DPI, 2021).

Même lorsque les techniques n'en sont qu'au stade expérimental, n'est jamais remise en question la certitude qu'elles fonctionneront à terme, voire qu'elles fonctionneront au-delà de ce qui est attendu. Dans les « futurologies anxiogènes » (Merleau-Ponty 2022) présentes dans les médias, se dessine un futur où toute procréation passerait nécessairement par la technique, d'un usage désormais aisé, dans le but de donner naissance à un enfant créé sur mesure, le designer baby. La procréation ne serait plus laissée à la « chance » mais aux « choix » des parents qui pourraient et devraient sélectionner les bons traits pour leurs enfants (Greely 2016). Toutefois, cette figure du designer baby repose sur une surestimation du degré de choix possibles entre les embryons produits à chaque cycle de FIV⁵. Or, cela ne correspond en rien à l'expérience des professionnels rencontrés au cours de ma recherche ou dans d'autres (Ehrich et Williams, 2010, p. 27). La probabilité d'avoir des embryons « sains », autrement dit indemnes de la maladie génétique

³ L'ensemble des chromosomes sont présents, mais pas au bon endroit ce qui n'a pas d'incidence au niveau phénotypique (malformation, retard mental, etc.) mais à des conséquences sur la gamétogenèse et donc l'infertilité.

⁴ L'ensemble des noms et prénoms ont été pseudonymisés.

⁵ Un cycle de FIV comprend l'ensemble des étapes de la stimulation hormonale chez la femme jusqu'au transfert des embryons dans son utérus.

recherchée, reste faible. Plus encore, tous les embryons transférés ne donnent pas de grossesse. Cette surestimation des succès des biotechnologies est renforcée par la volonté du législateur d'encadrer innovations les technologiques, même lorsque celles-ci ne sont qu'en devenir. C'est le cas de la gamétogenèse in vitro, une technique permettant de produire des « gamètes artificiels » à partir de cellules embryonnaires ou de cellules de peau (Merleau-Ponty 2022). La gamétogenèse in vitro a engendré de nombreux débats bioéthiques sur la scène nationale et internationale alors même qu'elle n'est pas encore développée chez l'humain.

Les « ratés » procréatifs et les laissés-pour-compte

Ce mythe d'une médecine toute puissante a pour effet de masquer plusieurs aspects de la réalité ordinaire des techniques procréatives, celle que peuvent vivre leurs usagers, à savoir les nombreux échecs et ratés ainsi que l'anxiété profonde qu'elles peuvent susciter. Ce mythe tend également à masquer leur inégalité d'accès.

L'efficacité réelle des techniques procréatives doit tout d'abord être relativisée. En Europe, les taux de grossesse obtenus suite à un transfert d'embryons sont seulement de 30 % en moyenne (Kupka et al. 2014), et ce depuis les débuts de la FIV. Dans le cas du DPI, la probabilité même d'avoir des embryons à transférer est plus faible qu'en FIV. Pour cause, la double sélection à laquelle sont soumis les embryons : une sélection morphocinétique⁶, comme dans toute FIV, et une sélection génétique, le but du DPI étant de ne transférer que des embryons non atteints de la maladie génétique recherchée.

Les échecs répétés ont pour effet de rendre les parcours d'AMP encore plus longs et difficiles qu'ils ne le sont déjà en raison des effets secondaires des traitements hormonaux et douleurs associés en particulier pour les femmes, de la difficulté de vivre sa procréation de facon



Figure 2. Sélection morphocinétique des embryons en vue d'un DPI par une ingénieure et une biologiste de la reproduction. Photo de l'autrice. 2021.

médicalisée (Franklin 1997) ou encore en raison des impacts sur la vie professionnelle (Hertzog 2014).

Ces parcours sont également empreints d'incertitudes et d'anxiété (Franklin et Roberts 2006; Wahlberg et Gammeltoft 2018). Ils placent les individus face à des situations et des choix auxquels ils ne sont pas confrontés habituellement dans le cadre d'une procréation « naturelle ». Ainsi en est-il lorsque les couples doivent décider d'avoir recours à un DPI ou bien de tenter de mener une grossesse spontanée au risque de l'interrompre ensuite si le fœtus est atteint d'une maladie génétique (Franklin et Roberts 2006; Giraud 2022). Ainsi en est-il également lorsque les professionnels doivent décider quels types d'embryons transférer ou détruire (Giraud 2020a; Ehrich et al. 2007). Ces décisions touchent l'ensemble des usagers de ces techniques, à savoir ceux qui les emploient en tant que praticiens, ceux qui en bénéficient en tant que patients ainsi que ceux dont le corps est directement mis à l'épreuve.

Enfin, les récits extraordinaires dont font l'objet les biotechnologies participent de l'invisibilisation de ce qui a été appelé par la chercheuse Shellee Collen, la « stratification de la procréation ». L'accès aux soins comme aux techniques de procréation varie selon la classe, la race, le genre ou encore la place des acteurs dans l'économie mondiale (Collen 1986). En France, l'AMP a ainsi longtemps été dominée par un certain modèle de famille, la famille hétérosexuelle, bipa-

⁶ La morphocinétique combine les critères de l'apparence de l'embryon – la morphologie – avec l'importance de savoir quand et comment les processus cellulaires qui conduisent à cette apparence se produisent – la cinétique –. Elle permet de savoir quels embryons sont les plus susceptibles de se développer et de s'implanter.

rentale, et ce jusqu'en 20217, excluant de fait les couples de femmes et les femmes seules. Si ces critères, évolutifs, sont inscrits dans la loi, d'autres en revanche sont implicites et laissés à la discrétion des professionnels qui jouent le rôle d'instance de contrôle et d'accès à la parentalité (Memmi 2003). C'est le cas des critères « psychosociaux ». Lors d'une réunion visant à examiner les différentes demandes de prise en charge en DPI, un dossier est refusé car la situation du couple est jugée trop « sensible ». Mme Dutertre est porteuse d'une maladie génétique héréditaire qui se traduit par une atteinte musculaire, des troubles cardiaques et une légère déficience intellectuelle. Le refus est motivé par le contexte familial. Mme Dutertre a déjà une fille d'un précédent conjoint, placée en famille d'accueil, et à laquelle elle ne rend que de très rares et brèves visites. « Est-ce que ce sera un foyer stable? » se demande un des professionnels présent. Par cet exemple, on s'apercoit que les équipes médicales n'évaluent pas seulement les critères biologiques, hormonaux et génétiques qui permettent une prise en charge en DPI. Elles apprécient également les aptitudes sociale et psychologique des couples à être de « bons » parents capables de prendre en charge un enfant et de lui donner un environnement propice à son bon développement (Giraud 2022). Toutes les personnes ne correspondant pas à ces critères, soit parce qu'elles sont en situation irrégulière (Schuller 2021), atteintes de troubles psychiatriques ou en encore en situation de handicap (Memmi 2003) peuvent être exclues. Les personnes qui veulent recourir à une aide médicale doivent donc être autorisées à devenir parents par des tierces personnes, les professionnels. Le couple dispute avec eux des décisions qui sont normalement considérées de nature privée et intime (Bateman-Novaes et Salem 1998).

D'encombrants restes

Les techniques procréatives, comme toute activité de production, engendrent des « surplus »,

⁷ En France et jusqu'à la révision des lois de bioéthique en 2021, l'AMP ne devait que « remédier à l'infertilité d'un couple ou d'éviter la transmission à l'enfant ou à un membre du couple d'une maladie d'une particulière gravité. Le caractère pathologique de l'infertilité doit être médicalement diagnostiqué » (CSP. Art. L2141-2 version en vigueur du 09 juillet 2011 au 01 janvier 2021).

d'encombrants « restes » destinés à la destruction : embryons porteurs d'une maladie génétique, non compatibles, ou encore non évolutifs. Pourtant, et au même titre que les échecs procréatifs, cette question reste souvent absente des débats bioéthiques. Si le statut de l'embryon y est fortement débattu, il est en revanche peu fait mention des dilemmes éthiques et pratiques auxquels sont confrontés les usagers de ces techniques lorsqu'ils doivent gérer ces restes et surtout, décider de ce qui est reste et de ce qui ne l'est pas.

Cette invisibilisation des déchets peut sembler paradoxale car le processus de désignation des déchets et les problèmes éthiques qu'il soulève sont une des caractéristiques principales du « mode biomédical de reproduction » qu'a identifié C. Thompson. Ce mode de production est le produit des techniques procréatives, des biotechnologies, de la biomédecine et des sciences de l'information (Thompson 2005). Il coexiste et fait partie du mode de production capitaliste. Si dans l'industrie capitaliste l'élimination des déchets est un problème politique et logistique majeur. dans ce mode biomédical de reproduction, il est un problème éthique et c'est le fait même de désigner la vie matérielle comme déchet qui est problématique. Ce point aveugle est en partie lié aux débats bioéthiques et politiques, centrés sur la notion de « vie » (Roberts 2007). La complexité des situations et des relations sont débattues uniquement avec le terme contesté, ici celui de « vie ». Ceci a pour effet de nous empêcher de penser d'autres devenirs pour les embryons ou les fœtus que de devenir de nouvelles personnes ou d'avoir une utilité en tant que « vie biologique » dont la vitalité pourra par exemple être utilisée pour la recherche. Il n'est en revanche fait que rarement mention de la destruction pure et simple des embryons (Giraud 2015). Or le nombre d'embryons détruits dans un cycle de important. En 2011, sur les FIV est 282 353 embryons créés en FIV, près de la moitié (46.3 %) n'avaient été ni congelés ni transférés (INSERM 2014). Notons au passage que l'utilisation même du terme de « destruction » par l'INSERM8 et le terme de « ni congelé ni transféré » sont symptomatiques de cette difficulté de

⁸ Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale.





Figures 3 et 4. Un contenant de DASRI – déchet d'activité de soin à risque infectieux – Un des devenirs des embryons en PMA. Photo de l'autrice. 2014.

penser la destruction des embryons. Pourtant, comme le souligne un biologiste de la reproduction, elle fait partie inhérente des techniques procréatives :

Du transfert à la congélation, pour moi, c'est associé à la destruction. Voilà c'est simple, c'est comme tous nos produits biologiques, ça va dans le même récipient et c'est éliminé comme produit hospitalier sans autre forme de procès.

L'accès aux embryons a entraîné la nécessité d'introduire des normes et critères de sélection dans le but d'augmenter les chances de grossesse et les taux de naissance vivante. La sélection des embryons qui s'opérait sans intervention humaine est désormais entre les mains des professionnels. Ils doivent écarter du processus procréatif les embryons qui ne présentent pas des caractéristiques jugées compatibles avec une grossesse viable, les faisant passer d'êtres humains potentiels, à des « déchets » (Thompson 2005).

Les biotechnologies comme prisme des échecs

Cette mise sous silence des échecs aussi bien dans les débats ainsi que dans le paysage médiatique et culturel semble également paradoxal car l'ensemble des biotechnologies, en permettant d'observer directement des organismes vivants et de les manipuler (c'est le cas des embryons *in vitro*), ont pour effet de visibiliser les échecs procréatifs en plus d'en modifier la perception et la temporalité. Le processus d'engendrement a acquis une profondeur sans précédent car les

biotechnologies ont créé des seuils inédits (recueil des gamètes, transfert des embryons, grossesse chimique et grossesse physiologique, etc.), en plus d'en révéler d'autres existants (fécondation, implantation, etc.) (Giraud 2020b).

Les techniques procréatives placent les individus face à une contradiction apparente. Elles concentrent sur un seul cycle de FIV dix à vingt cycles d'un parcours spontané. La stimulation hormonale ainsi que la sélection embryonnaire permettent de réduire le temps entre le premier essai et la première grossesse. C'est ce dont témoignent Agathe Guerrier et son compagnon Arnaud Morel qui ont débuté un parcours de DPI en janvier 2021. Sur les quatre embryons analysés lors de leur premier cycle, un seul est « sain » :

Arnaud: si on n'avait pas fait [le DPI], sur les quatre embryons, tu aurais peut-être fait deux fausses couches. Si on n'avait pas fait cette étude-là avant de tomber sur le seul, on va dire sain génétiquement...

Agathe: mais sur chaque cycle [spontané], tu en as qu'un.

Arnaud: oui, en plus...

Mais cette potentialisation des chances de grossesse par les techniques de procréation assistée produit un effet de loupe. Les échecs sont concentrés sur une temporalité plus restreinte et leur impact est donc amplifié. Dans un cadre ordinaire, les couples ont multiplié les relations sexuelles et attendu chaque mois des signes d'une éventuelle grossesse, attestée par un test puis une échographie à la fin du premier trimestre. Ce processus s'étale parfois sur plusieurs

mois voire plusieurs années. Dans le cadre d'une FIV, les tentatives sont découpées en un grand nombre d'étapes extrêmement formalisées, véritable parcours d'obstacles, et se concentrent sur un court laps de temps: traitement hormonal, ponction ovocytaire, fécondation, sélection des embryons, transfert embryonnaire dans l'utérus, test de grossesse, échographie de contrôle. Chacune de ces étapes se subdivise elle-même en de multiples autres étapes qui peuvent chacune réussir mais aussi échouer, entraînant l'échec de la tentative dans sa totalité (Franklin 1998, 109).

Mais en plus de les concentrer, les techniques procréatives rendent visibles les échecs. L'absence de fécondation ou les échecs d'implantation qui sont vécus dans le cadre d'une grossesse spontanée comme un simple retard de règles en cas de fausse-couche très précoce ou

comme des « nonévénements » car non perceptible, sont ici rendus visible aux couples et de fait expérimenté par les personnes comme des échecs à part entière, voire par

"Les débats politiques ainsi que le traitement dans le paysage médiatique et culturel des techniques procréatives reposent sur l'imaginaire d'une toute puissance technologique et une surestimation de leur efficacité."

certains couples comme la perte d'un futur enfant (Giraud 2015). Les embryons en FIV sont en effet plus accessibles à l'expérience pour les couples (Becker 2000) : ils les voient en photo et sont informés de leur développement jour après jour. Par ailleurs ce n'est plus seulement la perte d'un seul embryon mais de plusieurs qu'ils expérimentent. Camille Fagot, inscrite en parcours de DPI avec son mari Edouard depuis février 2021 relate ce moment où les biologistes les appellent pour les informer du nombre d'ovocytes fécondés et des embryons analysées :

Camille: C'était un peu les montagnes russes, parce que le jour où [la biologiste] nous a dit, il y a 9 ovocytes fécondés, on s'est dit c'est génial tout ça! Et deux jours après, y en a plus qu'un de bien et les autres n'avaient rien donné, on s'est dit mince! Puis après quand elle nous a dit que les 8 autres avaient pu être biopsiés et qu'ils étaient congelés en attente de résultats, on était remontés un peu.

Finalement les techniques autour de la procréation jouent le rôle d'un prisme et rendent les échecs procréatifs d'autant plus perceptibles qu'ils sont plus nombreux et rendus visibles. Elles diffractent un seul et même événement, comme le début de grossesse, en une multitude de dimensions. L'interruption d'une grossesse n'est plus incarnée par le seul retard de règles ou l'expulsion du produit de la fausse-couche, mais se diffracte en plusieurs événements : l'échec de la ponction ovocytaire, du recueil de sperme, de la fécondation, du développement embryonnaire, de l'implantation.

Conclusion

Les débats politiques ainsi que le traitement dans le paysage médiatique et culturel des techniques procréatives reposent sur l'imaginaire d'une toute puissance technologique et une surestimation de leur efficacité. « Trop » facile d'accès et d'utilisation, elles seraient une menace à la

procréation naturelle. Même lorsqu'elles ne sont encore qu'au stade expérimental, il n'est jamais remis en question qu'elles fonctionneront à terme.

Mais ceci a tendance à occulter un aspect de la réalité ordinaire des techniques procréatives, à savoir les nombreux échecs et ratés mais aussi les choix difficiles, parfois insoutenables, auxquels sont confrontés leurs protagonistes. L'analyse de l'expérience des personnes qui y sont directement confrontées montre en effet que plutôt que de conduire à un contrôle accru des processus de procréation, elles plongent ses usagers dans des parcours emprunts d'incertitude. Ils doivent faire face à des anxiétés et des incertitudes nouvelles, souvent plus intenses que dans un parcours procréatif « normal ».

Remerciements

Je remercie l'ensemble des personnes rencontrées sur mon terrain et qui ont permis à cette recherche de voir le jour : les professionnel.les des deux centres d'assistance médicale à la procréation de Marseille ainsi que ceux du centre de Nantes; mais aussi les personnes prises en charge dans ces centres et qui ont accepté de me raconter leur parcours. Je les remercie de leur patience et de leur générosité.

Cette recherche a bénéficié de plusieurs sources financements: d'une bourse doctorale de la fondation Mustela (2014), d'un financement de l'association AECF représentée par le Dr. Maurice Adjiman pour exploiter les données d'une enquête INSERM (U569) sur les attitudes des couples vis-à-vis de la FIV en France (2012), d'un contrat doctoral de l'Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales (2011-2014), d'une bourse de recherche par la fondation Fyssen (2020-2022) et enfin d'un projet ANR en cours (ANR-22-CE41-0001).

Bibliographie

- Bateman-Novaes, Simone, et Tania Salem. 1998. "Embedding the embryo". In *The Future of Human Reproduction: Ethics, Choice and Regulation*, Oxford University Press, 101-26. J. Harris et S. Holm (eds.).
- Becker, Gay. 2000. The Elusive Embryo. How Women and Men Approach New Reproductive Technologies. Berkeley and Los Angeles, California: University of California Press.
- Bonnet, Doris, Simone Bateman, Emmanuel Betta, Fabrice Cahen, Barbara M. Cooper, Erika Dyck, Yolinliztli Perez Hernandez, et al. 2021. Procréation et imaginaires collectifs: Fictions, mythes et représentations de la PMA.
- Casper, Monica J. 1998. The Making of the Unborn Patient: A Social Anatomy of Fetal Surgery. Rutgers University Press.
- Collen, Shellee. 1986. "With Respect and Feelings: Voices of West Indian Child Care and Domestic Workers in New York City". In *All American Women: Lines tha Divide, Ties That Bind*. J. B. Cole. New York: Free Press.
- Ehrich, Kathryn, Clare Williams, Bobbie Farsides, Jane Sandall, et Rosamund Scott. 2007. "Choosing Embryos: Ethical Complexity and Relational Autonomy in Staff Accounts of PGD: Choosing Embryos: Staff Accounts of PGD". Sociology of Health & Illness 29 (7): 1091-1106.
- Franklin, Sarah. 1997. Embodied progress: a cultural account of assisted conception. London; New York: Routledge.
- —. 1998. "Making Miracles: Scientific progress and the facts of life". In *Reproducing Repro-*

- duction. Kinship, Power, and Technological Innovation., Editey by Sarah Franklin&Helena Ragoné, 102-17. Philadelphia: University of Pennsylvania Press.
- Franklin, Sarah, et Margaret M. Lock, éd. 2003. Remaking life & death: toward an anthropology of the biosciences. 1st ed. School of American Research advanced seminar series. Santa Fe: Oxford: School of American Research Press; James Currey.
- Franklin, Sarah, et Celia Roberts. 2006. Born and Made: An Ethnography of Preimplantation Genetic Diagnosis. In-Formation Series. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press.
- Fussell, Paul. 2000. *The Great War and Modern Memory*. Oxford University Press paperbacks: History/Literature. Oxford University Press.
- Gammeltoft, Tine M., et Ayo Wahlberg. 2014. "Selective Reproductive Technologies". *Annual Review of Anthropology* 43 (1): 201-16.
- Giraud, Anne-Sophie. 2015. « Les statuts de l'être anténatal : un processus d'humanisation « relationnel ». Assistance médicale à la procréation et mort périnatale. » Thèse de doctorat d'anthropologie sociale et ethnologie, Paris : EHESS.
- ——. 2020a. « Avoir le choix (?) Les statuts de l'embryon in vitro et du fœtus mort en France ». Ethnologie Française, 2020.
- —. 2020b. "Engendering Parenthood and Personhood through In Vitro Fertilization (IVF) and Perinatal Death in France". In *Plural kinship spaces: qualitative approaches of contemporary public and intimate (re)configurations*, Alice Sophie Sarcinelli, Fanny Duysens, Elodie Razy. Investigation d'anthropologie prospective. Louvain-la-Neuve: Academia l'Harmattan.
- ——. 2022. « Sous le régime de l'exception : accéder à la parentalité grâce au DPI en France ». Proposition d'article pour la RFAS, numéro sur les « parentalités empêchées ».
- Greely, Henry T. 2016. The end of sex and the future of human reproduction. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

- Habermas, Jürgen. 2002. L'avenir de la nature humaine: vers un eugénisme libéral? Paris: Gallimard.
- Hertzog, Irène-Lucile. 2014. « Les coûts de l'assistance médicale à la procréation pour les femmes salariées ». *Cahiers du genre* 56 : 87-104.
- INSERM, éd. 2014. « Note du comité d'éthique de l'Inserm. État de la recherche sur l'embryon humain et propositions ». Comité d'éthique Inserm.
- Kerr, Ann, et Tom Shakespeare. 2007. "Genetic Politics: from eugenics to genome". *Ethical Theory and Moral Practice* 10 (4): 409-18.
- Kupka, M. S., A. P. Ferraretti, J. de Mouzon, K. Erb, T. D'Hooghe, J. A. Castilla, C. Calhaz-Jorge, et al. 2014. "Assisted Reproductive Technology in Europe, 2010: Results Generated from European Registers by ESHRE". Human Reproduction 29 (10): 2099-2113.
- Memmi, Dominique. 2003. Faire vivre et laisser mourir. Le gouvernement contemporain de la naissance et de la mort. La découverte. TAP/Politique et société. Paris.
- Merleau-Ponty, Noémie. 2022. « Regards anthropologiques sur le travail de recherche sur les matériaux humains ». Colloque, Paris, mai 24.
- Rochebrochard, Elise de La. 2021. « Une assistance médicale à la procréation toute puissante? L'imaginaire face aux statistiques ». In Procréation et imaginaires collectifs: Fictions, mythes et représentations de la PMA, par Doris Bonnet, Fabrice Cahen, et Virginie Rozée.
- Roberts, Elizabeth F. S. 2007. "Extra embryos: The ethics of cryopreservation in Ecuador and elsewhere". *American Ethnologist* vol.34 (1): pp. 181-199.
- Schneider, David M. 1980. American Kinship: A Cultural Account. University of Chicago
- Schuller, Constance. 2021. « L'AMP pour tous ? Autour d'une discrimination méconnue : l'exclusion des personnes « sans-papiers » de l'accès à la médecine de la reproduction ». Sciences sociales et santé 39 (2) : 79-101.
- Squier, Susan Merrill. 2004. Liminal lives: imagining the human at the frontiers of biomedicine. Durham: Duke University Press.
- Thompson, Charis. 2005. Making Parents. The Ontological Choreography of Reproductive Technologies. The MIT Press. Cambridge, Massachusetts.

- Wahlberg, Ayo, et Tine M Gammeltoft. 2018. Selective Reproduction in the 21st Century.
- Watson, James D. 2001. A passion for DNA: genes, genomes, and society. Cold Spring Harbor, N.Y: Cold Spring Harbor Laboratory Press.

Introduction

ince the 1970s, several births obtained through assisted reproductive technologies (ARTs) have been brought to the forefront in the mediatic and cultural landscape: in 1978, Louise Brown is the first child, born after an *in vitro* fertilization (IVF); in 1990, England advertised the first preimplantation genetic testing (PGT) ever made, a genetic analysis performed on the embryo before its transfer in the uterus to avoid the transmission of a hereditary disease or a chromosomal anomaly. More recently, in 2018, the Chinese scientific He Jiankui announced the birth of two children, Nana and Lulu. Their DNA has been modified in vitro to protect them against a potential HIV infection. The over-representation of "miracle babies", saved by perinatal medicine (Casper 1998), contributes also to this tendency to celebrate births presented as "extraordinary" (de la Rochebrochard 2021, 151). These announcements have provoked intense political and scientific debate. The reactions are even more intense since these techniques are related to procreation, often considered one of the foundations of humanity. They would upset a "natural" order that would not be modified by the intervention of third parties or technologies. Procreation would ideally result from the loving and procreative relationship between two individuals, a man and a woman (Schneider 1980). The media and cultural treatment of these extraordinary stories contribute to giving medicine and biotechnologies an image of "all mighty power". We would be caught up in the inevitable march of progress.

In this paper, I argue that this representation obscures not only one aspect of the ordinary reality of these techniques, namely the many failures and misfires, but also the difficult, sometimes unbearable, choices faced by their users (patients, professionals and donors). Drawing on the experiences of those directly involved, I offer a more nuanced view than is usually presented in



Figure 1. Reproductive biology engineer collecting cells from an embryo for genetic analysis. Photo by the author. 2021.

the media and cultural landscape. I will use more specifically the example of PGT.

Materials and methods

This paper is based on two research studies conducted in France conducted in France during a span of 20 years, between 2003 to 2022. The first was carried out as part of my thesis between 2011 and 2015 on the status of the embryo and the foetus in France. I studied it through the status of embryos produced in IVF, and of foetuses that died in utero (Giraud 2015). In addition to my own research, I used data from a previous study conducted in 2003 and 2004 on IVF patients by Dr. Maurice Adjiman (2006). The second was part of the collective research project HuMa (Humanity through its margins) funded by the Fyssen Foundation between 2020 and 2022 on PGT. These two research studies consisted of ethnographic observations for a few months in two fertility centres in 2014 and 2015 and one PGT centre in 2020 and 2021. I also conducted 62 semi-structured interviews with IVF professionals and 27 PGT professionals), 64 interviews with people who experienced a stillbirth, 40 with IVF patients and 13 interviews with PGT couples. The research on PGT is still ongoing.

The myth of modern medicine

Biomedicine and biosciences (genome editing, cloning, IVF or genetic sequencing) have made it possible to understand, manipulate and transform the field of life (Franklin and Lock 2003). In

the process, these techniques have shaped collective imagination, between hopes and fears, particularly in procreation.

Procreative technologies have generated a lot of hope. Capable of creating and modifying life, they could alleviate pain and cure diseases (Watson 2001). For example, they can prevent the birth of children with severe hereditary genetic diseases. These techniques have also enabled infertile couples to achieve parenthood. Conversely, these new forms of choice and control are criticised and feared as unnatural, immoral, and unsafe. Since procreation is thought to be one foundation of our humanity, the possibilities that these techniques open up give rise to a feeling of a civilisational shift in the media and cultural landscape: dehumanisation, eugenics, the end of sexual relations, conjugal and parental love, and the family (Bonnet et al. 2021). This discourse is carried as much by Catholic pro-life associations as by scientists. When critics focus in particular on "selective reproductive technologies", such as PGT, they aim to prevent or allow the birth of a certain type of child (Wahlberg and Gammeltoft 2018). Critics accuse the use of these techniques as a means to satisfy the fantasy of the "designer baby" and conducting genetic discrimination that could challenge the rights of people with disabilities (Kerr and Shakespeare 2007).

Whether these techniques are considered harmful or positive, the emphasis is always put on ever greater control, now or in the future, in the reproductive field. Human existence, and life in general, would no longer have biological limits and could be shaped at will (Squier 2004, 9). This image of the all mighty technology and biomedicine (de la Rochebrochard 2021) is based on the "meliorist myth" (Fussell 2000) that has been particularly prevalent since the industrial revolution and Newtonian science. Technoscientific progress is believed to be unending and linear and would be necessarily and inevitably cumulative. Although the issue of biomedical abuses has been prominent in the French bioethical debate since the 1990s, few people doubt its progress. This conviction is particularly present in the field of procreative technologies since the birth of Louise Brown. All the people I interviewed involved in ARTs, especially in PGT, indeed had great confidence in the development of medicine and technologies. They relied on the progress already made, and the development of knowledge in the field of procreation and genetics. In PGT, carrier embryos of a chromosomal anomaly in a balanced state can be transferred9. When I asked people about the possibility of the transmission of their infertility due to this chromosomal anomaly, most of them were confident it would not be an issue because, by the time their child is of childbearing age, the techniques will have evolved and it will be easier for their child to procreate than for them: "We already have to be able to make children. And by the time they can have children, the techniques will have evolved further. Then maybe they won't have to go through that too [PGT]. By then, techniques will have evolved" (Amandine Hameaux,10 undergoing PGT, 2021).

Even when techniques are only at the experimental stage, the certainty that they will eventually work or even that they will work beyond expectation is never questioned. In the "anxietyprovoking futurology¹¹" (Merleau-Ponty 2022) present in the media, a future is taking shape in which all procreation would necessarily involve easy-to-use technologies, that would aim to give birth to a tailor-made child, the designer baby. Procreation would no longer be left to 'chance' but to the 'choices' of parents who could and should select the right traits for their children (Greely 2016). However, this figure of the designer baby is based on an overestimation of the degree of choices possible between the embryos produced in each IVF cycle. 12 This is not at all consistent with the experience of the professionals I met in my research or others (Ehrich and Williams 2010, 27). The probability of having "healthy" embryos, i.e. free of the targeted genetic disease, remains low. Moreover, not all transferred embryos result in pregnancy. This overestimation of the success of biotechnology is reinforced by the legislature's desire to regulate technological innovations, even when they are

only in the making. This is the case with *in vitro* gametogenesis, a technique that makes it possible to produce 'artificial gametes' from embryonic cells or skin cells (Merleau-Ponty 2022). In vitro gametogenesis has generated numerous bioethical debates on the national and international scene, even though the technology is not developed for human use.

The procreative "failures" and the rejected

This myth of an all-mighty medicine hides many aspects of the ordinary reality of procreative technologies, the reality the users may experience, namely the many failures and misfires as well as the profound anxiety that they may cause. This myth also tends to mask their unequal access.

The actual effectiveness of procreative technologies has first to be put into perspective. In Europe, the average pregnancy rate following embryo transfer is 30 per cent (Kupka et al. 2014). It has been stable since the beginning of IVF. In the case of PGT, the probability of even having embryos to transfer is lower than in IVF. This is due to the double selection of embryos: morphokinetic ¹³ selection, as in all IVF, and gene-



Figure 2. Morphokinetic selection of embryos for PGT by an engineer and a reproductive biologist. Photo by the author. 2021.

⁹ All the chromosomes are present, but not in the right place. It has no impact on the phenotype (malformation, mental retardation, etc.) but has consequences on gametogenesis and therefore infertility.

¹⁰ All the names have been pseudonymised.

¹¹ My translation for "futurologie anxiogène".

¹² An IVF cycle includes all the steps from hormonal stimulation for the woman to the embryo transfer in her uterus.

¹³ Morphokinetics combines the criteria of the appearance of the embryo-morphology-with the importance of knowing when and how the cellular processes that lead to that appearance occur - kinetics. It provides information on which embryos are most likely to develop and implant.

tic selection, as the aim of PGT is to transfer only "healthy" embryos.

Repeated failures have the effect of making the ARTs process even longer and more difficult than it already. This is due to the side effects of hormonal treatments and associated pain, particularly for women, the difficulty of medicalised procreation (Franklin 1997) or because of the impact on professional life (Hertzog 2014). These procreative pathways are also fraught with uncertainty and anxiety (Franklin and Roberts 2006; Wahlberg and Gammeltoft 2018). People endure situations and choices that they do not normally face in the context of 'natural' childbearing. This is the case when couples have to decide whether to undergo PGT or attempt a spontaneous pregnancy and then risk terminating it if the foetus has a genetic disease (Franklin and Roberts 2006; Giraud 2022). This is also the case when professionals have to decide which types of embryos to transfer or destroy (Ehrich et al. 2007; Giraud 2020b). These decisions affect all users of these techniques: practitioners who apply them, patients who benefit from them, and those whose bodies are directly tested such as gamete donors.

Finally, the extraordinary narratives about biotechnologies contribute to the invisibilisation of what Shellee Collee has called "stratified reproduction". Access to reproductive care and technologies varies according to class, race, gender and the place of the actors in the global economy (Collen 1986). In France, until 2021, 14 ARTs have long been dominated by a certain family model, the heterosexual, two-parent family, therefore excluding female couples and single women. While these still-evolving requirements are enshrined in the law, others are implicit and left to the discretion of professionals. In that sense and to some extent, they control access to parenthood (Memmi 2003). This is the case of the 'psychosocial' criteria. At a staff meeting to examine the various requests for PGT, one file was

refused because the couple's situation was deemed too "sensitive." Mrs Dutertre is a carrier of a hereditary genetic disease that results in muscle damage, heart problems and a slight intellectual disability. The refusal is motivated by the family context. Mrs Dutertre already has a daughter from a previous spouse, who is in foster care and whom she visits only very rarely and briefly. "Will it be a stable home?" wondered one of the professionals. This example shows that the medical teams do not only evaluate the biological, hormonal and genetic criteria for PGT. They also assess the social and psychological abilities of the couples to be 'good' parents, capable of caring for a child and providing a conducive environment for its proper development (Giraud 2022). Every person who does not meet these criteria, either because they are in an irregular situation (Schuller 2021), have psychiatric disorders or are disabled (Memmi 2003), can be excluded. People who want to seek medical help must therefore be allowed to become parents by third parties, the professionals. The couple are forced to discuss with medical professionals about decisions that are normally considered private and intimate (Bateman-Novaes and Salem 1998).

Troublesome leftovers

Procreative technologies, like any production activity, generate "surpluses", and troublesome "leftovers" to be destructed: embryos carrying a genetic disease, non-compatible, or not developing. However, just like procreative failures, this issue is often absent from bioethical debates. While the status of the embryo is strongly debated, little mention is made of the ethical and practical dilemmas faced by the users of these techniques when they have to manage these remains and, above all, decide what is a leftover and what is not.

This invisibilisation of waste may seem paradoxical because the process of designating of what is waste or not and the ethical issues it raises are one of the main features of the 'biomedical mode of reproduction' identified by C. Thompson. This mode of production is the product of procreative technologies, biotechnologies, biomedicine and information sciences (Thompson 2005). It coexists with and is part of the capitalist mode of production. If in the capitalist industry, the disposal of waste is a major political and logistical problem, in this

¹⁴ In France and until the revision of the bioethics laws in 2021, ARTs were only allowed "to remedy the infertility of a couple or to avoid the transmission to the child or a member of a couple of a particularly serious disease. The pathological nature of the infertility must be medically diagnosed" (CSP. Art. L2141-2 version from 09 July 2011 to 01 January 2021).





Figures 3 and 4. A container of DASRI – waste of care activity with infectious risk [Déchet d'activité de soins à risque infectieux] – One of the fates of embryos in ARTs. Photo by the author. 2014.

biomedical mode of procreation it is an ethical problem and it is the very act of designating material life as waste that is problematic. This blind spot is partly related to bioethical and political debates, centred on the notion of "life" (Roberts 2007). The complexity of situations and relationships are discussed only with the contested term, "life". This prevents us from thinking of other futures for embryos or foetuses than to become new persons or to have a use as 'biological life' whose vitality can be used for research. In contrast, there is rarely any mention of the destruction of embryos (Giraud 2015). Yet the number of embryos destroyed in an IVF cycle is significant. In 2011, out of the 28 353 embryos created in IVF, almost half (46.3%) were "neither frozen nor transferred" (INSERM 2014). I also stress here that the very use of the term 'destruction' by INSERM15 and the term "neither frozen nor transferred" are symptomatic of this difficulty in thinking about the destruction of embryos. Yet, as a procreative biologist points out, it is an inherent part of procreative techniques:

From transfer to freezing, for me, is associated with destruction. It's simple, it's like all our biological products, it goes into the same container and it's disposed of as a hospital product without any further processing.

Access to embryos has led to the need to introduce selection standards and criteria to increase the chances of pregnancy and live birth rates. The selection of embryos, which used to take place without human intervention, is now in the hands of professionals. They must remove from the procreative process embryos that do not have characteristics deemed compatible with a viable pregnancy, transforming them from potential human beings to "waste" (Thompson 2005).

Biotechnologies as a waste lens

The silencing of failures in producing viable embryos and successful pregnancy in the debates as well as in the media and cultural landscape also seems paradoxical because biotechnologies, by making it possible to directly observe living organisms and to manipulate them (as in the case of in vitro embryos), have the effect of making procreative failures visible in addition to modifying their perception and temporality. Procreation has acquired an unprecedented depth because biotechnologies have created new thresholds (gamete collection, embryo transfer, chemical pregnancy and physiological pregnancy, etc.), as well as revealing existing ones (fertilisation, implantation, etc.) (Giraud 2020a).

Procreative technologies present individuals with an apparent contradiction. They concentrate ten to twenty cycles of spontaneous procreation into a single IVF cycle. Hormonal stimulation and embryo selection make it possible to

¹⁵ National Institute of Health and Medical Research.

reduce the time between the first try and the first pregnancy. This is what Agathe Guerrier and her partner Arnaud Morel testify when they start their PGT in January 2021. After fourth embryos diagnosed during their first cycle, only one is found "healthy"

Arnaud: if we hadn't done [PGT], out of the four embryos, you might have had two miscarriages. If we hadn't done this study before we found the only one, let's say genetically healthy...

Agathe: but in each [spontaneous] cycle, you only have one.

Arnaud: Plus, yes.

But this increase in chances through ARTs produces a magnifying glass effect. Failures are concentrated in a more limited time frame, and their impact is therefore amplified. In an ordinary setting, couples increase sexual intercourses and wait each month for signs of a possible pregnancy, attested by a test and then an ultrasound at the end of the first trimester. This process sometimes takes several months or even years. In IVF, the attempts are divided into a large number of highly formalised stages, a veritable obstacle course, and are concentrated in a

short period: hormone treatment, oocyteretrieval, fertilisation, embryo selection, embryo transfer into the uterus, pregnancy test, and ultrasound. Each of these steps is in

turn subdivided into multiple other steps, each of which may be successful, but each of which may also fail, failing in the entire attempt (Franklin 1998, 109).

But in addition to concentrating them, procreative technologies make failures visible. In a spontaneous pregnancy, the absence of fertilisation or implantation failure is experienced as a simple delay of menstruation in the case of an early miscarriage, or as "non-events" because they are not perceptible. In the case of procreative technologies, failures are made visible to couples and experienced as such by people, or even by some couples as the loss of a future child (Giraud 2015). Embryos in IVF are indeed more accessible to experience for couples (Becker 2000): they see them in pictures and are informed

of their development day by day. Moreover, it is no longer just the loss of one embryo but of several that they experience. Camille Fagot, who has been on the PGT process with her husband Edouard since February 2021, recounts the moment when the biologists call them to inform them of the number of fertilised oocytes and diagnosis embryos:

Camille: It was a bit of a rollercoaster ride because the day [the biologist] told us, there are nine fertilised oocytes, we thought, that's great! And two days later, there was only one good one left and the others hadn't given anything, so we thought "damn!" Then when she told us that the other eight had been biopsied and that they were frozen while waiting for the results, we were a little bit relieved.

Finally, procreative biotechnologies play the role of a lens. They make procreative failures all the more perceptible as they are more numerous and made visible. They diffract a single event, such as the beginning of a pregnancy, into a multitude of dimensions. The interruption of pregnancy is no longer embodied by the delay in menstruation or the expulsion of the product of a

miscarriage but is diffracted into several events: the failure of the oocyte retrieval, the sperm collection, the fertilisation, the embryo development, the implantation.

"Political debates as well as the treatment of procreative technologies in the media and cultural landscape are based on an imagination of all-mighty technologies and an overestimation of their effectiveness."

Conclusion

Political debates as well as the treatment of procreative technologies in the media and cultural landscape are based on an imagination of all-mighty technologies and an overestimation of their effectiveness. "Too" easy to access and use, they are said to be a threat to natural procreation. Even when they are still at the experimental stage, it is never questioned that they will eventually work.

But this tends to obscure one aspect of the ordinary reality of procreative technologies, namely the many failures and misfires, as well as the difficult, sometimes unbearable choices faced by their users. An analysis of the experience of those directly confronted with them shows that rather than leading to greater control of the procreative process, they plunge their users into paths fraught with uncertainty. They have to face new anxieties and uncertainties, often more intense than in a "normal" procreative process.

Acknowledgements

I would like to thank all the people I met during my fieldwork. They made this research possible: the professionals of the two fertility centres in Marseille and those of the centre in Nantes; and the patients in these centres who agreed to share with me their journey. I would like to thank them for their patience and their generosity.

This research benefited from several sources of funding: a doctoral grant from the Mustela Foundation (2014), a funding from the AECF association represented by Dr. Maurice Adjiman to exploit data from an INSERM survey (U569) on the attitudes of couples towards IVF in France (2012), a doctoral contract from the Ecole Hautes Etudes de la Recherche et de la Recherche (2011-2014), a research grant from the Fyssen Foundation (2020-2022) and finally an ongoing ANR project (ANR-22-CE41-0001).

De la manière d'élever un enfant dangereux et fragile Contraception et période périnatale chez les Madiha (Kulina) d'Amazonie

Andrea ZUPPI

ATER Aix-Marseille Université (CREDO), chercheur associé au Centre EREA (LESC) de l'Université Paris Nanterre

Résumé

On dispose de peu de connaissances ethnographiques sur la contraception telle qu'elle est conçue et pratiquée par les peuples autochtones d'Amazonie. Le présent article contribue à combler cette lacune en se penchant sur le cas des Madiha (Kulina) de l'Amazonie péruvienne. Il montre que les Madiha considèrent la contraception, dans le contexte de la période périnatale, comme faisant partie d'un processus plus vaste de construction et de protection de la personne. L'article décrit les proscriptions et prescriptions mises en œuvre au cours de la période périnatale, afin de démontrer que les pratiques contraceptives des Madiha s'ancrent dans leur manière de concevoir les nourrissons : ceux-ci sont à la fois des êtres fragiles, dont il faut faire des personnes saines et belles, et des créatures dangereuses, dont il faut se protéger.

Mots clés

Madiha (Kulina), Amazonie, contraception, pratiques périnatales, couvade

How to raise a dangerous and fragile child On contraception and the perinatal period among the Madiha (Kulina) of Amazonia

Abstract

Not much is known about contraception as conceived of and practiced by Indigenous Amazonian peoples. This article contributes to filling this gap in the ethnographic knowledge through the case of the Madiha (Kulina) of the Peruvian Amazon. It shows that for the Madiha, contraception is part of a broader process of person making and protection that takes place during the perinatal period. By providing a description of the proscriptions and prescriptions implemented during the perinatal period, it argues that Madiha contraceptive practices are rooted in the idea that newborns are, simultaneously, fragile creatures that must be made into healthy and beautiful persons, and dangerous creatures from which protection is needed.

Keywords

Madiha (Kulina), Amazonia, contraception, perinatal period, couvade

Introduction

e présent article porte sur la contraception telle qu'elle est conçue et pratiquée par les Madiha, un peuple autochtone d'Amazonie installé aux abords de la rivière Purus, au Pérou. Il constitue une exploration ethnographique des pratiques de prescription et de proscription observées au cours de la période périnatale, qui s'étend de la conception jusqu'aux premières semaines de la vie d'un nourrisson. J'y avance l'idée que la contraception s'inscrit dans le processus périnatal et y participe, au point de pouvoir être considérée comme en faisant intégralement partie. Les pratiques périnatales des sociétés d'Amazonie tournent autour de deux

c'est donc grâce à la contraception que

les Madiha s'engagent dans la fabrication

sociale du nourrisson humain et dans la

neutralisation des dangers qu'il représente

idées principales : tout d'abord, que le corps du nourrisson doit être fabriqué socialement par des actions spécifiques et que ce processus de fabrication se poursuit après la naissance; ensuite, que la force du lien qui unit l'enfant à ses parents a pour conséquence que l'enfant affecte ses parents tout autant que ces derniers affectent leur enfant, chacun et chacune pouvant alors tomber malade ou provoquer une maladie. La première idée est partagée de manière quasiment universelle par les peuples d'Amazonie (Erikson 1996; Seeger et al. 1979) et, comme je le montrerai, s'applique parfaitement au cas des Madiha. La deuxième idée, pour sa part, correspond bien au cas des Madiha, mais assez peu au reste de l'Amazonie où, à de rares exceptions près (Colpron 2004; Costa 2017), les ethnographes ont surtout mis l'accent sur la vulnérabilité de l'enfant vis-à-vis du comportement des parents, plutôt que l'in-

"J'entends

pour les parents."

verse¹. C'est par le terme de « couvade » que les ethnographes de la région se réfèrent aux prohibitions observées par les parents pour protéger leur bébé (Menget 1979; Rivière 1974). Chez les Madiha, cependant, le nourrisson est une créature ambiguë: si on lui procure amour et attentions, il est

également considéré comme « dangereux » (ophina) pour les parents. En effet, je montrerai que les nouveau-nés sont associés à des ennemis, et qu'une nouvelle mère doit se soumettre à certaines mesures de protection équivalentes à celles utilisées pour un homme ayant commis un meurtre (cf. Costa 2017). L'article défend ainsi l'idée que la couvade madiha associe, d'une part, des pra-

vulnérabilité. En d'autres termes, c'est donc grâce à la contraception que les Madiha s'engagent dans la fabrication sociale du nourrisson humain et dans la neutralisation des dangers qu'il représente pour les parents. En effet, les deux principaux moyens de contraception utilisés par les Madiha, respectivement appelés awabono et iha, sont utilisés de façon privilégiée juste après la naissance et ont des effets sur la beauté, la croissance, la fortification et la santé des personnes, démontrer les que contraceptifs madiha s'intègrent pleinement aux différents moyens utilisés pour fabriquer un corps humain et pour le protéger dans des moments de grande vulnérabilité. En d'autres termes,

tiques visant à protéger l'enfant à, d'autre part, des pratiques destinées à protéger les parents de

ce que peut leur faire l'enfant. En effectuant la

description du déroulement de la période périna-

tale et de l'ensemble des pratiques qui s'y rap-

portent, j'entends démontrer que les contracep-

tifs madiha s'intègrent pleinement aux différents

moyens utilisés pour fabriquer un corps humain

et pour le protéger dans des moments de grande

en plus, bien sûr, de leurs effets contraceptifs. Les moyens de contraceptions madiha sont ainsi, par nature. irréductibles à un effet unique. En d'autres termes, pour les Madiha, le contrôle des naissances n'est pas l'unique objectif de leurs pra-

tiques contracep-

tives (cf. Belaunde

1997).

Après avoir brièvement présenté les Madiha, l'article examinera les pratiques visant à la fabrication et à la protection du fœtus et du nourrisson. De telles pratiques englobent le comportement et les habitudes alimentaires des parents ainsi que des substances spécifiques devant être appliquées sur le corps du nourrisson. Il sera ensuite question de l'ensemble des pratiques avant trait au comportement parental et à la gestion du sang, et qui sont destinées à protéger les parents des dangers que représente le bébé. Il s'agira de montrer que la contraception joue un rôle crucial en lien avec ces deux types de pratiques. En conclusion, j'évoquerai d'autres travaux relatifs à la contraception en Amazonie afin de les comparer aux résultats exposés dans le

¹ Il existe néanmoins suffisamment de preuves ethnographiques que le nouveau-né, s'il n'est pas explicitement considéré comme dangereux pour les parents, est perçu de manière ambiguë par de nombreux groupes d'Amazonie (Colpron 2006; Huxley 1960; Seeger 1981; Vilaça 2002; Viveiros de Castro 1992).

présent article, pour terminer par l'évocation de nouvelles pistes de recherche que mon travail rend possibles.

The Madiha (Kulina)

Le peuple madiha est désigné, dans les documents ethnographiques, sous le nom de « Kulina » (ou « Culina »). Le nom « Kulina », cependant, est un exonyme, et les membres de ce peuple se désignent eux-mêmes par le terme *Madiha*, qui signifie « personne ». Les Madiha parlent une langue de la famille des langues arawa et constituent un groupe d'environ 5 000 individus repartis en plusieurs douzaines de villages pouvant compter entre 10 et 150 personnes, dans la région interfluviale située entre les rivières Juruá et Purus, en Amazonie du Sud-ouest, majoritairement au Brésil. Un groupe plus petit d'environ 500 personnes vit le long

du haut Purus, au Pérou, dans le département d'Ucayali. J'ai effectué mon terrain parmi les Madiha du Pérou, principalement dans le village de San Bernardo, qui sont en contact stable avec la société nationale depuis les années 1940. Habitant traditionnellement au cœur de la forêt, ces personnes résident à présent le long des rivières et vivent de la chasse, de la pêche et de l'horticulture (principalement le manioc, les bananes plantains et les bananes). Elles peuvent être employées à titre occasionnel ou saisonnier comme maçonnes, dockers, bergères ou transporteuses fluviales dans le centre provincial de Puerto Esperanza. La majorité des Madiha rencontrée était soit unilingue, soit exprimait une réticence à parler espagnol. Le terrain de cette recherche (février-avril 2022) a donc été mené en langue madiha. San Bernardo, mon terrain de recherche, est un village relativement important



Figure 1: Vue des maisons madiha le long de la rivière Purus, Département d'Ucayali, Pérou.

au regard des standards madiha, et regroupe près de 140 personnes réparties dans environ 30 maisons, abritant chacune entre cinq et dix personnes. Les maisonnées sont d'ordinaire composées d'un couple adulte, de leurs fils, filles, gendres et brus et, s'il y a lieu, de leurs petits-fils et petites-filles. Le mariage est plutôt uxorilocal, mais il ne s'agit pas d'une règle stricte et des exceptions existent.

Pratiques périnatales autour du fœtus et de l'enfant

En Amazonie, ainsi qu'il a déjà été mentionné, une personne n'obtient pas naturellement son corps à la naissance ; ce corps doit être construit progressivement au cours de la vie. Le processus de fabrication du corps d'une personne est particulièrement intense lors de la grossesse et de la période post-partum (Conklin et Morgan 1996). Le fœtus et le nourrisson sont alors malléables et fragiles, et ils ne peuvent pas encore être clairement distingués de leurs parents. Les actions de ces derniers sont donc susceptibles de se répercuter sur leur enfant (Menget 1979). Ainsi, comme il est habituel en Amazonie (Rival 1998; Vilaça 2002), les futurs parents ou parents d'un nourrisson madiha respectent une série de pratiques destinées à profiter au fœtus ou au nourappelées couvade, risson. Ces pratiques, concernent le comportement et l'alimentation et relèvent principalement de la proscription. Chez les Madiha, elles s'articulent néanmoins de manière cruciale, comme j'entends le montrer, autour de la contraception.

Habitudes alimentaires

Les habitudes alimentaires des parents sont susceptibles d'affecter le fœtus dans l'utérus de sa mère. Un couple qui attend un enfant doit observer un régime spécifique afin que l'accouchement se passe bien et que le bien-être et l'apparence physique du nourrisson soient garantis lors de sa croissance. Il est alors proscrit de consommer certaines pièces de viande, comme les gigots du gibier, car le fœtus pourrait se positionner de travers dans le ventre maternel, rendant l'accouchement difficile et dangereux pour la mère. Pour cette même raison, les parents ne doivent pas consommer la queue des singesaraignées. Il faut également éviter de manger la tête du gibier, car la tête du fœtus deviendrait trop grosse ou, selon d'autres informateurs et informatrices, il v gagnerait des veux hébétés (hano). De même, on attribue les cris excessifs d'un nourrisson à la consommation, par ses parents, de têtes de poissons au cours de la grossesse. À l'inverse, la consommation des jarrets avant du gibier est encouragée, car cela assure un bon alignement du fœtus dans le ventre de la mère et une présentation par la tête. La viande consommée par une femme enceinte doit être convenablement rôtie, ce qui assurera au bébé une peau sombre (zowei), considérée comme un signe de beauté. Une future mère doit se garder de manger des bananes jumelles (ou de marcher sur des graines de coton), car elle engendrerait alors des jumeaux ou des jumelles. La manière dont un couple qui attend un enfant mange est tout aussi importante que ce qui constitue son alimentation. Dans des conditions normales (hors des périodes de grossesse), les couples madiha mangent ensemble dans la même assiette, mais tandis que l'homme mange assis dans le hamac, la femme est assise sur le sol à ses côtés. Au cours de la grossesse, cependant, l'homme ne doit pas s'installer dans le hamac, mais par terre, faute de quoi le fœtus se placerait de travers dans l'utérus de la mère.

Les interdits alimentaires visant au bien-être de l'enfant se poursuivent après l'accouchement. Une fois terminée la période d'isolement qui suit la naissance, au cours de laquelle le régime des parents est strictement limité (voir plus bas), les restrictions alimentaires se poursuivent. Il faut en particulier éviter de consommer les mâles de plusieurs espèces de gibier (selon des informateurs et informatrices, il convient également de ne pas manger les femelles), plusieurs espèces de poissons (en particulier les gros poissons) ainsi que les noix de coco, qui font partie en temps normal de l'alimentation quotidienne. Un manquement à ces interdits alimentaires aurait pour conséquence l'intrusion d'une petite créature semblable à un scarabée (ephe tokhai) dans le ventre du nourrisson, provoquant des diarrhées et de graves douleurs intestinales jusqu'à entraîner rapidement son décès (Boyer 1995; Pollock 1996). Le degré d'adhésion à ces interdits alimentaires varie (cf. Menget 1979; Pollock 1996 ; Rivière 1974), de même que la durée durant laquelle il convient de les observer : deux mois selon certaines personnes, jusqu'aux premiers pas du bébé selon d'autres. Si la mère ou le père veut absolument manger un aliment interdit, il existe cependant une solution qui consiste à cueillir dans la forêt des feuilles aux propriétés curatives (*bebe*) associées à l'espèce dont la consommation est interdite, à les laisser tremper dans l'eau, puis à s'en servir pour laver le dos du bébé. Les parents peuvent alors manger l'aliment interdit, sans risque pour le nourrisson.

Comportement général

Les parents qui attendent un enfant doivent également faire attention à ce qu'ils regardent, au risque d'affecter le fœtus. Les femmes enceintes doivent éviter de poser les yeux sur certains animaux si elles croisent leur chemin dans la forêt. Voir un paresseux ou un reptile appelé ashore (amphisbène blanc) peut provoquer la naissance d'un nourrisson malformé (Boyer 1995). Selon des informateurs et informatrices, la vue de n'importe quel animal considéré comme non comestible entraînerait une déformation du fœtus (ibid.).

Après la naissance, c'est plutôt le sens du toucher que celui de la vue qui doit être régulé afin de protéger le nourrisson. Pendant une période dont la durée varie, selon les informatrices et informateurs, entre quelques jours et quelques semaines, les parents ne doivent pas toucher d'objets en métal, au risque de provoquer un raidissement du dos du bébé susceptible d'entraîner sa mort. Il convient de ne pas toucher les machettes, couteaux, fusils, aiguilles, haches, couverts, casseroles, moteurs hors-bord de canoë et téléphones portables (de plus en plus répandus à San Bernardo), ce qui empêche largement le jeune père et la jeune mère de mener à bien les tâches domestiques quotidiennes (Gow 1991). Il existe là aussi un moyen de contourner la prohibition, qui consiste à collecter un peu de poussière (obani) déposée sur les objets concernés, à la mélanger à de l'eau, avant de s'en servir pour laver le bébé. Il faut néanmoins noter que d'autres informatrices et informateurs ont déclaré que les interdits pesant sur les objets n'avaient plus cours de nos jours, « à cause de Dieu » (Dio hine).

Outre le toucher, l'odorat est également un vecteur éventuel de menaces pour le nourrisson. L'odeur de la plupart des espèces animales non comestibles est considérée comme forte (bobo), et les nouveaux pères doivent s'abstenir de tuer ces

animaux, au risque que l'odeur *bobo* soit transmise au bébé et provoque maladie et diarrhée².

Substances

Ce n'est pas uniquement en évitant de faire certaines choses que l'on protège l'enfant; il faut en effet effectuer un certain nombre d'interventions sur le corps du nourrisson afin de lui donner forme, de le protéger, de l'embellir et de préserver sa santé. De telles actions nécessitent de recourir à certaines substances, et ne sont jamais réalisées par les parents du bébé.

La première de ces interventions consiste à enduire et à masser le corps du nourrisson avec la teinture rouge tirée du roucou (hidepe), « afin que le bébé grossisse » (nono ima tai hine) ou « pour que la chair du bébé devienne abondante » (nono ime motha rahi hine), dans un contexte où l'abondance de la chair témoigne de la bonne santé et de la beauté du nourrisson. Le front du bébé est également enduit de teinture de roucou, « pour l'aplatir » (shapa tai hine) et, si le bébé est une fille, il en va de même pour sa vulve, « pour l'élargir » (birihai hine). Cette opération est réalisée juste après la naissance par une personne appelée idimade, littéralement « la personne qui ramasse par-dessous ». La signification de ce mot n'est pas aléatoire : les femmes madiha donnent en effet naissance, assistée par des femmes de leur parenté proche, dans la partie de la maison consacrée au sommeil, en s'agenouillant les jambes écartées et en laissant le bébé « tomber » (shonahari) sur le sol en bois. Personne ne peut toucher le bébé « tombé », à l'exception de la personne désignée comme idimade, habituellement une proche consanguine du même sexe que le nourrisson. L'idimade doit remplir plusieurs fonctions : ramasser (idimahari) le nourrisson, le laver (shawa inahari³), couper le cordon ombilical (epe) et, comme nous l'avons vu, masser et enduire le corps du nour-

² Les espèces en question sont le jaguar (zomahi), le dauphin d'eau douce (hashica), l'anaconda (mapiri), le paresseux (maira) et tous les serpents (makha). Tous ces animaux sont associés à une plante spécifique dont les feuilles aux vertus curatives peuvent au besoin être préparées en infusion pour soigner le nourrisson.

 $^{^3}$ La personne dite idimade peut également être appelée shawade, littéralement «la personne qui lave».

risson avec la teinture de roucou⁴. Une fois ces actes effectués, l'*idimade* donne le nourrisson à la mère et la réclusion postnatale débute.

C'est au moment de terminer la période de réclusion que, si le bébé est une fille, la substance appelée awabono est insérée dans son corps. Cette opération est effectuée par un chaman, qui affirme posséder dans sa chair la substance awabono, d'origine végétale, mais similaire à de la pierre⁵. Lorsque les parents d'un nourrisson de sexe féminin le lui demandent, ce chaman extrait l'awabono de sa chair en frottant ses mains sur sa propre poitrine, avant de l'insérer dans la chair des nouveau-nées. L'insertion de l'awabono se fait par le toucher : le chaman frotte doucement ses mains sur le corps du bébé, assurant par ce geste la transmission de l'awabono d'une chair à l'autre. L'endroit idéal pour insérer l'awabono est la tête de la petite fille, et c'est donc peu après la naissance que le moment est le plus propice, lorsque sa tête est encore molle.

La principale caractéristique de l'awabono est d'être contraceptif: sa présence dans la chair de la femme entraîne l'infertilité (Lorrain 1994; Pollock 1985). L'awabono est communément utilisé à San Bernardo, où la plupart des parents déclarent l'avoir fait introduire dans leur nouveau-née. De fait, la plupart des filles et des femmes affirment l'avoir porté à un moment ou à un autre de leur vie. Avoir l'awabono, m'a-t-on

expliqué, assure que la nouveau-née, une fois qu'elle a grandi, peut avoir des relations sexuelles sans tomber enceinte⁷. La substance est extraite de la même manière qu'elle est insérée, par un frottement de mains ou, sinon, par succion. Au cours de sa vie féconde, une femme peut se faire insérer ou retirer l'awabono aussi souvent qu'elle le souhaite, selon si elle désire ou non tomber enceinte. À l'âge adulte, l'awabono n'est plus placé au niveau de la tête, mais dans l'abdomen ou les bras.

Cependant, l'awabono ne sert pas uniquement de moyen de contraception. Sa présence dans la chair de la nouveau-née est supposée la « rendre grosse » (ima tani hine) ou permettre que sa « chair devienne abondante » (poni imani motha rahi hine), comme la teinture de roucou. Par extension, l'awabono assure que la petite fille devient « belle » (bikani) et désirable⁸. Chez les Madiha, comme dans d'autres parties de l'Amazonie, les filles bien en chair sont considérées comme les plus attirantes (Belaunde 1997). En d'autres termes, les effets de l'awabono s'étendent au-delà de la contraception, et sont également liés à l'esthétique et à la corpulence. Il n'est donc pas étonnant que parmi les Madiha de la rivière Juruá, au Brésil, l'awabono soit également réclamé par les garçons et les hommes, qui souhaitent se le faire insérer afin de devenir plus gras et plus beaux (Lorrain 1994).

⁴ Auparavant, l'idimade transmettait également son nom au nourrisson (Lorrain 1994; Pollock 1985). Cette coutume est en train de disparaître chez les Madiha de San Bernardo. Cependant, même si l'idimade ne transmet plus son nom, on considère qu'il ou elle transmet à «celui ou celle qui est ramassé ou ramassée» (idinihi) son attrait pour le travail. Les personnes qui travaillent dur (ibora) sont donc préférentiellement choisies comme idimade : elles empêcheront le nourrisson de devenir une personne «paresseuse» (ibo).

⁵ Awabono est l'une des substances similaires à de la pierre que possèdent les chamans madiha. Chacune de ces substances a des caractéristiques et des effets singuliers.

⁶ Les peuples Kanamari et Katukina, au Brésil, qui sont proches des Madiha en ce qui concerne l'organisation sociale et les systèmes chamaniques, disposent également d'une substance chamanique contraceptive similaire à de la pierre et quasiment identique à l'awabono, appelée mahu (Costa 2017; Deturche 2009).

⁷ Selon Pollock, qui a travaillé avec les Madiha brésiliens de Maronawa (sur la rivière Purus), les effets contraceptifs de l'awabono découlent de sa capacité à bloquer "the passage of semen into the womb, and simultaneously the passage of menstrual bloo out of the womb" (1985) (« le passage du sperme dans l'utérus et, simultanément, le passage du flux menstruel hors de l'utérus » [ma traduction]). Mes propres données témoignent d'une compréhension différente du fonctionnement de l'awabono. Mes informateurs et informatrices ont toujours affirmé que l'awabono empêche la grossesse, sans autre précision. Elles et ils ont cependant unanimement déclaré que la substance n'a aucune influence sur le cycle menstruel.

⁸ Costa fait état d'une conception similaire chez les Kanamari, pour qui la substance chamanique aux propriétés contraceptives, le mahu, "[...] is said to make women grow fat, and some women say they want to have mahu inserted into their bodies so that they may look beautiful" (2007) (« [...] est considérée comme faisant grossir les femmes, dont certaines affirment vouloir se faire insérer le mahu dans leur corps afin de paraître belles » [ma traduction]).



Figure 2 : Vue de San Bernardo, Département d'Ucayali, Pérou.

Pratiques périnatales centrées sur les parents

Aussi brève soit-elle, la description ci-dessus met en évidence le fait que la protection et la construction du nourrisson ont lieu en interdisant certains comportements et régimes alimentaires chez les parents, mais aussi en utilisant une substance qui a, entre autres capacités, des propriétés contraceptives. La substance appelée *awabono* est utilisée dans les quelques jours qui suivent la naissance et permet non seulement d'empêcher les grossesses, mais aussi de renforcer la beauté et la santé, contribuant ainsi de manière significative à la fabrication du corps de la petite fille.

Tournons-nous à présent vers une autre facette de la période périnatale chez les Madiha, plus précisément vers les pratiques mises en œuvre pour protéger les parents. Le père et la mère d'un nourrisson sont en effet particulièrement vulnérables lors de la période qui suit immédiatement sa naissance. Leur plus grande source d'effroi est le nourrisson lui-même. Parmi les Madiha, il est explicitement reconnu qu'« un bébé est dangereux pour ses parents » (nono ophina tai imeideniza). Le danger que représente le nourrisson est dû, d'une part, au fait qu'il soit né et, d'autre part, à son sang. Le bébé rend son père et sa mère particulièrement vulnérables vis-à-vis de leur environnement, peut les faire tomber malades ou provoquer leur vieillissement prématuré. Pour se prémunir de tels dangers, les parents d'un nourrisson respectent certaines restrictions et ont recours à une substance qui, entre autres effets, est contraceptive.

Rester en bonne santé

La première solution pour se prémunir face à un nourrisson est la réclusion postnatale.

Comme déjà mentionné, la réclusion débute dès que l'idimade termine de s'occuper du nourrisson de la manière précédemment décrite. On dit des parents reclus qu'ils sont en train de makhide, un verbe qui peut être traduit par « être prudent » ou « prendre soin de soi »9. Les parents passent la période de réclusion dans la même maison, mais sous deux moustiquaires différentes : la mère avec l'enfant et le père seul. Tout comme le nourrisson, le père et la mère débutent leur réclusion après que leur corps a été enduit et massé avec de la teinture de roucou, en général par leur mère respective. Cette opération poursuit le même but que pour l'enfant : il s'agit de rendre les parents « gros » (ima). La réclusion dure le temps nécessaire à la chute du moignon du cordon ombilical¹⁰ et protège les parents en réduisant leurs mouvements au strict minimum, ce qui les empêche de voir ou de toucher des choses. Les mouvements, le toucher et la vue sont des vecteurs du danger que constitue l'enfant. Une jeune mère qui marche en plein jour attrapera des furoncles (oshosho) et sera susceptible de s'entailler les pieds. Si elle s'aventure dans la forêt et qu'elle voit un nœud de bois, son corps risque de se boursouffler. Si elle aperçoit un trou dans le sol, elle tombera malade et mourra (Boyer 1995). Pour sa part, un père qui n'observerait pas la réclusion postnatale va acquérir les particularités de ce qu'il voit lors de ses déplacements : s'il regarde un arbre déformé d'une grosseur (boshi), une tumeur va se former sur son cou; s'il apercoit un fruit de calebassier (paho), il perdra tous ses cheveux et sa tête deviendra aussi lisse que la surface de la calebasse en question. Le simple fait de marcher dans la forêt peut le faire tomber malade. De plus, les dangers posés par le nourrisson peuvent s'étendre, à travers les parents, aux membres de la famille proche. La mort d'une personne est susceptible, par exemple, d'être attribuée à l'absence du respect de la période de réclusion par un ou une membre de sa proche famille. Idéalement, les parents ne sortent de leur moustiquaire que tôt le matin, pour satisfaire leurs besoins physiologiques.

Éviter un vieillissement prématuré

L'ingestion d'aliments et de boissons au cours de la réclusion postnatale est réduite au minimum, afin de prévenir le risque de vieillissement prématuré que courent, selon plusieurs sociétés amazoniennes, les parents suite à la naissance d'un enfant (Colpron 2004; Costa 2017). En effet, chez les Madiha, il est notoire que l'ingestion de tout aliment, à l'exception de la banane rôtie, et de toute boisson, sauf de la soupe de banane ou de l'eau chaude, gâte les dents des parents et peut les faire tomber prématurément¹¹. On donne également à la mère et au père, pour contribuer à la protection de leurs dents, une dent de jaguar à mordre; leurs dents deviendraient ainsi aussi résistantes que celles du jaguar. A San Bernardo, plusieurs maisonnées conservent à cette fin une dent de jaguar¹². Il n'est pas recommandé aux parents reclus de se baigner dans la rivière, une activité par ailleurs quotidienne hors de cette période : l'eau froide peut entraîner une chute prématurée des cheveux. Les parents se lavent donc à l'eau chaude, à l'intérieur de la maison. Enfin, au moment de mettre un terme à leur réclusion, les parents doivent manger la chair d'un singe-araignée noir (homo). ce qui empêche leurs cheveux de grisonner, l'âge venant. On dit des personnes qui arborent une chevelure blanche qu'elles n'ont pas mangé de singe-araignée après la naissance de leurs enfants.

Gérer le sang de l'enfant

On peut cependant avancer que la majeure source d'inquiétude des parents après l'accouchement, et au cours des jours qui suivent immédiatement la réclusion, concerne le sang. Les Madiha considèrent qu'à la naissance, le ventre de la mère se remplit de sang. Cependant, comme c'est le cas pour les Kanamari (Costa 2017), ce sang serait celui de l'enfant et non de la mère. Ce « sang de l'enfant » (edeheni emene) ou « sang du bébé » (nono emene) est dangereux pour deux

⁹ Le même terme est utilisé pour les filles en réclusion ménarchique ou pour les hommes reclus suite à un homicide (cf. Conklin 2001).

¹⁰ La chute du moignon du cordon ombilical met fin aux phases les plus restrictives de la couvade dans toute l'Amazonie (cf. par exemple Costa 2017; Menget 1979; Viveiros de Castro 1992).

¹¹ L'eau chaude doit idéalement être bue à l'aide d'une paille fabriquée à partir d'une canne sauvage (non-identifiée) appelée haphophiri.

 $^{^{12}\}mbox{\normalfont\AA}$ défaut d'une dent de jaguar, on donne à mordre aux parents une cuillère en métal.

raisons: pour son odeur forte (bobo) et pour sa capacité à faire apparaître certains vers, appelés makhatona, dans le ventre des personnes. Comme nous l'avons déjà vu, les Madiha considèrent les odeurs fortes comme pathogènes. Pour cette raison, le sang de l'enfant dont le ventre de la mère est rempli, considéré comme extrêmement fort, peut entraîner la maladie de ses proches. De fait, toute personne, quel que soit son degré de parenté, qui mange de la viande en compagnie d'une femme dont le ventre est plein de sang de l'enfant aura à son tour le ventre infecté par les makhatona. Ces vers entraînent des douleurs d'estomac, des diarrhées et provoquent d'importantes expectorations. C'est pour cette raison qu'après être sortie de réclusion, la mère remplie de sang du bébé doit manger à part et qu'elle ne doit pas consommer de viande, car les makhatona pourraient là aussi pénétrer dans son ventre et dans celui de son nourrisson. Une femme porteuse de sang du bébé représente donc un danger pour elle-même, pour son bébé et pour l'ensemble de ses commensaux et commensales. Le sang extrêmement pathogène qui contamine la mère est l'une des principales raisons de considérer l'enfant comme dangereux.

Il existe néanmoins une solution, qui consiste à se débarrasser de ce sang. C'est pourquoi, au moment où elle sort de réclusion, on sert à la mère une boisson sombre et amère appelée iha (ou beko). L'iha est une infusion issue de lianes (non identifiées) écrasées et bouillies. Ce sont la plupart du temps des femmes qui s'occupent de cette préparation, souvent à la demande du père de celle qui vient de donner naissance. Les personnes qui boivent beaucoup d'iha m'ont affirmé le faire « à cause de [leur] père » (okha abi hine) et m'ont assuré que la boisson cause d'importantes nausées et douleurs d'estomac, provoquant souvent le vomissement. Des histoires circulent au sujet de femmes madiha résidant plus en aval qui seraient décédées après avoir consommé cette boisson. Selon mes informatrices et informateurs, on boit l'iha « parce que l'enfant est dangereux » (ehedeni ophina tai), pour « assécher le sang de l'enfant » (ehedeni emene tada hai hine) ou pour que « le sang de l'enfant ne soit pas là » (ehedeni emene nowerai hine). On considère que la boisson iha, en somme, neutralise le danger posé par l'enfant, puisqu'elle a le pouvoir de faire

disparaître le sang du bébé¹³. Il semblerait que les vomissements causés par l'*iha* sont un signe de cette disparition. Une fois le ventre de la femme nettoyé de ce sang exogène, elle n'est plus considérée comme un danger et elle peut de nouveau manger de la viande en compagnie des autres.

En ce sens, la naissance est liée au meurtre et le nourrisson assimilé à un ennemi. Le ventre d'un meurtrier madiha est, en effet, considéré comme rempli du sang de sa victime, ce qui le rend particulièrement sensible aux maladies et en fait un danger pour autrui. Le meurtrier demeure reclus dans son hamac, qui est souvent suspendu plus haut qu'à l'ordinaire et installé dans un coin isolé de la maison. Il ne mange rien d'autre que de la banane rôtie, sous peine de tomber malade. Les personnes qui le toucheraient par inadvertance, ou qui toucheraient des choses qu'il a lui-même touchées, se trouveraient alors infectées par le sang de sa victime et tomberaient malades. C'est pourquoi on l'évite et on lui tend sa nourriture de loin, à l'aide d'une corde. Pour se débarrasser du sang exogène, le meurtrier doit boire de l'eau extrêmement salée¹⁴, ce qui a pour effet de lui faire vomir le sang de la victime. La réclusion se termine lorsqu'on considère que le sang a été complètement évacué. Mes informatrices et informateurs ont explicitement formulé le parallèle entre le meurtre et la naissance par des phrases comme « lorsqu'une personne est tuée, c'est la même chose que lorsque né un bébé » (madiha zokheza pina nono toshonaza shanani). L'analogie établie entre le meurtre d'une personne ennemie et la naissance d'un enfant révèle à quel point le nourrisson est vu de manière ambiguë et considéré comme dangereux (Costa 2017).

Néanmoins, l'iha ne sert pas uniquement à neutraliser les dangers que constituent un bébé et son sang. En réalité, à la différence d'une personne ennemie, le bébé n'est pas seulement une créature dangereuse, mais aussi fragile, qui

¹³ Plusieurs sociétés d'Amazonie ont recours à des préparations spéciales pour interrompre le saignement post-partum (cf. par exemple Berlin 1995; Viveiros de Castro 1992).

¹⁴ On peut remarquer que chez les Madiha du Juruá, les personnes coupables de meurtre boivent l'infusion d'iha "until they have regurgitated all their victim's blood" (Lorrain 1994) (« jusqu'à avoir régurgité tout le sang de leur victime » [ma traduction]).

doit être protégée et autorisée à grandir pour devenir une vraie personne. L'iha joue un rôle essentiel dans ce processus. Les Madiha affirment ainsi qu'il faut boire l'iha « afin que l'enfant grandisse » (ehdeni napi hine). En plus de drainer le sang de l'enfant hors du ventre de la mère, l'iha a la capacité de supprimer entièrement le flux menstruel de la mère. Pour être tout à fait exact, je me dois de préciser que la distinction établie entre le sang de l'enfant et le sang menstruel vient de moi plutôt que des Madiha : il semble en effet qu'à partir de son premier accouchement, le flux menstruel de la femme puisse être appelé indifféremment « sang du bébé » (nono emene) ou « sang menstruel » (ama). Quoi qu'il en soit, l'aménorrhée que cause l'iha est souhaitée, car elle empêche la survenue trop rapide d'une nouvelle grossesse. De fait, les Madiha reconnaissent l'existence d'un lien entre le flux menstruel et la fertilité et considèrent que pour prendre correctement soin du nourrisson, en faire un enfant beau et en bonne santé, une femme ne devrait pas retomber enceinte avant deux ou trois ans.

En supprimant le cycle menstruel, l'iha permet à cet intervalle de deux ou trois ans de se dérouler sans que survienne une grossesse indésirée. Les effets de l'iha sont réversibles et sont réputés avoir précisément cette durée. Une fois écoulée cette période, au cours duquel le nourrisson deviendra un enfant, le cycle menstruel reparaît. « Lorsque l'enfant grandit, le flux menstruel revient » (ehedeni napiza ama anipomani), m'ont souvent dit mes informateurs et informatrices lorsque je les questionnais sur l'iha. De fait, tout comme les Airo-Pai de l'Amazonie péruvienne (Belaunde 1997), les Madiha considèrent que l'aménorrhée post-partum est liée à la lactation et à l'allaitement (que les femmes madiha pratiquent souvent pour une durée allant jusqu'à trois ans), non pas comme un processus naturel, mais à cause de la consommation de la boisson iha. Affirmer, comme le font mes informatrices et informateurs, que l'iha permet à « l'enfant de grandir » est une autre manière de dire que l'iha empêche, par ses effets aménorrhéiques, la mère de retomber enceinte avant l'écoulement d'une durée appropriée. L'iha a donc clairement une portée contraceptive.

Conclusion

La contraception est une question singulière de l'anthropologie amazonienne. Les références qu'on trouve à ce sujet dans les travaux ethnographiques sont, en effet, aussi abondantes que limitées et non exhaustives (cf. par exemple Lea 1999; Murphy et Murphy 1974; Reichel-Dolmatoff 1976). Le lecteur ou la lectrice prend ainsi conscience de l'importance de la contraception pour les sociétés de cette région, sans que le sujet soit pour autant, de manière étonnante. approfondi. Un tel manque d'intérêt pour la question contraceptive s'explique peut-être par le fait qu'elle est toujours envisagée, de manière discutable, comme étant une méthode de contrôle de la fécondité, et ce, dans le monde entier (Héritier 2002). Selon cette approche, ce seraient les manières de pratiquer la contraception qui connaîtraient des variations transculturelles, et non la manière de concevoir les pratiques en question. Il ne fait aucun doute que cette idée est implicitement véhiculée par la plupart des rares études qui se sont intéressées à la contraception en Amazonie (Costa 2017; Elisabetsky et Posey 1989; Hern 1994; Maxwell 1970). En effet, ces études nous en disent plus long sur les types de contraception utilisés (la plupart du temps des préparations à base de plante), sur leur posologie et sur les raisons mises en avant pour recourir à la contraception, qu'elles ne posent la question de savoir comment est de prime abord envisagée la contraception.

Belaunde opte pour une approche différente dans son article sur la contraception parmi les Airo-Pai (1997). Après une analyse des contextes sociaux dans lesquels sont utilisées les méthodes de contraception, elle conclut que, pour les Airo-Pai, « contraception is not solely a technique of population control » (« la contraception n'est pas uniquement une technique de contrôle démographique » [ma traduction]), mais aussi une manière de fabriquer et d'entretenir une personne bonne et morale (*ibid*). Il est donc impossible, selon Belaunde, d'envisager la contraception sans l'intégrer à d'autres aspects de la vie sociale, tels que le mariage, la grossesse, des idées relatives à une conduite morale, le chamanisme ou la couvade (ibid.)15. Au-delà d'une telle conclusion, les implications de cette étude sont considérables, en ce qu'elles mettent en évidence

¹⁵ Dans un article portant sur le contrôle de la fertilité chez les Aguaruna, Berlin semble faire montre d'intuitions similaires, sans néanmoins les formuler explicitement (1995).

qu'il est inapproprié d'examiner les pratiques contraceptives d'une autre société sans envisager l'idée que la contraception puisse être conçue de façon complètement inattendue et différente.

Le cas des Madiha ressemble singulièrement à celui des Airo-Pai. La contraception chez les Madiha se fait selon l'utilisation combinée de deux substances appelées awabono et iha. La présence de l'awabono dans la chair d'une femme est considérée comme entraînant une infertilité temporaire, tandis que la prise de l'iha supprimerait de manière temporaire le cycle menstruel. Néanmoins, ces deux substances n'ont ni l'une ni l'autre un effet purement contraceptif. Dans le présent article, j'ai souhaité souligner leur rôle dans le processus de fabrication et de maintien des personnes qui a lieu durant la période périnatale. Il s'agit d'une période délicate, à la fois pour l'enfant et pour ses parents, qui s'affectent alors mutuellement. Les nourrissons sont simultanément des créatures fragiles dont les corps doivent être fabriqués, et des créatures dangereuses, qui menacent le bien-être des parents. Chacun à leur manière, l'awabono et l'iha participent au processus de fabrication et de croissance du bébé, et de neutralisation des dangers qu'il représente pour les parents. L'awabono rend un bébé fille gros et beau et l'iha libère les mères du dangereux sang du bébé. De toute évidence, comme pour les Airo-Pai, la contraception chez les Madiha ne sert pas uniquement à éviter la grossesse, mais plus largement à produire les corps des personnes et à les conserver en bonne santé.

Il est important de clarifier la manière dont la contraception est envisagée localement, non seulement parce que cela permet de relativiser les attendus sur ce que peut être la contraception dans d'autres régions du globe, mais aussi, de manière cruciale, pour comprendre la façon dont la société madiha interprète et comprend les changements qu'elle connaît actuellement. Depuis quelques années, en effet, dans le cadre de la planification familiale menée par l'état péruvien, les femmes madiha ont accès à la contraception biomédicale. Le recours à cette contraception (medroxyprogestérone acetate), qui prend la forme d'une injection effectuée tous les trois mois par des infirmiers de nationalité péruvienne, mais non autochtones, se répand de plus en plus parmi les femmes madiha, qui ne semblent pas réticentes. Il me semble cependant stérile de tenter de comprendre et d'expliquer le succès de la contraception biomédicale sans avoir au préalable défriché les catégories analytiques et les modèles de connaissance auxquels se rattache la contraception. Le présent article constitue donc la première et nécessaire étape d'une étude plus étendue portant sur les raisons pour les quelles un moyen de contraception biomédicale exogène est bien accepté, dans un contexte où un modèle contraceptif endogène est considéré comme efficace. La réponse à cette question ne pourra faire l'impasse du fait, ethnographiquement établi dans cet article, que selon la perspective des Madiha, la contraception n'est jamais uniquement une question de contrôle des naissances.

Remerciements

Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans le soutien de la Fondation Fyssen, à laquelle j'exprime ma gratitude. Je remercie Valentina Vapnarsky et Philippe Erikson de m'avoir accueilli au centre de recherche EREA de l'université de Nanterre. Je souhaite également faire part de ma reconnaissance à Luisa Elvira Belaunde, Carla Bertin, Anne-Marie Colpron et Philippe Erikson pour leurs conseils sur les différentes versions du présent article et pour l'intérêt dont ils ont fait montre vis-à-vis de mon travail. Je remercie Piera Simon-Chaix d'avoir traduit cet article de l'anglais au français. Enfin, je remercie les Madiha du Pérou, qui m'ont accueilli dans leurs villages, m'ont raconté leurs histoires et ont patiemment répondu à mes questions.

Bibliographie

- Belaunde, Luisa Elvira. 1997. "Looking after your woman": Contraception amongst the Airopai (Secoya) of western Amazonia. *Anthropology & Medicine* 4 (1), p. 131-144.
- Berlin, Elois Ann. 1995. Aspectos sobre el control de la fertilidad entre los Aguaruna Jibaro, Amazonas, Peru. *Debates En Sociología* 5, p. 141-153.
- Boyer, Cindy. 1995. Taboos Regarding Menstruation, Pregnancy and Birth among the Culina (Madija) People. Unpublished manuscript.
- Colpron, Anne-Marie. 2004. Dichotomies sexuelles dans l'étude du chamanisme : le contre-exemple des femmes « chamanes » shipibo-conibo (Amazonie péruvienne). Doctoral thesis. Montréal, Université de Montréal.

- Colpron, Anne-Marie. 2006. Chamanisme féminin « contre nature »? Menstruation, gestation et femmes chamanes parmi les Shipibo-Conibo de l'Amazonie occidentale. *Journal de la société des américanistes* 92 (1-2), p. 203-235.
- Conklin, Beth. 2001. Women's Blood, Warrior's Blood, and the Conquest of Vitality in Amazonia. In Gregor Thomas and Donald Tuzin (eds.). Gender in Amazonia and Melanesia. An Exploration of the Comparative Method. Berkeley, University of California Press.
- Conklin, Beth and Lynn Morgan. 1996. Babies, Bodies, and the Production of Personhood in North America and a Native Amazonian Society. *Ethos* 24 (4), p. 657-694.
- Costa, Luiz. 2007. As Faces do Jaguar. Parentesco, História e Mitologie Entre os Kanamari da Amazônia Ocidental. Doctoral thesis. Rio de Janeiro, UNFRJ/MN.
- Costa, Luiz. 2017. The Owners of Kinship. Asymmetrical relations in Indigenous Amazonia. Chicago, Hau Books.
- Deturche, Jéremy. 2009. Les Katukina du Rio biá (Etat d'Amazonas Brésil). Histoire, organisation sociale et cosmologie. Doctoral thesis. Nanterre, Université de Paris Ouest Nanterre la Défense.
- Elisabetsky, Elaine, et Darrell Posey. 1989. Use of contraceptive and related plants by the Kayapo Indians (Brazil). *Journal of Ethnopharmacology* 26, p. 299-316.
- Erikson, Philippe. 1996. La griffe des Aïeux. Marquage du corps et démarquages ethniques chez les Matis d'Amazonie. Paris, Éditions Peeters.
- Gow, Peter. 1991. Of Mixed Blood. Kinship and History in Peruvian Amazonia. Oxford, Clarendon Press.
- Héritier, Françoise. 2002. Masculin/Féminin II. Dissoudre la hiérarchie. Paris, Odile Jacob.
- Hern, Warren. 1994. Conocimiento y Uso de Anticonceptivos Herbales en una Comunidad Shipibo. *Amazonía Peruana* XII (24), p. 143-160.
- Huxley, Francis. 1960. Affables sauvages. Paris, Plon.
- Lea, Vanessa. 1999. Desnaturalizando gênero na sociedade Mebengôkre. *Estudos feministas* 7 (1-2), 176-194.

- Lorrain, Claire. 1994. Making Ancestors. The Symbolism, Economics and Politics of Gender among the Kulina of Southwest Amazonia (Brazil). Doctoral thesis. Cambridge, The University of Cambridge.
- Maxwell, Nicole. 1972. Actitudes de cuatro tribus de la selva peruana respecto a plantas empleadas como anticonceptivos por vía oral. XXXIX Congreso Internacional de Americanistas. Lima, Actas y Memorias 4.
- Menget, Patrick. 1979. Temps de naître, temps d'être : la couvade. In Michel Izard et Pierre Smith (eds.), *La fonction symbolique*. Paris, Gallimard.
- Murphy, Yolanda et Robert Murphy. 1974. Women of the Forest. New York, Columbia University Press.
- Reichel-Dolmatoff, Gerardo. 1976. Cosmology as Ecological Analysis: A View from the Rain Forest. *Journal of the Royal Anthropological Institute*, 11 (3), p. 307-318.
- Pollock, Donald. 1985. Personhood and Illness among the Culina of Western Brazil. Doctoral thesis. Rochester NY, University of Rochester.
- Pollock, Donald. 1996. Personhood and Illness among the Kulina. *Medical Anthropology Quarterly* 10 (3), p. 319-341.
- Rival, Laura. 1998. Androgynous Parents and Guest Children: The Huaorani Couvade. *The Journal of the Royal Anthropological Institute* 4 (4), p. 619-642.
- Rivière, Peter. 1974. The couvade: a problem reborn. *Man* n. s. 9, p. 423-435.
- Seeger, Anthony. 1981. Nature and Society in Central Brazil. The Suya Indians of Mato Grosso. Cambridge MA, Harvard University Press.
- Seeger, Anthony, Roberto Da Matta, and Eduardo Viveiros de Castro. 1979. A construção da pessoa nas sociedades indígenas brasileiras. *Boletim do Museu Nacional* 32, p. 2-19.
- Vilaça, Aparecida. 2002. Making kin out of others in Amazonia. *The Journal of the Royal Anthropological Institute* 8 (2), p. 347-365.
- Viveiros de Castro, Eduardo. 1992. From the Enemy's Point of View. Humanity and Divinity in an Amazonian society. Chicago & London, The University of Chicago Press.

"I wish to demonstrate that Madiha

contraceptives can be fully counted

among the various means used to

fabricate a human body and to protect

it when it is most vulnerable. It is also

through contraception, in other words,

that the Madiha engage in the social

making of the infant human being and

in the neutralization of the dangers that

Introduction

his article is about contraception as conceived of and practiced by the Madiha, an Indigenous Amazonian people of the Purus River in Peru. It ethnographically explores the prescriptive and proscriptive practices observed during the perinatal period, from conception to the first weeks of a child's life. It is argued that contraception is embedded and participates in the perinatal process to such an extent that it can be considered an integral part of it. Perinatal practices in Amazonia mainly revolve around a set of two ideas. First, that the infant's body has to be socially fabricated through specific actions. and that this process of fabrication continues after birth. Second, that by dint of a bond that unites him to them, the infant both affects and is

affected by his or her parents, mostly to the effect of falling ill or causing illness. Among this pair of notions, the former is virtually universal in Amazonia (Erikson 1996; Seeger et al. 1979), and, as I will show, applies squarely to the Madiha case. The latter, on the other hand,

Madiha but much less so to Amazonia as a whole, where, with few exceptions (Colpron 2004; Costa 2017), ethnographers have mainly emphasized the vulnerability of the child to the parent's behavior rather than the reverse¹⁶. It is by the term "couvade" that ethnographers of the region came to refer to the proscriptions observed by parents to protect their newborns (Menget 1979; Rivière 1974). Among the Madiha, however, a neonate is an ambiguous creature. While, on the one hand, it is showered with love and attentions,

it poses to the parents." relates well to the

it is also explicitly considered «dangerous» (ophina)

the neutralization of the dangers that it poses to the parents. Indeed, the two main Madiha contraceptives, called awabono and iha, are used in a privileged way just after childbirth and have aesthetic, growth, strengthening and protective effects, as well as, of course, contraceptive ones.

Hence, as it will be clear, the nature of Madiha contraceptives is its irreducibility to a single effect. This would suggest that for the Madiha, birth control is not the sole purpose of contraceptive practices (cf. Belaunde 1997).

This article is organized as follows. After briefly introducing the Madiha, I begin by examining the practices aimed at the fabrication and protection of the fetus and of the newborn. These are articulated around the behavior and eating habits of the parents, as well as on certain specific substances that must be applied to the newborn's body. Next, I will focus on the set of practices designed to protect the parents from the dangers posed by the newborn. These revolve around parental behavior and blood management. As I will show, contraception plays a crucial role in

for the parents. Indeed, I will show that newborns are associated with enemies, and that a new mother must be subjected to certain protective measures that are equivalent to those used on a man who has committed murder (cf. Costa 2017). Hence, the Madiha couvade, I shall argue, combines practices aimed at protecting the child with practices aimed at protecting the parents from the child. By describing the unfolding of the perinatal period and the overall of the practices implemented throughout it, I wish to demonstrate that Madiha contraceptives can be fully counted among the various means used to fabricate a human body and to protect it when it is most vulnerable. It is also through contraception, in other words, that the Madiha engage in the social making of the infant human being and in

¹⁶ There is, however, enough ethnographic evidence to prove that the newborn, when not seen as explicitly dangerous for the parents, is viewed amsbiguously by many Amazonian groups (Colpron 2006; Huxley 1960; Seeger 1981; Vilaça 2002; Viveiros de Castro 1992).

both these sets of practices. In the conclusion, I briefly discuss my findings in relation to other works on contraception in Amazonia and outline the future paths of research that my work allows to explore.

The Madiha (Kulina)

The Madiha are known in the ethnographic literature under the name of "Kulina" (or "Culina"). Kulina, however, is an ethnonym, and the people in question refer to themselves as *Madiha*, meaning «person». They speak a language of the Arawan language family and amount to about 5000 people who live scattered in dozens of villages (ranging from 10 to 150 individuals) in the interfluvial region between the Juruá and Purus rivers, in southwestern Amazonia, mostly in Brazil. A smaller population of about 500 live along the upper Purus in Peru (Department of Ucayali). It is among the Peruvian Madiha that I

carried out fieldwork, mostly in the village of San Bernardo. Peruvian Madiha have lived in stable contact with the national society since the 1940s. Traditionally inhabitants of the interior of the forest, they are now riverine dwellers. They live out of hunting, fishing and horticulture (mainly manioc, plantains and bananas) as well as being occasionally or seasonally employed (as bricklayers, dockers, pasture keepers or river transporters) in the provincial hub of Puerto Esperanza. The majority of the Madiha I have met are either monolingual or reluctant to speak Spanish. Fieldwork for this research (February-April 2022) was carried out in the Madiha language. San Bernardo, my field site, is rather large by Madiha standards, with almost 140 people distributed in about 30 houses, each inhabited by five to ten people. These are normally an adult couple, their sons and daughters, their in-laws and grandchildren, if any. Marriage is preferably



Figure 1: View of Madiha houses along the Purus River, Department of Ucayali, Peru.

uxorilocal, although this is not a strict rule and exceptions exist.

Fetus' and child's focused perinatal practices

As mentioned, a person's body in Amazonia is not naturally given at birth, but has to be progressively constructed throughout the course of his or her life. The process of fabrication of the person's body is particularly intense during pregnancy and the post-partum period (Conklin and Morgan 1996). This is the time when the fetus and the neonate are most malleable, most fragile and still not fully differentiated from their parents, so that actions performed by the parents have can have repercussions on their child (Menget 1979). Hence, as is common in Amazonia (Rival 1998; Vilaça 2002), Madiha expecting parents or parents to a neonate observe a series of practices aimed at the benefit of the fetus or the baby. These practices, called couvade, revolve around behavior and diet and are mostly proscriptive. Yet, as I will show, they also crucially articulate around contraception.

Eating habits

The eating habits of the parents can affect the fetus in the mother's womb. An expectant couple has to observe a specific diet in order to ensure an easy delivery and the well-being and appropriate physical appearance of the baby as it grows. To this end, certain cuts of meat are proscribed. The legs of game, for instance, should not be eaten. This would cause the fetus in the mother's body to reposition askew, rendering delivery difficult and dangerous for the mother. For the same reason, parents should not eat the tail of spider monkeys. The head of game animals is also to be avoided: eating it will cause the head of the fetus to overgrow or, according to other informants, it will make the eyes of the baby dizzy (hano). Likewise, excessive crying by a newborn is attributed to the fact that the parents ate fish heads during pregnancy. By reverse, consumption of the arms of game animals is encouraged, as it guarantees the fetus to be well lined up in the mother's body and to be born with the head forward. The meat that a pregnant woman consumes during pregnancy must be well roasted. This will ensure the skin of the baby to be dark (zowei), as this is considered a sign of beauty. An expectant mother must be careful not to eat twin bananas (or step on a cottonseed),

because this would cause her to bear twins. How an expectant couple eats is just as important as what it eats. Under normal conditions (i.e., not during pregnancy), Madiha couples eat together from the same plate, but whereas the man eats on the hammock, the woman eats sitting on the floor next to him. During pregnancy however, the man shall not eat on his hammock, but on the floor, or, even then, the fetus will lie askew in the mother's womb.

Eating proscriptions for the benefit of the child extend after delivery. From the moment they emerge from postpartum seclusion, during which they eat almost nothing (see below), parents must maintain a sober diet. In particular, they must avoid eating the males of several game species (although females are also to be discarded according to some informants), several species of fish (especially big fishes) and coconut fruits, all of which would be eaten in normal conditions. Failure to observe these alimentary proscriptions will cause the small beetle-like ephe tokhai creature to settle into the infant's belly causing diarrhea and severe bowel pain that would quickly lead to death (Boyer 1995; Pollock 1996). The degree of adherence to these food prohibitions varies (cf. Menget 1979; Pollock 1996; Rivière 1974) as does the period during which they have to be observed: a couple of months after birth according to some people or until the newborn is able to walk according to others. Should a parent crave to eat some of the proscribed food, however, a solution exits. It consists in picking some curative forest leaves (bebe) associated with the forbidden species, soaking them in water and then washing the infant's back with them. This would allow the parent to eat the forbidden food without any risk for the infant.

General behavior

Sight is also a channel through which an expectant couple could affect the fetus. Pregnant women should avoid looking at certain animals if they happen to cross paths with them in the forest. Viewing a sloth or a snake called *ashore* (white-bellied worm lizard) could cause the birth of a deformed child (Boyer 1995). According to some informants, the sight of any kind of animal classified as inedible will cause deformation of the fetus (*ibid*.).

After childbirth, it is touch, rather than sight, that has to be regulated in order to protect the baby. For a period of time that varies depending on the informants from a few days to a few weeks, parents may not touch any metal objects, or they would cause a stiffening in the baby's back that could lead to death. Machetes, knives, rifles, needles, axes, cutlery, cooking pots, outboard canoe motors and mobile phones (increasingly common in San Bernardo) should not be touched, effectively preventing parents from carrying out their daily chores (Gow 1991). Again, there is a way around this prohibition, which consists in collecting some of the dust (obani) settled on the objects in question and mixing it with water, with which the baby will then be washed. Other informants declared, on the other hand, that nowadays the interdict concerning metal objects has been lifted «because of God» (Dio hine).

In addition to touch, smell is too a vector of possible threats for the newborn child. Most inedible animal species are said to have a particularly pungent (*bobo*) smell, and fathers to newborn children should restrain from killing them. If they were to kill such animals, their *bobo* smell would be transmitted to the infant causing illness and diarrhea¹⁷.

Substances

It is not only by avoiding doing certain things that one acts to protect an infant. Indeed, there are actions that must be performed on the child's body in order to shape their appearance, to protect them, to make them beautiful and healthy. These actions occur through the use of certain substances and are never performed by the child's parents.

The first of these actions consists in smearing and massaging the child's body with the red dye of achiote (hidepe). This is done "so that the baby gets fat" (nono ima tai hine) or "so that the baby's flesh becomes much" (nono ime motha rahi hine), where being fleshy is for a baby a sign of health and beauty. Achiote dye is also smeared on the forehead, "to flatten it" (shapa tai hine) and, if the baby is a girl, on the vulva, "to enlarge it" (birihai hine). This operation occurs straight after

childbirth, and it is performed by a figure called idimade, literally "the one who picks up from below". The meaning of the word is not random. Assisted by close kinwomen, Madiha women give birth in their home sleeping area by kneeling down with spread legs, letting the baby «fall» (shonahari) on the wooden floor. Once the baby has "fallen", they cannot be touched by anyone other than the designated *idimade*, who is usually a close consanguine of the same sex of the newborn. Several tasks befall on the *idimade*: he or she picks up (idimahari) the infant from the floor, washes (shawa inahari)18 them, cuts the umbilical cord (epe) and, as we have seen, massages and smears the baby's body with achiete dye¹⁹. Once these operations are performed, the idimade hands the baby to the mother and postpartum seclusion begins.

It is upon exiting seclusion that, if the baby is a girl, the substance called awabono is inserted into her body. This happens through the hands of shamans. Awabono is a stone-like substance of vegetal origin that shamans claim to possess inside their flesh²⁰. When prompted by parents of a neonate girl, shamans can extract it from their flesh by rubbing their hands onto their chest and insert it into the flesh of little girls. The insertion of awabono happens through touch: the shaman gently rubs his hands over the baby's body, thus causing the transmission of awabono from his flesh to hers. The ideal place for introducing awabono is the head. For this reason, the best moment to insert it is not too long after birth, when the head of newborns is still soft.

The main property of *awabono* is contraceptive: its presence into a woman's flesh is considered to cause temporary infertility (Lorrain

¹⁷ The species in question are the jaguar (zomahi), the river dolphin (hashica), the anaconda (mapiri), the sloth (maira) and all snakes (makha). All of these animals are associated with a specific plant whose curative leaves can be brewed in an infusion to cure the baby if needs be.

¹⁸ The *idimade* is also referred to as *shawade*, literally "the one who washes".

¹⁹ In the past, the *idimade* also passed on their names to the baby (Lorrain 1994; Pollock 1985). This custom is now fading among San Bernardo Madiha. Yet, although they no longer transmit their names, the *idimade* are considered to pass onto their "picked up one" (*idinihi*) their inclinations towards work. For this reason, hardworking (*ibora*) persons are the preferred *idimade*: this will prevent the infant from becoming "lazy" (*ibo*).

²⁰ Awabono is one of several stone-like substances that Madiha shamans possess. Each of these has particular characteristics and effects.

1994; Pollock 1985)²¹. Awabono is commonly used in San Bernardo, where most parents I have asked to declared having had it inserted into their baby girls. Indeed, most girls and adult women say they have had it for some period of their lives. Having awabono, I was explained, ensures that the baby, once she grows, can have sexual relations without getting pregnant²². Its extraction is produced, like its insertion, by hand rubbing or, alternatively, by suction. Throughout the course of her fertile life, a woman can have awabono inserted and extracted as many times are she wants depending on whether or not she desires to get pregnant. When it is inserted in adulthood, awabono is placed not in the head but in the abdomen or in the arms.

However, awabono is not only used for contraceptive purposes. Its presence in the baby girl's flesh is supposed to "make her fat" (ima tani hine) or to "make her flesh become much" (poni imani motha rahi hine), just like achiote dye. By extension, awabono ensures that a little girl grows "beautiful" (bikani) and desirable²³. Fleshy girls are considered the most attractive ones among the Madiha, just as they are in other parts of Amazonia (Belaunde 1997). In other words, the effects of awabono exceed contraception and are also aesthetic and fitness related. It therefore comes as no great surprise to find that among the Madiha of the Juruá River in Brazil, awabono is also demanded by boys and men, who want to

have it inserted in order to fatten up and become more handsome (Lorrain 1994).

Parents' focused perinatal practices

However brief, the above description reveals that the protection and construction of the neonate takes place not only through prohibitions concerning parental behavior and diet but also through the use of a substance which, among other properties, also has a contraceptive one. The substance called *awabono* is used a few days after childbirth and besides preventing pregnancy, enhances beauty and health, hence contributing significantly to the fabrication of the little girl's body.

Let us now turn to another aspect of the Madiha perinatal period, namely to those practices implemented to protect the parents. Indeed, these are particularly vulnerable after childbirth. Their greatest source of fright is their newborn child itself. Among the Madiha, it is explicitly assumed that "a baby is dangerous to the parents" (nono ophina tai imeideniza). The danger the infant poses stems from the simple fact that they were born, and from their blood. Newborn children make their parents particularly vulnerable to their surroundings, can make them sick or provoke their premature ageing. To guard against these dangers, parents to a newborn observe certain restrictions and resort to the use of a substance that has, among other things, a contraceptive effect.

Keeping healthy

The first remedy to protect oneself from a newborn is postpartum seclusion. As mentioned, seclusion begins as soon as the *idimade* finishes treating the infant in the ways detailed above. Secluding parents are said to *makhide*, a verb translatable as "to be careful" or as "to take care of oneself"²⁴. Parents pass the seclusion period in the same house but into two separate mosquito nets: the mother with the child and the father on his own. Just like the baby, they enter seclusion after having had their bodies smeared and massaged with achiote dye, usually by their respective mothers. This operation is driven by the same motivation for which it is performed on the child: to make the parents "fat" (*ima*). Seclusion

²¹ The Kanamari and Katukina people of Brazil, who are close to the Madiha in terms of social organization and shamanic systems, have a virtually identical shamanic contraceptive stone-like substance called *mahu* (Costa 2017; Deturche 2009).

²² According to Pollock, who worked with the Brazilian Madiha of Maronawa (on the Purus River), the contraceptive effects of *awabono* are due to its capacity to block "the passage of semen into the womb, and simultaneously the passage of menstrual blood out of the womb" (1985). My data testify of variations in the understanding of the functioning of *awabono*. My informants have always merely said that *awabono* prevents pregnancy without further specification. However, they have been unanimous in stating that *awabono* does not influence the menstrual cycle.

²³ Costa reports something similar for the Kanamari, among whom the contraceptive shamanic substance, *mahu*, "[...] is said to make women grow fat, and some women say they want to have *mahu* inserted into their bodies so that they may look beautiful" (2007).

²⁴ The same term refers to girls in menarche seclusion or to men in post-homicidal seclusion (cf. Conklin 2001).



Figure 2: View of San Bernado, Department of Ucayali, Peru.

lasts the few days it takes for the umbilical stump of the newborn to fall down²⁵. It protects the parents in that it limits their movements to a minimum, hence preventing them from touching or seeing things. Movements, touch and sight are vectors of the dangers posed by the child. A young mother walking in broad daylight will get boils (oshosho) and is likely to cut her feet. Had she to walk in the forest and see a knothole in a tree she would get a swelling on her body. Should she see a hole in the ground, she would get sick and die (Boyer 1995). For his part, a man not observing postnatal seclusion will acquire the feature of the things he sees as he walks around. If he were to see a tree with a lump (boshi), a lump would form

on his neck. Were he to see a calabash tree fruit (paho), his head would lose all hair and become as smooth as the surface of the fruit in question. Simply walking in the forest could make him ill. Moreover, the danger posed by the newborn can affect close kinspeople through the parents. The death of a man can, for instance, be attributed to the non-compliance with postnatal seclusion by one of his close kinsmen. Ideally, parents can exit the mosquito nets only to take care of their physiological needs early in the morning.

Avoiding premature ageing

Food and drink intake during postnatal seclusion is reduced to a minimum. This is done to prevent the parent's premature ageing, a danger that several Amazonian people believe they run after the birth of a child (Colpron 2004; Costa 2017). Indeed, to eat any type of food other than roasted banana and drink any type of drink other

²⁵ Throughout Amazonia, the fall of the umbilical stump sanctions the end of the strictest phases of the couvade (e.g. Costa 2017; Menget 1979; Viveiros de Castro 1992).

than banana soup or hot water, is said to cause the parent's teeth to spoil and crack before age²⁶. To further protect their teeth, parents are given jaguar's tooth to bite. This should ensure their teeth to become as strong as a jaguar's. In San Bernardo, a jaguar's tooth is kept in several households for this very purpose²⁷. Bathing in the river, which happens daily under normal conditions, is not recommended for parents in seclusion: cold water would cause premature hair loss. For this reason, secluding parents wash with warmed water inside the house. Finally, upon exiting seclusion, parents should eat the meat of the black spider monkey (homo), as this would ensure their hair not to grey as they get older. People with white hair are said to not have eaten spider monkey after their children's birth.

Managing the child's blood

Arguably, however, the major source of concern for the parents upon childbirth, and during the days immediately following seclusion. is blood. The Madiha say that birth causes the mother's belly to be filled with blood. Just like in the Kanamari case (Costa 2017), however, this blood is said to be the child's, not the mother's. This «child's blood» (ehedeni emene) or "baby's blood" (nono emene) is dangerous for two main reasons: its pungent (bobo) smell, and its power to make certain worms called *makhatona* appear in people's bellies. As we have seen, the Madiha consider pungent smells pathogenic. For this reason, the blood of the child a mother carries inside her, which is considered highly pungent, can make people close to her fall ill. Indeed, any person, irrespectively of the degree of kinship, who eats meat in the company of a woman whose belly is full of the child's blood, will as a result have the belly infested with makhatona. These worms cause stomach ache, diarrhea and make people spit a lot. For this reason, upon exiting seclusion, a mother with the baby's blood must eat in isolation from others. Meat is banned from her diet, as it may cause makhatona to enter into her belly too, as well as into that of her baby. A woman with the child's blood, in other words, is a danger to herself, her baby and all her commen-

Yet, a solution exists, and it consists in getting rid of such blood. To this end, upon exiting seclusion, a mother is served a dark and bitter drink called *iha* (or *beko*). *Iha* is a brew made out of a crushed and boiled (unidentified) forest vine, also called *iha*. It is usually brewed by women, often at the urging of the father of those who have just given birth. Those who drank it often told me they did it "because of my father" (okha abi hine), and assured me that iha causes severe nausea and stomach pains, often resulting in vomiting. Stories circulate of some downriver Madiha women who have died as a result of ingesting it. In the words of my informants, iha is drunk because «the child is dangerous» (ehedeni ophina tai), to make the "child's blood dry out" (ehedeni emene tada tai hine) or to make the "child's blood not be there" (ehedeni emene nowerai hine). The iha drink, in other words, is thought to neutralize the dangers posed by the child because it has the power to make the baby's blood disappear²⁸. Vomiting caused by *iha*, it should be assumed, is a sign that the baby's blood is being extinguished. Once the woman's belly is cleaned from the exogenous blood, she is no longer considered a danger and she can again eat meat in the company of others.

In this sense, birth is linked to murder and the infant to an enemy. Indeed, a Madiha murderer's belly is said to be filled with the blood of his victim. This makes him particularly vulnerable to illnesses as well as a danger to others. A murdered remains secluded on his hammock, which is occasionally suspended higher than usual from the ground and placed in an isolated corner of the house. He eats nothing but roasted bananas, under pain of falling ill. Those who were to inadvertently touch him, or touch what he touched, would be infected by the blood of the victim and fall ill. This is why people keep away from him, and food is given to him from afar with a rope. To get rid of the exogenous blood, the murderer has to drink water mixed with a lot of

sals. The highly pathogenic blood with which it contaminates the mother is one of the main reasons why a child is said to be dangerous.

²⁶ Warm water should ideally be drunk with a kind of straw made from a wild (unidentified) cane called *haphophiri*.

 $^{^{\}rm 27}$ In the absence of a jaguar tooth, parents are given to bite a metal spoon.

²⁸ Several Amazonian people make use of special concoctions intended to interrupt post-partum bleeding (e.g. Berlin 1995; Viveiros de Castro 1992).

salt²⁹. This will make him vomit the victim's blood out. Seclusion ends when the blood is thought to be completely evacuated. My informants explicitly formulated the parallel between murder and birth with phrases such as "when a person is killed it is the same as when a baby is born" (madiha zokheza pina nono toshonaza shanani). The analogy established between the murder of an enemy and birth of a child is revealing of the extent to which the neonate is viewed ambiguously and considered dangerous (Costa 2017).

Yet, *iha* does more than just neutralizing the dangers posed by a baby and its blood. In fact, unlike an enemy, the baby is not only dangerous but also a fragile creature that must be protected and allowed to grow into a proper person. *Iha* plays a key role in this. Indeed, the Madiha say that *iha* is also drunk "so that the child grows up" (ehedeni napi hine). Besides draining the child's blood from the mother's belly, iha has the capacity to suppress the woman's menstrual flow in its entirety. To be fair, the distinction between child's blood and menstrual blood is mine rather than the Madiha's. In fact, it seems that from the first birth onwards, the blood of a woman's flow can be called "baby's blood" (nono emene) or «menstrual blood» (ama) interchangeably. On the other hand, the blood flow of a woman who has not yet had children is only called "menstrual blood" (ama). Be it as it may, the amenorrhea caused by iha is desired because it prevents a new pregnancy from occurring too early. Indeed, the Madiha, who recognize a link between the menstrual flow and fertility, maintain that in order to take proper care of a baby, to make it grow into a healthy and beautiful child, a woman should not become pregnant again before two or three years.

By suppressing the menstrual cycle, *iha* allows this lapse of two or three years time to pass smoothly. The effects of *iha* are reversible, and are considered to last, precisely from two to three years. Past this time, during which the baby will have turned into a child, the menstrual cycle reappears. "When the child grows there will be menstrual blood again" (*ehedeni napiza ama anipomani*), my informants would often say when I questioned them about *iha*. Hence, just like the

Airo-Pai of the Peruvian Amazon (Belaunde 1997), the Madiha consider the postpartum amenorrhea linked to lactation and breastfeeding (which Madiha women often practice for as long as three years) not as a natural process, but as caused by the consumption of the *iha* drink. Saying, as my informants do, that *iha* allows "the child to grow up", is another way of saying that *iha* prevents, through its amenorrhea effects, the mother from getting pregnant again before what is considered the appropriate time. Clearly, therefore, *iha* has also a contraceptive purpose.

Conclusion

Contraception is an odd case in Amazonian anthropology. Indeed, references to it in the ethnographic literature of the region are as abundant as they are slim and non-exhaustive (e.g. Lea 1999; Murphy and Murphy 1974; Reichel-Dolmatoff 1976). Hence, the reader gets a sense of the importance of contraception for the people of the region while the topic remains surprisingly unexplored. One possible explanation for this general lack of interest in the question of contraception could stem from the arguably shared assumption that contraception is universally conceived as a means of controlling fecundity (Héritier 2002). In this view, it would be the ways of practicing contraception that would vary cross-culturally, not the way of conceiving it. This is undoubtedly the idea implicitly conveyed by most of the, few, studies that have taken contraception in the Amazon as an object of study (Costa 2017; Elisabetsky and Posey 1989; Hern 1994; Maxwell 1970). Indeed, these studies taught us much about the types of contraceptives used (most often herbal concoctions), their posology and the reasons put forward for contraceiving, without openly asking how contraception is understood to begin with.

A different path is the one chosen by Belaunde in an article about contraception among the Airo-Pai (1997). After an analysis of the social contexts in which contraceptive methods are used, Belaunde concludes that for the Airo-Pai "contraception is not solely a technique of population control" but also a means of fabricating and maintain a good and moral person (*ibid.*). As such, it would be impossible, for the Airo-Pai ethnographer, to examine contraception in isolation from other aspects of social life such as marriage, pregnancy, ideas about moral conduct,

²⁹ Note that among the Juruá Madiha, murderers drink the *iha* brew "until they have regurgitated all their victim's blood" (Lorrain 1994).

shamanism or the couvade (*ibid.*)³⁰. The implications of Belaunde's study are far-reaching in that they reveal that it would be misleading to examine another society's contraceptive practices without contemplating the idea that contraception might be conceived in overall unexpected and different ways.

The Madiha case fits the Airo-Pai's all too well. Contraception among the Madiha is achieved through the combined use of the two substances called awabono and iha. The presence of the former in a woman's flesh is said to cause temporary infertility while the intake of the latter temporarily suppresses the menstrual cycle. However, neither of these two substances has only a contraceptive effect. Throughout this article, I wished to highlight their role in the processes of person making and maintenance occurring during the perinatal period. The perinatal period is a delicate one, both for the child and for the parents, who mutually affect each other. Newborns are simultaneously fragile creatures whose bodies have to be fabricated and dangerous creatures that threaten their parents' well-being. Each in their own way, awabono and iha participate in the processes of fabrication and growth of the baby and of neutralization of the dangers they pose to the parents. Awabono makes a baby girl fat and beautiful and *iha* frees the mother from the dangerous baby's blood. By all evidence, just as it is the case for the Airo-Pai, contraception among the Madiha is not solely about avoiding pregnancy but more largely about producing persons' bodies and keeping them healthy.

Clarifying the ways in which contraception is locally conceived is important not only because it allows to relativize one's assumptions about what contraception is in other parts of the world. It is also crucial in terms of understanding the ways in which the Madiha interpret and understand the changes they are currently undergoing. Since a few years in fact, as part of a Peruvian state led family planning policy, Madiha women have access to biomedical contraception. The use of biomedical contraception (medroxyprogesterone acetate), in the form of an injection given by non-Indigenous Peruvian nurses every three months, is becoming increasingly popular among Madiha women, who seem guite enthusiastic about it. It would prove useless, in my view, to try to understand and explain the success of biomedical contraception without previously having shed light on the analytic categories and knowledge models on which contraception is anchored. This article is therefore intended as the first, necessary step in a broader study concerned with why an exogenous biomedical contraceptive is accepted in a context where an endogenous contraceptive model is considered to work well. The answer to this question cannot do without the fact, ethnographically established in this article, that, from a Madiha perspective, contraceiving is never simply about birth control.

Acknowledgments

This work could not have been carried out without the support of the Fyssen Foundation, to which I am grateful. I would like to thank Valentina Vapnarsky and Philippe Erikson for hosting me at the EREA research centre of the University of Nanterre. I would also like to express my gratitude to Luisa Elvira Belaunde, Carla Bertin, Anne-Marie Colpron and Philippe Erikson for their advice on the different versions of this article and for the interest they showed in my work. I thank Piera Simon-Chaix for translating this article from English to French. Finally, I thank the Madiha of Peru, who welcomed me in their villages, told me their stories and patiently answered my questions.

³⁰ In an article on fertility control among the Aguaruna, Berlin seems to have had similar intuitions, although she has not formulated them explicitly (1995).

Investissement dans le sperme en fonction de la compatibilité génétique du couple chez un oiseau marin monogame

Sarah LECLAIRE

Chargée de recherche CNRS, Laboratoire Évolution & Diversité Biologique (UMR5174), Toulouse

Résumé

La qualité du sperme est un paramètre crucial affectant la qualité de la progéniture. Néanmoins, la production de sperme est coûteuse, et tous les mâles ne sont pas capables de produire un sperme de bonne qualité. Selon la théorie de l'allocation différentielle, les mâles devraient donc diminuer leur investissement dans le sperme lorsqu'ils sont appariés à une femelle de mauvaise qualité. Dans cette étude, nous avons montré, chez la mouette tridactyle, un oiseau marin génétiquement monogame, que la qualité du sperme affectait la qualité des poussins, et que les mâles de meilleure qualité produisaient un sperme de meilleure qualité. De plus, la qualité du sperme des mâles était meilleure lorsque ces derniers étaient en couple avec des femelles plus compatibles génétiquement. Cette étude suggère que, comme chez les espèces polygames, chez les espèces génétiquement monogames séquentielles, des pressions de sélection importantes pourraient s'exercer sur la qualité du sperme.

Mots-clés

Mouette tridactyle, Ejaculat, Complexe majeur d'histocompatibilité, Fitness, Allocation différentielle

The investment into sperm depends on genetic compatibility between pair mates in a monogamous species

Abstract

Sperm quality determines offspring fitness. However, investment into sperm is costly, and thus it depends on the health or condition of males. According to the differential allocation hypothesis, males should decrease their investment into sperm when mated with a low-quality female. In this study, we show that, in the black-legged kittiwake, a monogamous seabird, sperm quality affects chick performance and that good-quality males produce a sperm of good quality. In addition, males mated with more genetically compatible females produce better quality sperm. This study suggests that the effects of sperm quality on offspring fitness may act as a natural selective pressure on males' differential allocation strategies.

Keywords

Black-legged kittiwake, ejaculate, Major Histocompatibility Complex, Fitness, Differential Allocation

Introduction

a reproduction sexuée est un processus complexe, dont le succès dépend en grande partie d'interactions comportementales, physiologiques moléculaires entre le mâle et la femelle. Une des principales forces évolutives façonnant ces interactions est liée aux effets de la compatibilité génétique entre les deux partenaires d'un couple. En effet, chez un grand nombre de taxa, les jeunes issus de couples plus compatibles génétiquement ont une valeur adaptative plus faible. De nombreuses stratégies reproductives ont donc évolué pour limiter les effets négatifs d'une faible compatibilité génétique. Chez les vertébrés, un des meilleurs exemples d'incompatibilité génétique repose sur les gènes du complexe majeur d'histocompatibilité (CMH ou HLA chez l'homme). Le CMH est un complexe de gènes très polymorphes qui codent pour des molécules ayant un rôle primordial dans la reconnaissance des pathogènes et dans l'activation d'une réponse immunitaire spécifique. Il est souvent admis que les individus plus divers aux gènes du CMH ont un avantage adaptatif puisqu'ils peuvent reconnaître et donc combattre plus de pathogènes. De nombreuses espèces ont développé des stratégies de reproduction leur permettant d'éviter les coûts associés à la production de jeunes ayant une faible diversité CMH. Par exemple, le pétrel bleu (Pachyptila desolata), la frégate du Pacifique (Fregata minor), le mandrill (Mandrillus sphinx) et certaines populations humaines préfèrent s'apparier avec un partenaire sexuel différent au niveau du CMH (Setchell et al. 2010; Juola and Dearborn 2012; Strandh et al. 2012; Dandine-Roulland et al. 2019).

Pour maximiser la diversité CMH de la descendance, plusieurs espèces ont également développé des stratégies post-copulatoires, telle que l'investissement différentielle dans le sperme, ou la fertilisation et l'avortement sélectifs. Néanmoins, la plupart des études sur les stratégies de reproduction post-copulatoires en fonction du CMH se sont penchées sur les espèces polygames ou socialement monogames. Chez ces espèces, les individus s'accouplent avec plusieurs partenaires au sein d'une même saison de reproduction, et peuvent donc favoriser les partenaires plus compatibles au CMH à la fois avant et après

les accouplements. Ainsi, chez la poule dorée (Gallus gallus), les femelles stockent le sperme des différents mâles avec lesquelles elles s'accouplent et favorisent ensuite la fécondation de leur œufs par le sperme des mâles les plus compatibles (Løvlie et al. 2013). Chez les chevaux (Equus caballus), les mâles investissent plus de sperme lorsqu'ils s'accouplent avec des femelles plus compatibles au CMH (Jeannerat et al. 2018).

Au contraire des espèces polygames, les espèces génétiquement monogames ne s'accouplent qu'avec un seul partenaire tout au long de la saison de reproduction. Le choix du partenaire post-appariement n'est donc pas possible. Chez ces espèces, le choix du partenaire a alors été considéré comme la seule stratégie de reproduction possible. Néanmoins, le choix du partenaire peut être contraint, par exemple, à cause d'un site de recherche de partenaire limité ou d'une asynchronie dans la phénologie de reproduction. Chez plusieurs espèces génétiquement monogames, les individus vont alors divorcer, ayant alors potentiellement la possibilité de trouver un meilleur partenaire. Chez ces espèces - considérées comme génétiquement monogames séquentielles -, un ajustement de la reproduction en fonction des caractéristiques du partenaire serait donc avantageux afin de limiter les coûts associés à une reproduction avec un mauvais partenaire, et ainsi épargner de l'énergie pour les reproductions futures (théorie de l'allocation différentielle; Burley 1988). Ainsi, chez l'espèce humaine, qui est considérée comme génétiquement monogame séquentielle (Schacht and Kramer 2019), la viabilité du sperme est meilleure lorsque celui-ci est exposé au fluide folliculaire de femmes plus compatibles au CMH (Magris et al. 2021), ce qui limiterait la reproduction entre un mâle et une femelle peu compatible génétiquement.

La mouette tridactyle est une espèce génétiquement monogame séquentielle (Helfenstein et al. 2004; Naves et al. 2006). La diversité CMH ayant un effet sur la croissance et la survie des poussins (Pineaux et al. 2020), les parents pourraient avoir développé des stratégies leur permettant de diminuer les coûts associés à une reproduction avec des partenaires peu compatibles au CMH (c.a.d. avec lesquels ils produiront des poussins peu divers au CMH; Pineaux et al. 2022).

Dans cette étude, nous avons donc testé l'hypothèse selon laquelle les mâles diminuaient leur investissement dans le sperme lorsqu'ils étaient appariés avec des femelles peu compatibles au CMH. Selon la théorie de l'allocation différentielle, pour qu'un trait puisse être modulé selon la qualité du partenaire, celui-ci doit impacter la valeur adaptative de la progéniture et être coûteux à produire. Ainsi, nous avons au préalable testé si la qualité du sperme affectait les performances des poussins et si les mâles de meilleure qualité (i.e., plus divers au CMH) produisaient un sperme de meilleure qualité.

Matériel et méthodes

Site et modèle d'étude

Nous avons étudié une population de mouettes tridactyles nichant sur l'île de Middleton en Alaska, Etats-Unis. Les oiseaux nichent sur une tour de radar réaménagée pour le suivi et la capture des oiseaux (**Fig. 1**). Sur cette tour, environ 400 nids ont été aménagés et les mouettes peuvent être observées depuis l'intérieur de la tour à travers des vitres sans tain. Cette étude s'est déroulée pendant les saisons de reproduction 2017 et 2018 (de début mai à mi-août).

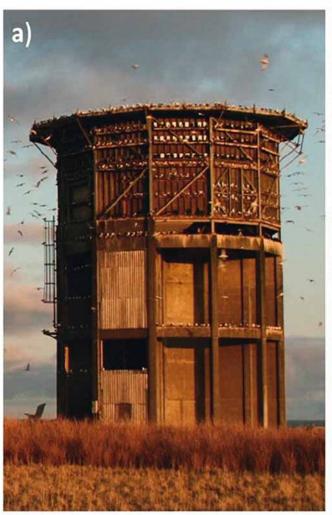






Figure 1 : Photos a) de la tour d'observation des mouettes de l'île de Middleton en Alaska, b) de l'intérieur de la tour, et c) d'un nid de mouette vu de l'intérieur de la tour.

Analyse de la qualité du sperme

Les mâles ont été capturés pendant la période pré-ponte (de mi mai à début juin). Le sperme a été collecté en massant le bas du dos et la base de la queue d'après la méthode décrite par Humann-Guilleminot et al. (2018). Le sperme a été collecté avec un capillaire et placé immédiatement sur une lame de microscope. 5 µl de formalin ont été ajouté sur la lame que nous laissions ensuite sécher pendant 30 min.

La qualité du sperme a été évaluée à partir de 3 traits morphologiques : 1) la proportion de spermatozoïdes normaux, 2) la taille des spermatozoïdes et 3) la variabilité intra-individuelle dans la taille des spermatozoïdes. Les lames ont été observées sous un microscope BX-51 Olympus de retour au laboratoire. Afin de calculer la proportion de spermatozoïdes normaux, les 40 premiers spermatozoïdes observés ont été classé comme normaux ou anormaux selon la présence de certaines malformations telles qu'un flagelle double ou coupé, une tête absente ou courbée, ou l'absence de pièce intermédiaire (Fig. 2). La taille du flagelle, de la tête et de la pièce intermédiaire a été mesurée des 5 à 10 premiers spermatozoïdes observés a été mesurée

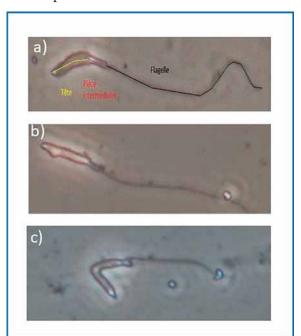


Figure 2: Photo d'un spermatozoïde a) normal, b) ayant une goutte cytoplasmique et c) ayant une tête courbée.

(Fig. 2). La taille de chacun des trois éléments était corrélée, et nous avons donc considéré la taille des spermatozoïdes comme la première composante d'une analyse en composante principale sur les trois paramètres de taille. La variabilité intra-individuelle dans la taille des spermatozoïdes correspond à la première composante d'une analyse en composante principale sur les coefficients de variation de chacune des trois variables de taille (100 * écart-type / moyenne).

Suivi des poussins

Tous les nids étaient suivis deux fois par jour (à 9h00 et à 18h00), pour vérifier la présence des œufs et des poussins. La plupart des couples de mouettes tridactyles pondent deux œufs à 1 ou 2 jours d'intervalle. Chaque œuf était marqué à l'aide d'un marqueur indélébile dès le premier jour après la ponte pour les identifier. A l'éclosion, les poussins étaient également marqués sur la tête au marqueur indélébile. Les poussins étaient ensuite pesés avec une balance à l'âge de 10 jours et à l'âge de 35 jours.

Le CMH des individus

Le sang des males échantillonnés et de leur femelle a été collecté dans la veine alaire à l'aide d'une aiguille et d'une seringue. L'ADN a été extrait grâce aux kit « QIAGEN blood & tissue », et les individus ont été génotypés au CMH de classe II par séquençage haut-débit, selon le protocole décrit par Pineaux et al. (2020). La diversité au CMH des mâles correspond au nombre d'allèles fonctionnels de l'individu. La compatibilité au CMH entre le mâle et la femelle est de 0 si le mâle et la femelle partagent au moins un allèle fonctionnel en commun et de 1 s'ils ne partagent aucun allèle fonctionnel en commun.

Résultats

Qualité du sperme et diversité CMH du mâle

Les mâles ayant une diversité au CMH plus élevée produisent des spermatozoïdes plus longs ($F_{1,47}$ = 7.36, P = 0.009) et tendent à produire un éjaculat dont les spermatozoïdes varient peu en taille ($F_{1,33}$ = 3.16, P = 0.08). Néanmoins, ils ne produisent pas de spermatozoïdes plus normaux que les mâles ayant une diversité au CMH plus faible (χ^2_1 = 0.37, P = 0.54).

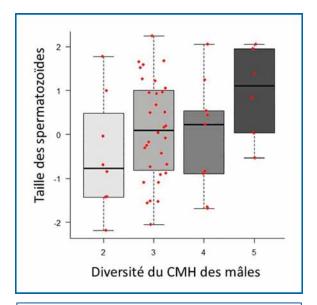


Figure 3 : Taille des spermatozoïdes en fonction de la diversité CMH du mâle.

Qualité du sperme et performance du poussin

A l'âge de 10 jours, les poussins dont le père a une proportion de spermatozoïdes normaux plus élevés, sont plus lourds ($F_{1,\,41}$ = 5.0, P = 0.03). Les poussins dont le père a une proportion de sperme normaux plus élevés et des spermatozoïdes dont la taille est plus homogène ont également une survie plus élevée (χ^2_1 = 4.17, P = 0.041 and χ^2_1 = 6.11, P = 0.01; **Fig. 4**). Néanmoins, cet effet sur

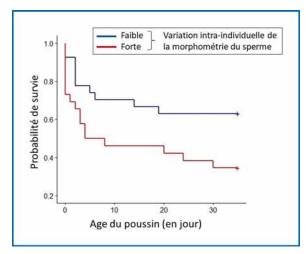


Figure 4: Probabilité de survie des poussins entre 0 et 35 jours après l'éclosion en fonction de la variabilité intra-individuelle des spermatozoïdes contenus dans le sperme de leur père.

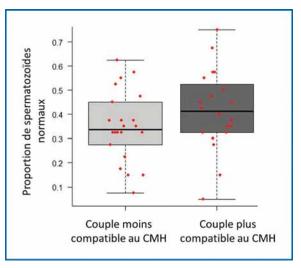


Figure 5: Proportion de spermatozoïdes normaux dans l'éjaculat de mâles en couple avec des femelles peu compatibles au CMH (i.e, ayant au moins un allèle CMH en commun avec le mâle) ou compatibles au CMH (i.e., n'ayant aucun allèle CMH en commun avec le mâle).

la survie semble être avant tout dû à un effet de la qualité du sperme sur le taux d'éclosion (Fig. 4).

Qualité du sperme et compatibilité au CMH du couple

Les mâles en couple avec des femelles plus compatible au CMH produisent un sperme avec une proportion de spermatozoïdes normaux plus élevée (χ^2_1 = 5.19, P = 0.023). Ni la taille des spermatozoïdes, ni la variabilité intra-individuelle dans la taille des spermatozoïdes ne varient avec la compatibilité au CMH avec la partenaire (tous les P > 0.05).

Discussion

Les mâles qui produisent un taux de spermatozoïdes normaux plus élevé, ou des spermatozoïdes d'une taille plus homogène, ont des œufs qui ont un meilleur taux d'éclosion et des poussins qui sont plus lourds à l'âge de 10 jours. Bien que corrélatif, ce résultat suggère que la qualité du sperme affecte les performances des poussins. Nos résultats sont en accord avec ce qui a été montré chez d'autres espèces, où la taille des spermatozoïdes ou la proportion de spermatozoïdes normaux est corrélé au succès reproducteur (Parinaud et al. 1993 ; Snook 2005 ; Sætre et al. 2018). Au-delà de ces paramètres, nos résultats montre également que la variabilité dans la taille des spermatozoïdes au sein d'un éjaculat

peut être considéré comme un critère de qualité du sperme, ce qui a été, jusqu'à présent très peu étudié (Immler et al. 2008).

Les variations inter-individuelles dans la qualité du sperme peuvent être expliquées par de nombreux facteurs,

tels que l'âge du mâle, son régime alimentaire, son exposition aux polluants, ou sa santé (Preston et al. 2015; Meligy et al. 2019). Chez la

"Les mâles en couple avec des femelles plus compatibles au CMH tendaient à produire un sperme qui contenant une proportion plus élevée de spermatozoïdes normaux."

mouette tridactyle, nous montrons, dans cette étude, que la qualité du sperme peut également être associée à la diversité aux gènes du CMH. Ainsi, les mâles avec une forte diversité CMH produisent des spermatozoïdes plus longs, et dont la taille est plus homogène au sein d'un éjaculat. Chez de nombreuses espèces, les individus avec une forte diversité CMH sont en meilleure santé ou ont un meilleur succès reproducteur (Lenz et al. 2009; Agudo et al. 2012). Chez certaines espèces, les mâles avec une diversité CMH plus élevée ont également un stress oxydatif plus faible (Kurtz et al. 2006). Or le stress oxydatif altère la qualité des spermatozoïdes en causant, par exemple, des dégâts sur l'ADN et sur la membrane diminuant ainsi leur mobilité ainsi que leur capacité à fusionner avec l'oocyte (Tremellen 2008; Aitken et al. 2014). Chez la mouette tridactyle, les mâles avec une diversité CMH élevée pourraient avoir un stress oxydatif plus faible que des mâles avec une diversité CMH plus faible, et ainsi être capable de produire un sperme de meilleure qualité.

Le lien entre la qualité du sperme et la qualité du mâle pourrait indiquer que la production d'un sperme de bonne qualité serait coûteuse. Chez la mouette tridactyle, comme chez d'autres espèces, l'investissement dans le sperme pourrait donc être modulable en fonction des bénéfices que les mâles peuvent en tirer (Magris 2021). Ainsi, selon la théorie de l'allocation différentielle (Burley 1988), les mâles devraient investir davantage dans le sperme lorsqu'ils sont appariés à des femelles de meilleure qualité. En accord avec cette hypothèse, nous avons montré que, chez la mouette tridactyle, les mâles en couple avec des femelles plus compatibles au

CMH tendaient à produire un sperme qui contenant une proportion plus élevée de spermatozoïdes normaux. Nos résultats semblent en accord avec ce qui a été montré chez la pyrale indienne (*Plodia interpunctella*) et le cheval

> (Equus caballus), où les mâles produisent un sperme de meilleure qualité lors d'accouplements avec des femelles plus compatibles génétique-

ment (Lewis and Wedell 2009; Jeannerat et al. 2018). Des études complémentaires sont nécessaires pour déterminer si une telle stratégie permet aux mâles d'épargner de l'énergie pour d'autres fonctions. Chez de nombreuses espèces, y compris des oiseaux, les individus reconnaissent la compatibilité CMH grâce aux odeurs (Leclaire et al. 2017). Chez la mouette tridactyle, une étude récente montre que les femelles peuvent également utiliser les odeurs pour reconnaître la compatibilité CMH (Pineaux et al. In press). Néanmoins, cette capacité reste à tester chez les mâles.

Une association entre la qualité du sperme et la compatibilité CMH du couple pourrait également être due au fait que les mâles en couple avec des femelles plus compatibles au CMH sont des mâles de meilleure qualité, et donc capables de produire un sperme de meilleure qualité. Chez la mouette tridactyle, les mâles se battent en début de saison de reproduction pour l'acquisition des femelles. Les mâles avec une diversité CMH élevée, étant en meilleure santé pourraient avoir de meilleures capacités combatives, et ainsi la possibilité de choisir parmi un grand nombre de femelles et d'acquérir celle qu'ils convoitent le plus.

Il a souvent été suggéré que la monogamie génétique, limitant le risque de compétition spermatique, réduisait les pressions de sélection sur la qualité du sperme (van der Horst and Maree 2014). Notre étude suggère néanmoins que chez les espèces génétiquement monogames, la qualité du sperme pourrait être maintenue par la sélection naturelle et être associée à une stratégie d'allocation différentielle.

Remerciements

Cette étude a été financée par une bourse de recherche de la Fondation Fyssen. Je remercie Frédéric Manas, Maxime Pineaux, Pierrick Blanchard, Scott A. Hatch et Ségolène Humann-Guilleminot, pour leur aide tout au long de cette étude. Je remercie également Thomas Pagnon, Lucie Abolivier, Camille Toscani, Tony Rinaud, Eléonore Lefebvre et Célia Maillotte pour leur aide sur le terrain, et Guillaume Lespagnol et Julie Bosca pour leur aide dans l'analyse de la qualité du sperme.

Références

- Agudo R, Carrete M, Alcaide M, Rico C, Hiraldo F, Donázar JA. 2012. Genetic diversity at neutral and adaptive loci determines individual fitness in a long-lived territorial bird. Proc R Soc B Biol Sci. 279(1741):3241-3249. doi:10.1098/rspb.2011.2606.
- Aitken RJ, Smith TB, Jobling MS, Baker MA, De Iuliis GN. 2014. Oxidative stress and male reproductive health. Asian J Androl. 16(1):31–38. doi:10.4103/1008-682X.122203.
- Burley N. 1988. The differential-allocation hypothesis An experimental test. Am Nat. 132(5):611–628.
- Dandine-Roulland C, Laurent R, Dall'Ara I, Toupance B, Chaix R. 2019. Genomic evidence for MHC disassortative mating in humans. Proc R Soc B Biol Sci. 286(1899):20182664. doi:10.1098/rspb.2018.2664.
- Helfenstein F, Tirard C, Danchin E, Wagner RH. 2004. Low frequency of extra-pair paternity and high frequency of adoption in black-legged kittiwakes. Condor. 106:149–155. doi:10.1650/7337.
- van der Horst G, Maree L. 2014. Sperm form and function in the absence of sperm competition. Mol Reprod Dev. 81(3):204-216. doi:10.1002/mrd.22277.
- Humann-Guilleminot S, Blévin P, Azou-Barré A, Yacoumas A, Gabrielsen GW, Chastel O, Helfenstein F. 2018. Sperm collection in Black-legged Kittiwakes and characterization of sperm velocity and morphology. Avian Res. 9(1):24.
- Immler S, Calhim S, Birkhead TR. 2008. Increased Postcopulatory Sexual Selection Reduces the Intramale Variation in Sperm Design. Evolution. 62(6):1538-1543. doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00393.x.

- Jeannerat E, Marti E, Berney C, Janett F, Bollwein H, Sieme H, Burger D, Wedekind C. 2018. Stallion semen quality depends on major histocompatibility complex matching to teaser mare. Mol Ecol. 27(4):1025-1035.
- Juola FA, Dearborn DC. 2012. Sequence-based evidence for major histocompatibility complex-disassortative mating in a colonial seabird. Proc R Soc B Biol Sci. 279(1726):153–162. doi:10.1098/rspb.2011.0562.
- Kurtz J, Wegner KM, Kalbe M, Reusch TBH, Schaschl H, Hasselquist D, Milinski M. 2006. MHC genes and oxidative stress in sticklebacks: an immuno-ecological approach. Proc R Soc B Biol Sci. 273(1592):1407-1414. doi:10.1098/rspb.2005.3450.
- Leclaire S, Strandh M, Mardon J, Westerdahl H, Bonadonna F. 2017. Odour-based discrimination of similarity at the major histocompatibility complex in birds. Proc R Soc Lond B Biol Sci. 284(1846):20162466.
- Lenz TL, Wells K, Pfeiffer M, Sommer S. 2009. Diverse MHC IIB allele repertoire increases parasite resistance and body condition in the Long-tailed giant rat (Leopoldamys sabanus). BMC Evol Biol. 9(1):1-13.
- Lewis Z, Wedell N. 2009. Male moths reduce sperm investment in relatives. Anim Behav. 77(6):1547-1550. doi:10.1016/j.anbehav.2009.03.013.
- Løvlie H, Gillingham MA, Worley K, Pizzari T, Richardson DS. 2013. Cryptic female choice favours sperm from major histocompatibility complex-dissimilar males. Proc R Soc B Biol Sci. 280(1769):20131296.
- Magris M. 2021. Strategic adjustment of ejaculate quality in response to variation of the socio-sexual environment. Behav Ecol Sociobiol. 75(6):91. doi:10.1007/s00265-021-03032-1.
- Magris M, Jokiniemi A, Kuusipalo L, Ritari J, Koskela S, Partanen J, Kekäläinen J. 2021. Structural dissimilarity of partners' immune genes increases sperm viability in women's reproductive tract. J Evol Biol. 34(7):1125–1132. doi:10.1111/jeb.13872.
- Meligy AMA, Waheed MM, El-Bahr SM. 2019. Effect of heavy metals arsenic, cadmium, and lead on the semen variables of dromedary camels (Camelus dromedarius). Anim Reprod Sci. 208:106115.

- Naves LC, Monnat JY, Cam E. 2006. Breeding performance, mate fidelity, and nest site fidelity in a long-lived seabird: behaving against the current? Oikos. 115(2):263–276.
- Parinaud J, Mieusset R, Vieitez G, Labal B, Richoilley G. 1993. Influence of sperm parameters on embryo quality. Fertil Steril. 60(5):888–892. doi:10.1016/S0015-0282(16)56292-X.
- Pineaux M, Merkling T, Danchin E, Hatch S, Duneau D, Blanchard P, Leclaire S. 2020. Sex and hatching order modulate the association between MHC-II diversity and fitness in early-life stages of a wild seabird. Mol Ecol. 29(17):3316–3329.
- Pineaux M, Merkling T, Danchin E, Hatch SA, Leclaire S, Blanchard P. 2022. MHC-II distance between parents predicts sex allocation decisions in a genetically monogamous bird. Behav Ecol. 33(1):245-251.
- Preston BT, Saint Jalme M, Pineaux M, Blanchard P, Ribeiro L, Hatch SA, Leclaire S. In press. A gull species recognizes MHC-II diversity and dissimilarity using odor cues. Chemical Signals in Vertebrates 15. Springer International Publishing. Hingrat Y, Lacroix F, Sorci G. 2015. The sperm of aging male bustards retards their offspring's development. Nat Commun. 6:6146.
- Sætre CLC, Johnsen A, Stensrud E, Cramer ERA. 2018. Sperm morphology, sperm motility and paternity success in the bluethroat (Luscinia svecica). PLOS ONE. 13(3):e0192644. doi:10.1371/journal.pone.0192644.
- Schacht R, Kramer KL. 2019. Are we monogamous? A review of the evolution of pair-bonding in humans and its contemporary variation cross-culturally. Front Ecol Evol. 7:230.
- Setchell JM, Charpentier MJE, Abbott KM, Wickings EJ, Knapp LA. 2010. Opposites attract: MHC-associated mate choice in a polygynous primate. J Evol Biol. 23(1):136–148. doi: 10.1111/j.1420-9101.2009.01880.x.
- Snook RR. 2005. Sperm in competition: not playing by the numbers. Trends Ecol Evol. 20(1):46-53. doi:10.1016/j.tree.2004.10.011.
- Strandh M, Westerdahl H, Pontarp M, Canback B, Dubois M-P, Miquel C, Taberlet P, Bonadonna F. 2012. Major histocompatibility complex class II compatibility, but not class I, predicts mate choice in a bird with highly developed olfac-

tion. Proc R Soc B-Biol Sci. 279(1746):4457-4463. doi:10.1098/rspb.2012.1562.

• Tremellen K. 2008. Oxidative stress and male infertility—a clinical perspective. Hum Reprod Update. 14(3):243–258. doi:10.1093/humupd/dmn004.

Introduction

exual reproduction is complex. From the competition for mates to zygote formation, numerous behavioural, physiological, and molecular interactions between males and females are critical to successful reproduction. One of the most important driving forces of these interactions is related to the genetic compatibility between mates. In many taxa, offspring of genetically compatible partners have higher fitness. Many species have therefore developed reproductive strategies to limit the negative effect due to poor genetic compatibility.

In vertebrates, one of the best examples of genetic incompatibility is incompatibility at the Major Histocompatibility Complex (MHC, and HLA in humans), a group of polymorphic genes that play critical role in immunity and disease resistance. Individuals with higher MHC-diversity have better immune capacities and can resist to a wider range of pathogens. Species from a wide range of taxa have therefore developed reproductive strategies to avoid the production of offspring with low MHC-diversity. For instance, blue petrels (Pachyptila desolata), great frigatebirds (Fregata minor), mandrills (Mandrillus sphinx) et several human populations prefer mating with a MHC-compatible partner (Setchell et al. 2010; Juola and Dearborn 2012; Strandh et al. 2012; Dandine-Roulland et al. 2019).

To maximise the MHC diversity of their offspring, several species have evolved post-co-pulatory strategies such as differential allocation into sperm or selective fertilisation and abortion. However, most studies on MHC-dependent post-copulatory strategies have focused on polygamous or socially monogamous species. In these species, individuals copulate with multiple partners, and can therefore choose among several mates both before and after copulation. In red junglefowls (*Gallus gallus*), females mate with multiple males and then bias sperm use in favour of MHC-compatible males (Løvlie et al. 2013). In

horses (*Equus caballus*), males allocate more sperm to MHC-compatible females (Jeannerat et al. 2018).

In contrast to promiscuous species, individuals of genetically monogamous species mate with a single partner and post-pairing mate choice is thus not possible. Mate choice is thus suggested to be the only key reproductive strategy. However, mate choice can be constraint, because of limited search area or asynchrony in reproductive phenology. In several genetically monogamous species, individuals can divorce, and have thus the possibility to mate with a better breeding partner. In serial genetically monogamous species, an adjustment of the reproductive investment based on the characteristics of the partner might have evolved to limit the costs associated with a poorquality partner and save energy for future breeding attempts (differential allocation hypothesis: Burley 1988). In humans, who are considered as sequentially genetically monogamous (Schacht and Kramer 2019), sperm viability is higher when it is exposed to the follicular fluid of MHC-compatible females (Magris et al. 2021), which might be a strategy to decrease the costs associated with a poor reproduction (i.e., a reproduction between poorly MHC-compatible partners).

The black-legged kittiwake is a sequentially genetically monogamous seabird (Helfenstein et al. 2004; Naves et al. 2006). In this species, MHC diversity affects chick growth and survival (Pineaux et al. 2020), and parents are expected to have evolved strategies to decrease the costs associated with mating with poorly compatible partners (i.e., when they will produce chicks with low MHC diversity Pineaux et al. 2022). In this study, we tested the hypothesis that males decreased their investment into sperm when mated with poorly compatible females. According to the differential allocation hypothesis, individuals should base their reproductive investment according to a partner's trait that is associated with a decrease in offspring fitness. Therefore, we tested first whether sperm quality was associated with variation in chick performance and whether good-quality males (i.e., males with higher MHCdiversity) produced a higher quality sperm.

Material and methods

Study site and species

We studied a population of black-legged kittiwakes nesting on an abandoned US Air Force tower on Middleton island, Alaska (USA), during the 2017 and 2018 breeding seasons (from early May to mid-August). The nest sites created on the upper part of the tower can be observed from inside through sliding one-way windows and birds can be individually identified using color and metal bands (Fig. 1).

Sperm quality analyses

Males were captured duing the pre-laying period (early May to early June). Sperm was collected using a non-invasive massage described in Humann-Guilleminot $et\ al.$ (2018). sperm was then collected with a capillary placed on top of the cloaca and immediately spread on a microscope slide 5 μ L of formalin was added and the slide was left for 30 minutes in the open air to dry.

Sperm quality was described based on 3 morphological traits: 1) the proportion of normal spermatozoa, 2) the mean length of the spermatozoa and 3) the intra-ejaculate variation in sperm length. The slides were then analysed in the laboratory using an Olympus BX-51 light microscope at a magnification of 100 times. We classified the first 40 spermatozoa observed on a slide as normal or abnormal. A spermatozoon considered as abnormal had certain types of deformations preventing its viability: a double or cut flagellum, an absent, curved, double or cut head, a deformation of the cytoplasm or the absence of an intermediate piece (Fig. 2). For each sample, we also measured the intra-individual variation in three morphometric parameters: the lengths of the head, the midpiece and the flagellum, using the first 5 to 10 normal spermatozoa (Fig. 2). The lengths of these three parameters were correlated. The length of a spermatozoon was thus calculated as the first axis of a principal component analysis on these three parameters. Intra-ejaculate variation in sperm length was calculated as the first axis of a principal component analysis on the coefficient of variation (100 \times SD / mean) of each of these three parameters.

Chick performance

Nests were checked twice daily at 9:00 a.m. and 6:00 p.m. to record the presence or absence of chicks. Most pairs laid 2 eggs. Eggs and chicks were marked on the head with similar markers for identification shortly after hatching. Chicks were weighed using an electronic scale ate the age of 10 days old and 35 days old.

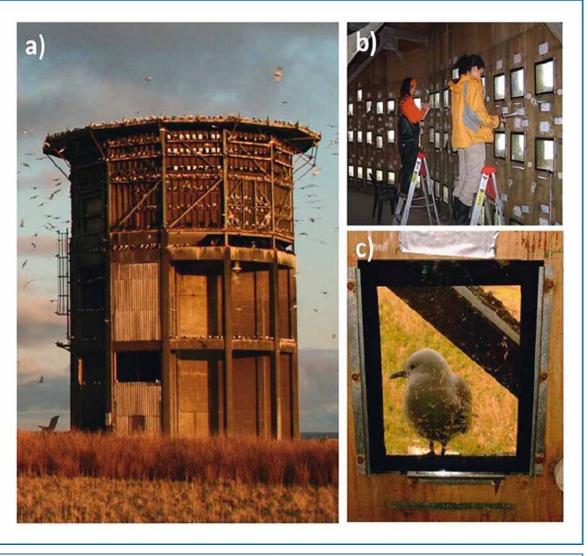


Figure 1: Pictures a) of the tower on Middleton island, Alaska, b) from inside the tower, and c) of a kittiwake viewed from inside the tower.

MHC genotype

Blood from males and their female partners was collected from the alar vein using syringes and needles. DNA was extracted using "QIAGEN blood & tissue" extraction kit and birds were genotyped at the MHC Class II using high-throughput sequencing using the method described in Pineaux *et al.* (2020). MHC-diversity was estimated as the number of functional alleles. MHC-compatibility between the male and the female was 0 f the male and the female shared at least one functional allele, whereas it was 1 if they shared no functional allele.

Results

Sperm quality and male MHC diversity

Males with high MHC diversity had longer spermatozoa ($F_{1,47} = 7.36$, P = 0.009) and tended to have a lower intra-ejaculate variation in sperm length ($F_{1,33} = 3.16$, P = 0.08). However, they did not produce a higher percentage of normal spermatozoa than males with lower MHC-diversity ($\gamma^2_1 = 0.37$, P = 0.54).

Sperm quality and offspring performance

Chicks survived longer when their father had a higher percentage of normal spermatozoa and a

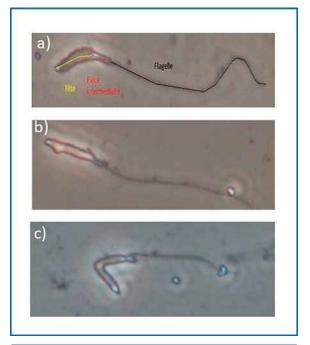


Figure 2: Pictures of a) a normal spermatozoon, b) a spermatozoon with a cytoplasmic droplet and c) a spermatozoon with a curved head.

lower intra-ejaculate variation in sperm length $(\chi^2_1 = 4.17, P = 0.041 \text{ and } \chi^2_1 = 6.11, P = 0.01;$ **Fig. 4**). This effect was however mainly driven by effects on hatching success (**Fig. 4**). 10-day-old chicks were also heavier when their father had a

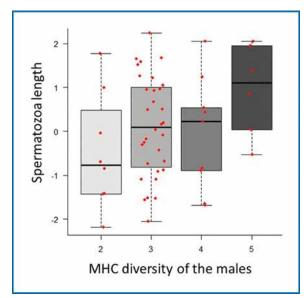


Figure 3: Mean length of the spermatozoa according to the MHC diversity of the male.

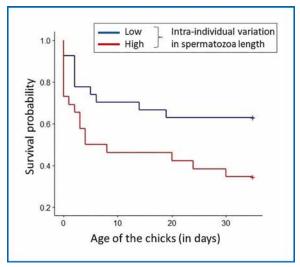


Figure 4: Survival probability of chicks between hatching and the age of 35 days, according to the intra-individual variability in sperm morphometry of their father.

higher percentage of normal spermatozoa ($F_{1, 41} = 5.0$, P = 0.03).

Sperm quality and MHC compatibility

Males mated with more MHC-compatible females produced a sperm with a higher percentage of normal spermatozoa (χ^2_1 = 5.19, P = 0.023; **Fig. 5**). Neither sperm length nor the

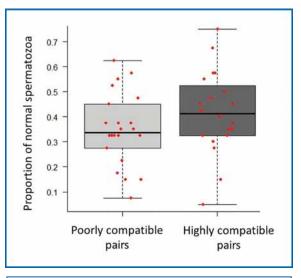


Figure 5: Proportion of normal spermatozoa in the sperm of males paired with poorly compatible females (who shared at least one MHC allele with the male) or highly compatible females (who shared no allele with the male).

"Males paired with MHC-compatible

females produce a higher propotion of

normal spermatozoa."

intra-ejaculate variation in sperm length were associated with the MHC compatibility between pair-mates (all Ps > 0.05).

Discussion

Males, who produce a higher proportion of normal spermatozoa and more homogeneous sperm length, have eggs with better hatching success and chicks that are heavier at the age of 10 days. Although our study is correlative, it suggests that sperm quality may affect offspring performance. Our results are in line with studies in other species.

which showed that sperm length or the proportion of normal spermatozoa is correlated with reproductive

success (Parinaud et al. 1993; Snook 2005; Sætre et al. 2018). They further suggest that the intraejaculate variation in sperm length, which has been poorly considered by other studies, might be a sperm quality trait (Immler et al. 2008).

Intra-individual variation in sperm quality may be due to numerous factors, such as the age of the male, his diet, his exposure to pollutants or his health (Preston et al. 2015; Meligy et al. 2019). In black-legged kittiwakes, we show that sperm quality is also associated with MHC-diversity. Males with higher MHC-diversity produce longer spermatozoa, and spermatozoa which are more homogenous in size. In numerous species, individuals with higher MHC-diversity are healthier or have a better reproductive success (Lenz et al. 2009; Agudo et al. 2012). Males with high MHCdiversity can also have a lower oxidative stress (Kurtz et al. 2006). Oxidative stress decreases sperm quality, by causing damages to DNA or sperm membrane, thereby altering sperm motility and the ability to fertilize the egg (Tremellen 2008; Aitken et al. 2014). In black-legged kittiwakes, males with high MHC-diversity might have a lower oxidative stress than males with a low MHC-diversity and thus might be able to produce better quality sperm.

The association between sperm quality and male MHC diversity may indicate that sperm production is costly. In kittiwakes, investment into sperm may therefore be adjusted according to the quality of the current reproduction, as shown in other species (Magris 2021). According to the differential allocation hypothesis, males should

invest more into sperm quality when mated with good-quality females (Burley 1988). Accordingly, we found that males paired with MHC-compatible females produce a higher propotion of normal spermatozoa. Similarly, in Indian meals (*Plodia interpunctella*) and horses (*Equus caballus*), males produce higher quality sperm when mating with more genetically compatible females (Lewis and Wedell 2009; Jeannerat et al. 2018). Further studies are needed to determine whether this strategy allows males to save energy for future reproduction. In several species, including birds, individuals recognize MHC-diversity using olfac-

tory cues (Leclaire et al. 2017). In kittiwakes, a recent study has shown that females are able to use olfac-

tion to recognize the MHC compatibility and diversity of the male (Pineaux et al. Sous presse). However, this ability has not been tested in males yet.

The association between sperm quality and MHC compatibility between pair mates may be due to good-quality males being able to mate with MHC-compatible females, while poor-quality males are not. In kittiwakes, at the beginning of the breeding season, males compete with other males for access to nesting sites or females. Males with high MHC-diversity, probably being healthier, might have better fighting ability and therefore, may be able to choose among a wider range of females and secure the one who suits them best.

By limiting the risk of sperm competition, genetic monogamy has been suggested to reduce the selective pressures on sperm quality (van der Horst and Maree 2014). Our study shows however that in genetically monogamous species, sperm quality may be maintained by natural selection and might have exert selective pressure on the evolution of differential allocation strategy.

Acknowledgements

This study was funded by a research grant from the Fondation Fyssen. I thank Frédéric Manas, Maxime Pineaux, Pierrick Blanchard, Scott A. Hatch and Ségolène Humann-Guilleminot, for their help all along this study. I thank also Thomas Pagnon, Lucie Abolivier, Camille Toscani, Tony Rinaud, Eléonore Lefebvre and Célia Maillotte for their help in the field, and Guillaume Lespagnol and Julie Bosca for their help in sperm quality analyses.

Confiance et apparence dans la prise de décision perceptive

Shannon LOCKE

Post doctorante, Laboratoire des Systèmes Perceptifs, Département d'Études Cognitives, École Normale Supérieure, PSL University, CNRS, 75005 Paris, France

Résumé

La prise de décision perceptive implique des calculs complexes pour déduire le véritable état du monde. Par exemple, nous pouvons porter des jugements sur les caractéristiques de quelque chose que nous voyons et pouvons juger de notre confiance dans le fait que notre décision perceptive correspond à la réalité. Pour approfondir la relation entre ces deux aspects de la prise de décision – l'apparence et la confiance – nous avons mené deux études. La première étude a examiné si l'apparence affecte la confiance. Nous avons montré que l'apparition d'un stimulus visuel informait la confiance via une combinaison heuristique de caractéristiques de stimulus dans un scénario de décision facile. La deuxième étude a examiné si un sentiment persistant de confiance à partir de choix passés, connu sous le nom de fuite de confiance, peut modifier l'apparence d'un motif visuel. Bien que nous ayons confirmé une fuite de confiance, nous n'avons trouvé aucun effet sur l'apparence. Ensemble, ces résultats suggèrent une relation unidirectionnelle entre la confiance et l'apparence.

Mots clés

Prise de décision, confiance, métacognition, perception, apparence visuelle

Confidence and appearance in perceptual decision-making

Abstract

Perceptual decision-making involves complex computations to infer the true state of the world. For example, we can make judgements about the features of something we see and can judge how confident we are that our perceptual decision matches reality. To delve deeper into the relationship between these two aspects of decision-making—appearance and confidence—we conducted two studies. The first study investigated if appearance affects confidence. We showed that the appearance of a visual stimulus informed confidence via a heuristic combination of stimulus features in an easy decision scenario. The second study investigated if a lingering sense of confidence from past choices, known as confidence leak, can change the appearance of a visual pattern. While we did confirm a confidence leak, we found no affect on appearance. Together these results suggest a unidirectional relationship between confidence and appearance.

Keywords

Decision-making, confidence, metacognition, perception, visual appearance

Introduction

ous traitons les informations sensorielles avec une apparente facilité. Par exemple, nous identifions la pomme parmi les oranges, nous inspectons les fruits pour voir s'ils sont abîmés et nous évitons les parties les moins agréables lorsque nous mangeons. Pourtant, nos capacités perceptives dépendent d'un processus d'inférence complexe effectué dans le cerveau. Nous prenons des estimations bruitées des stimuli de notre environnement, qui sont généralement de haute dimension et variables dans le temps, et nous les combinons avec nos connaissances ou expériences passées pour faire la meilleure estimation possible du monde qui nous

entoure. La complexité de l'inférence perceptive est particulièrement évidente dans deux types de jugements : 1) l'estimation des propriétés du stimulus, où nous rapportons comment un stimulus nous apparaît, et 2) les évaluations de la confiance dans les décisions perceptives.

L'apparence est l'estimation subjective d'une caractéristique perceptive, telle que l'angle d'une ligne droite. De nombreux facteurs limitent ou biaisent la précision de notre estimation, ce qui signifie que nous avons souvent plus tort que raison dans l'évaluation de l'apparence. Un facteur incontournable est que les neurones qui codent le stimulus sont tous deux intrinsèquement bruités. Cependant, ils sont également biaisés. À long terme, notre expérience passée façonne les populations neuronales de manière à ce qu'elles consacrent plus de neurones à ce qui est le plus répandu dans l'environnement (par exemple, plus de lignes horizontales ou verticales que de lignes obliques ; Jazayeri & Movshon, 2006; Girshick et al., 2011), ce qui entraîne une série de biais d'estimation (Wei & Stocker, 2015). À court terme, l'apparence du stimulus actuel peut être influencée par les stimuli précédents (Thompson & Burr, 2009; Gallagher et al., 2022), d'autres stimuli gênants présentés simultanément (Baldassi et al., 2006), ou même un jugement de discrimination sur le stimulus actuel (Jazayeri & Movshon, 2007; Stocker & Simoncelli, 2008). Il a été proposé que nous avons de tels biais dans l'apparence perceptive pour nous adapter aux régularités de l'environnement (Girshick et al., 2011) ou nous protéger contre la dégradation de la mémoire (Qiu et al., 2020), ce qui fait de nous de bien meilleurs décideurs à long terme au détriment de la précision momentanée.

La confiance perceptive, quant à elle, est un jugement subjectif sur la qualité d'une décision perceptive, comme la probabilité d'avoir raison sur la direction du mouvement (Pouget et al., 2016). Des preuves substantielles suggèrent que la confiance n'est pas seulement une mesure secondaire de l'incertitude, mais un calcul complexe qui est soumis à un bruit neuronal supplémentaire provenant d'un traitement neuronal ultérieur (Maniscalco & Lau, 2012; Fleming & Daw, 2017). Et, comme l'apparence perceptive, il est entaché de biais (Ais et al., 2016) et est influencé par des événements passés (Rahnev et al., 2015). Dans l'environnement artificiel du

laboratoire, ces facteurs entravent notre capacité à faire correspondre notre sentiment de confiance à notre véritable performance. Pourtant, il existe des raisons convaincantes de penser que la prise de décision dans le monde réel pourrait être améliorée par des biais. Par exemple, si un stimulus est plus probable qu'un autre, il est rationnel d'être plus confiant en jugeant ce stimulus (Locke et al., 2020). De même, le fait que la confiance actuelle influence la prise de décision future peut rendre la confiance plus stable dans le temps, comme le montre le phénomène de fuite de confiance (Rahnev et al., 2015), et plus efficace (van den Berg et al., 2016).

Le degré d'interaction entre l'apparence et la confiance est un sujet d'investigation actif. D'une part, il y a les nombreuses illusions perceptives où nous nous sentons très certains de nos interprétations incorrectes, et pourtant, malgré la connaissance de la tromperie, nous persistons à percevoir l'illusion avec une forte confiance. À l'autre extrême, il y a la recherche sur les modèles informatiques de la confiance perceptive, qui dévoile les algorithmes derrière la façon dont le stimulus – tel que nous le percevons – est soumis à un examen minutieux. En d'autres termes. nous nous demandons dans quelle mesure la représentation du stimulus dans notre esprit correspond à la vérité de base de la réalité objective. Nous présentons ici les résultats de deux expériences qui étudient l'interaction entre l'apparence visuelle et la confiance d'un point de vue plus computationnel. Dans la première étude, nous avons examiné comment l'apparence d'un stimulus pouvait donner des indices visuels sur la quantité et la qualité des informations sensorielles et donc affecter la confiance de l'observateur dans sa décision. Dans la deuxième étude, nous avons examiné comment la confiance dans les décisions précédentes pouvait persister via la fuite de confiance pour affecter l'apparence d'un stimulus actuel.

Partie 1

Dans Locke, Landy, & Mamassian (2022), notre objectif était d'étudier les modèles de confiance qui décrivent comment les participants humains combinent les indices visuels de la quantité et de la qualité de l'information pour prendre des décisions perceptives et juger de la confiance. Nous avons présenté à des observateurs humains des stimuli de type nuage de points (voir **Fig. 1**),

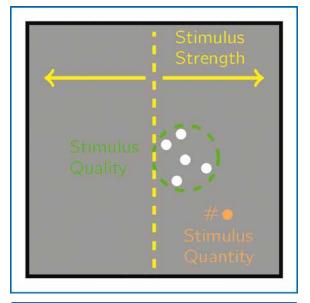


Fig. 1: Exemple d'un stimulus de nuage de points sur l'écran de l'ordinateur. La difficulté de décision était manipulée via 1) la distance du stimulus par rapport au centre vertical (force du stimulus), 2) le nombre de points dessinés (quantité) et 3) l'étalement des points (qualité). Seuls les points blancs de cette figure ont été montrés aux participants.

où chaque point est tiré d'une distribution invisible. Le but de l'observateur était de déduire si la movenne de la distribution se trouvait à gauche ou à droite du centre de l'écran de l'ordinateur. Notez que la meilleure supposition est de signaler si le centre du nuage de points était à gauche ou à droite. Dans chacun des essais, nous avons manipulé la distance de la distribution par rapport au centre (c'est-à-dire la force du stimulus), le nombre de points dessinés (c'est-à-dire la quantité d'information) et l'étendue de la distribution (c'est-à-dire la qualité de l'information). La plupart des décisions étaient faciles (c'est-à-dire qu'elles étaient correctes à plus de 90 %). La confiance a été évaluée en demandant après chaque deux décisions gauche-droite, si l'observateur se sentait plus confiant dans son premier ou deuxième choix (Mamassian, 2020). Nous avons ensuite ajusté et comparé douze modèles potentiels de confiance avec les données comportementales. Il y avait sept modèles de probabilité, qui supposaient que l'observateur calculait la probabilité d'être correct compte tenu du stimulus et de son choix, quatre modèles de force de preuve, qui échelonnaient inversement la confiance avec la distance entre le centre du nuage de points et le centre de l'écran, et un seul modèle heuristique. Dans le modèle heuristique, les estimations de la force du stimulus, de la quantité d'information et de la qualité de l'information ont été combinées de manière idiosyncrasique en fonction de la mesure dans laquelle l'observateur pensait que chacun de ces facteurs affectait sa performance dans la décision gauchedroite. Ceci est différent de tous les autres modèles, où la quantité et la qualité de l'information sont combinées pour estimer l'incertitude sensorielle totale.

La comparaison quantitative des modèles a révélé que le modèle heuristique correspondait le mieux aux réponses de confiance de l'observateur au niveau du groupe. En d'autres termes, les observateurs ne combinent pas les indices visuels de l'étalement des points et du nombre de points dans une estimation de l'incertitude, mais évaluent l'apparence du stimulus par rapport à ces deux caractéristiques indépendamment pour estimer la difficulté de la décision. La question se pose alors de savoir s'ils traitent de la même manière l'indice de quantité et l'indice de qualité lorsqu'ils décident de leur confiance. **Figure 2** illustre l'importance accordée à chaque indice pour décider de la confiance. La majorité des

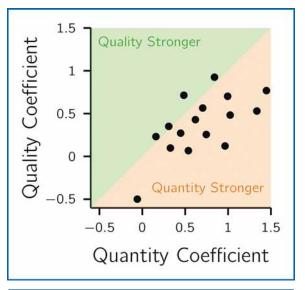


Fig. 2 : Comparaison des coefficients du modèle pour les prédicteurs Quantité et Qualité. La couleur de fond indique le prédicteur de confiance le plus fort. Les points représentent les coefficients d'un seul observateur.

participants ont accordé plus de poids à l'indice quantitatif (points de données dans la région ombragée en orange), ce qui indique que les observateurs étaient plus sensibles à la quantité de preuves présentées, sous forme de points, qu'à la qualité de ces informations, dans l'étendue du nuage de points.

Cette expérience montre comment les humains peuvent utiliser les aspects de l'apparence d'un stimulus pour évaluer l'exactitude d'une décision perceptive. Les observateurs n'ont pas combiné les deux indices visuels dans un calcul de l'incertitude sensorielle, comme le font les modèles de confiance les plus courants (par exemple, Sanders et al., 2016; Adler & Ma, 2018). Bien que d'autres aient également souligné comment les modèles heuristiques, où l'observateur identifie des indices utiles spécifigues à la tâche à accomplir, peuvent parfois surpasser les modèles basés sur l'incertitude (par exemple, Bertana et al., 2021). Dans le cas de notre tâche, nous avons utilisé des décisions perceptives faciles parce que les modèles étaient les plus différents dans leurs prédictions de comportement lorsque l'observateur avait une grande précision. Dans le monde réel, nous prenons des décisions de ce type en permanence. Par exemple, lorsque nous évaluons la fraîcheur d'un sac de laitue et d'un sac d'épinards, les deux peuvent avoir l'air parfaits, mais nous choisissons la laitue avec une plus grande confiance en raison de notre heuristique selon laquelle les épinards flétrissent plus rapidement. En tant que tel, un calcul heuristique peut nous permettre d'éviter des calculs cognitifs coûteux ou d'économiser du temps de délibération (Gigerenzer & Gaissmaier, 2011), en particulier lorsque les enjeux sont faibles, comme pour les décisions faciles. Ainsi, l'apparence peut jouer un rôle clé dans les jugements heuristiques de confiance.

Partie 2

Dans Locke & Mamassian (en préparation), nous avons étudié comment notre sentiment de confiance d'un moment précédent peut influencer la façon dont nous percevons l'apparence d'un stimulus visuel ultérieur sans rapport. Dans tous les essais, nous avons montré à des participants humains un motif de réseau (voir **Fig. 3**), et leur avons demandé de juger de l'orientation des lignes du motif. Dans la tâche de discrimination, l'observateur indiquait si le motif était incliné

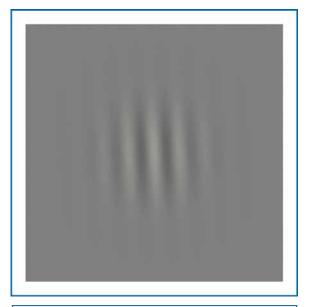


Fig. 3: Exemple de stimulus.

dans le sens des aiguilles d'une montre ou dans le sens inverse par rapport à l'horizontale. Ce jugement binaire était suivi d'un jugement de confiance binaire indiquant s'il avait peu ou beaucoup de confiance dans sa décision de discrimination. Dans la tâche d'estimation, un stimulus incliné autour de l'axe vertical a été échantillonné à partir d'une distribution normale, et l'observateur devait indiquer l'orientation du motif du réseau en utilisant la souris de l'ordinateur. Les deux tâches ont été réalisées avec une séparation de 90° afin de réduire l'influence de l'orientation précédente du stimulus sur l'apparence du stimulus dans la tâche d'estimation (voir Fig. 4). Pour induire une fuite de confiance, nous avons présenté les stimuli en triplets où les deux premiers stimuli nécessitaient un jugement de discrimination, chacun suivi d'un jugement de confiance, puis le troisième stimulus nécessitait un jugement d'estimation. Nous nous attendions à voir une fuite de confiance entre la première et la deuxième décision de discrimination dans le triplet, où une confiance élevée dans la première décision augmenterait la probabilité d'une confiance élevée dans la deuxième décision et vice versa pour une confiance faible. Nous avons ensuite émis l'hypothèse que la confiance dans la deuxième décision de discrimination affecterait l'apparence du motif du réseau aligné verticalement en modifiant la mesure dans laquelle l'observateur se fiait à ses attentes concernant le

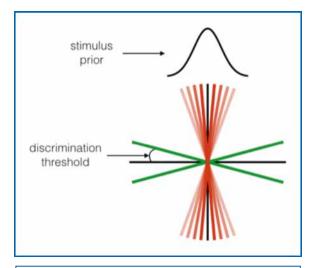


Fig. 4: Orientations des stimuli dans l'expérience. Tâche de discrimination (vert): les stimuli étaient inclinés par rapport à l'horizontale en fonction de leur seuil de discrimination (précision attendue de 71 %). Tâche d'estimation (rouge): les stimuli étaient inclinés par rapport à la verticale par échantillonnage aléatoire à partir d'une distribution normale (c.-à-d., stimulus préalable).

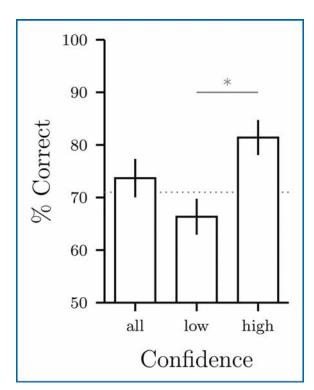


Fig. 5 : Précision de décision de tous les essais combinés et répartis par confiance.

stimulus lorsqu'il le regardait. Après un jugement de faible confiance, l'observateur fera moins confiance à ses sens et l'orientation sera biaisée vers la verticale par le stimulus préalable. Si au contraire il y a une fuite de confiance élevée, ce biais sera considérablement réduit car l'observateur accordera plus de considération aux informations sensorielles entrantes.

Dans la tâche de discrimination, nous avons constaté que les observateurs faisaient des jugements de confiance significatifs. C'est-à-dire que les décisions pour lesquelles ils ont déclaré avoir une confiance élevée avaient une précision significativement plus grande que celles pour lesquelles ils ont déclaré avoir une faible confiance (voir Fig. 5; p < 0.05). Ils présentaient également une fuite de confiance significative entre la première décision de discrimination du triplet et la seconde (c'est-à-dire une fuite intra-essai), 80 % des participants étant significativement plus susceptibles de déclarer une confiance élevée après un jugement précédent de confiance élevée, et 20 % présentant le schéma inverse (voir Fig. 6). Nous avons également constaté une fuite inter-

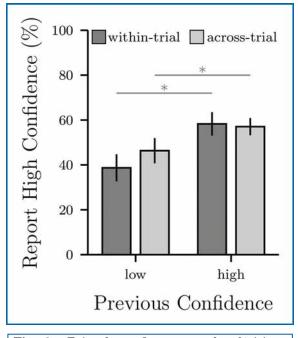


Fig. 6 : Fuite de confiance entre les décisions subséquentes au sein d'un même essai et entre les essais. Les rapports de confiance élevée étaient plus probables après un jugement de confiance élevée précédent et vice versa, conformément au phénomène de fuite de confiance.

essais significative entre la deuxième décision d'un essai et la première décision du triplet suivant (p < 0.05). La fuite de confiance, à la fois dans et entre les essais, a été confirmée statistiquement par participant à l'aide de techniques de régression prenant en compte d'autres facteurs de décision pouvant être liés à la confiance. Cependant, contrairement à notre hypothèse principale, nous n'avons pu trouver aucune preuve que cette fuite de confiance affecte les jugements d'estimation. Le biais d'estimation était effectivement identique après une décision de discrimination à haut ou à bas niveau de confiance (confirmé par un test de permutation non paramétrique). Le comportement d'estimation d'un observateur est illustré à la figure 7. Comme tous les participants, il présente un biais d'estimation répulsif, où l'orientation rapportée est plus inclinée par rapport à la verticale que la véritable orientation du stimulus. Ainsi, nous n'avons pas non plus observé le biais attractif supposé, où l'inclinaison est biaisée vers l'horizontale.

Bien que nous ayons découvert des preuves évidentes de fuite de confiance chez la majorité des participants, nous avons constaté que cela n'avait aucun effet sur l'apparence d'un motif de réseau ultérieur. Ceci est surprenant compte tenu des nombreux éléments liés à la décision qui ont été montrés comme affectant l'apparence. Une étude récente de Gallagher et al. (2022) est arrivée à une conclusion similaire. Bien qu'ils n'aient pas mesuré la confiance ou la fuite de confiance en soi, ils ont montré que l'incertitude du stimulus, qui est corrélée à la confiance, d'un stimulus précédent ne modulait pas le biais d'apparence d'un stimulus ultérieur. Ainsi, nous concluons que les sentiments de confiance antérieurs ne modifient pas l'appa-

rence des perceptions futures. Également contrairement à notre hypothèse, nous n'avons pas observé un biais attractif vers la verticale dans les juge-

ments d'estimation, mais un biais répulsif. Il y a plusieurs explications possibles à ce phénomène. Tout d'abord, les stimuli de discrimination peuvent avoir attiré la réponse d'estimation vers l'horizontale (par exemple, comme dans Gallagher et

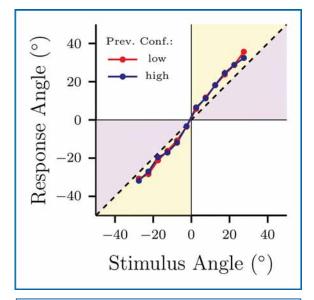


Fig. 7: Comportement de l'estimation moyenne en fonction de la confiance antérieure d'un exemple d'observateur. Les régions cohérentes avec un biais de répulsion (jaune) et un biais d'attraction (violet) sont indiquées. La ligne pointillée représente une estimation sans biais.

al., 2022), bien qu'il soit moins courant d'observer des effets avec une grande séparation angulaire. Une autre possibilité est que la population neuronale est mieux accordée aux directions verticale et horizontale, ce qui peut entraîner un biais répulsif de la lecture dans certaines conditions (Wei & Stocker, 2015).

Conclusions

"Nous avons des preuves préliminaires

d'une relation unidirectionnelle entre la

confiance et l'apparence dans la prise

de décision perceptive."

Les deux études rapportées ici montrent un effet de l'apparence sur la confiance mais pas un effet de la confiance sur l'apparence. L'apparence peut influencer notre sentiment de confiance lorsque nous extrayons des indices visuels pour juger heuristiquement de la confiance. Nous

avons constaté que la quantité d'informations sensorielles était un indice plus important que la qualité des informations sensorielles. Alors

que notre sentiment de confiance est stabilisé par le phénomène de fuite de confiance, nous n'avons pas trouvé de preuve que ce phénomène affecte l'apparence des caractéristiques visuelles. Ainsi, nous avons des preuves préliminaires d'une relation unidirectionnelle entre la confiance et l'apparence dans la prise de décision perceptive.

Remerciements

Je suis très reconnaissante du soutien généreux de la Fondation Fyssen dans le financement de cette recherche. Ce travail n'aurait pas été possible sans les discussions stimulantes, les conseils et le soutien du Dr Pascal Mamassian et du Dr Michael Landy. Enfin, je tiens à souligner l'aide de Damaris Buetel dans la collecte des données détaillées dans la partie 1, et tous les participants qui ont donné de leur temps pour la science.

Bibliographie

- Adler, W. T., & Ma, W. J. (2018). Comparing Bayesian and non-Bayesian accounts of human confidence reports. PLOS Computational Biology, 14(11), e1006572.
- Ais, J., Zylberberg, A., Barttfeld, P., & Sigman, M. (2016). Individual consistency in the accuracy and distribution of confidence judgments. Cognition, 146, 377–386.
- Bertana, A., Chetverikov, A., Bergen, R. S. van, Ling, S., & Jehee, J. F. M. (2021). Dual strategies in human confidence judgments. Journal of Vision, 21(5), 21–21.
- Fleming, S. M., & Daw, N. D. (2017). Self-Evaluation of Decision-Making: A General Bayesian Framework for Metacognitive Computation. Psychological Review, 124(1), 91–114.
- Gallagher, G. K., & Benton, C. P. (2022). Stimulus uncertainty predicts serial dependence in orientation judgements. Journal of Vision, 22(1), 6.
- Gigerenzer, G., & Gaissmaier, W. (2011). Heuristic Decision Making. Annual Review of Psychology, 62(1), 451–482.
- Girshick, A. R., Landy, M. S., & Simoncelli, E. P. (2011). Cardinal rules: Visual orientation perception reflects knowledge of environmental statistics. Nature Neuroscience, 14(7), 926–932.
- Jazayeri, M., & Movshon, J. A. (2006). Optimal representation of sensory information by neural populations. Nature Neuroscience, 9(5), 690–696.
- Jazayeri, M., & Movshon, J. A. (2007). A new perceptual illusion reveals mechanisms of sensory decoding. Nature, 446(7138), 912–915.

- Locke, S. M., Gaffin-Cahn, E., Hosseinizaveh, N., Mamassian, P., & Landy, M. S. (2020). Priors and payoffs in confidence judgments. Attention, Perception, & Psychophysics, 82(6), 3158-3175.
- Locke, S.M., Landy, M.S., & Mamassian, P. (2022) Suprathreshold perceptual decisions constrain models of confidence. PLoS Computational Biology, 18(7): e1010318.
- Locke, S. M. & Mamassian, P. (2022) The lack of transfer of confidence to appearance. (In preparation).
- Mamassian, P. (2020). Confidence Forced-Choice and Other Metaperceptual Tasks. Perception, 49(6), 616–635.
- Maniscalco, B., & Lau, H. (2012). A signal detection theoretic approach for estimating metacognitive sensitivity from confidence ratings. Consciousness and Cognition, 21(1), 422-430.
- Pouget, A., Drugowitsch, J., & Kepecs, A. (2016). Confidence and certainty: Distinct probabilistic quantities for different goals. Nature Neuroscience, 19(3), 366–374.
- Qiu, C., Luu, L., & Stocker, A. A. (2020). Benefits of commitment in hierarchical inference. Psychological Review, 127(4), 622–639.
- Rahnev, D., Koizumi, A., McCurdy, L. Y., D'Esposito, M., & Lau, H. (2015). Confidence Leak in Perceptual Decision Making. Psychological Science, 26(11), 1664–1680.
- Sanders, J. I., Hangya, B., & Kepecs, A. (2016). Signatures of a Statistical Computation in the Human Sense of Confidence. Neuron, 90(3), 499-506.
- Stocker, A. A., & Simoncelli, E. P. (2007). A Bayesian Model of Conditioned Perception. Advances in Neural Information Processing Systems, 2007, 1409–1416.
- Thompson, P., & Burr, D. (2009). Visual aftereffects. Current Biology, 19(1), R11-R14.
- van den Berg, R., Zylberberg, A., Kiani, R., Shadlen, M. N., & Wolpert, D. M. (2016). Confidence Is the Bridge between Multi-stage Decisions. Current Biology, 26(23), 3157-3168.
- Wei, X. X., & Stocker, A. A. (2015). A Bayesian observer model constrained by efficient coding can explain "anti-Bayesian" percepts. Nature Neuroscience, 18(10), 1509–1517.

Introduction

e process sensory information with apparent ease. example, identifying the apple amongst the oranges, inspecting the fruit for blemishes, and avoiding the less desirable parts when eating. Yet, our perceptual abilities depend on complex inference process carried out in the brain. We take noisy estimates of stimuli from our environment, which are usually high dimensional and time varying, and combine that with past knowledge or experience to make the best guess about the world around us. The complexity of perceptual inference is particularly evident in two types of judgements: 1) estimation of stimulus properties, where we report how a stimulus appears to us, and 2) assessments of confidence in perceptual decisions.

Appearance is the subjective estimate of perceptual feature, such as the angle of straight line. Many factors limit or bias the accuracy of our estimation, meaning that we are often more wrong than right in judging appearance. An inescapable factor is that the neurons encoding the stimulus are both inherently noisy. However, they are also biased. In the long term, our past experience shapes neural populations to dedicate more neurons to what is more prevalent in the environment (e.g., more horizontal or vertical lines than oblique lines; Jazayeri & Movshon, 2006; Girshick et al., 2011), leading to a range of estimation biases (Wei & Stocker, 2015). In the short term, the appearance of the current stimulus can be influenced by previous stimuli (Thompson & Burr, 2009; Gallagher et al., 2022), other distracting stimuli presented concurrently (Baldassi et al., 2006), or even a discrimination judgement about the current stimulus (Jazaveri & Movshon, 2007; Stocker & Simoncelli, 2008). It has been proposed that we have such biases in perceptual appearance to suit the regularities of the environment (Girshick et al., 2011) or protect against memory decay (Qiu et al., 2020), making us much better decision-makers in the long run at the expense of momentary accuracy.

Perceptual confidence, on the other hand, is a subjective judgement about the quality of a perceptual decision, such as the probability of being correct about the direction of motion (Pouget et al., 2016). There is substantial evidence to sug-

gest confidence is not just a secondary measurement of uncertainty, but a complex calculation that is subject to additional neural noise from further neural processing (Maniscalco & Lau, 2012; Fleming & Daw, 2017). And, like perceptual appearance, is marred by biases (Ais et al., 2016) and is influenced from past events (Rahnev et al., 2015). In the artificial laboratory environment, these factors hamper our ability to match our sense of confidence to our true performance. Yet, there is compelling reasons to think that decisionmaking in the real world could be enhanced by biases. For example, if one stimulus is more likely than another, it is rational to have more confidence when reporting this stimulus (Locke et al., 2020). Also, having current confidence influence future decision-making can make confidence more temporally stable, as per the confidence leak phenomenon (Rahnev et al., 2015), and efficient (van den Berg et al., 2016).

The degree to which appearance and confidence interact is an active topic of investigation. On the one hand, there are the numerous perceptual illusions where we feel very certain in our incorrect interpretations, yet despite knowing the trick, we persist in perceiving the illusion with strong confidence. At the other extreme is research into computational models of perceptual confidence, which uncover the algorithms behind how the stimulus—as we perceive it—is subjected to scrutiny. That is, we ask ourselves, just how likely does the representation of the stimulus in our mind match the ground truth of objective reality. Here we report on the results of two experiments investigating the interaction between visual appearance and confidence from a more computational perspective. In the first study, we examined how the appearance of a stimulus could give visual cues to the quantity and quality of sensory information and therefore affect the observer's confidence in their decision. In the second study, we investigated how the confidence in previous decisions could persist via confidence leak to affect the appearance of a current stimulus.

Part 1

In Locke, Landy, & Mamassian (2022), our goal was to investigate models of confidence that describe how human participants combine visual cues of information quantity and quality to make perceptual decisions and judge confidence. We

presented dot-cloud stimuli (see Fig. 1), where each dot was drawn from an invisible distribution, to human observers. The goal of the observer was to infer if the mean of the distribution was to the left or right of the computer screen centre. Note that the best guess is to report if the centre of the dot cloud was to the left or right. In each of the trials, we manipulated the distance of the distribution from the centre (i.e., stimulus strength), the number of dots drawn (i.e., information quantity), and the spread of the distribution (i.e., information quality). Most of the decisions were easy (i.e., >90% correct). Confidence was assessed by asking after every two left-right decisions, if the observer felt more confident in their first or second choice (Mamassian, 2020). We then fit and compared twelve potential models of confidence with the behavioural data. There were seven Probability models, that assumed the observer computed the probability of being correct given the stimulus and their choice. four Evidence-Strength models, that inversely scaled confidence with the distance between the dot-cloud centre and screen centre, and a single Heuristic model. In the Heuristic model, estimates of the stimulus strength, information

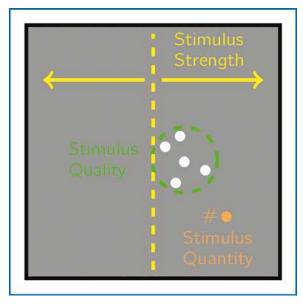


Fig. 1: Example of a dot-cloud stimulus on the computer screen. Decision difficulty was manipulated via 1) the stimulus distance from the vertical centre (stimulus strength), 2) the number of dots drawn (quantity), and 3) spread of the dots (quality). Only the white dots in this figure were shown to the participants.

quantity, and information quality were combined idiosyncratically according to how much the observer thought each of these factors affected their performance in the left-right decision. This is unlike all the other models, where information quantity and quality are combined to estimate total sensory uncertainty.

The quantitative model comparison revealed that the Heuristic model best fit the observer's confidence responses at the group level. That is. the observers do not combine the visual cues of dot-spread and number of dots into an uncertainty estimate, but instead evaluated the appearance of the stimulus with regards to these two features independently to estimate decision difficulty. The question then arises whether they treated the quantity cue and the quality cue as equal when deciding their confidence. Fig. 2 illustrates how strongly they consider each cue when deciding confidence. The majority of participants gave stronger weight the the quantity cue (data points in the orange-shaded region), indicating that the observers were more sensitive to the amount of evidence presented, in the form of dots, than the quality of that information, in the spread of the dot cloud.

This experiment shows how humans can use aspects of a stimulus' appearance to appraise the accuracy of a perceptual decision. Observers did

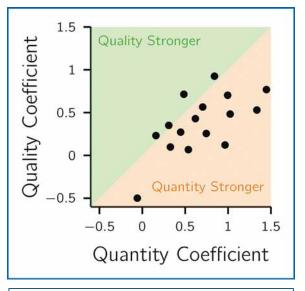


Fig. 2: Comparing the model coefficients for the Quantity versus Quality predictors. Shading indicates the stronger predictor of confidence. Dots represent the coefficients of a single observer.

not combine the two visual cues in a computation of sensory uncertainty as per the most common models of confidence (e.g., Sanders et al., 2016; Adler & Ma, 2018). Though others have also highlighted how Heuristic models, where the observer identifies useful cues specific to the task at hand, can sometimes outcompete the uncertainty-based models (e.g., Bertana et al., 2021). In the case of our task, we used easy perceptual decisions because the models were most different in their predictions of behaviour when the observer had high accuracy. In the real world, we make decisions like this all the time. For example, when assessing the freshness of a bag of lettuce and a bag of spinach, both might look fine but we choose the lettuce with higher confidence because of our heuristic that spinach wilts faster. As such, a heuristic computation can allow us to avoid costly cognitive computations or save on deliberation time (Gigerenzer & Gaissmaier, 2011), especially when the stakes are low like for easy decisions. Thus, appearance can be key in heuristic judgements of confidence.

Part 2

In Locke & Mamassian (in preparation), we investigated how our sense of confidence from a previous moment can influence how we perceive the appearance of a subsequent, unrelated visual stimulus. In all trials, we showed human participants a grating pattern (see **Fig. 3**), and asked

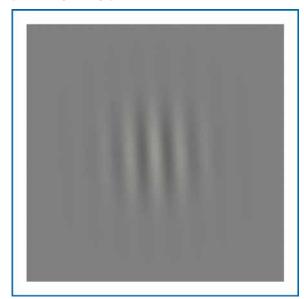


Fig. 3: Example stimulus pattern.

them to make judgements about the orientation of the lines in the pattern. In the discrimination task, the observer reported if the pattern was tilted clockwise or counterclockwise relative to horizontal. This binary judgement was followed by a binary confidence judgement of whether they had low or high confidence in their discrimination decision. In the estimation task, a stimulus tilted around the vertical axis was sampled from a normal distribution, and the observer had to report the orientation of the grating pattern using the computer mouse. The two tasks were conducted with a 90° separation to reduce the previous stimulus orientation influencing the appearance of the stimulus in the estimation task (see Fig. 4). To induce a confidence leak, we presented stimuli in triplets where the first two stimuli required a discrimination judgement, each followed by a confidence judgement, and then the third stimulus required an estimation judgement. We expected to see a confidence leak between the first and second discrimination decision in the triplet, where high confidence in the first decision would increase the probability of high confidence in the second decision and vice versa for low confidence. We then hypothesised the confidence the second discrimination decision would affect the appearance of the vertically-

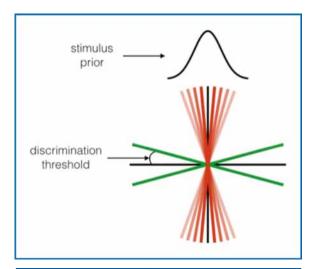


Fig. 4: Stimulus orientations in the experiment. Discrimination task (green): stimuli were tilted relative to horizontal according to their discrimination threshold (expected accuracy of 71%). Estimation task (red): stimuli were tilted relative to vertical by randomly sampling from a normal distribution (i.e., stimulus prior).

aligned grating pattern by changing how much the observer relied on their expectations about the stimulus when viewing it. Following a low confidence judgement, the observer will trust their senses less and the orientation will be biased towards vertical by the stimulus prior. If instead there is a leak of high confidence, this bias will be significantly reduced because the observer will give more consideration to the incoming sensory information.

In the discrimination task, we found that observers made meaningful confidence judgements. That is, decisions for which they reported high confidence had a significantly greater accuracy than those they reported having low confidence (see **Fig. 5**; p < 0.05). They also had a significant confidence leak between the first discrimination decision in the triplet and the second (i.e., a within-trial leak), with 80% of participants significantly more likely to report high confidence after a previous high-confidence judgement, and 20% showing the opposite pattern (see **Fig. 6**). We also found a significant across-trial leak between the second decision in one trial

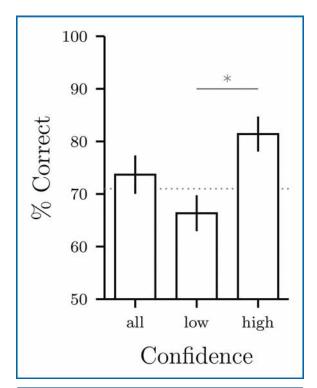


Fig. 5: Decision accuracy of all trials combined and split by confidence.

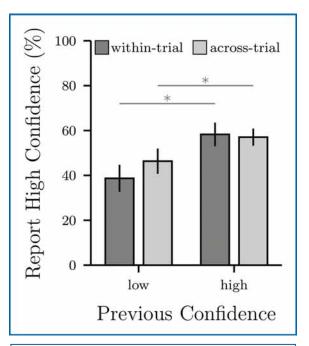


Fig. 6: Confidence leak between subsequent decisions within and across trials. High confidence reports were more likely after a previous high confidence judgement and vice versa consistent with the confidence leak phenomenon.

and the first decision of the subsequent triplet (p < 0.05). Confidence leak, both within and across trials, was confirmed statistically perparticipant using regression techniques that took into account other decision factors that could relate to confidence. However, contrary to our main hypothesis, we could not find any evidence of this confidence leak affecting the estimation judgements. The estimation bias was effectively identical following a high- or lowconfidence discrimination decision (confirmed with a non-parametric permutation test). The estimation behaviour of an example observer is shown in Fig 7. Like all participants, they have a repulsive estimation bias, where the reported orientation is tilted further from vertical than the true stimulus orientation. Thus, we also did not observe the hypothesised attractive bias, where the tilt is biased towards horizontal.

Despite uncovering clear evidence of confidence leak in the majority of participants, we found that this had no affect on the appearance of a subsequent grating pattern. This was surprising considering the many decision-related

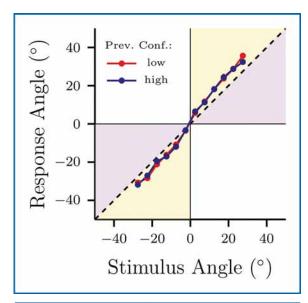


Fig. 7: Mean estimation behaviour according to previous confidence of an example observer. Regions consistent with a repulsion bias (yellow) and attraction bias (purple) are shown. The dashed line represents unbiased estimation.

elements that have been shown to affect appearance. A recent study by Gallagher et al. (2022) came to a similar conclusion. While they didn't measure confidence or confidence leak themselves, they showed that the stimulus uncer-

unidirectional

decision-making."

tainty, which is correlated with confidence, of a previous stimulus did not modulate the bias in the appearance of a subsequent stimu-

lus. Thus, we conclude that previous feelings of confidence do not alter the appearance of future perceptions. Also contrary to our hypothesis, we did not see an attractive bias towards vertical in the estimation judgements, but a repulsive bias.

There are several possible explanations for this phenomenon. First, the discrimination stimuli may have attracted the estimation response towards the horizontal (e.g., like in Gallagher et al., 2022), though it is less common to see effects with large angular separation. Another possibility is that the neural population is better tuned to vertical and horizontal directions, which can cause the read-out to have a repulsive bias under some conditions (Wei & Stocker, 2015).

Conclusions

Taken together, the two studies reported here show an affect of appearance on confidence but not an affect of confidence on appearance. Appearance can influence our sense of confidence when we extract visual cues to heuristically judge confidence. We found that the quantity of sensory information was a more salient cue than the quality of sensory information. While our sense of confidence is stabilised by the confidence-leak phenomenon, we did not find evidence that it affects the appearance of visual features. Thus, we have preliminary evidence of a unidirectional relationship between confidence and appearance in perceptual decision-making.

Acknowledgements

relationship between

"We have preliminary evidence of a

confidence and appearance in perceptual

I am very grateful for the generous support of the Fyssen Foundation in funding this research.

> This work would not have been possible without the stimulating discussions, guidance, and support of Dr. Pascal Mamassian and Dr. Michael

Landy. Lastly, I would like to acknowledge the assistance of Damaris Buetel in the collection of the data detailed in Part 1, and all the participants who volunteered their time for science.

Comment étudier les apprentissages implicites et explicites chez les animaux ?

Raphaëlle MALASSIS

Postdoctorante, Laboratoire de Sciences Cognitives et Psycholinguistique, Ecole Normale Supérieure, Paris, France.

Résumé

Deux grandes formes d'apprentissage peuvent être distinguées en psychologie humaine : l'apprentissage implicite, donnant lieu à des connaissances non-conscientes, et l'apprentissage explicite, qui donne lieu à des connaissances conscientes. L'hypothèse d'une distinction similaire chez d'autres espèces n'a été que peu explorée à ce jour. Dans cet article, nous décrivons des méthodes de référence employées chez l'humain pour sonder le caractère conscient ou non du résultat d'un apprentissage, dans un cadre bien précis : l'apprentissage de séquences. Nous résumons également les travaux expérimentaux réalisés dans le cadre d'une bourse postdoctorale de la fondation Fyssen pour adapter ces méthodes aux singes et aux enfants, afin de mieux comprendre l'histoire évolutive et développementale de ces deux grandes formes d'apprentissage.

Mots clés

Cognition animale, primates, apprentissage, conscience, développement

How to study implicit and explicit learning in animals?

Abstract

Psychology of human learning distinguishes implicit learning, the acquisition of nonconscious knowledge, and explicit learning, leading to conscious knowledge. The hypothesis of a similar distinction between implicit and explicit forms of learning in other species has been largely overlooked so far. In this paper, we describe some of the reference methods used to probe the conscious vs. nonconscious status of knowledge in humans, in a specific case: sequence learning. We then summarize the experimental work carried out as part of a Fyssen Foundation postdoctoral fellowship to adapt these methods to monkeys and children, in order to better understand the evolutionary and developmental history of these two major forms of learning.

Keywords

Animal cognition, primates, learning, consciousness, development

Introduction

'apprentissage implicite est un type d'apprentissage qui s'effectue sans intention d'apprendre et sans avoir conscience que l'on apprend. Il donne lieu à des connaissances auxquelles on ne peut accéder consciemment et décrire. A l'inverse, l'apprentissage explicite est un type d'apprentissage dans lequel on est conscient d'apprendre quelque-chose et en avons éventuellement l'intention. Il donne lieu à des connais-

sances conscientes que nous pouvons décrire verbalement. Plus de cinquante ans de recherches ont démontré que l'humain peut s'engager dans ces deux types d'apprentissage (Cleeremans et al., 2019; Reber, 1967). Le jeune enfant peut ainsi apprendre à parler dans sa langue maternelle sans avoir à décortiquer les catégories grammaticales auxquelles appartiennent les mots qu'il emploie et à se référer aux règles qui gouvernent leur organisation dans une phrase. Ce phénomène se retrouve également

chez l'adulte. Nous comprenons et prononcons continuellement des phrases que nous savons être grammaticalement correctes, et pour autant la plupart d'entre nous seraient bien incapables de décrire les règles que nous employons. Notre acquisition et notre usage de notre langue maternelle, dans bien des cas, illustre ainsi de nombreuses propriétés des connaissances implicites : nous l'avons apprise par la simple exposition et pratique répétée, et pouvons en faire usage quotidien relativement peu coûteux en ressources cognitives, sans avoir à penser aux règles que nous employons, et sans pouvoir les décrire si l'on nous le demandait. Un bon exemple d'apprentissage cette fois-ci explicite, contrastant avec le précédent, est le cas de l'apprentis-

sage d'une langue étrangère à l'école. On y dispense un enseignement formel des règles grammaticales de cette langue, nous sommes bien

"Cette distinction entre apprentissages implicite et explicite est-elle spécifique à l'espèce humaine ? Ou la retrouve-ton chez d'autres espèces ?"

conscients que l'apprentissage de ces règes est l'objectif de notre présence en cours, et avons généralement l'intention d'apprendre celles-ci. Le résultat de cet apprentissage est ensuite évalué à l'aide d'interrogations dans lesquelles il nous est précisément demandé de rapporter quelles sont les règles grammaticales gouvernant les énoncés. Cette distinction entre apprentissage implicite et explicite ne se retrouve pas seulement dans le langage, mais touche une grande diversité d'apprentissages et de situations. La navigation spatiale en est un autre exemple. Les trajets que nous avons effectués en tant que simple passager, occupé à discuter avec le conducteur ou plongés dans nos pensées, peuvent être l'occasion d'un apprentissage implicite: sans conscience ni intention d'apprendre, et avec notre attention et nos autres ressources cognitives occupées à autre chose, nous nous avérons pourtant bien souvent capables, lorsque le jour vient de prendre le volant à notre tour. d'effectuer correctement ces trajets. Nous aurions pourtant été bien incapable de le décrire précisément à un tiers. A l'inverse, face à un trajet nouveau ou peu familier, et sans GPS à notre disposition, il peut être nécessaire de s'engager dans un apprentissage plus explicite :

nous allons mémoriser les indications qui nous sont données, éventuellement se les répéter ou les noter pour nous aider.

Qu'en est-il des autres animaux ? Cette distinction entre apprentissages implicite et explicite est-elle spécifique à l'espèce humaine ? Où la retrouve-ton chez d'autres espèces ? Et si oui, lesquelles : seulement chez nos plus proches cousins primates, ou chez de nombreuses espèces ? Dans le premier cas, cela suggérerait qu'elle serait apparue récemment au cours de l'évolution ; dans le second cas, cela suggérerait que pouvoir s'engager dans des apprentissages implicites ou explicites selon leur pertinence dans une situation donnée serait une capacité apparue relativement tôt, ou plusieurs fois, au

cours de l'évolution. Dans la littérature, l'hypothèse la plus communément proposée est que l'apprentissage implicite est apparu plus préco-

cement au cours de l'évolution que l'apprentissage explicite (Reber, 1993). Mais les études manquent pour pouvoir tester cette hypothèse, et surtout documenter plus précisément leur rôle respectif dans la cognition d'autres espèces que l'espèce humaine.

Plusieurs champs de recherche sur la cognition animale ont révélé l'existence de distinctions proches : à l'instar des humains, de nombreux animaux, notamment les rats, oiseaux et primates, possèdent une mémoire « procédurale », la mémoire des savoir-faire, mais également une mémoire dite « déclarative », permettant notamment de retenir des événements précis dans leur détail (par exemple, que tel jour, telle pièce de nourriture était disponible à tel endroit; Clayton et al., 2003; Manns & Eichenbaum, 2006; Squire, 1992). Les circuits neuronaux sur lesquels reposent ces deux types de mémoire sont distincts, et bien connus à présent. Il a également été démontré que ces mêmes espèces pouvaient, certaines conditions expérimentales, émettre des jugements métacognitifs, c'est-à-dire des jugements sur leur propre processus cognitifs. Et ainsi, choisir par exemple d'éviter de répondre à un test s'ils jugent leur souvenir de l'image qu'ils avaient à mémoriser trop incertain pour parvenir à la reconnaitre (Hampton, 2009; Hampton et al., 2020). Cette capacité suggère au moins un certain degré de représentation consciente de l'image en question, et peut-être de leur propre confiance, comme nous le verrons plus loin. L'apprentissage implicite et explicite de catégories a également été bien étudié chez les primates (p. ex. Smith et al., 2012). Dans cet article, nous présentons un autre cadre théorique: la distinction entre l'apprentissage implicite et l'apprentissage explicite de séquences, qui fournit à la fois des outils conceptuels et méthodologiques pour tester directement si le résultat d'un apprentissage est conscient ou non.

Pour commencer, il s'agit de définir de manière opérationnelle la conscience qui nous intéresse ici. Nous présentons ensuite une série de méthodes pour la sonder, chez l'humain et chez d'autres espèces. Puis nous concluons en évoquant les perspectives théoriques de cette approche.

La conscience d'accès

Les philosophes de l'esprit ont distingués deux grands significations du terme « conscience » à ne pas confondre (Block, 1995). L'une, appelée conscience phénoménale (phenomenalconsciousness), désigne l'ensemble des expériences subjectives vécues par un individu. Ou, « l'effet que cela fait » d'être cet individu. Cette acception renvoie donc à l'ensemble des sensations, perceptions, émotions positives et négatives, contenus mentaux constituant cet individu. La conscience phénoménale a été proposée comme étant fondamentalement inaccessible à la science comme à notre propre entendement : nous aurions beau étudier tout ce que nous pouvons du système d'écholocation de la chauvesouris, il ne nous serait jamais possible de nous figurer, ou de ressentir, « l'effet que cela fait d'être une chauve-souris », i.e. l'expérience phénoménale de cette chauve-souris (Nagel, 1974). Les développements récents des recherches sur la conscience chez les animaux s'attachent néanmoins à essayer de déterminer, chez différentes espèces, si celle-ci vivent ou non des expériences subjectives, et de quels types. Cette littérature emploie pour référer à la conscience phénoménale le terme de « sentience » (dont il n'existe pas de traduction exacte en français, mais qui se rapprocherait de « sensibilité »). Elle cherche notamment à déterminer si des espèces phylogénétiquement éloignées de l'humain et possédant un système nerveux assez différent, tels que des poissons, insectes, ou encore des céphalopodes (ex, poulpes) ou crustacés (ex, crabes), sont « sentients », et en particulier s'ils font l'expériences de ressentis négatifs, tels que la douleur ; avec les nombreux enjeux éthiques que cela peut impliquer quant à nos pratiques et réglementations (Birch, 2022 ; Browning & Birch, 2022).

La conscience phénoménale est à distinguer de conscience d'accès (access-consciousness, Block, 1995), qui est celle à laquelle nous nous intéressons dans cet article. Elle renvoie à un sous-ensemble des expériences phénoménales d'un individu, caractérisées par le fait qu'elles constituent non pas seulement des expériences ressenties mais des représentations mentales, qui ont certaines propriétés fonctionnelles : elles sont accessibles et utilisables pour tout un ensemble d'opérations cognitives. Les représentations conscientes accessibles (ci-après, représentations conscientes) peuvent ainsi être remémorées ultérieurement, utilisées dans une chaîne de raisonnement ou de planification, dans le contrôle de l'action, ou encore dans la communication de nos contenus mentaux à autrui via le langage. Un exemple : ne refaites pas la dernière action que vous venez d'effectuer. Si vous êtes conscients que vous venez de soupirer, renifler, ou de vous gratter, vous serez capables de vous le rappeler, de ne pas le refaire, éventuellement de réfléchir aux situations dans lesquelles ce comportement se manifeste et planifier des stratégies à mettre en place pour ne pas le réitérer. Si en revanche vous n'êtes pas conscient d'avoir effectué cette action en particulier, il vous sera impossible de répondre à l'injonction de ne pas la refaire. Vous referez cette action, automatiquement et inconsciemment, et ne pourrez ni y penser ni en parler. Pourtant, vous avez vécu l'expérience de ce moment. Mais vous n'y avez pas accès. Ce sont les représentations mentales de ce type qui nous intéressent ici chez les animaux : déterminer, lorsqu'il a appris quelquechose, si l'individu en a formé une représentation accessible à la conscience. Ou si, au contraire, cette connaissance nouvellement acquise est non-consciente. Et les propriétés fonctionnelles distinguant les représentations conscientes de celles non-conscientes sont autant d'indicateurs pouvant nous permettre de les départager.

Une remarque sur une autre acception du terme de « conscience », à laquelle nous ne référons pas ici : la conscience de soi (selfconsciousness). Avoir une représentation consciente de soi-même, dire « je » pour y référer, et pouvoir y penser, se revoir dans le passé et se projeter dans l'avenir, constitue un autre sousensemble expériences conscientes. Lorsque l'on entend « conscience animale », c'est souvent cette acception là qui nous vient l'esprit. Elle a été étudiée par exemple à travers la reconnaissance de soi dans un miroir (Gallup, 1977; Gallup et al., 2011). Les études sur la métacognition et les méta-représentations peuvent également nous informer sur la possibilité ou non d'un individu à se représenter consciemment ses propres états cognitifs, et éventuellement de se les représenter en tant que tels (Carruthers, 2021; Smith, 2009). À ce propos : la littérature sur l'apprentissage implicite/explicite offre un cadre suffisamment ouvert pour aborder également cette question. Mais ce qui nous intéresse en premier lieu ici, c'est de déterminer si l'individu a formé une représentation consciente de ce qu'il a appris, et non s'il a une représentation consciente de luimême (Figure 1). C'est donc là-dessus que nous nous focalisons dans les sections suivantes.

Les méthodes pour sonder la conscience d'accès

Comment savoir si un animal a conscience de ce qu'il a appris? Traditionnellement, le langage est considéré comme la voie royale pour accéder représentations mentales conscientes d'autrui. Dans le cadre d'une étude, nous pouvons soumettre les participants à un apprentissage, puis leur demander de restituer ce qu'ils ont appris en le décrivant verbalement. Ça a été la première méthode employée dans la littérature sur l'apprentissage implicite-explicite (Curran & Keele, 1993; Reber, 1967). Les participants dont le comportement démontre qu'ils ont appris quelque-chose mais qui ne peuvent rien en dire sont ainsi diagnostiqués comme ayant appris implicitement. Tandis que ceux qui peuvent décrire verbalement l'ensemble de ce qu'ils ont appris sont diagnostiqués comme ayant appris explicitement. Cette méthode n'est toutefois pas idéale (Newell & Shanks, 2014; Shanks & St John, 1994). Imaginons le cas d'un participant ayant conscience de ce qu'il a appris, qui peut y penser, le revisualiser même, mais ne trouve pas les mots pour le décrire ? Ou encore, qui n'en est pas certain et préfère dire qu'il ne sait pas ? Il sera conclu, à tort, que ce participant a appris implicitement. Le problème que poserait le fait d'utiliser le rapport verbal comme seul critère pour évaluer le caractère conscient ou non d'une représentation est encore plus saillant si l'on s'intéresse à des participants non-verbaux. On ne pourrait par exemple étudier le développement des capacités d'apprentissage implicite et explicite que chez des enfants, dont les compétences verbales sont suffisamment développées pour s'assurer à la fois qu'ils comprennent les questions qui leurs sont posées, et qu'ils peuvent l'ensemble des représentations conscientes acquises au cours de cet apprentissage - soit à un âge assez tardif. Nous n'aurions aucun accès aux étapes antérieures du développement de ces capacités. De même, nous n'aurions aucun moyen de les étudier chez les autres animaux.

Heureusement, le rapport verbal n'est pas la seule mesure employée. Nous l'avons vu plus haut, les représentations accès-conscientes ont pour spécificité d'être utilisables pour un ensemble d'opérations cognitives. Dont la verbalisation, mais pas seulement. Ces opérations cognitives sont ainsi autant de tests utilisables en principe pour sonder le caractère conscient ou non d'une représentation : si le participant est capable d'effectuer un ensemble d'opérations cognitives donné, alors on pourra en principe inférer que les connaissances acquises sont conscientes. La littérature sur l'apprentissage implicite/explicite s'est jusqu'à présent essentiellement focalisée sur trois opérations, outre la verbalisation : le rappel, le contrôle cognitif, et le jugement métacognitif (Destrebecgz & Peigneux, 2005; Seth et al., 2008). Ces tests ne reposant pas nécessairement sur des réponses verbales, ils pourraient s'avérer appropriés pour sonder les représentations conscientes ou non chez les autres espèces également. Avant de présenter quelques-uns de ces tests, examinons l'un des paradigmes expérimentaux les plus utilisés dans la littérature sur l'apprentissage implicite/explicite: l'apprentissage de séquences.

Paradigme expérimental : apprentissage de séquences

Les recherches sur l'apprentissage implicite/ explicite sont issues d'un champ d'étude qui

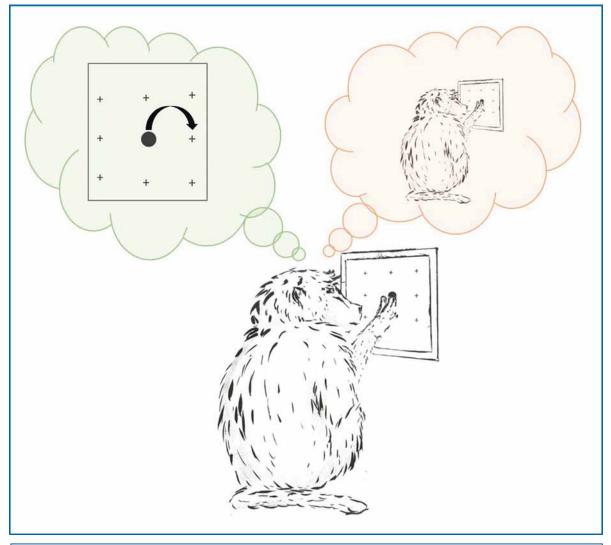


Figure 1. Illustration de deux types d'acceptions du mot conscience, chez un babouin travaillant sur un écran tactile. En vert à gauche, illustration du phénomène qui nous intéresse dans cet article : la formation d'une représentation consciente de la régularité apprise (dans ce cas, le babouin aurait appris que toucher ce point le fait se déplacer vers la droite). En rouge à droite, illustration de la conscience de soi : se représenter soit même, comme étant en train d'effectuer cette tâche, voir comme étant en train d'apprendre.

s'intéresse à la manière dont nous apprenons des régularités statistiques de l'environnement par simple exposition à celles-ci (Reber, 1967, 1993; Saffran et al., 1996). On en revient à l'exemple développé plus haut : comment le petit enfant apprend à prédire l'ordre des mots dans une phrase via son immersion dans le bain langagier de sa/ses langue(s) maternelle(s)? Pour tenter de répondre à des questions de ce type, les expériences menées reposent essentiellement sur des expériences d'apprentissage de séquences. Ces

séquences sont formées à partir d'éléments arbitraires, dépourvus de sens. Il s'agira de lettres, de formes géométriques, de sons, dont le sens n'importe pas, ce qui permet de s'intéresser aux capacités de traitement grammatical (le traitement de l'organisation, de l'ordre et de la structure des éléments dans séquence) indépendamment du traitement sémantique (le traitement du sens).

Le principe expérimental est le suivant: l'expérience débute par une phase d'exposition à des

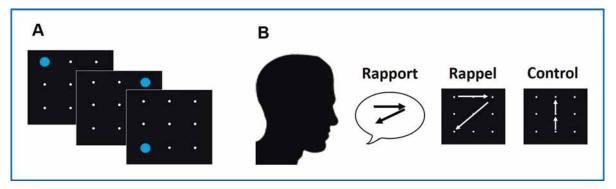


Figure 2. A. Illustration du principe de la tâche de suivi de cible, ou tâche de temps de réponse sériel. B. Illustration de trois tests employés chez l'humain pour tester l'accès conscient à la séquence apprise : description verbale de la séquence (rapport), reproduction de la séquence sur un écran vide (rappel), et reproduction ainsi qu'évitement de la reproduction de la séquence (contrôle).

régularités séquentielles. Un paradigme de référence pour cette phase est une tâche de suivi de cible, ou tâche de temps de réponse sériel (serial reaction time task, Nissen & Bullemer, 1987). Dans cette tâche, les participants doivent toucher une cible qui se déplace sur un écran (Figure 2A). Ces déplacements ne sont pas aléatoires, mais suivent certaines régularités. L'apprentissage de ces régularités se manifeste par une accélération des réponses à mesure que les participants parviennent à prédire l'emplacement de la prochaine cible. Ces régularités peuvent être simples : par exemple, apprendre qu'une séquence commencant en haut à gauche ira ensuite en haut à droite, puis terminera en bas à gauche ; et ce systématiquement (séquence déterministe). Ou encore. qu'elle finira soit en bas à gauche, soit en bas à droite, avec une probabilité de 50 % (séquence probabiliste). On peut également tester l'apprentissage de régularités plus abstraites : on parle alors de grammaires artificielles. Dans ce dernier cas, on détermine un ensemble de règles (i.e. une grammaire), et l'on examine si les participants sont capables de les apprendre via l'exposition à une série de séquences générées à partir de ces règles. Par exemple : abba, acbbca, GyzhhzyG, 1#66#1. Ces quatre séquences, bien que formées à partir d'unités différentes, ont en commun d'avoir été générées par une grammaire en miroir : les deux moitiés de la séquence sont le miroir l'une de l'autre.

Les capacités d'apprentissage de régularités séquentielles sont bien étudiées chez les animaux non-humains (Malassis, 2018; Petkov & Cate, 2020; Santolin & Saffran, 2018; Wilson et al., 2017). Ces travaux, menés dans le cadre des recherches sur l'évolution du langage, visent à mieux comprendre quels sont les mécanismes d'apprentissage de séquences et de grammaires que nous partageons avec d'autres espèces, et quels sont ceux qui pourraient être spécifiques à l'espèce humaine. Ce, notamment dans le but d'expliquer la grande créativité du langage humain (ou sa productivité, c'est-à-dire, la capacité que nous donnent les règles grammaticales du langage de former une infinité de phrases à partir du nombre, considérable mais limité, de mots que comprend une langue donnée). Ces recherches sur l'évolution du langage et des capacités de traitement grammaticales emploient ainsi des paradigmes d'apprentissage de régularités séquentielles comme la tâche de temps de réponse sériel. Elles ont mis en évidence que diverses espèces de mammifères et d'oiseaux sont capables d'apprendre de nombreux types de régularités séquentielles, dont certaines que l'on pensait accessibles à l'espèce humaine seulement (e.g. grammaires en miroir, Jiang et al., 2018; Malassis et al., 2020). Nous savons ainsi de mieux en mieux quelles sont les régularités que ces espèces peuvent apprendre. Mais comment les apprennent-elles? Apprennent-ils ces régularités implicitement, ou explicitement? Ou encore l'un ou l'autre, selon la situation, comme c'est le cas chez l'humain? Coupler le paradigme d'apprentissage de séquences avec les tests que nous allons à présent décrire pourra à terme nous éclairer sur ces questions.

Tests de rappel et de contrôle

Un premier type de test couramment utilisé dans la littérature consiste à examiner la possibilité pour le participant de se rappeler les régularités apprises, en leur absence. Suite à la phase d'apprentissage des séquences, les participants doivent compléter un test de reconnaissance (i.e. un mélange de séquences identiques et différentes à celles apprises leur sont présentées successivement, qu'ils doivent classifier comme correspondant aux séquences apprises) ou de reproduction (i.e. un écran vide leur est présenté, sur lequel il leur est demandé de reproduire toutes les séquences dont ils peuvent se souvenir, Figure 2B.). Une reconnaissance ou une reproduction correcte des séquences permet, en principe, de conclure à un apprentissage explicite. A l'inverse, lorsque des données indiquent que les participants ont appris les régularités (e.g. accélération des temps de réponse dans la tâche de suivi de cible décrite plus haut), mais que ceux-ci échouent aux tests de reconnaissance ou de reproduction, un apprentissage implicite est en principe mis en évidence (Jiménez et al., 1996). Ces tests sont relativement simples et basés sur des réponses non-verbales, ce qui en fait apriori de bons candidats pour sonder le caractère conscient ou non des régularités apprises chez des animaux.

Dans une étude réalisé dans le cadre d'une bourse postdoctorale de la fondation Fyssen à l'université de St Andrews (Royaume-Unis), nous avons développé une version simplifiée du test de reproduction, plus adaptée aux singes et aux jeunes enfants (Malassis & Seed, 2022 preprint). Dans cette tâche de complétion de séquence, plutôt que de devoir générer des séquences entières sur un écran vide, les participants répondent aux premiers éléments de la séquence comme ils l'ont fait précédemment dans la tâche de suivi de cible sur écran tactile (**Figure 3**). Puis, pour le dernier élément de la séquence, ils doivent faire un choix entre deux cibles s'affichant simultanément : l'une étant présentée à la position habituelle de l'élément (cible correcte), la seconde cible à une autre position (cible incorrecte, dont la position sur l'écran variait d'essai en essai). Aucune instruction ni feedback n'était donné aux participants dans cette tâche. A l'instar de la tâche de reproduction, il était attendu que les participants ayant appris explicitement les séquences et pouvant les retrouver en mémoire choisissent la cible correcte, tandis que ceux les ayant appris implicitement effectuent leur choix au hasard. Dans cette étude, 12 humains adultes, 12 capucins bruns (Sapajus Sp.) hébergés au zoo d'Edimbourg, et 76 enfants âgés de cinq à douze ans ont été testé. Chaque population était scindée en deux sous-groupes, dans lesquels nous avons cherché respectivement à promouvoir un apprentissage explicite vs. un apprentissage implicite des séquences (en mélangeant, dans ce second cas, les séquences à apprendre avec des séquences aléatoires, rendant ces premières plus difficiles à remarquer). Les résultats obtenus montrent que, conformément à nos prédictions, les adultes humains ayant été exposés aux séquences dans la condition cherchant à favoriser l'apprentissage explicite ont choisi la cible correcte dans une large majorité des essais. Tandis que les performances de ceux testés dans la condition cherchant à détériorer l'apprentissage explicite ne situaient que légèrement au-dessus du niveau de la chance. Ces performances étaient particulièrement basses pour les participants dont les réponses à un questionnaire administré à la fin de l'expérience confirmaient qu'ils n'avaient pas pris conscience de la présence de séquences répétées. Les enfants, testés uniquement dans la condition cherchant à favoriser un apprentissage explicite, n'ont pour la plupart pas appris explicitement les séquences d'après leurs rapports verbaux, et ce quelque-soit leur âge. Pourtant, leurs résultats à la tâche de complétion de séquence révèlent une préférence pour les cibles correctes. Les capucins, eux, ont significativement choisi davantage la cible correcte dans les deux conditions. Et ce, alors qu'ils étaient renforcés indépendamment de la cible choisie. Ainsi, la tâche que nous avons développée dans cette étude a permis de détecter chez ces singes la capacité à reproduire les séquences apprises sans qu'ils aient été entraînés spécifiquement pour le faire. Mais cette étude met également en lumière la principale limite de l'utilisation des tests de reconnaissance ou de reproduction pour sonder les apprentissages implicites et explicites. Il est difficile de trancher en faveur de l'un ou l'autre. car une préférence pour les séquences connues est en réalité également observée dans une certaine mesure dans le cas d'un apprentissage implicite, comme l'illustre notre étude : les adultes et les enfants qui, d'après leurs rapports verbaux, n'avaient pas appris explicitement les séquences ont tout de même obtenu des performances tendant à être légèrement au-dessus du niveau de la chance. Sans avoir besoin de se

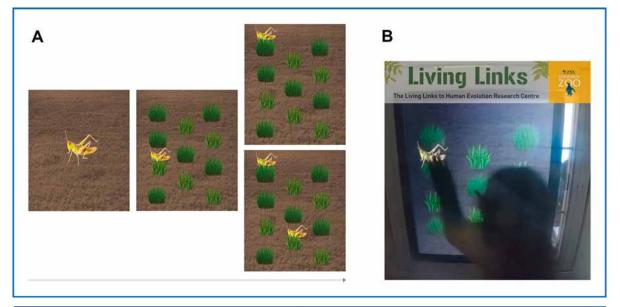


Figure 3. A. Représentation du déroulé d'un essai dans les deux tâches employées dans l'étude de Malassis & Seed (2022 preprint). Les participants doivent toucher un point de fixation pour débuter l'essai. Ils doivent ensuite toucher la première cible de la séquence. Dans la tâche de suivi de cible (haut), ils doivent ensuite simplement toucher la seconde cible. Effectuer cette tâche de manière répétée permet au participant d'apprendre la séquence. Les participants effectuent ensuite la tâche de complétion de séquence, dans laquelle les deux premières étapes de l'essai sont similaire à la tâche précédente, tandis que la dernière étape implique un choix à faire (bas) : toucher la cible habituelle, ou toucher l'autre cible apparaissant simultanément à l'écran. B. Photographie d'un singe capucin brun effectuant la tâche de suivi de cible sur un écran tactile.

rappeler les séquences ni même d'avoir remarqué consciemment leur présence, par simple effet de familiarité ou par tendance automatique et inconsciente à reproduire les mêmes mouvements moteurs que ceux effectués de manière répétée au cours de la phase d'apprentissage des séquences, on peut réussir dans une certaine mesure ces tests.

Le second test le plus couramment employé dans cette littérature permet de remédier à ce problème, en examinant la capacité des participants à contrôler l'expression des connaissances acquises en fonction de ce qui leur est demandé. Ce test est effectué sur le principe de la Procédure de Dissociation de Processus, méthode de référence pour départager la contribution des processus automatiques, inconscients, de ceux contrôlés, conscients, à la performance dans une tâche (Jacoby, 1991; Yonelinas & Jacoby, 2012). Il s'agit de contraster, dans une tâche de reproduction de séquences par exemple, deux conditions : l'une dans laquelle il est demandé aux participants de reproduire les séquences apprises, et l'autre dans laquelle il leur est demandé de produire toute séquence, sauf celles qu'ils ont apprises (Destrebecqz & Cleeremans, 2001). Un apprentissage explicite des séquences permet de passer ce test, en se montrant capable à la fois de reproduire et de ne pas reproduire les séquences. Tandis que dans le cas d'un apprentissage implicite, les participants auront bien tendance, à leur insu, à reproduire les séquences mais ne parviendront pas à ne pas les reproduire. Dans nos travaux actuels, nous adaptons ce test pour le rendre utilisable chez les primates nonhumains.

Conclusion

Nous avons décrit un ensemble de méthodes qui pourraient rendre possible l'étude de l'apprentissage implicite et explicite de séquences de manière comparée, à travers les espèces, et non plus seulement chez l'humain, comme cela a été largement le cas jusqu'à présent. Les perspectives qu'offre l'étude comparée des apprentissages implicites et explicites sont multiples, tant du point de vue d'une meilleure compréhension de la conscience que de celle de la cognition animale. En étudiant chez quelles espèces on retrouve une dissociation entre apprentissages implicite et explicite, il nous sera permis de commencer à retracer leur histoire

évolutive. En examinant également les contextes dans lesquels ces espèces se basent préférentiellement sur l'un ou l'autre de ces deux types d'apprentissage, il nous sera également possible d'émettre de nouvelles hypothèses quant à leurs fonctions. Autrement dit : de mieux comprendre quand, comment et pourquoi ont émergé ces deux grandes formes d'apprentissage, implicite et explicite, au cours de l'évolution.

Remerciements

Je remercie la Fondation Fyssen de m'avoir accordée une bourse post-doctorale afin d'initier ces recherches. Je tiens à remercier en particulier le conseil d'administration, ainsi que Louise Wastin, pour leur aide et leur accompagnement tout au long de ce postdoctorat et par la suite. Je remercie également le Professeur Amanda M. Seed pour son encadrement, l'université de St Andrews, la Royal Zoological Society of Scotland (RZSS) et l'ensemble des personnels du Zoo d'Edimbourg pour leur aide.

Bibliographie

- Birch, J. (2022). The search for invertebrate consciousness. *Noûs*, 56(1), 133-153. https://doi.org/10.1111/nous.12351
- Block, N. (1995). On a confusion about a function of consciousness. *Behavioral and Brain Sciences*, 18(2), 227-287. https://doi.org/10.1017/S0140525X00038188
- Browning, H., & Birch, J. (2022). Animal sentience. *Philosophy Compass*, 17(5). https://doi.org/10.1111/phc3.12822
- Carruthers, P. (2021). Explicit Nonconceptual Metacognition. *Philosophical Studies*, 178(7), 2337-2356. https://doi.org/10.1007/s11098-020-01557-1
- Clayton, N. S., Bussey, T. J., & Dickinson, A. (2003). Can animals recall the past and plan for the future? *Nature Reviews Neuroscience*, 4(8), Article 8. https://doi.org/10.1038/nrn1180
- Cleeremans, A., Allakhverdov, V., & Kuvaldina, M. (2019). *Implicit Learning: 50 Years On*. Routledge.
- Curran, T., & Keele, S. W. (1993). Attentional and nonattentional forms of sequence learning. Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 19(1), 189-202. https://doi.org/10.1037/0278-7393.19.1.189

- Destrebecqz, A., & Cleeremans, A. (2001). Can sequence learning be implicit? New evidence with the process dissociation procedure. *Psychonomic Bulletin & Review*, 8(2), 343-350. https://doi.org/10.3758/BF03196171
- Destrebecqz, A., & Peigneux, P. (2005). Methods for studying unconscious learning. In *Progress in Brain Research* (Vol. 150, p. 69-80). Elsevier. https://doi.org/10.1016/S0079-6123(05)50006-2
- Gallup, G. G. (1977). Self recognition in primates: A comparative approach to the bidirectional properties of consciousness. *American Psychologist*, 32, 329-338. https://doi.org/10.1037/0003-066X.32.5.329
- Gallup, G. G., Anderson, J. R., & Platek, S. M. (2011). Self-recognition. In *The Oxford handbook of the self* (p. 80-110). Oxford University Press.
- Hampton, R. R. (2009). Multiple demonstrations of metacognition in nonhumans: Converging evidence or multiple mechanisms? *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 4, 17-28.
- Hampton, R. R., Engelberg, J. W. M., & Brady, R. J. (2020). Explicit memory and cognition in monkeys. *Neuropsychologia*, 138, 107326. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2019.107326
- Jacoby, L. L. (1991). A process dissociation framework: Separating automatic from intentional uses of memory. *Journal of Memory and Language*, 30(5), 513-541. https://doi.org/10.1016/0749-596X(91)90025-F
- Jiang, X., Long, T., Cao, W., Li, J., Dehaene, S., & Wang, L. (2018). Production of Supraregular Spatial Sequences by Macaque Monkeys. *Current Biology*, 28(12), 1851-1859.e4. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.04.047
- Jiménez, L., Méndez, C., & Cleeremans, A. (1996). Comparing direct and indirect measures of sequence learning. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 22(4), 948-969. http://dx.doi.org/10.1037/0278-7393.22.4.948
- Malassis, R. (2018). Apprentissage de dépendances non-adjacentes et traitement de grammaires supra-régulières chez le babouin et l'humain [These de doctorat, Aix-Marseille]. http://www.theses.fr/2018AIXM0134

- Malassis, R., Dehaene, S., & Fagot, J. (2020). Baboons (Papio papio) Process a Context-Free but Not a Context-Sensitive Grammar. *Scientific Reports*, 10(1), Article 1. https://doi.org/10.1038/s41598-020-64244-5
- Malassis, R., & Seed, A. (2022). Do they know or just do it? Investigating implicit and explicit sequence learning by capuchin monkeys, human adults and children. PsyArXiv. https://doi.org/10.31234/osf.io/vquz5
- Manns, J. R., & Eichenbaum, H. (2006). Evolution of declarative memory. *Hippocampus*, 16(9), 795-808. https://doi.org/10.1002/hipo.20205
- Nagel, T. (1974). What Is It Like to Be a Bat? The Philosophical Review, 83(4), 435-450. https://doi.org/10.2307/2183914
- Newell, B. R., & Shanks, D. R. (2014). Unconscious influences on decision making: A critical review. *Behavioral and Brain Sciences*, 37(1), 1-19. https://doi.org/10.1017/S0140525X12003214
- Nissen, M. J., & Bullemer, P. (1987). Attentional requirements of learning: Evidence from performance measures. *Cognitive Psychology*, 19(1), 1-32. https://doi.org/10.1016/0010-0285(87)90002-8
- Petkov, C. I., & Cate, C. ten. (2020). Structured Sequence Learning: Animal Abilities, Cognitive Operations, and Language Evolution. *Topics in Cognitive Science*, 12(3), 828-842. https://doi.org/10.1111/tops.12444
- Reber, A. S. (1967). Implicit learning of artificial grammars. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 6(6), 855-863. https://doi.org/10.1016/S0022-5371(67)80149-X
- Reber, A. S. (1993). Implicit Learning and Tacit Knowledge: An Essay on the Cognitive Unconscious (Reprint). Oxford University Press.
- Santolin, C., & Saffran, J. R. (2018). Constraints on Statistical Learning Across Species. *Trends in Cognitive Sciences*, 22(1), 52-63. https://doi.org/10.1016/j.tics.2017.10.003
- Seth, A. K., Dienes, Z., Cleeremans, A., Overgaard, M., & Pessoa, L. (2008). Measuring consciousness: Relating behavioural and neurophysiological approaches. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(8), 314-321. https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.04.008

- Shanks, D. R., & St John, M. F. (1994). Characteristics of dissociable human learning systems. *Behavioral and Brain Sciences*, 17(3), 367-395. https://doi.org/10.1017/S0140525X00035032
- Smith, J. D. (2009). The study of animal metacognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 13(9), 389-396. https://doi.org/10.1016/j.tics.2009.06.009
- Smith, J. D., Berg, M. E., Cook, R. G., Murphy, M. S., Crossley, M. J., Boomer, J., Spiering, B., Beran, M. J., Church, B. A., Ashby, F. G., & Grace, R. C. (2012). Implicit and explicit categorization: A tale of four species. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 36(10), 2355-2369. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2012.09.003
- Squire, L. R. (1992). Memory and the hippocampus: A synthesis from findings with rats, monkeys, and humans. *Psychological Review*, 99(2), 195-231. https://doi.org/10.1037/0033-295X.99.2.195
- Wilson, B., Marslen-Wilson, W. D., & Petkov, C. I. (2017). Conserved Sequence Processing in Primate Frontal Cortex. *Trends in Neurosciences*, 40(2), 72-82. https://doi.org/10.1016/j.tins.2016.11.004
- Yonelinas, A. P., & Jacoby, L. L. (2012). The process-dissociation approach two decades later: Convergence, boundary conditions, and new directions. *Memory & Cognition*, 40(5), 663-680. https://doi.org/10.3758/s13421-012-0205-5

Introduction

mplicit learning is a type of learning that takes place without the intention to learn and without being aware that one is learning. It results in knowledge that cannot be consciously accessed and described. In contrast, explicit learning is a type of learning in which one is aware of learning something and possibly intends to learn it. It results in conscious knowledge that we can describe verbally. More than fifty years of research has shown that humans can engage in both types of learning (Cleeremans et al., 2019; Reber, 1967). The young child can learn to speak in his or her mother tongue without having to unravel the grammatical categories to which the words he or she uses belong and without having to refer to the rules that govern their organization in a sentence. This phenomenon also occurs in adults. We continually understand and speak sentences that we know to be grammatically correct, yet most of us would be unable to describe the rules we use. Our acquisition and use of our mother tongue, in many cases, thus illustrates many of the properties of implicit knowledge: we have learned it by simple repeated exposure and practice, and can make relatively inexpensive daily use of it in terms of cognitive resources, without having to think about the rules we use, and without being able to describe them if asked. A good example of explicit learning, in contrast to the previous one, is the case of learning a foreign language in school. We are formally taught the

grammatical rules of the language, we are aware that learning these rules is the purpose of our presence in the class, and we usually intend to

"Is this distinction between implicit and explicit learning specific to the human species? Or is it present in other species?"

learn them. The result of this learning is then assessed by means of questions in which we are specifically asked to report on the grammatical rules governing the utterances. This distinction between implicit and explicit learning is not only found in language, but affects a wide variety of learning and situations. Spatial navigation is another example. The journeys we have made as a mere passenger, busy chatting with the driver or immersed in our thoughts, can be the occasion for implicit learning: without awareness or intention to learn, and with our attention and other cognitive resources occupied with other things, we often turn out to be able to make these journeys correctly the day we take the wheel ourselves. We would not have been able to describe it accurately to a third party. Conversely, when faced with a new or unfamiliar route, and without a GPS at our disposal, it may be necessary to engage in more explicit learning: we will memorize the directions given to us, possibly repeating them to ourselves or taking notes to help us.

What about other animals? Is this distinction between implicit and explicit learning specific to the human species? Or is it present in other species? And if so, which ones: only in our closest primate cousins, or in many species? In the first case, this would suggest that it appeared recently

in the course of evolution; in the second case, it would suggest that being able to engage in implicit or explicit learning according to its relevance in a given situation would be an ability that appeared relatively early, or several times, in the course of evolution. In the literature, the most commonly proposed hypothesis is that implicit learning appeared earlier in the evolutionary process than explicit learning (Reber, 1993). However, there is a lack of studies to test this hypothesis, and especially to document more precisely their respective roles in the cognition of species other than humans.

Several fields of research on animal cognition have revealed the existence of similar distinctions: like humans, many animals, notably rats,

> birds and primates, possess a 'procedural'

memory, the memory of skills, but also a so-called 'declarative'

memory, which

allows them to remember specific events in detail (for example, that such piece of food was available at such and place on such day; Clayton et al. 2003; Manns & Eichenbaum, 2006; Squire, 1992). The neural circuits that underlie these two types of memory are distinct and are now well known. It has also been shown that these same species can, under certain experimental conditions, make metacognitive judgements, i.e. judgements about their own cognitive processes. For example, they may choose to avoid taking a test if they feel that their memory of the image they were asked to memorise is too uncertain to recognise it (Hampton, 2009; Hampton et al., 2020). This ability suggests at least some degree of conscious representation of the image in question, and possibly of their own confidence. Implicit and explicit category learning have also been well studied in primates (e.g. Smith et al., 2012). In this paper, we present another theoretical framework: the distinction between implicit and explicit sequence learning, which provides both conceptual and methodological tools to directly assess whether the outcome of learning is conscious or not.

Firstly, we need to define in an operational way the consciousness that interests us here. We then present a series of methods for probing it, in humans and in other species. We then conclude by discussing the theoretical perspectives of this approach.

Access consciousness

Philosophers of mind have distinguished two main meanings of the term "consciousness" that must not be confused (Block, 1995). One, called phenomenal-consciousness, refers to the subjective experience of an individual: the set of sensations, perceptions, positive and negative emotions, and mental contents experienced by this individual. Phenomenal consciousness has been proposed as being fundamentally inaccessible to science as well as to our own understanding: no matter how much we might study the bat's echolocation system, it would never be possible for us to imagine, or feel, "what it is like to be a bat", i.e. the phenomenal experience of this bat (Nagel, 1974). Recent developments in research on consciousness in animals, however, have focused on trying to determine whether or not different species have subjective experiences, and of what type. This literature mostly uses the term 'sentience' and refers to phenomenal consciousness. In particular, it seeks to determine whether species that are phylogenetically distant from humans and have quite different nervous systems, such as fish, insects, cephalopods (e.g. octopus) or crustaceans (e.g. crabs), are sentient, and in particular whether they experience negative feelings, such as pain, with major ethical implications (Birch, 2022; Browning & Birch, 2022).

Phenomenal consciousness is to be distinguished from access-consciousness (Block, 1995), the one we are interested in in this article. It can be seen as a subset of an individual's experiences, characterized by the fact that they constitute not only felt experiences but mental representations which have certain functional properties: they are accessible and usable for a whole range of cognitive operations. The representations access conscious (hereafter, conscious representations) can thus be recalled later, used in a chain of reasoning or planning, in the control of action, or in the communication of our mental contents to others via language. An example: don't repeat the last action you just performed. If you are aware that you have just sighed, sniffed, or scratched, you will be able to remember it, not to do it again,

and possibly to reflect on the situations in which this behaviour occurs and plan strategies to avoid doing it again. If, on the other hand, you are not aware that you have done that particular action, it will be impossible for you to respond to the injunction not to do it again. You will automatically and unconsciously repeat the action and will not be able to think or talk about it. Yet you have experienced that moment. But you do not have access to it. It is mental representations of this kind that interest us here in animals: to determine, when they have learned something, whether the individual has formed a representation of it that is accessible to consciousness. Or whether, on the contrary, this newly acquired knowledge is non-conscious. And the functional properties that distinguish conscious from nonconscious representations are indicators that allow us to distinguish between them.

A remark on another meaning of the term "consciousness", to which we do not refer here: self-consciousness. Having a conscious representation of oneself, saying "I" to refer to it, and being able to think about it, to see oneself in the past and to project oneself into the future, constitutes another subset of conscious experiences. When we hear the term 'animal consciousness', this is often what comes to mind. It has been studied, for example, through testing the recognition of oneself in a mirror (Gallup, 1977; Gallup et al., 2011). Studies of metacognition and meta-representations can also inform us about whether or not an individual think about its own thinking. More precisely, whether they can consciously represent their own cognitive states, possibly as such (Carruthers, 2021; Smith, 2009). Actually, the literature on implicit/explicit learning provides a sufficiently open framework to address this component of consciousness as well. But what we are primarily interested in here, is whether the individual has formed a conscious representation of what they have learned, not whether they have a conscious representation of themselves (Figure 1). That's what we'll be focusing on in the following sections.

Methods for probing access consciousness

How do we know if an animal is aware of what it has learned? Traditionally, language is considered the key to accessing the conscious mental representations of others. In a study, we can subject participants to learning and then ask

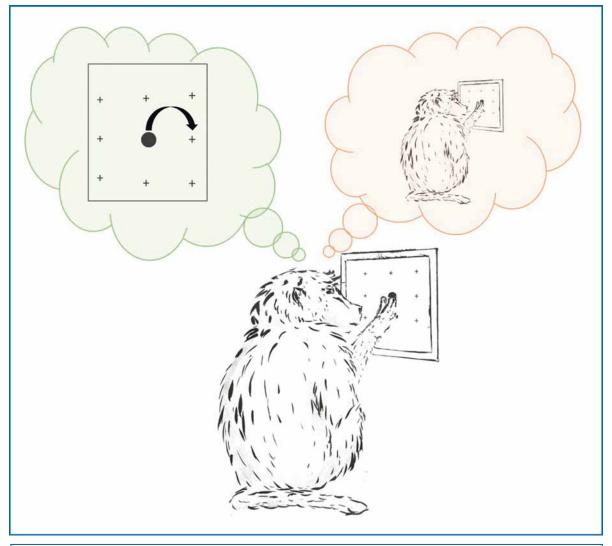


Figure 1. Illustration of two meanings of the word "consciousness", by a baboon working on a touchscreen. In green on the left, illustration of the phenomenon that is the target of this article: forming an access-conscious representation of a learned regularity. Here, the baboon would have learned that after touching this dot, the dot will move on the right. In red on the right, illustration of self-consciousness represent oneself as being performing this task, and possibly as being learning.

them to report what they have learned by describing it verbally. This was the first method used in the implicit/explicit learning literature (Curran & Keele, 1993; Reber, 1967). Participants whose behaviour shows that they have learned something but who cannot say anything about it are thus diagnosed as having learned implicitly. Those who can verbally describe what they have learned are diagnosed as having learned explicitly. However, this method is not ideal (Newell & Shanks, 2014; Shanks & St John, 1994). Imagine a participant who is aware of what they have

learned, can think about it, even revisit it, but cannot find the words to describe it? Or who is not sure and prefers to say that they does not know? It will be concluded, wrongly, that this participant has learned implicitly. The problem with using the verbal report as the sole criterion for assessing the conscious or unconscious nature of a representation is even more salient when dealing with non-verbal participants. For example, we could only study the development of implicit and explicit learning skills in children whose verbal skills are sufficiently developed to ensure

that they both understand the questions they are asked, and can express the full range of conscious representations acquired in the course of that learning – that is, at a fairly late age. We would have no access to the earlier stages of the development of these capacities. Nor would we have any way of studying them in other animals.

Fortunately, verbal reporting is not the only measure used. As we have seen above, accessconscious representations are specific in that they can be used for a range of cognitive operations. This includes, but is not limited to, verbalisation. These cognitive operations are thus tests that can be used in principle to probe the conscious or non-conscious nature of a representation: if the participant is capable of performing a given set of cognitive operations, then it can be inferred in principle that the knowledge acquired is conscious. The literature on implicit/explicit learning has so far focused mainly on three operations, apart from verbalisation: recall, cognitive control, and metacognitive judgement (Destrebecqz & Peigneux, 2005; Seth et al., 2008). As these tests do not necessarily rely on verbal responses, they are appropriate for probing conscious and non-conscious representations in other species as well. Before reviewing some of these tests, let us consider one of the most widely used experimental paradigm in the implicit/explicit learning literature: sequence learning.

Experimental paradigm: learning sequences

Research on implicit/explicit learning has grown out of a field of study which is concerned with how we learn statistical regularities from the environment by mere exposure (Reber, 1967, 1993; Saffran et al., 1996). This brings us back to the example developed above: how does the young child learn to predict the order of words in a sentence through immersion in their linguistic environment? In an attempt to answer questions of this kind, the experiments carried out are essentially based on sequence learning experiments. These sequences are formed from arbitrary, meaningless elements. They are letters, geometric shapes, sounds, the meaning of which does not matter, which makes it possible to focus on studying grammatical processing (the processing of the organisation, order and structure of elements within a sequence) independently of semantic processing (the processing of meaning).

The experimental principle is as follows: the experiment begins with a phase of exposure to sequential regularities. A reference paradigm for this phase is a target tracking task, or *serial* reaction time task, Nissen & Bullemer, 1987). In this task, participants are asked to touch a moving target on a screen (Figure 2A). These movements are not random, but follow certain regularities. The learning of these regularities manifests itself in an acceleration of responses as participants become able to predict the location of the next target. These regularities can be simple: for example, learning that a sequence that starts at the top left will then moves to the top right and then ends at the bottom left; and that it will do so consistently (deterministic sequence). Or that it will end either at the bottom left or at the bottom right, with a 50% probability (probabilistic sequence). It is also possible to test the learning of more abstract regularities: this is called artificial grammars. In the latter case, a set of rules (i.e. a grammar) is determined, and it is examined whether the participants are capable of learning them via exposure to a series of sequences generated from these rules. For example: abba, acbbca, GyzhhzyG, 1#66#1. These four sequences, although formed from different units, have in common that they were generated by a mirror grammar: the two halves of the sequence mirror each other.

The ability to learn sequential patterns is well studied in non-human animals (Malassis, 2018; Petkov & Cate, 2020; Santolin & Saffran, 2018; Wilson et al., 2017). This work, carried out in the context of language evolution research, aims to better understand which sequence and grammar learning mechanisms we share with other species, and which ones might be specific to the human species. This is particularly the case in order to explain the great creativity of human language (or its productivity, i.e. the capacity that the grammatical rules of language give us to form an infinite number of sentences from the considerable but limited number of words in a given language). This research on the evolution of language and grammatical processing abilities thus employs sequential regularity learning paradigms such as the serial response time task. They

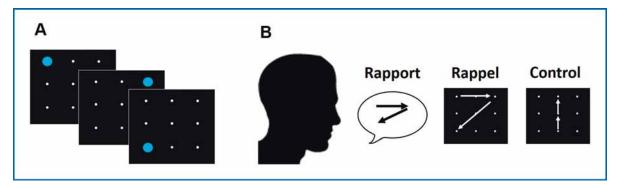


Figure 2. A. Illustration of the principle of the target tracking task, or serial response time task. **B.** Illustration of three tests used in humans to test conscious access to the learned sequence: verbal description of the sequence (report), reproduction of the sequence on a blank screen (recall), reproduction and avoidance of reproduction of the sequence (control).

have shown that various species of mammals and birds are capable of learning many types of sequential regularities, including some that were thought to be accessible only to humans (e.g. mirror grammars, Jiang et al., 2018; Malassis et al., 2020). We thus know more and more about the regularities that these species can learn. But how do they learn them? Do they learn these patterns implicitly, or explicitly? Or one or the other, depending on the situation, as is the case with humans? Coupling the sequence learning paradigm with the tests described below may eventually shed some light on these questions.

Recall and control tests

A first type of test commonly used in the literature consists in examining the possibility for the participant to recall the learned regularities, in their absence. Following the sequence learning phase, participants must complete a recognition test (i.e. a mixture of sequences identical and different to those learned are presented to them in succession, which they must classify as corresponding to the learned sequences) or a reproduction test (i.e. they are presented with a blank screen, on which they are asked to reproduce all the sequences they can remember, Figure 2B). Correct recognition or reproduction of the sequences is, in principle, an indication of explicit learning. Conversely, when there is evidence that participants have learned the patterns (e.g. faster response times in the target tracking task described above), but they fail the recognition or reproduction tests, implicit learning is in principle demonstrated (Jiménez et al., 1996). These tests are relatively simple and based on non-verbal responses, which makes them a priori good candidates for probing the conscious or unconscious nature of learned regularities in animals.

In a study carried out thank to a Fyssen Foundation postdoctoral fellowship at St Andrews University (UK), we developed a simplified version of the reproduction test, aimed at being more adapted to test monkeys and young children (Malassis & Seed, 2022 preprint). In this sequence completion task, rather than having to generate entire sequences on a blank screen, participants respond to the first few elements of the sequence as they did previously in the Serial Reaction Time task (Figure 3). Then, for the last item in the sequence, they had to choose between two simultaneously displayed targets: one presented at the usual position of the item (correct target), the second target at another position (incorrect target, whose position on the screen varied from trial to trial). No instructions or feedback were given to participants in this task. As in the reproduction task, participants who had learned the sequences explicitly and could retrieve them from memory were expected to choose the correct target, while those who had learned them implicitly were expected to make their choice randomly. In this study, 12 adult humans, 12 brown capuchins (Sapajus Sp.) housed at Edinburgh Zoo, and 76 children aged five to twelve years were tested. Each population was split into two subgroups, in which we sought to promote explicit vs. implicit learning of the sequences (in the latter case mixing the sequences to be learned with random sequences, making the sequences to be learned more difficult

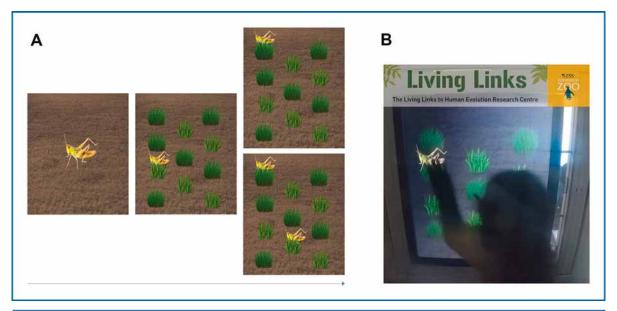


Figure 3. A. Representation of the flow of a trial in the two tasks used in the Malassis & Seed study (2022 preprint). Participants must touch a fixation point to start the trial. They must then touch the first target in the sequence. In the target tracking task (top), they then simply touch the second target. Performing this task repeatedly allows the participant to learn the sequence. Participants then perform the sequence completion task, in which the first two stages of the trial are similar to the previous task, while the last stage involves a choice to be made (bottom): touch the usual target, or touch the other target appearing simultaneously on the screen. **B.** Picture of a brown capuchin monkey performing the target tracking task on a touch screen.

to notice). The results obtained show that, in line with our predictions, human adults who were exposed to the sequences in the condition promoting explicit learning chose the correct target in a large majority of trials. In contrast, the performance of those tested in the condition promoting implicit learning was only slightly above chance. This performance was particularly low for participants whose responses to a questionnaire administered at the end of the experiment confirmed that they were not aware of the presence of repeated sequences. The children, despite being only tested in the explicit learning condition, were very few to report the repeated sequences. However, their performance on the sequence completion task showed a slight preference for correct targets. The capuchins were significantly more likely to choose the correct target in both conditions. This was despite the fact that they were reinforced regardless of the target chosen. Thus, the task we developed in this study detected the ability of these monkeys to reproduce learned sequences without being specifically trained to do so. But this study also highlights the main limitation of using recognition or reproduction tests to probe implicit and explicit learning. It is difficult to decide in favour of one or the other, as a preference for known sequences is in fact also observed to some extent in the case of implicit learning, as our study illustrates: adults and children who, according to their verbal reports, had not explicitly learned the sequences still performed slightly above chance. Without the need to remember the sequences or even to have consciously noticed their presence, by simple familiarity or by an automatic and unconscious tendency to reproduce the same motor movements as those repeatedly performed during the sequence learning phase, these tests can be passed to some extent.

The second test most commonly used in this literature addresses this problem by examining the ability of participants to *control* the expression of acquired knowledge in relation to what is asked of them. This test is based on the principle of the Process Dissociation Procedure, a reference method for distinguishing the contribution of automatic, unconscious processes from controlled, conscious ones to performance in a task (Jacoby, 1991; Yonelinas & Jacoby, 2012).

This involves contrasting, in a sequence reproduction task for example, two conditions: one in which participants are asked to reproduce learned sequences, and the other in which they are asked to produce any sequence except those they have learned (Destrebecgz & Cleeremans, 2001). Explicit learning of the sequences allows them to pass this test, by being able to both reproduce and not reproduce the sequences. In the case of implihowever, learning, participants unknowingly tend to reproduce the sequences but will not succeed in not reproducing them. In our current work, we are adapting this test for use with non-human primates.

Conclusion

We have described a set of methods that could make it possible to study implicit and explicit sequence learning with a comparative approach, across species, and not just in humans, as has been mostly the case until now. The prospects offered by the comparative study of implicit and explicit learning are multiple, both from the point of view of a better understanding of consciousness and of animal cognition. By studying which species show a dissociation between implicit and explicit learning, we can begin to trace their evolutionary history. By also examining the contexts in which these species preferentially rely on one or the other of these two types of learning, it would also be possible to put forward new hypotheses regarding their respective functions. In other words: to better understand when, how and why these two forms of learning, implicit and explicit, have emerged in the course of evolution.

Acknowledgments

I would like to thank the Fyssen Foundation for granting me a postdoctoral grant to initiate this research. I would like to thank in particular the board of directors and Louise Wastin for their help and support throughout this postdoctorate and thereafter. I would also like to thank Professor Amanda M. Seed for her guidance, the University of St Andrews, the Royal Zoological Society of Scotland (RZSS) and all the staff at Edinburgh Zoo for their help.

L'apprentissage humain est guidé par des représentations intuitives de l'informativité

Olivier MASCARO

Chargé de Recherche CNRS, Integrative Neuroscience and Cognition Center, Université Paris Cité, CNRS, F-75006 Paris, France

Résumé

Obtenir des informations utiles est crucial pour tout système cognitif. Ce besoin peut être satisfait en évaluant l'informativité des données dans l'environnement. Cet article détaille comment des représentations de l'informativité guident l'apprentissage dès le plus jeune âge. Les enfants planifient leurs comportements d'apprentissage en anticipant les gains informationnels futurs de leurs actions. Ils interprètent les signaux communicatifs nouveaux en supposant que leurs interlocuteurs sont informatifs, et ils déterminent les besoins informationnels d'autrui en utilisant des représentations simplifiées du savoir. La capacité à évaluer l'informativité des données joue un rôle clef dans le développement cognitif et l'optimisation des apprentissages.

Mots-clés

Développement cognitif, apprentissage, communication, pragmatique

Human learning is guided by intuitive representations of informativeness

Abstract

Obtaining useful information is crucial for any cognitive system. This need can be met by evaluating the informativeness of the data present in the environment. This article details how informativeness representation guides learning from an early age. Two years old children plan their active learning behaviors by anticipating the informational gains that might result from their actions. Young children interpret novel communicative acts by assuming that their interlocutors are sufficiently informative, and they determine the informational needs of others using simplified representations of knowledge. Thus, the ability to evaluate the informativeness of data plays a central role in cognitive development. It helps children optimize their learning behaviors.

Keywords

Cognitive development, learning, communication, pragmatics

es jeunes enfants sont des apprenants hors pair. Pourquoi sont-ils si doués pour acquérir des connaissances ? La plupart des études sur la cognition des enfants se sont concentrées sur des cas où les jeunes humains apprennent de manière passive, sur la base des données qui leurs sont fournies. Cependant, une manière plus efficace d'acquérir des connaissances consiste à rechercher activement des informations qui maximiseront l'apprentissage. Ce processus peut s'appuyer soit sur la recherche de données pertinentes nouvelles, soit sur l'extraction efficace d'information à partir de données connues.

Ainsi, les humains peuvent réfléchir à des questions qui n'ont jamais été posées auparavant et collecter des informations afin de tester différentes hypothèses de manière créative (Schulz, 2012). Ce type de recherche d'informations ne se produit pas uniquement dans l'activité scientifique. On le rencontre chaque fois qu'une personne recherche activement des données dans le but de combler les lacunes de ses connaissances, par exemple lorsqu'elle pose des questions ou fait preuve de curiosité. Tous ces comportements impliquent une capacité à anticiper quel type de stimulus est susceptible

d'être informatif. Cet article de revue détaille l'ontogénèse précoce de mécanismes permettant aux très jeunes enfants d'être sensibles à l'informativité des stimuli. Ils se focalise sur trois domaines dans lesquels la représentation de l'informativité joue un rôle crucial : l'apprentissage individuel (partie 1), l'apprentissage social (partie 2), et la transmission de connaissances (partie 3). Dans l'article, l'informativité est définie comme la capacité d'un stimulus à réduire l'incertitude sur un ensemble d'hypothèses (Frank & Goodman, 2012), l'incertitude étant quantifiée par la mesure d'entropie standard de la théorie de l'information (Shannon, 1948).

L'apprentissage individuel

La recherche d'informations utiles est l'une des fonctions les plus générales de la cognition. Ainsi, beaucoup d'espèces utilisent des comportements permettant la collecte d'information (Kidd & Hayden, 2015). Nombre de ces comportements ne s'appuient pas sur une représentation du processus d'apprentissage lui-même. Les mécanismes visant à la recherche d'information peuvent par exemple prendre la forme d'heuristiques ou de comportement fixes ayant évolué pour répondre à un manque d'informations spécifiques (Carruthers, 2018). Les comportements sophistiqués qui sous-tendent la recherche de nourriture fournissent de bons exemples de telles heuristiques. Ainsi, C. Elegans - un nématode qui ne possède que quelques centaines de neurones - alterne des petits déplacement concentriques locaux dans des zones restreintes, et des déplacements beaucoup plus importants en ligne droite. Ces schémas de comportements permettent d'optimiser les gains d'informations sur l'emplacement de la nourriture (Calhoun et al., 2014). Pour autant, malgré leur efficacité, il est vraisemblable que les mécanismes de recherche de nourriture de C. n'impliquent pas de représentation du processus d'apprentissage ou de l'informativité en tant que

Former une représentation de l'informativité des données a plusieurs bénéfices pour l'apprentissage. Cette capacité permet entre autres de découvrir de manière flexible de nouvelles façons de rechercher des informations, et donc de répondre à des questions entièrement nouvelles. Pour reprendre l'exemple des nématodes, il est vraisemblable que les mécanismes de recherche de nourriture observés chez *C. Elegans* aient évolués pour répondre à un besoin informationnel extrêmement précis (localiser la nourriture), et cela dans un environnement particulier. Ces mécanismes ne permettent pas à *C. Elegans* de

poser des questions nouvelles, comme par exemple déterminer d'où vient la nourriture, ou pourquoi elle est abondante à un emplacement donné. En revanche, chez l'humain, la capacité à anticiper les conséquences épistémiques des actions permet de découvrir de manière flexible de nouvelles façons de rechercher des informations, et de tester des hypothèses (par exemple, Schulz, 2012). Se représenter le processus d'apprentissage permet d'anticiper les gains d'apprentissage potentiels résultant d'actions futures, et donc de sélectionner les comportements à même de fournir des connaissances.

Aguirre et al. (2022a) a testé l'ontogenèse précoce de cette capacité à anticiper les conséquences épistémiques des actions. Nous cherchions à déterminer si, en situation d'ignorance, les jeunes humains utilisent plutôt des heuristiques de recherche d'information fixes, ou s'ils planifient leurs comportements de manière flexible, en anticipant leurs gains informationnels futurs. Pour ces études, nous avons créé des conditions dans lesquelles les participants ignoraient quelque chose, et avons manipulé le contexte pour moduler la quantité d'information qui pouvait résulter d'une action donnée. Par conséquent, si les comportements de recherche de l'information des enfants reposent sur de simples heuristiques fixes déclenchées de manière mécanique en réponse au manque d'une information, les enfants devraient se comporter exactement de la même manière dans toutes les conditions de nos études. En revanche, si les enfants planifient leur recherche d'information en anticipant l'apprentissage pouvant résulter de leurs actions, ils devraient ajuster leurs comportements au contexte de manière flexible, en prenant en compte les gains informationnels futurs de leurs actions.

Une première étude testait la capacité des jeunes enfants de 14 mois (N = 72) à anticiper qu'un objet puisse être visible, et à agir avec pour

but de voir un objet. Les enfants du groupe « expérimental » étaient invités à récupérer une peluche cachée dans une boîte - dans les faits, la peluche était discrètement retirée de la boîte sans que les enfants ne puisse s'en apercevoir. Dans la condition transparente, les participants pouvaient voir à l'intérieur de la boîte en ouvrant un volet qui recouvrait une fenêtre transparente. La condition opaque était identique à la condition transparente, à ceci près que la fenêtre recouverte par le volet était opaque - par conséquent ouvrir le volet ne permettait pas de voir à l'intérieur de la boîte (Fig. 1A). Nous avons observé que dans le groupe expérimental, les enfants étaient comparativement plus rapides pour se saisir du volet dans la condition transparente que dans la condition opaque (Fig. 1B). Ainsi, les nourrissons anticipaient la disponibilité future de l'accès à une information visuelle, et ils calibraient leurs comportements en conséquence. Si les enfants s'étaient contentés d'utiliser un comportement exploratoire fixe, ils auraient dû se comporter de la même manière dans les conditions opaques et transparentes. Les données suggèrent au contraire que les enfants de 14 mois planifiaient bel et bien leurs actions dans le but de voir où se trouvait l'objet qu'ils recherchaient.

Dans l'étude 1, des enfants étaient également enrôlés dans un groupe contrôle. Dans ce dernier, les enfants étaient simplement invités à manipuler la boîte, sans avoir à rechercher de jouet à l'intérieur de celle-ci. Dans ce groupe contrôle, l'effet de la condition (Transparente vs. Opaque) sur la latence pour se saisir du volet n'était plus significative (**Fig. 1B**). Ces résultats ont donc confirmé que les comportements de recherche d'information observés dans le groupe expérimental disparaissaient quand ils n'étaient plus pertinents pour les buts des jeunes enfants.

Deux autres études (les études 2 et 3 d'Aguirre et al., 2022a) ont testé la capacité des tout-petits à anticiper si certains stimuli pourraient leur être utiles d'un point de vue cognitif. Pour exemple, voir ne conduit pas systématiquement à savoir ; ainsi, la vue ne permet pas par exemple de dis-

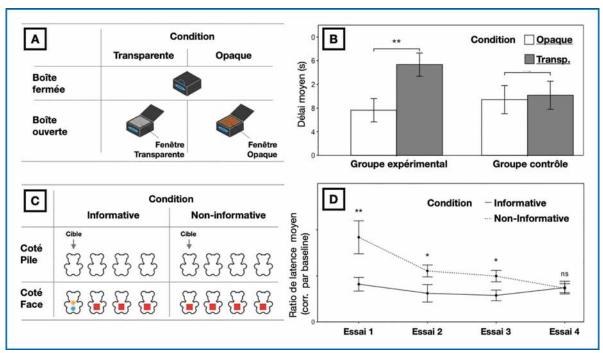


Figure 1. Panel A. Matériel de l'étude 1 de Aguirre et al., 2022a. Panel B. Délai moyen (Erreur Standard) pour se saisir de la poignée du volet dans la phase de test de l'étude 1 de Aguirre et al., 2022a, par groupe (Expérimental vs. Contrôle) et Condition (Transparente vs. Opaque). Panel C. Matériel de l'étude 2 de Aguirre et al., 2022a. Panel D : Ratio de latence moyen pour se saisir d'un premier personnage avant de le retourner, corrigé par une mesure de baseline (Erreur Standard) dans la phase de test de l'étude 2 de Aguirre et al., 2022a, par Condition (Informative vs. Non-informative). * p < .05; ** p < .01. Figure adaptée de Aguirre et al., 2022a

criminer entre plusieurs individus dont l'apparence est identique. Des enfants de deux ans (N = 72) devaient localiser un personnage cible caché parmi des distracteurs. La cible et les distracteurs avaient exactement le même aspect visuel côté pile, et ils portaient des symboles côté face. Dans la condition informative (Aguirre et al., 2022a, étude 2), le symbole présent sur la cible différait de celui présent sur les distracteurs. Dans la condition non-informative, en revanche, la cible et les distracteurs portaient tous le même symbole côté face (Fig. 1C). Dans la tâche expérimentale, on plaçait les personnages côté pile, et on les mélangeait (ainsi l'enfant ne pouvait plus savoir où se trouvait le personnage cible). On demandait ensuite à l'enfant de retrouver la cible. On mesurait le temps de latence pour se saisir d'un personnage et le retourner. D'un point de vue informationnel, regarder le côté face des personnages n'était utile que dans la condition informative. Nous nous attendions donc à ce que le temps de latence pour se saisir d'un personnage avant de le retourner soit plus court dans la condition informative que dans la condition noninformative. C'est ce que nous avons observé, dès le premier essai (Fig. 1D). Par conséquent, dès l'âge de deux ans et demi, les tout-petits planifient leurs comportements de recherche d'information en anticipant l'utilité cognitive future des données obtenues.

Les résultats mis en évidence dans Aguirre et al. (2022a) ont des conséquences pour la compréhension du développement de capacités cruciales pour anticiper les gains d'apprentissage. Ces données fournissent des informations sur la capacité des jeunes enfants à se représenter des alternatives distinctes, une compétence requise pour évaluer et tester des hypothèses (Cesana-Arlotti et al., 2020 ; Goddu et al., 2021). Il a été avancé qu'avant la fin de la maternelle et l'émergence du langage modal (qui exprime la probabilité qu'une alternative soit vraie), les jeunes enfants n'auraient pas la capacité à marquer des alternatives comme de simples possibilités. En conséquence, les jeunes enfants seraient tout simplement incapables de se représenter et de tester des hypothèses (Leahy & Carey, 2020). Selon ce point de vue théorique, lorsque les données sont compatibles avec plusieurs hypothèses distinctes, les enfants de moins de 4 ans se contentent de choisir l'une d'entre elles, et se comportent comme si cette hypothèse était vraie. L'étude 2 d'Aguirre et al. (2022a) réfute cette proposition théorique. Dans ce cas, pour pouvoir anticiper les gains informatifs résultant du fait de retourner un personnage, les enfants devaient anticiper que cette action pouvait avoir deux résultats possibles (observer un symbole, ou un autre, sur le côté face du personnage). Les enfants devaient donc se représenter deux possibilités distinctes. S'ils ne l'avaient pas fait, et s'étaient contentés de traiter comme vraie une seule de deux hypothèses concernant le symbole placé au dos du personnage, on n'aurait observé aucune différence de comportement entre les conditions.

L'apprentissage social

Les études d'Aguirre et al. (2022a) indiquent que les enfants de 2 ans sont capables d'anticiper l'informativité d'un stimulus, et utilisent cette compétence en situation d'apprentissage individuel. Cependant, la représentation de l'informativité joue également un rôle crucial en situation d'apprentissage social. La communication est une source d'information majeure chez l'être humain. Elle permet, entre autres, de s'appuyer sur les découvertes qui ont été faites par les autres - plutôt que d'avoir à tout redécouvrir individuellement (Harris, 2012; Sperber et al., 2010). Cependant, les actes communicatifs sont intrinsèquement ambigus; ils peuvent porter une grande variété de sens possibles. De nombreux modèles de la communication humaine, inspirés notamment par Grice, supposent que former des attentes positives sur la valeur des informations communiquées peut aider à leur interprétation (Grice, 1975; Sperber & Wilson, 1986). Dans ce contexte, l'informativité jouent un rôle crucial. Pour exemple, chez Grice comme dans la théorie des actes de parole rationnels, les locuteurs sont supposés interpréter ce qui leur est communiqué en s'appuyant sur des attentes d'informativité (Frank & Goodman, 2014; Grice, 1975).

De fait, dès l'entrée en maternelle, les enfants sont capables d'évaluer l'informativité des locuteurs (Eskritt et al., 2008; Gweon et al., 2018; Gweon & Asaba, 2018; Morisseau et al., 2013), et ils utilisent des attentes d'informativité pour interpréter le sens de mots nouveaux (Frank & Goodman, 2014). En d'autres termes,

la sensibilité à l'informativité des actes communicatifs a été observée dès la maternelle. Des études financées par la fondation Fyssen ont étudié comment ces compétences guident l'interprétation d'actes communicatifs au plus jeune âge.

Dans une première série d'études (Aguirre et al., soumis), des enfants de 2 ans (N=90) devaient découvrir l'emplacement d'une récompense à l'aide d'un acte communicatif nouveau. Dans la condition "indice informatif" de l'une de ces études, les participants avaient pour tâche de localiser une récompense cachée dans une boîte parmi quatre. Des symboles étaient collés sur chacune des boîtes. Un symbole identique était collé sur trois de ces boîtes (dorénavant, le symbole répété), et un deuxième symbole était collé sur la quatrième boîte (dorénavant, le symbole unique).

L'expérimentateur donnait un indice aux enfants en montrant une carte. Cette dernière partageait une caractéristique du symbole unique - par exemple, sa forme - et une autre caractéristique du symbole répété – par exemple son motif (Fig. 2A). On contrebalançait bien sûr le type de propriété partagée par l'indice et par les symboles uniques et répétés. Dans l'étude de Aguirre et al. (soumis), l'indice était ambigu : il pouvait, en théorie, faire référence aussi bien au symbole unique qu'au symbole répété. Cependant il était possible de résoudre cette ambiguité en supposant que le locuteur était informatif. En effet, seule l'interprétation selon laquelle l'indice faisait référence au symbole unique était suffisamment informative pour permettre à l'enfant de découvrir la récompense. L'interprétation alternative, selon laquelle l'indice faisait référence au symbole répété, n'était pas suffisamment informative pour permettre de découvrir l'emplacement de la récompense.

Dans la condition indice informatif, les enfants ont bel et bien privilégié l'interprétation la plus informative de l'indice (Fig. 2B). En outre, afin de s'assurer que les réponses des participants étaient bel et bien informées par l'interprétation de l'indice, nous avons testé un deuxième groupe d'enfants dans une conditions dite d'« indice non pertinent ». Dans cette dernière, la carte d'indice ne contenait aucune information pertinente sur l'emplacement de la récompense. Dans la condition « indice non-pertinent », les enfants n'ont montré aucune tendance significative à sélectionner la boîte portant le symbole unique. Deux autres études confirment qu'à deux ans, les enfants privilégiaient les interprétations informatives et peu coûteuses de signaux nouveaux (Aguirre et al., soumis).

Ainsi, les résultats obtenus suggèrent qu'à partir de deux ans, le développement communicatif des jeunes enfants s'appuie sur des attentes d'informativité. Ces résultats montrent que des attentes sur la valeur des informations transmises guident l'interprétation de la communication dès le plus jeune âge. D'une certaine manière, les jeunes enfants exercent donc une pression sur les systèmes de communication – dans la mesure où ils privilégient les interprétation informatives des actes communicatifs nouveaux. Cette pression pourrait contribuer à optimiser les systèmes de communications.

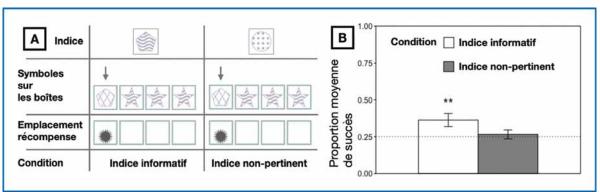


Figure 2. Panel A. Matériel de l'étude 3 de Aguirre et al., soumis. Panel B. Proportion moyenne d'essais (Erreur Standard) dans lesquels les participants localisent la récompense, par condition (Indice informatif vs. Non-pertinent). ** p < .01. Figure adaptée de Aguirre et al., soumis.

Enseigner et se représenter les besoins informationnels d'autrui

Transmettre des informations est un troisième domaine dans lequel être sensible à l'informativité est cruciale. Pour pouvoir transmettre des informations utiles à quelqu'un d'autre, il faut être sensible à ce qui est informatif non pas pour soi-même, mais pour autrui. De fait, on sait que les enfants de deux ans et plus sont capables de communiquer de manière informative - ils privilégient le fait d'informer leur interlocuteur de quelque chose de nouveau, plutôt que de lui communiquer une information déjà connue (Mascaro et al., 2019; O'Neill, 1996). Cependant, le type de mécanisme qui permet aux jeunes enfants de se représenter ce que les autres connaissent ou ignorent fait débat. Grâce au financement de la fondation Fyssen, nous avons étudié plus précisément les mécanismes qui soustendent la représentation humaine de la recherche d'information chez autrui. On ne peut rechercher une information que lorsque l'on réalise que celle-ci nous fait défaut. Ainsi, en principe, l'interprétation des demandes d'informations pourrait être guidée soit par des représentations de l'ignorance socratique (i.e., de ce que les gens savent qu'ils ignorent), ou par des représentations de savoir simplifiées (i.e., simplement en se représentant ce que les gens savent ou ignorent).

Nous avons évalué ces hypothèses en testant des enfants de 5 à 7 ans (N = 72), et des adultes (N = 72)= 320)(Aguirre et al., 2022). Dans nos tests un locuteur (adulte) posait une question sur l'emplacement d'un objet en utilisant un mot inconnu (« Où est le tralet ?»). La question du locuteur était ambiguë, dans la mesure où il y avait deux objets non-familiers dans la scène qui pouvaient potentiellement être désignés par le mot nouveau. Cette ambiguïté pouvait être résolue en prenant en compte l'état de connaissance du locuteur. Dans le test de premier ordre, le locuteur ignorait l'emplacement d'un seul des deux objets. Ainsi, il était possible de déterminer à quel objet le mot nouveau faisait référence en s'appuyant sur une représentation simplifiée du savoir (permettant de différencier ce que le locuteur savait de ce qu'il ne savait pas). Dans le test de second ordre, le locuteur ignorait l'emplacement des deux objets ; cependant, le locuteur avait connaissance de son ignorance pour seulement l'un des deux objets. Pour l'autre objet, le locuteur ne savait pas qu'il était ignorant (car il n'avait pas vu que ce deuxième objet avait été déplacé; il ne pouvait donc pas savoir qu'il ignorait où se trouvait cet objet à présent). Ainsi, dans le test de second-ordre, il était possible déterminer à quel objet le mot nouveau faisait référence seulement en utilisant des représentations d'ignorance socratique (permettant de discriminer ce qu'un individu sait qu'il ne sait pas, de ce qu'il ignore ne pas savoir). Dans tous les tests (de premier ordre et de second ordre), nous avons évalué la performance des participants en testant s'il parvenait à déterminer à quel objet le mot nouveau faisait référence. Pour cela, après que le locuteur ait posé sa question plusieurs fois, nous montrions les deux objets non-familiers côte à côte et invitions le participant à regarder celui qui correspondait au mot nouveau (« tralet »), puis nous lui demandions explicitement de nous le montrer.

Dans le test de second ordre, les enfants de cing à sept ans n'ont montré aucune tendance à prendre en compte l'ignorance socratique du locuteur pour interpréter ses questions. Ils ont cependant obtenu de meilleurs résultats lorsque les demandes d'informations pouvaient être clarifiées à l'aide de représentations simplifiées du savoir. Les adultes étaient capables d'utiliser des représentations de l'ignorance socratique pour interpréter les questions, mais ils étaient plus confiants lorsqu'une représentation simplifiée du savoir suffisait à interpréter les demandes d'informations. De plus, dans des études complémentaires, nous avons observé que les adultes interprétaient les questions comme si les locuteurs pouvaient requérir des informations sur des choses qu'ils ignoraient, même lorsque les locuteurs n'avaient aucune raison d'avoir connaissance de leur ignorance. Ainsi, l'interprétation des demandes d'informations semble reposer principalement sur une représentation simplifiée du savoir, et non sur des représentations de l'ignorance socratique. Cette heuristique pourrait être utile à la communication car elle réduit les coûts cognitifs et les temps de traitements.

Discussion générale

Il y a différentes façons pour un système cognitif d'analyser son environnement. Un premier mode d'interprétation consiste à traiter les conséquences physiques des événements. Les nourrissons

humains adoptent très tôt ce type d'analyse lorsqu'ils forment des attentes sur les interactions entre des objets inertes, par exemple lorsqu'ils

"La représentation de l'informativité future des stimuli guide l'apprentissage actif des enfants, en leur permettant de planifier leurs actions en vue de maximiser leurs gains d'apprentissage."

s'attendent à qu'un objet qui entre en collision avec un autre puisse le déplacer (Luo et al., 2009). Un deuxième mode d'interprétation de l'environnement consiste à le concevoir en termes données portant de l'information. Cette lecture informationnelle de l'environnement joue un rôle central dans le développement cognitif humain. La représentation de l'informativité future des stimuli guide l'apprentissage actif des enfants, en leur permettant de planifier leurs actions en vue de maximiser leurs gains d'apprentissage (Aguirre et al., 2022a). Cette capacité va bien au-delà de simples heuristiques fixes. Elle met vraisemblablement en jeu des capacités à se représenter (i) le contenu de sa propre ignorance, et (ii) les conséquences informationnelles futures de ses actions. Une lecture informationnelle de l'environnement permet également de prendre en compte le fait qu'un même stimulus puisse être exploité de manière différente selon l'interprétation qui lui est donnée, et l'état de connaissance préalable de l'individu qui le traite. Ainsi, dès deux ans, les enfants forment des attentes positives sur l'informativité des sources de communication, et utilisent ces attentes pour guider leur interprétation de stimuli communicatifs ambigus (Aguirre et al., soumis). Enfin une lecture informationnelle de l'environnement est cruciale pour interagir avec d'autres individus capables d'apprendre, notamment pour déterminer quelles informations peuvent être utile à autrui. Les résultats de Aguirre et al. (2022b) confirment l'existence d'une capacité précoce à prendre en compte ce qui est connu par autrui pour déterminer ses besoins informationnels.

Les données passées en revue dans cet article suggèrent également que chez l'humain, la lecture informationnelle de l'environnement, bien qu'efficace, est aussi caractérisée par des limites. Ces dernières sont autant de signatures des mécanismes computationnels utilisés par le système cognitif humain pour représenter l'informativité. Ainsi, l'interprétation des requêtes d'information chez autrui est sous-tendue par des représentations simplifiées du savoir, qui semblent être utilisées non seulement par les

jeunes enfants, mais aussi par les adultes (Aguirre et al., 2022b). Dans le futur, mieux comprendre la nature de ces limites devrait permettre d'identifier de manière plus précise comment la représentation intuitive de l'information se construit et opère tout au long de la vie.

Remerciements

Un grand merci aux familles et aux collaborateurs ayant participé à ces recherches, notamment à M. Aguirre, M. Brun, A. Couderc, et A. Reboul. Ces travaux ont été financés par une subvention de recherche de la fondation Fyssen à O.M.

Références

- Aguirre, M., Brun, M., Couderc, A., Reboul, A., Senez, P., & Mascaro, O. (2022a). Knowledge in sight: Toddlers plan efficient epistemic actions by anticipating learning gains. *Cognitive Science*, 46(2), e13103.
- Aguirre, M., Brun, M., Morin, O., Reboul, A., & Mascaro, O. (soumis). Cognitive costs and benefits guide toddlers' discovery of novel cues' meanings.
- Aguirre, M., Brun, M., Reboul, A., & Mascaro, O. (2022b). How do we interpret questions? Simplified representations of knowledge guide humans' interpretation of information requests. *Cognition*, 218, 104954.
- Calhoun, A. J., Chalasani, S. H., & Sharpee, T. O. (2014). Maximally informative foraging by Caenorhabditis elegans. *Elife*, 3.
- Carruthers, P. (2018). Basic questions. *Mind & Language*, 33(2), 130-147.
- Cesana-Arlotti, N., Kovács, Á. M., & Téglás, E. (2020). Infants recruit logic to learn about the social world. *Nature Communications*, 11(1), 5999. https://doi.org/10.1038/s41467-020-19734-5
- Eskritt, M., Whalen, J., & Lee, K. (2008). Preschoolers can recognize violations of the Gri-

cean maxims. British Journal of Developmental Psychology, 26(3), 435-443. https://doi.org/10.1348/026151007X253260

- Frank, M. C., & Goodman, N. D. (2012). Predicting Pragmatic Reasoning in Language Games. *Science*, 336(6084), 998–998. https://doi.org/10.1126/science.1218633
- Frank, M. C., & Goodman, N. D. (2014). Inferring word meanings by assuming that speakers are informative. *Cognitive Psychology*, 75, 80–96. https://doi.org/10.1016/j.cog-psych.2014.08.002
- Goddu, M. K., Sullivan, J. N., & Walker, C. M. (2021). Toddlers learn and flexibly apply multiple possibilities. *Child Development*, cdev.13668. https://doi.org/10.1111/cdev.13668
- Grice, H. P. (1975). Logic and Conversation. In P. Cole & J. L. Morgan (Eds.), *Speech Acts* (pp. 41–58). BRILL. https://doi.org/10.1163/9789004368811_003
- Gweon, H., & Asaba, M. (2018). Order Matters: Children's Evaluation of Underinformative Teachers Depends on Context. *Child Development*, 89(3), e278-e292. https://doi.org/10.1111/cdev.12825
- Gweon, H., Shafto, P., & Schulz, L. (2018). Development of children's sensitivity to overinformativeness in learning and teaching. *Developmental Psychology*, *54*(11), 2113–2125. https://doi.org/10.1037/dev0000580
- Harris, P. L. (2012). Trusting What You're Told: How Children Learn from Others. In *Trusting What You're Told*. Harvard University Press. https://doi.org/10.4159/harvard.9780674065192
- Kidd, C., & Hayden, B. Y. (2015). The psychology and neuroscience of curiosity. *Neuron*, 88(3), 449–460.
- Leahy, B. P., & Carey, S. E. (2020). The acquisition of modal concepts. *Trends in Cognitive Sciences*, 24(1), 65–78.
- Luo, Y., Kaufman, L., & Baillargeon, R. (2009). Young infants' reasoning about physical events involving inert and self-propelled objects. *Cognitive Psychology*, 58(4), 441–486.
- Mascaro, O., Aguirre, M., Brun, M., Couderc, A., & Mercier, H. (2019). Nonverbal rhetoric: 2-to 4-year-old children select relevant evi-

dence when trying to influence others. *Developmental Psychology*, 55(10), 2039.

- Morisseau, T., Davies, C., & Matthews, D. (2013). How do 3- and 5-year-olds respond to under- and over-informative utterances? *Journal of Pragmatics*, 59, 26–39. https://doi.org/10.1016/j.pragma.2013.03.007
- O'Neill, D. K. (1996). Two-Year-Old Children's Sensitivity to a Parent's Knowledge State When Making Requests. *Child Development*, 67(2), 659–677. https://doi.org/10.1111/j.1467-8624.1996.tb01758.x
- Schulz, L. (2012). The origins of inquiry: Inductive inference and exploration in early childhood. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(7), 382–389.
- Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27(3), 379–423. https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x
- Sperber, D., Clément, F., Heintz, C., Mascaro, O., Mercier, H., Origgi, G., & Wilson, D. (2010). Epistemic vigilance. *Mind & Language*, 25(4), 359–393.
- Sperber, D., & Wilson, D. (1986). *Relevance:* Communication and cognition (Vol. 142). Harvard University Press Cambridge, MA.

hildren are incredible learners. When attempting to explain young humans' learning proficiency, most studies of children's cognition have focused on cases in which young humans learn passively, based on data provided to them. However, a more effective way to acquire knowledge is to actively seek out information that will maximize learning, for instance by searching for relevant new data. Indeed, humans can think about questions that have never been asked before and collect information to test different hypotheses in creative ways (Schulz, 2012). This type of information seeking does not only occur in science. It is observed whenever a person actively searches for data in an effort to fill in knowledge gaps, such as when asking questions or being curious. All of these behaviors involve an ability to anticipate what type of stimulus is likely to be informative. This review article details the early ontogeny of mechanisms that enable very young children to be sensitive to the informativeness of stimuli. It focuses on three domains in which the representation of informativeness plays a crucial role: individual learning (part 1), social learning (part 2), and knowledge transmission (part 3). Throughout the article, informativeness is defined as the ability of a stimulus to reduce uncertainty about a set of hypotheses (Frank & Goodman, 2012), with uncertainty quantified by the standard information-theoretic measure of entropy (Shannon, 1948).

Individual Learning

Searching for useful information is one of the most general functions of cognition. Thus, a wide range of species use behaviors that support information gathering (Kidd & Hayden, 2015). Many of these behaviors do not involve a representation of the learning process itself. For example, mechanisms geared towards information seeking may take the form of heuristics or fixed behaviors that have evolved in response to a specific information gap (Carruthers, 2018). The sophisticated behaviors underlying foraging provide good examples of such heuristics. For example, C. Elegans - a nematode with only a few hundred neurons - alternates between small, local concentric movements in restricted areas, and much larger movements in straight lines. These behavioral patterns optimize the gain of information about food location (Calhoun et al., 2014). Yet, despite their efficiency, it is likely that the foraging mechanisms of C. Elegans do not involve a representation of the learning process or informativeness per se.

The capacity to represent informativeness has several benefits for learning. Among other things, this ability allows for the flexible discovery of new ways to search for information, and thus to answer entirely new questions. For instance, it is likely that the foraging mechanisms observed in C. Elegans have evolved to meet an extremely specific informational need (locating food), in a particular environment. These mechanisms do not allow *C. Elegans* to ask novel questions, such as where food comes from, or why it is abundant in a given location. By contrast, in humans, the ability to anticipate the epistemic consequences of actions allows for flexibly discovering new ways to search for information and test hypotheses (e.g., Schulz, 2012). Representing learning processes themselves allows individuals to anticipate potential learning gains from

future actions, and thus to select behaviors that are likely to provide knowledge.

Aguirre et al. (2022a) tested the early ontogeny of the ability to anticipate the epistemic consequences of actions. This study tested whether young humans use fixed information-seeking heuristics, or whether they plan their behaviors flexibly, anticipating their informational gains. For these studies, we created conditions in which participants were ignorant of something, and manipulated the context to modulate the amount of information that could result from a given action. Thus, if children's information-seeking behaviors are based on simple fixed heuristics that are mechanically triggered in response to the lack of a piece of information, children should behave in exactly the same way across all conditions in our studies. In contrast, if children plan their information seeking by anticipating the learning that may result from their actions, they should adjust their behaviors to the context in a flexible manner, taking into account future informational gains from their actions.

A first study tested the ability of 14-month-olds (N = 72) to anticipate that an object might be visible, and to act with the goal of seeing an object. Children in the "experimental" group were asked to retrieve a stuffed animal hidden in a box - in effect, the stuffed animal was discreetly removed from the box unbeknownst to the participants. In the transparent condition, participants could see inside the box by opening a flap that covered a transparent window. The opaque condition was identical to the transparent condition, except that the window covered by the flap was opaque - therefore opening the flap did not allow seeing inside the box (Fig. 1A). We observed that in the experimental group, infants were comparatively faster to grasp the flap in the transparent condition than in the opaque condition (Fig. 1B). Thus, infants anticipated the future availability of access to visual information, and they calibrated their behaviors accordingly. If infants had simply used fixed exploratory behavior, they should have behaved similarly in the opaque and transparent conditions. Instead, the data suggest that the 14-month-olds were indeed planning their actions with the goal of seeing where the object they were looking for was located.

In Study 1, children were also enrolled in a control group. In the latter, the children were simply allowed to manipulate the box, without having to search for a toy inside it. In this control group, the effect of the condition (Transparent vs. Opaque) on latency to grasp the flap was no longer significant (Fig. 1B). Thus, these results confirmed that the information-seeking behaviors observed in the experimental group disappeared when they were no longer relevant to young children's goals.

Two other studies (studies 2 and 3, Aguirre et al., 2022a) tested toddlers' ability to anticipate whether a given stimuli would be cognitively useful to them. For example, seeing does not systematically lead to knowing; indeed, seeing does not allow one to discriminate between several individuals with identical appearance. Two-year-olds (N = 72) were asked to locate a target character hidden among distractors. The target and distractors had exactly the same visual appearance on the tails side, and they had symbols on the faces side. In the informative condition (Aguirre et al.,

2022a, Study 2), the symbol on the target differed from the symbol on the distractors. In the noninformative condition, on the other hand, the target and distractors all had the same symbol on the face side (Fig. 1C). In the experimental task, the characters were placed on the tails side, and mixed up (so the child could no longer tell where the target character was). The child was then asked to find the target. The latency to pick up a character and turn it over was measured. From an informational point of view, looking at the face side of the characters was only useful in the informative condition. We therefore expected that the latency to grab a character before flipping it over would be shorter in the informative condition than in the non-informative condition. This is what we observed, from the first trial on (Fig. 1D). Therefore, as early as two and a half years of age, toddlers plan their information-seeking behaviors by anticipating the future cognitive utility of the data obtained.

The findings highlighted in Aguirre et al. (2022a) have implications for understanding the

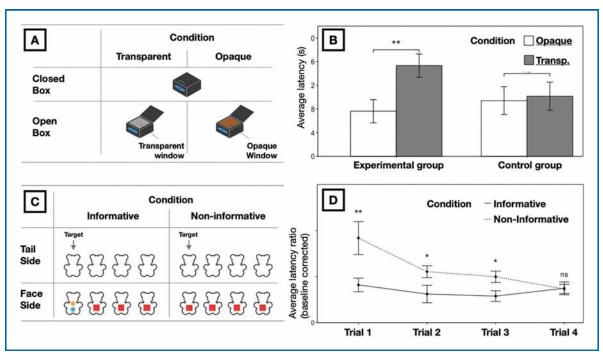


Figure 1. panel A. Material from Study 1 of Aguirre et al., 2022a. Panel B. Average delay (Standard Error) before grasping the flap handle in the test phase of Study 1 of Aguirre et al., 2022a, by group (Experimental vs. Control) and Condition (Transparent vs. Opaque). Panel C. Material from Study 2 of Aguirre et al., 2022a. Panel D: Average latency ratio to grasp a first character before flipping it, corrected by a baseline measure (Standard Error) in the test phase of Study 2 of Aguirre et al., 2022a, by Condition (Informative vs. Non-informative). * p < .05; ** p < .01. Figure adapted from Aguirre et al., 2022a

development of abilities crucial for anticipating learning gains. These data provide information about young children's ability to represent distinct alternatives, a skill required to evaluate and test hypotheses (Cesana-Arlotti et al., 2020; Goddu et al., 2021). It has been argued that prior to the end of kindergarten and the emergence of modal language (which expresses the probability that an alternative might be true), young children would not have the ability to label alternatives as mere possibilities. As a result, young children would simply be unable to represent and test hypotheses (Leahy & Carey, 2020). According to this theoretical view, when data are consistent with several distinct hypotheses, children under 4 years of age simply choose one of them, and behave as if that hypothesis were true. Study 2 by Aguirre et al. (2022a) refutes this theoretical proposition. In this case, in order to anticipate the informational gains resulting from flipping a character, children had to anticipate that this action could have two possible outcomes (observing one symbol, or another, on the face side of the character). Thus, children had to imagine two distinct possibilities. If they had not done so, and had simply treated as true only one of two hypotheses about the symbol on the back of the character, children would have behaved identically in the informative and in the non-informative conditions.

Social Learning

Studies by Aguirre et al (2022a) indicate that 2-year-olds are able to anticipate the informativeness of a stimulus, and use this skill to support their individual learning. However, representations of informativeness also play a crucial role in social learning. Communication is a cornerstone of human learning. Among other things, it allows us to capitalize on and learn from the discoveries made by others in the near and distant past - rather than having to rediscover everything individually (Harris, 2012; Sperber et al., 2010). However, communicative acts are inherently ambiguous; they can carry a wide variety of possible meanings. Many models of human communication, inspired in particular by Grice, assume that forming positive expectations about the value of communicated information can guide its interpretation (Grice, 1975; Sperber & Wilson. 1986). In this context, informativeness plays a

crucial role. For example, in Grice's account of communication as in rational speech act theory, speakers are assumed to interpret what is communicated to them based on expectations of informativeness (Frank & Goodman, 2014; Grice, 1975). Indeed, by the time children enter kindergarten, they are able to assess the informativeness of speakers (Eskritt et al., 2008; Gweon et al., 2018; Gweon & Asaba, 2018; Morisseau et al., 2013), and they use informativeness expectations to interpret the meanings of novel words (Frank & Goodman, 2014). In other words, children's sensitivity to communicative acts' informativeness has been observed as early as kindergarten. Studies funded by the Fyssen Foundation have investigated how these skills guide the interpretation of communicative acts at an earlier age, during toddlerhood.

In a first set of studies (Aguirre et al., submitted), 2-year-olds (N = 90) were asked to discover the location of a reward using a novel communicative act. In the "informative cue" condition of one of these studies, participants had to locate a reward hidden in one of four boxes. Symbols were glued to each of the boxes. A first symbol was glued to three of these boxes (henceforth, the repeated symbol), and a second – different – symbol was glued to the fourth box (henceforth, the unique symbol).

The experimenter gave the children a clue by showing a cue-card. This card shared one characteristic of the single symbol - for example, its shape - and another characteristic of the repeated symbol - for example, its pattern (Fig. 2A). The type of property shared by the cue and by the unique and repeated symbols was counterbalanced (of course). In the study by Aguirre et al. (submitted), the cue-card was ambiguous. It could, in theory, refer to the unique symbol or to the repeated symbol. However, it was possible to resolve this ambiguity by assuming that the speaker was informative. Indeed, only the interpretation positing that the cue referred to the single symbol was sufficiently informative to allow the child to discover the reward's location. The alternative interpretation—positing that the cue referred to the repeated symbol - was not sufficiently informative to allow the child to find the reward.

In the informative cue condition, children favored the more informative interpretation of

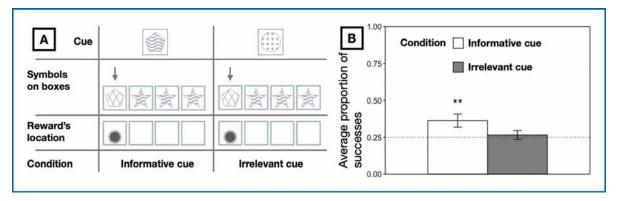


Figure 2. Panel A. Material from Study 3 of Aguirre et al. submitted. Panel B. Average proportion of trials (Standard Error) in which participants locate the reward, by condition (Informative vs. Irrelevant cue). ** p < .01. Figure adapted from Aguirre et al., submitted.

the cue (**Fig. 2B**). In addition, to ensure that participants' responses were indeed informed by the interpretation of the cue, we tested a second group of children in a so-called 'irrelevant cue' condition. In the latter, the cue card contained no relevant information about the location of the reward. In the 'irrelevant cue' condition, the children showed no significant tendency to select the box with the unique symbol. Two other studies confirmed that at two years of age, children favor informative and low-cost interpretations of novel cues (Aguirre et al., submitted).

Thus, data suggest that from the age of two, young children's communicative development is shaped by expectations of informativeness. These results show that expectations about the value of socially transmitted information guide the interpretation of communication from the earliest age. In a way, young children thus exert pressure on communication systems – insofar as they prioritize informative interpretations of novel communicative acts. This pressure could contribute to the optimization of communicative systems.

Teaching and Representing the Informational Needs of Others

Teaching is a third area in which being sensitive to informativeness is crucial. To be able to convey useful information to someone else, one must be sensitive to what is informative not for oneself, but for another person. In fact, it is known that two-year-olds and older are able to communicate informatively – they prioritize informing other people of something new, rather than communicating information that is already known to

their audience (Mascaro et al., 2019; O'Neill, 1996). However, there are debates about the mechanisms supporting young children's representation of what others know or do not know. Thanks to the funding from the Fyssen Foundation, we further investigated the mechanisms underlying the human representation of information seeking in others.

One can only search for information when one detects that one lacks it. Thus, in principle, the interpretation of information requests could be guided either by representations of Socratic ignorance (i.e., of what people know that they do not know), or by simplified knowledge representations (i.e., simply by representing what people know or do not know). We evaluated these hypotheses by testing children aged 5-7 (N = 72). and adults (N = 320)(Aguirre et al., 2022). In our tests an adult speaker asked a question about the location of an object using a novel label ("Where is the tralet?"). The speaker's question was ambiguous, in that there were two unfamiliar objects in the scene that could potentially be the referent of the novel label. This ambiguity could be resolved by taking into account the speaker's knowledge state. In the first-order test, the speaker was unaware of the location of only one of the two objects. Thus, it was possible to disambiguate the reference of the novel label simply by taking into account what the speaker knew and what she did not know (thus using a simplified representation of knowledge). In the second-order test, the speaker was unaware of the location of both unfamiliar objects; however, the speaker was aware of her ignorance for only one of the two "Representing the future informativeness

of stimuli guides children's active learning,

allowing them to plan their actions to

maximize their learning gains."

objects. The speaker did not know that she was ignorant about the location of the other object (she had not seen that this second object had been displaced; therefore, she could not know that she did not know where this object was when she asked her question). Thus, in the second-order test, it was possible to determine identify the referent of the novel label only by using Socratic ignorance representations (allowing one to discriminate what an individual knows that he does not know, from what he does not know that he does not know). In all tests (first-order and second-order), we evaluated the participants' performance by testing whether they appropriately identify the referent of the novel label. To this end, after the speaker asked the question several

times, we showed the two unfamiliar objects side by side and we invited the participants to look at the "tralet", before asking them to show it to

us. For adults, we also asked participants to rate their confidence in their answers on a scale from 0 to 100.

The results showed that in the second-order test, children showed no tendency to take the speaker's Socratic ignorance into account when interpreting his or her questions. However, children performed better in the first order test, where requests for information could be clarified using simplified representations of knowledge. Adults were able to use representations of Socratic ignorance to interpret questions in the second-order test. Yet they were more confident in their answers in the first order test, i.e., when a simplified representation of knowledge was sufficient to interpret requests for information. Moreover, in additional studies, we observed that adults interpreted questions as if speakers could request information about things they did not know, even when the speakers had no reason to be aware of their ignorance. Thus, the interpretation of information requests seems to rely primarily on simplified representations of knowledge, rather than on representations of Socratic ignorance. This heuristic could be useful for communication because it reduces cognitive costs and processing times.

General discussion

Cognitive systems can analyze their environment in different ways. First, cognitive systems may process the physical consequences of events. Human infants adopt this stance early on, for instance when forming expectations about interactions between inert objects (Luo et al., 2009). Yet, environments need not being analysed only in physical terms. They can also be analyzed in terms of data carrying information. Such an informational reading of the environment plays a central role in human cognitive development. Representing the future informativeness of stimuli guides children's active learning, allowing them to plan their actions to maximize their learning gains (Aguirre et al.,

> 2022a). This ability goes well beyond simple fixed heuristics. It plausibly involves abilities to represent (i) the content of one's own igno-

rance, and (ii) the future informational consequences of one's actions. Processing information flow in one's environment is also crucial to take into account the fact that a given stimulus can be exploited in different ways depending on its interpretation. Indeed, as early as two years old, children form positive expectations about the informativeness of communication sources, and use these expectations to guide their interpretation of ambiguous communicative stimuli (Aguirre et al., submitted). Finally, tracking information flow in one's environment is crucial for interacting with other learners, especially for determining what information may be useful to others. The results of Aguirre et al. (2022b) confirm the existence of an early ability to take into account what is known by others to determine their informational needs.

The data reviewed in this article also suggest that in humans, the capacity to process informativeness, although effective, is also characterized by limitations. These limitations are signatures of the computational mechanisms used by the human cognitive system to represent informativeness. For example, the interpretation of information requests in others is underpinned by simplified representations of knowledge, which appear to be used not only by young children, but also by adults (Aguirre et al., 2022b). Gaining a better understanding of the nature of these boundaries is crucial to understand how intuitive representations of informativeness are constructed and operate across the lifespan.

Acknowledgements

Many thanks to the families and collaborators who participated in this research, especially to M. Aguirre, M. Brun, A. Couderc, and A. Reboul. This work was funded by a research grant from the Fyssen Foundation to O.M.

Reconnaissance du nid : quel parfum attire les pétrels bleus dans leur terrier la nuit ?

Timothée ZIDAT

Chargée de recherche INRAE, UMR Physiologie de la Reproduction et des Comportements, INRAE; CNRS, Université de Tours, IFCE, Nouzilly, France

Résumé

Les pétrels nichant dans des terriers sur de petites îles isolées retournent chaque année dans le même nid pour se reproduire pendant les mois d'été. Des expériences comportementales ont mis en évidence que ces oiseaux utilisent des signaux olfactifs qui leur sont essentiels lors de leur retour au nid. Ces résultats suggèrent donc qu'une signature chimique stable et propre à chaque nid émane des terriers permettant à ces oiseaux de reconnaître leur nid. Cependant la nature chimique de ces odeurs reste inconnue. Pour mieux comprendre la composition de l'odeur des nids de pétrels bleus (*Halobaena caerulea*), nous avons analysé les composés organiques volatils (COVs) provenant de trois sources d'odeur différentes : l'air du nid, le matériel de nid et les plumes des oiseaux. Nous avons constaté que l'odeur de l'air des nids était principalement formée par l'odeur des oiseaux nichant dans les terriers, contribuant ainsi à former une odeur propre à chaque nid qui semblait stable au cours du temps.

Mots-clés

Reconnaissance du nid, Odeur de nid, Olfaction, Orientation, Procellariiformes, TD-GC-MS-TOF

Nest recognition: what fragrance attracts blue petrels to their burrow at night?

Abstract

Burrow-nesting petrels breed on small isolated islands during the summer months and return to the same nest year after year. Behavioural experiments showed that olfactory cues are essential to return to their nest. These results suggest that a stable, nest-specific chemical signature emanates from the burrows allowing a nest recognition by birds. However, the chemical nature of these odours remains unknown. To better understand the nest odour composition of blue petrel (*Halobaena caerulea*), we analysed volatile organic compounds (VOCs) from three different odour sources: nest air, nest material and birds' feathers. We found that nest air samples were mainly formed by the odour of nesting birds, which provided a nest-specific odour that appeared stable over time.

Keywords

Nest recognition, Nest odour, Olfaction, Orientation, Procellariiforms, TD-GC-MS-TOF

Introduction

es Procellariiformes, qui regroupent les pétrels, les albatros et les puffins, ont un odorat très développé qui leur est indispensable lors de leur orientation en haute mer (Roper, 1999; Bonadonna et al., 2003a). Plus particulièrement, des

expériences comportementales réalisées chez plusieurs de ces espèces nichant dans des terriers ont mis en évidence que les signaux olfactifs jouent un rôle important lors du retour à la colonie (Bonadonna et Bretagnolle, 2002 ; Bonadonna, 2009). Par exemple, les pétrels bleus sont capables de retrouver leur nid même après un

déplacement artificiel de l'entrée de leur terrier, ce qui suggère que ces oiseaux utilisent des indices olfactifs et non la position géographique pour localiser et reconnaître leur nid (Bonadonna et al., 2004). De plus, des expériences de choix ont montré que les pétrels, y compris les pétrels bleus, sont capables de distinguer leur propre nid de celui d'un congénère en se basant uniquement sur des indices olfactifs (Bonadonna et al., 2003c, 2003b, 2004; Jouventin et al., 2007; O'Dwyer et al., 2008). Cependant, bien que des expériences comportementales aient mis en évidence que les pétrels retrouvent leur nid par l'odeur, la nature chimique, la composition et l'origine des signaux olfactifs impliqués dans cette reconnaissance restent inconnues (Bonadonna et al., 2003b; Mardon et al., 2010).

Le cas du pétrel bleu

Le pétrel bleu (Halobaena caerulea) est une espèce longévive qui atteint sa maturité sexuelle à 6 ans. Ces oiseaux pélagiques vivent la majeure partie de l'année en haute mer, dans l'océan Austral. Au début de la saison de reproduction et après une année d'absence, ces oiseaux retournent sur leurs sites de reproduction situés sur de petites îles océaniques autour de l'Antarctique et se reproduisent avec le même partenaire dans le même nid (Warham, 1990). Les pétrels bleus nichent sous terre en colonies denses, et chaque couple pond un unique œuf par an. Les partenaires se relaient tous les 8-12 jours pendant la période d'incubation qui dure environ 45-50 jours, puis de manière moins fréquente en période de nourrissage du poussin (Chaurand et Weimerskirch, 1994). Les pétrels bleus retournent à leur nid de nuit, souvent lorsqu'il fait complètement noir, afin d'échapper aux risques de prédation d'autres oiseaux tels que les skuas (Mougeot et Bretagnolle, 2000). Cependant, les pétrels n'ont pas d'adaptations à la vision nocturne (Brooke, 1989; Warham, 1990) ce qui suggère que la reconnaissance des nids est vraisemblablement basée sur d'autres indices, comme les signaux olfactifs.

Objectif de l'étude

Afin de mieux comprendre le mécanisme de reconnaissance des nids chez le pétrel bleu et de démêler ce qui fait l'odeur des nids, nous avons collecté des odeurs de nids occupés par des couples reproducteurs de pétrels bleus. Nous avons échantillonné trois sources d'odeurs différentes: a) l'air du nid (proxy de l'odeur émanant des nids et vraisemblablement percue par les oiseaux), et b) le matériel du nid (composé de terre, de racines, de branches de végétaux ainsi que de plumes) selon deux modalités, lorsque l'un des parents étaient présent et/ou lorsque le nid était vide, ainsi que c) les plumes des oiseaux nichant dans ces nids (proxy de l'odeur des oiseaux ; **Table 1**). Nous emettons l'hypothèse que i) ces trois sources d'odeurs ont des compositions chimiques différentes, ii) les échantillons d'air des nids sont principalement caractérisés par l'odeur des oiseaux nichant dans ces mêmes nids, et que iii) chaque nid est caractérisé par une odeur spécifique qui (iv) reste stable dans le temps.

Matériel et méthodes

Site d'étude

Tous les échantillons ont été collectés au cours de deux étés australs successifs (2014 et 2015) sur l'île Verte (49° 51' S, 70° 05' E) dans l'archipel des Kerguelen, dans le sud de l'océan Indien. Cette petite île est un site de reproduction pour de nombreuses espèces de pétrels nichant dans des terriers, dont notre espèce modèle, le pétrel bleu (Halobaena caerulea).

Collecte des odeurs in situ

Nous avons collecté les échantillons d'air en positionnant un tube de thermodésorption au niveau de la chambre d'incubation des nids. Chaque tube était relié à une pompe et le prélèvement s'est effectué pendant 3 h à un débit de 50 ml/min. Nous avons également prélevé environ 100 g de matériel de nid que nous avons placés dans des bocaux en verre opaque de 125 ml puis stockés à 4 °C sur le terrain (2-3 semaines) puis à -20 °C jusqu'à l'analyse en laboratoire. Pour finir, environ 100 mg de plumes ont été découpées dans le duvet des oiseaux puis emballées dans des sachets plastiques individuels et conservés à 4 °C sur le terrain puis à - 20 °C en laboratoire.

Analyse chimique des odeurs de nid

Une fois au laboratoire, les tubes contenant l'air des nids ont été analysés par couplage désorption thermique – chromatographie en phase gazeuse – spectrométrie de masse à temps

	Odeur du nid	ų.	
Plumes	Matériel du nid	Air	du nid
	2014		
	2014		2015

Table 1 : Plan d'échantillonnage des trois sources d'odeur de nid.

de vol (TD-GC-MS-TOF). Les échantillons de matériel de nid ont quant à eux été placés à 60 °C pendant 1 h, et les COVs ont été collectés par microextraction en phase solide (SPME) puis analysés en GC-MS. Pour finir, des plumes de chaque échantillon ont été placées dans un insert en Teflon® lui-même placé dans un tube de thermodésorption vide. Les COVs ont ensuite été extraits des plumes par désorption thermique directe (TD) puis injectés dans le système GC-MS-TOF. Les chromatogrammes obtenus ont été analysés à l'aide du logiciel AMDIS et les composés ont été identifiés par comparaison avec une base de données (librairie NIST).

Résultats

COVs des odeurs de nid de pétrel bleu

Un total de 194 composés a été détecté dans les 60 échantillons d'air de nid, de matériel de nid et de plumes collectés en 2014 et 2015 (**Table 1**). Les principales classes chimiques identifiées étaient des alcanes, des alcènes, des composés aromatiques, des cétones, des alcools, des aldéhydes et des terpènes. Nous pouvons noter que les échantillons d'air de nid possédaient 23 COVs en commun avec les échantillons de plumes et 13 COVs en commun avec les échantillons de matériel de nid, et que 18 COVs étaient communs aux trois sources d'odeur (**Fig. 1**). De plus, nous

avons mis en évidence que les trois sources d'odeurs avaient des compositions chimiques très différentes (PerMANOVA : pseudo-FF1,42 = 16.62, P < 0.001).

Statut d'occupation des nids et variation chimique interannuelle

En se concentrant sur les échantillons d'air des nids collectés en 2014 et 2015 (88 COVs), nous avons pu remarquer que les deux années présentaient une variation dans leur composition chimique (PerMANOVA, pseudo-F F1,35 = 8,02, P < 0.001, Fig. 2). En revanche, la composition chimique des nids occupés ne semblait pas être significativement différentes de celle les nids vides (PerMANOVA, pseudo-F F1,35 = 0.94, P = 0.49).

Signature chimique propre à chaque nid

Pour étudier si un nid particulier était défini par une composition chimique spécifique, nous avons sélectionné tous les échantillons d'air collectés pour un même nid (c'est-à-dire l'odeur avec chacun des partenaires et l'odeur du nid vide pour les deux années d'échantillonnages, lorsque les échantillons étaient disponibles). Nous avons alors effectué une analyse interclasse ce qui nous a permis de mettre en évidence des profils chimiques plus proches au sein d'un même nid qu'entre les nids (61 COVs; Fig. 3).

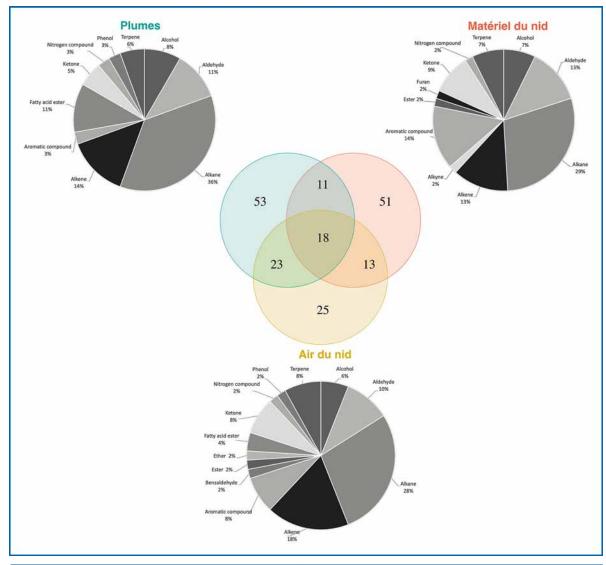


Figure 1 : Compositions chimiques des trois sources d'odeur de nid (c'est-à-dire air du nid, matériel du nid et plumes) collectées en 2014.

Discussion

Dans cette étude, nous avons étudié la composition chimique de l'odeur des nids de pétrels bleus, une espèce qui semble utiliser son sens de l'odorat pour localiser et reconnaitre son nid. Nous avons comparé des échantillons d'air de nids à des échantillons de matériel de nid et de plumes, et nous avons constaté que les odeurs d'air de nids étaient majoritairement composées de COVs dérivés des oiseaux. Ces composés contribuent probablement à l'odeur globale propre à chaque nid que nous avons mis en évidence. Nous avons également constaté que

malgré une différence de composition chimique entre les années, les odeurs d'air des nids semblaient stables au cours du temps. Ces résultats, associés aux expériences comportementales précédemment réalisées chez le pétrel bleu, suggèrent que l'odeur émanant des terriers de ces oiseaux pourrait fournir des informations susceptibles de faciliter la reconnaissance des nids.

Odeur des nids : les oiseaux comme principale source d'odeur

Les Procellariiformes sont connus pour l'odeur musquée de leur plumage. Ces composés

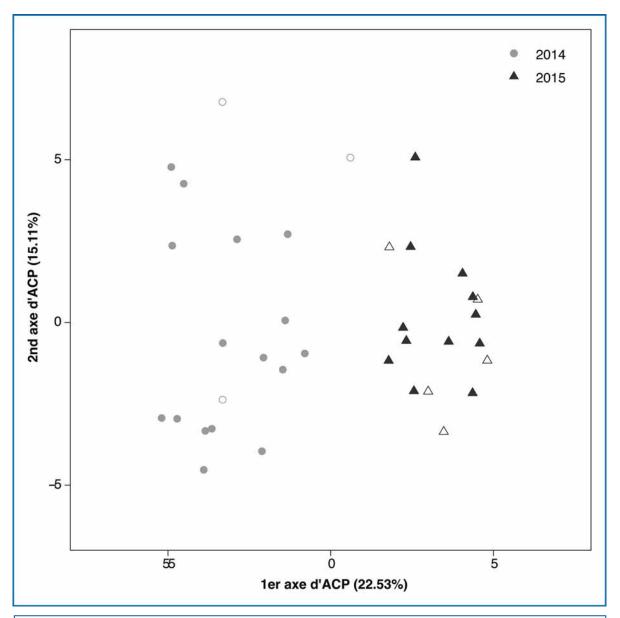


Figure 2 : Composition chimique des échantillons d'odeurs d'air de nids avec oiseau (symboles pleins) et de nids vides (symboles ouverts) collectés en 2014 (triangles gris) et 2015 (ronds noirs) décrites par les deux premiers axes d'une analyse en coordonnées principales.

émis par les oiseaux devraient constituer une partie de l'odeur des nids, et nos résultats le confirment. L'air des nids était caractérisé par un mélange de 25 composés spécifiques à cette source d'odeur, mais aussi par 23 composés en commun avec les échantillons de plumes et 13 composés en commun avec les échantillons de matériel de nid. En se concentrant sur les composés communs entre l'air des nids et les plumes,

nous avons remarqué que six composés avaient été identifiés chez le pétrel bleu (Phénol, 2,4-bis(1,1-diméthyléthyl)-, n-Tridécan-1-ol, Octadécane, Nonadécane, Acide hexadécanoïque, Ester méthylique et Eicosane; Mardon et al., 2010, 2011). De plus, parmi les 18 composés communs aux trois sources d'odeurs, six ont également été identifiés chez le pétrel bleu (Décanal, Undécanal, Tétradécane, Pentadécane, Hexadécane,

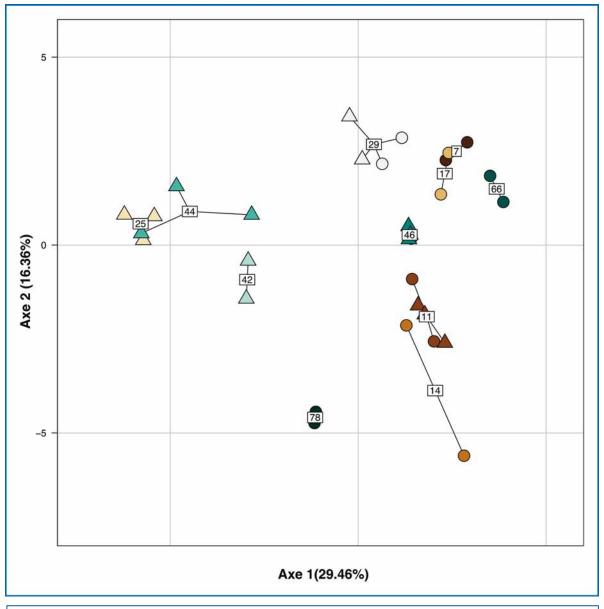


Figure 3 : Composition chimique des échantillons d'odeur d'air de nids collectés en 2014 (triangles) et 2015 (ronds) décrites par les deux premiers axes d'une analyse inter-classe. Chaque couleur correspond à un nid particulier. Cette figure montre que les échantillons provenant d'un même nid ont des compositions chimiques plus ressemblantes quel que soit l'année d'échantillonnage.

Heptadécane; Mardon et al., 2010, 2011). Ces composés ayant précédemment été identifiés dans des échantillons de plumes et de secrétions uropygiennes proviennent donc très certainement directement ou indirectement (à partir des plumes retrouvées dans le matériel des nids) des oiseaux.

Odeur spécifique à chaque nid

Comme attendu mais jamais décrit, nos résultats montrent la présence d'une signature chimique propre à chaque nid qui pourrait être importante dans le processus de reconnaissance du nid chez le pétrel bleu (Bonadonna et al., 2004). Nous avons mis en évidence que l'odeur

des nids provient majoritairement des oiseaux, et nous savons que chaque oiseau a sa propre odeur (Mardon et al., 2010, 2011) et qu'ils sont capables de reconnaitre leur propre

"Comme attendu mais jamais décrit, nos résultats montrent la présence d'une signature chimique propre à chaque nid qui pourrait être importante dans le processus de reconnaissance du nid chez le pétrel bleu."

odeur ainsi que celle de leur partenaire (Mardon et Bonadonna, 2009). Lors d'expériences de choix, les oiseaux ont montré qu'ils préféraient l'odeur de leur propre nid à l'odeur d'un nid d'un congénère (Bonadonna et al., 2003c). Ces résultats suggèrent l'idée que l'odeur des nids est probablement un mélange des odeurs des deux partenaires que les oiseaux peuvent apprendre et reconnaître.

Odeur des nids stable dans temps

Pour permettre la reconnaissance des nids pendant la saison de reproduction et année après année, les odeurs émises par les nids doivent être stables et persistantes dans le temps. En effet, nous n'avons pas trouvé de différence de composition chimique entre les nids occupés et les nids vides pendant la saison de reproduction, ce qui suggère que les odeurs des nids sont persistantes dans le temps. Le pétrel bleu, comme les autres espèces de Procellariiforme, est connu pour sa forte odeur à tel point que les sacs de coton utilisés pour leur transport sont souvent utilisés comme sources d'odeurs lors des expériences comportementales (Bonadonna et Nevitt, 2004). De la même manière, il a été suggéré que les oiseaux pouvaient se frotter involontairement sur les parois du terrier et donc déposer leur odeur sur le matériel de nid (Bonadonna et al., 2004).

Cependant, nous avons identifié des différences interannuelles dans les profils chimiques des odeurs de l'air des nids. La disponibilité en nourriture est susceptible de varier dans le temps et les changements de régime alimentaire peuvent avoir un impact sur la composition chimique des odeurs des oiseaux (Apandi et Edwards, 1964; Grieves et al., 2020). Ces variations de composition chimique d'une année à l'autre pourraient également être dues à une variation de la composition végétale autour des nids que les oiseaux peuvent utiliser comme

matériel de nid. Enfin, nous avons également trouvé quelques composés précédemment identifiés chez le prion de la désolation (*Pachyptila desolata*; Hexanal, Octane, 1-Hepta-

nol, Décane, 2-Octénal, (E)-, Décanal, 1- Dodécanol, Pentadécane, Heptadécane; Bonadonna et al., 2007). Les pétrels bleus et les prions de la désolation sont connus pour nicher en majorité sur les mêmes îles à Kerguelen (Cherel et al., 2002b, 2002a). Dans certaines îles, comme l'île Verte, la compétition interspécifique pour l'occupation des nids est élevée et le squattage des nids a déjà été observé (Bonadonna et Mardon 2010). Ces différences interannuelles peuvent donc être également dues au squattage des nids par d'autres espèces ou d'autres pétrels bleus, modifiant ainsi l'odeur des nids. Cependant, cette variation chimique ne semble pas perturber les oiseaux lors de la reconnaissance des nids année après année, ce qui suggère une base odorante des nids stable et persistante dans le temps.

Conclusion

Dans ce travail nous avons utilisé une méthode fiable et répétable permettant de capturer et d'identifier les COVs émis par les terriers où se reproduisent les pétrels bleus. Jusqu'à présent de nombreux travaux évoquaient le fait que ces oiseaux utilisaient l'olfaction pour revenir se reproduire chaque année dans le même terrier avec le même partenaire, et la possibilité d'une signature chimique propre à chaque nid était suggérée mais jamais décrite (Bonadonna, 2009; Bonadonna et Mardon, 2013). Nos résultats ont pour la première fois mis en évidence que les nids semblent s'imprégner de COVs provenant des oiseaux, soutenant leur rôle dans la reconnaissance des nids.

Remerciements

Je tiens à remercier Marianne Gabirot (bourse Marie Curie intra-européenne : FP7-PEOPLE-2013-IEF-625385 BIRDSCENTS) qui a initié ce travail et collecté les données avec l'aide de Francesco Bonadonna (Agence Nationale de la Recherche Française: AMBO ANR-08-BLAN-0117-01 et subvention IPEV: EHTOTAAF 354), de m'avoir permis de travailler sur ce projet. Je tiens également à remercier Carsten Müller pour m'avoir accueilli dans son équipe au sein de la School of Biosciences de l'Université de Cardiff et pour son aide tout au long de mon post-doctorat. Pour finir, je tiens à sincèrement remercier la fondation FYSSEN pour son soutien financier et de m'avoir permise de réorienter mon sujet de recherche suite à des difficultés rencontrées lors de la crise sanitaire.

Bibliographie

- Apandi, M., and Edwards, H.M. 1964. Studies on the composition of the secretions of the uropygial gland of some avian species. Poultry Science. 43:1445–1462.
- Bonadonna, F. 2009. Olfaction in petrels: from homing to self-odor avoidance. In: Annals of the New York Academy of Sciences. pp. 428–433.
- Bonadonna, F., Benhamou, S., and Jouventin, P. 2003a. Orientation in "featureless" environments: the extreme case of pelagic birds. In: Avian Migration. Springer. pp. 367–377.
- Bonadonna, F., and Bretagnolle, V. 2002. Smelling home: a good solution for burrow-finding in nocturnal petrels? Journal of Experimental Biology. 205:2519–2523.
- Bonadonna, F., Cunningham, G.B., Jouventin, P., Hesters, F., and Nevitt, G.A. 2003b. Evidence for nest-odour recognition in two species of diving petrel. Journal of Experimental Biology. 206:3719–3722.
- Bonadonna, F., Hesters, F., and Jouventin, P. 2003c. Scent of a nest: discrimination of ownnest odours in Antarctic prions, *Pachyptila desolata*. Behavioral Ecology and Sociobiology. 54:174–178.
- Bonadonna, F., Miguel, E., Grosbois, V., Jouventin, P., and Bessiere, J.-M. 2007. Individual odor recognition in birds: an endogenous olfactory signature on petrels' feathers? Journal of Chemical Ecology. 33:1819–1829.
- Bonadonna, F., and Nevitt, G.A. 2004. Partner-specific odor recognition in an Antarctic seabird. Science, New Series. 306:835.
- Bonadonna, F., Villafane, M., Bajzak, C., and Jouventin, P. 2004. Recognition of burrow's olfactory signature in blue petrels, *Halobaena*

- caerulea: an efficient discrimination mechanism in the dark. Animal Behaviour. 67:893–898.
- Brooke, M. de L. 1989. Determination of the absolute visual threshold of a nocturnal seabird, the common diving petrel *Pelecanoides urinatrix*. Ibis. 131:290–294.
- Chaurand, T., and Weimerskirch, H. 1994. Incubation routine, body mass regulation and egg neglect in the blue petrel *Halobaena caerulea*. Ibis. 136:285-290.
- Cherel, Y., Bocher, P., De Broyer, C., and Hobson, K.A. 2002a. Food and feeding ecology of the sympatric thin-billed *Pachyptila belcheri* and Antarctic *P. desolata* prions at Iles Kerguelen, Southern Indian Ocean. Marine Ecology Progress Series. 228:263–281.
- Cherel, Y., Bocher, P., Trouvé, C., and Weimerskirch, H. 2002b. Diet and feeding ecology of blue petrels *Halobaena caerulea* at Iles Kerguelen, Southern Indian Ocean. Marine Ecology Progress Series. 228:283–299.
- Grieves, L.A., Bottini, C.L.J., Branfireun, B.A., Bernards, M.A., MacDougall-Shackleton, S.A., and MacDougall-Shackleton, E.A. 2020. Food stress, but not experimental exposure to mercury, affects songbird preen oil composition. Ecotoxicology. 29:275-285.
- Grubb, T.C. 1974. Olfactory navigation to the nesting burrow in Leach's petrel (*Oceanodroma leucorrhoa*). Animal Behaviour. 22:192–202.
- Jouventin, P., Mouret, V., and Bonadonna, F. 2007. Wilson's storm petrels *Oceanites oceanicus* recognise the olfactory signature of their mate. Ethology. 113:1228-1232.
- Mardon, J., and Bonadonna, F. 2009. Atypical homing or self-odour avoidance? Blue petrels (*Halobaena caerulea*) are attracted to their mate's odour but avoid their own. Behavioral Ecology and Sociobiology. 63:537–542.
- Mardon, J., Saunders, S.M., Anderson, M.J., Couchoux, C., and Bonadonna, F. 2010. Species, gender, and identity: cracking Petrels' sociochemical code. Chemical Senses. 35:309–321.
- Mardon, J., Saunders, S.M., and Bonadonna, F. 2011. From preen secretions to plumage: the chemical trajectory of blue petrels' *Halobaena caerulea* social scent. Journal of Avian Biology. 42:29–38.

- Martin, G.R., and Brooke, M. de L. 1991. The eye of a Procellariiform seabird, the Manx shearwater, *Puffinus puffinus*: visual fields and optical structure. Brain, Behavior and Evolution. 37:65–78.
- Mougeot, F., and Bretagnolle, V. 2000. Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. Journal of Avian Biology. 31:376–386.
 - Roper, T.J. 1999. Olfaction in birds.
- Warham, J. 1990. The petrels: their ecology and breeding systems. A&C Black.

Introduction

rocellariiforms, which include petrels, albatrosses and shearwaters, have a highly developed sense of smell that is essential for their orientation in the open ocean (Roper, 1999; Bonadonna et al., 2003a). In particular, behavioural experiments in several of these burrow-nesting birds demonstate that olfactory cues play an important role in homing (Bonadonna and Bretagnolle, 2002; Bonadonna, 2009). For example, blue petrels are able to find their nest even after an artificial displacement of the burrow entrance, suggesting that these birds use olfactory cues and not geographical position to locate and recognise their nest (Bonadonna et al., 2004). Furthermore, choice experiments showed that petrels. including blue petrels, are able to distinguish the odour of their own nest from that of a conspecific solely relying on olfactory cues (Grubb, 1974; Bonadonna et al., 2003c, 2003b, 2004; Jouventin et al., 2007; O'Dwyer et al., 2008). However, despite the behavioural evidence for the role of smell in nest finding behavior of petrels, the chemical nature, composition and origin of olfactory cues emanating from the nests remain unknown.

The blue petrel

The blue petrel (*Halobaena caerulea*) is a long-lived species that reaches sexual maturity at 6 years. These pelagic birds live most of the year in the open sea in the Southern Ocean. At the beginning of the breeding season and after a year's absence, these birds return to their breeding colony on small oceanic islands around Antarctica and breed with the same partner in the same nest (Warham, 1990). Blue petrels nest in burrow in dense colonies and each pair lays a single egg per year. The partners take turns to

incubate it relieving each other from the nest every 8-12 days during approximately 45-50 days of incubation, and less frequently when feeding the chick (Chaurand and Weimerskirch, 1994). Blue petrels return to their nest at night, often when it is completely dark to avoid predation risks from other birds such as skuas (Warham, 1990; Mougeot and Bretagnolle, 2000). However, petrels have no nocturnal adaptative vision (Brooke, 1989; Warham, 1990; Martin and Brooke, 1991) suggesting that nest recognition is likely based on other cues such as olfactory signals.

Aim of the study

In order to better understand the mechanism of nest recognition in blue petrel and to disentangle the nest odour, we collected samples from nests occupied by breeding pairs of blue petrels. We sampled three different odour sources: a) nest air (proxy of the odour emanating from nests and presumably perceived by birds), b) nest material (blend of soil, roots, plant branches and feathers) according to two modalities, when one of the parents was present and/or when the nest was empty, as well as c) feathers from nesting birds (proxy of birds' odour; Table 1). We hypothesise that (i) these three odour sources have different chemical compositions, (ii) nest air samples are mainly characterised by the odour from nesting birds, and (iii) each nest are characterised by a specific global odour that (iv) remains stable over time.

Material and methods

Study site

All samples were collected during two successive austral summers (2014 and 2015) on Ile Verte (49° 51' S, 70° 05' E) in the Kerguelen Archipelago in the southern Indian Ocean. This small island is a breeding site for many burrownesting petrels, including our study species, the blue petrel (*Halobaena caerulea*).

In situ odour collection

Air samples were collected with a thermodesorption tube placed in the nest chamber. Each tube was connected to a pump and nest air was sampled for 3 hours at a flow rate of 50 ml/min. We also collected approximately 100 g of nest material placed into 125 ml opaque glass jars and stored at 4°C in the field (2-3 weeks) and then at -20°C until laboratory analysis. Finally, approximately 100 mg of feathers were cut from the birds' duvet, packed in individual plastic bags and stored at 4°C in the field and at -20°C in the laboratory.

Chemical analysis of nest odours

Once in the laboratory, the tubes containing nest air were analysed using a thermal desorption – gas chromatography – time-of-flight mass spectrometry (TD-GC-MS-TOF). Nest material samples were placed at 60°C for 1h, and the VOCs were collected with solid-phase microextraction (SPME) and analysed using GC-MS. Finally, feathers from each sample were placed in a Teflon® insert placed in an empty thermodesorption tube. The VOCs were then extracted from feathers using direct thermal desorption (TD) and injected into the GC-MS-TOF system. All chromatograms were analysed using AMDIS software and the compounds were identified by comparison with a database (NIST library).

Results

VOCs from blue petrel nest odours

A total of 194 compounds were detected in the 60 samples of nest air, nest material and feathers collected in 2014 and 2015 (**Table 1**). The main chemical classes identified were alkanes, alkenes, aromatic compounds, ketones, alcohols,

aldehydes and terpenes. We noted that nest air samples had 23 VOCs in common with feather samples and 13 VOCs in common with nest material samples, and 18 VOCs were common to the three odour sources (**Fig. 1**). Furthermore, we found a strong significant chemical variation between the three odour sources (PerMANOVA: pseudo-F F1.42 = 16.62, P = 0.0001).

Nest occupancy status and inter-annual chemical variation

Focusing on nest air samples collected in 2014 and 2015 (88 VOCs), we found that the two sampling years showed a chemical variation (Per-MANOVA, pseudo-F F1,35 = 8.02, P < 0.001, **Fig. 2**). In contrast, the chemical composition of occupied and empty nests did not appear significantly different (PerMANOVA, pseudo-F F1,35 = 0.94, P = 0.49).

Nest-specific chemical signature

To investigate whether a particular nest was defined by a specific chemical composition, we selected all air samples sampled from the same nest (i.e., the odour with each partner and the odour of the empty nest for both years of sampling, when samples were available). Then, we performed an inter-class analysis which allowed us to show closer chemical profiles within a nest than between nests (61 VOCs; **Fig. 3**).

	Nest odour	9	
Feathers	Nest material	Nes	st air
		- FB 3-3	
	2014		2015

Table 1: Sampling plan of the three nest odour sources.

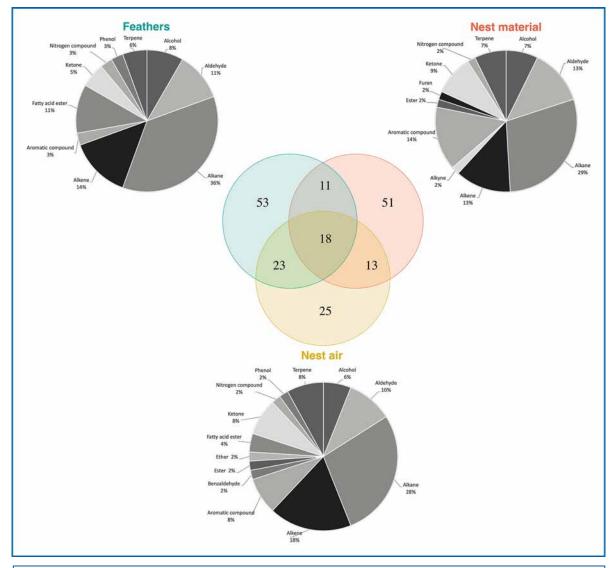


Figure 1: Chemical compositions of the three nest odour sources (i.e., nest air, nest material and feathers) collected in 2014.

Discussion

In this study, we investigated the chemical composition of nest odour of blue petrels, a species that appears to use its sense of smell to locate and recognise its nests. We compared nest air samples with nest material and feathers samples, and we found that nest air odours were predominantly composed of bird-derived VOCs. These compounds probably contribute to the nest-specific odour we found. We also found that despite a difference in chemical composition between years, nest air odours appeared to be stable over

time. These results, combined with previous behavioural experiments realised in the blue petrel, suggest that the odour emanating from burrows may provide information that could facilitate nest recognition.

Nest odour: birds as the main source of odour

Procellariiforms are known for the musky odour of their plumage. These compounds emitted by birds should partially constitute the nest odour, and our results confirm this. Nest air samples were characterised by a mixture of

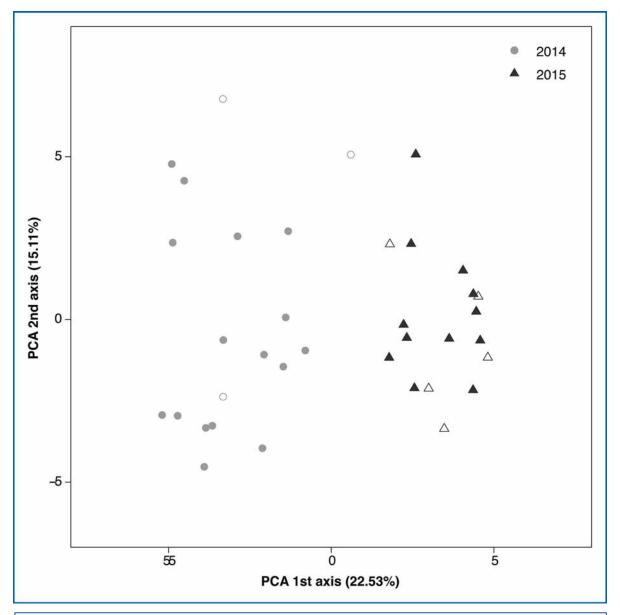


Figure 2: Chemical composition of nest air odour samples from nests with a bird (solid symbols) and empty nests (open symbols) collected in 2014 (grey triangles) and 2015 (black circles) described by the first two axes of a principal coordinate analysis.

25 compounds specific to this odour source, but also by 23 compounds in common with feather samples and 13 compounds in common with nest material samples. Focusing on the common compounds between nest air and feathers, we noted that six compounds were identified in blue petrels (Phenol, 2,4-bis(1,1-dimethylethyl)-, n-Tridecan-1-ol, Octadecane, Nonadecane, Hexadecanoic acid, methyl ester and Eicosane; Mardon et al.,

2010, 2011). In addition, among the 18 compounds common to all three odour sources, six were also identified in the blue petrel (Decanal, Undecanal, Tetradecane, Pentadecane, Hexadecane, Heptadecane; Mardon et al., 2010, 2011). As these compounds have previously been identified in feather and uropygial secretion samples, they most certainly originate directly or indirectly (from feathers found in nest material) from birds.

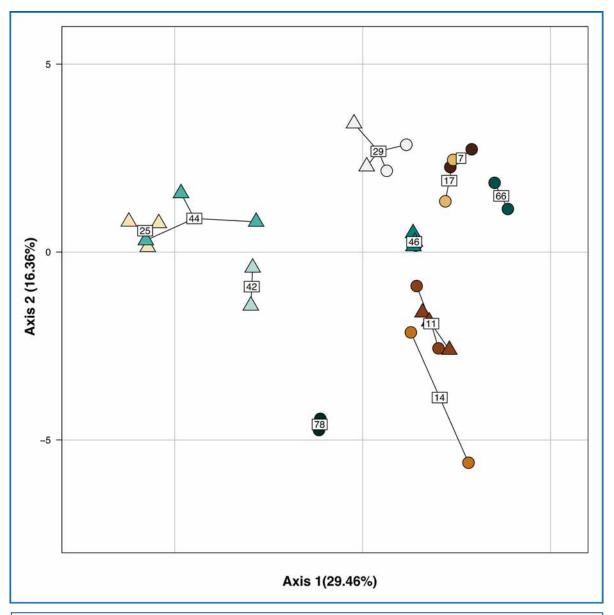


Figure 3: Chemical composition of air odour samples from nests collected in 2014 (triangles) and 2015 (circles) described by the first two axes of an inter-class analysis. Each colour corresponds to a particular nest. This figure shows that chemical compositions from samples collected in a same nest are more similar regardless the sampling year.

Nest-specific odour

As expected but never described, our results show the presence of a nest-specific chemical signature that could be important in the nest recognition process in blue petrels (Bonadonna et al., 2004). We highlighted that nest odour mainly comes from birds, and we know that each bird has its own odour (Mardon et al., 2010, 2011)

and that they are able to recognise their own odour as well as their partner's odour (Mardon and Bonadonna, 2009). In choice experiments, birds showed a preference of their own nest odour to the odour of a conspecific's nest (Bonadonna et al., 2003c). These results suggest that nest odours are probably a mixture of partners' odours that birds can learn and recognise.

Stable nest odour over time

To allow nest recognition during the breeding season and year after year, odours emitted from nests must be stable and persistent over time. Indeed, we found no difference in chemical com-

position between occupied and empty nests during the breeding season, suggesting that nest odours are persistent over time. Blue petrels, like other Procellarii-

"As expected but never described, our results show the presence of a nest-specific chemical signature that could be important in the nest recognition process in blue petrels."

form species, are known for their strong odour to the point that cotton bags used for their transport are often used as odour sources in behavioural experiments (Bonadonna and Nevitt, 2004). Similarly, it has been suggested that birds may involuntarily rub themselves on the burrow walls and thus deposit their scent on nest material (Bonadonna et al., 2004).

However, we have identified an inter-annual difference in the chemical composition of nest air odours. Food availability is likely to vary over time and changes in diet may impact the chemical composition of birds' odours (Apandi and Edwards 1964; Grieves et al. 2020). These chemical composition variations could also come from variation in plant composition around nests that birds may use as nest material. Finally, we also found some compounds previously identified in Antarctic prion (Pachyptila desolata; Hexanal, Octane, 1-Heptanol, Decane, 2-Octenal, (E)-, Decanal, 1- Dodecanol, Pentadecane, Heptadecane; Bonadonna et al., 2007). Blue petrels and Antarctic prions are known to nest mostly on the same islands in Kerguelen (Cherel et al., 2002b, 2002a). In some islands, such as Ile Verte, the interspecific competition for nest occupancy is high and nest squatting has been observed (Bonadonna and Mardon 2010). Therefore, these interannual differences may also be from nest squatting by other species or other blue petrels, changing nest odours. However, this chemical variation does not seem to affect the ability of birds' nest recognition year after year, sugges-

> ting a stable and persistent nest odour over time.

Conclusion

In this work we used a reliable and repeatable method to capture and

identify VOCs emitted from burrows where blue petrels are breeding. Until now many works mentioned that these birds used olfaction to return each year to reproduce in their own burrow with their partner but the possibility of chemical signature in nests was mentioned but never described (Bonadonna, 2009; Bonadonna and Mardon, 2013). Our results have for the first time highlighted that nests seem to become filled with birds' VOCs, supporting their role in nest recognition.

Acknowledgements

I would like to thank Marianne Gabirot (Marie Curie Intra-European grant: FP7-PEOPLE-2013-IEF-625385 BIRDSCENTS) who initiated this work and collected the data with the help of Francesco Bonadonna (French National Research Agency: AMBO ANR-08-BLAN-0117-01 and IPEV grant: EHTOTAAF 354), for allowing me to work on this project. I would also like to thank Carsten Müller for welcoming me in his team in the School of Biosciences of Cardiff University and for his help throughout my postdoctoral work. Finally, I am very grateful the FYSSEN foundation for its financial support and for allowing me to reorient my research topic following the difficulties encountered during the public health crisis.

Nouvelles modalités d'électrophysiologie corticale, perspectives en recherche médicale et en physiologie humaine

Pierre BOURDILLON¹,²,³, Linnea EVANSON³,⁴

Neurochirurgien titulaire à l'Hôpital Fondation Adolphe de Rothschild, Doctorante à l'Ecole Nomale Supérieure

Résumé

Les progrès récents dans la conception de matériaux et en micro et nano-électronique ont modifié en profondeur la conception des électrodes d'électrophysiologie intracrânienne. Il devient possible de produire des électrodes enregistrant l'activité du cortex à une échelle qui n'était jusqu'à présent pas disponible. Cette échelle correspond à l'enregistrement des structures fonctionnelles de base, supposées être les plus élémentaires, utilisée par le cerveau pour son fonctionnement et, au sein de ces structures, de l'activité des différents types de neurones les composant. Après une synthèse concernant les différents types de nouvelles électrodes, est exposée ici une de leurs toutes premières applications pour la description de mécanismes conduisant à la génération d'une crise comitiale focale chez l'épileptique. S'en suit une réflexion plus large sur les perspectives de leur utilisation.

Mots-clés

PEDOT ; laminaire, électrode ; cortex ; épilepsie ; électrocorticographie ; intracrânien ; silicone ; CMOS

New modalities of cortical electrophysiology, perspectives in medical research and human physiology

Abstract

Recent advances in material technology and in micro- and nano-electronics have profoundly changed the design of intracranial electrophysiology electrodes. It is now possible to manufacture electrodes that record cortical activity at a spatial resolution that was previously unthinkable. This high spatial resolution enables recording of the functional structures of the brain, and differentiation of the activity of the different types of neurons composing them. In this paper, we present a review of the different types of electrodes now available, and then suggest one of the first applications for such high resolution electrodes, namely a means to better characterise the mechanisms that generate focal seizures in epileptics. Finally, we reflect more broadly on prospects for their future use.

Keywords

PEDOT; laminar, electrode; cortex; epilepsy; electrocorticography; intracranial; silicone; CMOS

¹ Integrative Neuroscience & Cognition Center, Université Paris-Cité, Paris France

² Cortical Physiology Laboratory, Massachusetts General Hospital, Harvard Medical School

³ Département de Neurochirurgie, Hôpital Fondation Adolphe de Rothschild, Paris France

⁴ Département d'Etudes Cognitives, Ecole Normale Supérieure, Paris France

Introduction

a place de l'électricité au sein du vivant remonte à la description même du concept moderne d'électricité, notamment avec les travaux de Giovani Aldini^{1,2} s'appuyant sur ceux de Luigi Galvani et d'Alessandro Volta, la décrivant comme distinct de celle de la foudre, de nature statique. Dans les années et même le siècle suivant ces premières observations et interprétations, la recherche dut essentiellement se baser sur la visualisation de la conséquence des stimulations électriques, l'enregistrement des courants électriques étant alors difficile. Une fois rendu possible, les nerfs, voies de propagation des signaux électriques, furent les premiers étudiés et il fallut attendre la fin du XIXe siècle et les travaux de Richard Caton pour pouvoir enregistrer, par le biais d'électrodes corticales, l'activité du cerveau animal³. Ce fut une avancée technique, permettant l'amplification du signal et donc son recueil à travers le crâne et le scalp, qui permit les premiers enregistrements de l'activité corticale humaine par Hans Berger en 1929⁴ lors de la description de l'électroencéphalographie. Une des étapes essentielles dans le progrès de la compréhension de la physiologie du cerveau humain sur les bases de l'analyse de son activité électrique fut le développement d'électrodes d'enregistrement intracérébrales, permettant son enregistrement de manière continue sur plusieurs jours. Ce développement fut induit par la nécessité de disposer d'enregistrements précis des crises d'épilepsie pour en proposer un traitement chirurgical efficace. Ces électrodes de nature métallique, initialement en acier et désormais faites d'un alliage d'iridium et de platine, enregistrent les potentiels de champs locaux à savoir l'activité globale d'une large population de plusieurs milliers de neurones⁵. S'il n'est donc pas possible d'avoir d'informations quant à l'organisation fonctionnelle des neurones les uns avec les autres, il est en revanche possible de comparer la temporalité de l'activation de plusieurs sites d'enregistrement dans le cerveau et d'ainsi décrire l'organisation et la dynamique des réseaux fonctionnels à une échelle macroscopique. Des enregistrements à l'échelle d'un neurone unique, appelés enregistrements unitaires, ont par ailleurs été réalisés par la miniaturisation des électrodes et l'augmentation de la fréquence d'échantillonnage des amplificateurs, mais ne permirent qu'une étude limitée des interactions entre les neurones, bases essentielles du fonctionnement cérébral. Depuis le développement de cette approche au début de la seconde moitié du XX^e siècle, peu de progrès ont été réalisés et il faut attendre le début XXI^e siècle et le développement de la micro puis nano-électronique ainsi que des matériaux compliants pour envisager l'enregistrement du cortex cérébral à différentes échelles. L'objet du présent travail est de présenter ces nouvelles approches et d'aborder les perspectives de leur utilisation.

Les nouvelles modalités d'enregistrement cortical

Bases technologiques

La conception des électrodes intracrâniennes de surface ou pénétrant le cortex repose actuellement sur une architecture géométrique et des propriétés physiques mécaniques ne permettant pas un échantillonnage à haute résolution spatiale et exposant à des problèmes d'interface entre l'électrode et le tissu nerveux⁶⁻⁸. Pour résoudre ces deux limites propres aux propriétés physiques des électrodes, de nouvelles approches ont été utilisées afin d'obtenir des systèmes d'enregistrement à haute densité spatiale et de grande compatibilité biophysique avec le tissu nerveux. Le principal obstacle était la différence d'ordre de grandeur du module de Young, c'està-dire la constante qui relie la contrainte de compression et le début de la déformation d'un matériau élastique isotrope, entre le tungstène (250 GPa), l'iridium-platine (200 GPa), le silicone (150 GPa) et le tissu nerveux (1 à 10 kPa). Cela expose en effet à des lésions tissulaires pouvant conduire à des réactions inflammatoires et la production de gliose réactionnelle pouvant causer une mauvaise interface entre le cerveau et l'électrode et ainsi gêner le recueil de l'activité électrique et impacter le fonctionnement normal du tissu nerveux^{6,9}. Le second obstacle était que le matériau choisi permette une architecture pouvant produire une résolution spatiale suffisamment fine pour permettre l'enregistrement d'activité au niveau du neurone unique et cela sur de larges populations cellulaires (ce qui est appelé l'activité multi-unitaire) tout en assurant une impédance basse¹⁰. Les principales avancées résultèrent de la nanostructuration des surfaces d'enregistrement et l'utilisation d'un couplage ionique et électronique pour la conduction du signal. À ce jour les matériaux les plus aboutis sont :

- Composite platine-silicone : $0.5~\Omega cm^2$ impédance à 1 kHz, $300\mu m$ de diamètre d'électrode, 35~nm d'épaisseur¹¹.
- Hydrogels incorporant du poly(3,4-ethylenedioxythiophene):poly(styrenesulfonate) (PEDOT:PSS) : $2\Omega \text{cm}^2$ impédance à 1 kHz, 1mm^2 de taille d'électrode, 200 nm d'épaisseur. L'électrode utilise des nano-fils de dioxyde de titane recouvert d'or (Au-TiO2) : $0.22 \ \Omega \text{cm}^2$ impédance à 1 kHz, $50 \times 50 \ \mu \text{m}^2$ de taille d'électrode, $3\mu \text{m}$ d'épaisseur^{12}.
- Films conducteurs de polymère polypyrrole/ polycaprolactone-block-polytetrahydrofuranblockpolycaprolactone (PPy/PCTC): 66 Ωcm² impédance à 1 kHz, 0,5mm² de taille d'électrode, 15µm d'épaisseur¹³.

Les différents types d'électrodes

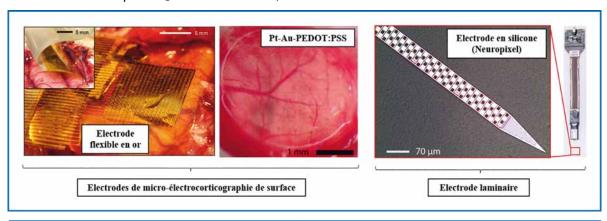
Ces matériaux sont ensuite utilisés pour concevoir des matrices d'électrodes à haute densité permettant l'obtention de la résolution spatiale évoquée au début de cet article. Ces électrodes peuvent être des électrodes de surface, souples, ou bien des électrodes pénétrant le cortex et permettant son enregistrement couche par couche (électrode laminaire). Les électrodes plus significatives et ayant fait l'objet d'application in vivo sont (voir **Figure 1**):

Neural-Matrix: une matrice d'électrodes pouvant dépasser le millier d'électrodes d'enregistrement (1008) avec des contacts d'enregistrement de $195 \times 270 \,\mu\text{m}^2$ espacés de $250 \,\text{à}\,330 \,\mu\text{m}$

sur une matrice de 47,5 μ m d'épaisseur de polyamide-élastomère. La densité d'électrode est de 1212 par cm² 14.

Neuro-Grid: S'il ne s'agit pas de la seule électrode utilisant la technologie Pt-Au-PEDOT:PSS, c'est une des premières publiées et la plus largement utilisée¹⁵. Il s'agit d'une électrode flexible de 4μm d'épaisseur composée de 256 canaux d'enregistrement de 10 μm² espacés de 30 μm et ayant donc une résolution spatiale de 111 000 électrodes par cm². La répartition optimale des électrodes au sein de la matrice pour les Pt-Au-PEDOT:PSS en terme de densité de taille d'exploration pour obtenir l'information la plus pertinente est un sujet de réflexion actif rendu possible par la facilité de modifier la taille de la matrice et la répartition des électrodes¹⁶.

Neuro-Pixel: contrairement aux deux électrodes précédentes correspondant à des électrodes fines et souples appliquées à la surface du cortex, ce troisième type d'électrode correspond à une électrode laminaire, à savoir une électrode pénétrant le cortex pour l'enregistrer sur son épaisseur. Contrairement aux générations précédentes ne pouvant enregistrer qu'à l'extrémité de parties performantes (comme la Utah Array n'enregistrant que le troisième feuillet cortical), les électrodes d'enregistrement sont réparties sur toute la longueur, à l'image des électrodes laminaires métalliques ¹⁷. Il s'agit d'une sonde en silicone de 1 cm \times 70 µm \times 20 µm portant des électrodes (de 250 à 1000) en nitrure de titane de 12 µm² et espacées et 15 µm (impédance de 0,2 Ωcm² pour une fréquence d'échantillonnage à 30 kHz).



 $\label{eq:Figure 1} \textbf{Figure 1}: exemple d'électrodes de micro-électrocorticographie (en or 14 et Pt-Au-PEDOT: PSS18) et la minaire (Neuropixel19)$

Les électrodes transparentes utilisées pour l'optogénétique (principalement basée sur le graphène ou indium tin oxide) et dont la perspective d'application humaine n'est pas immédiate ne sont pas abordées ici.

Quelles perspectives en recherche médicale, description d'une première approche (travail réalisé dans le cadre du financement post-doctorat Fyssen par le premier auteur)

Les applications de ces nouvelles technologies seront sans nul doute nombreuses dans le domaine de la médecine dans la mesure où des processus pathologiques pourront être observés à une échelle qui jusqu'à présent n'était pas accessible. La première application fut sans surprise une des seules qui était éthiquement acceptable chez le primate humain pour une première approche : lorsqu'il était nécessaire de faire un enregistrement du cortex à l'aide des électrodes cliniques utilisées en routine. Il s'agit de la situation où un patient doit avoir une chirurgie dans le cadre du traitement d'une épilepsie résistante au traitement médicamenteux et où l'on cherche à identifier la zone du cerveau responsable de la génération des crises d'épilepsie. L'utilisation d'une nouvelle électrode en plus de celle utilisée dans le cadre du soin ne rajoute qu'un risque minime pour le patient et a été considérée comme acceptable par le comité de l'éthique en charge de la recherche (Massachusetts General Hospital, Harvard Medical School). C'est ainsi que chez 10 patients, une ou plusieurs électrodes de type laminaire ont été implantées et que 30 crises d'épilepsie ont été enregistrées. Certaines électrodes étaient situées en dehors de la zone de génération des crises d'épilepsie (mais dans des zones pouvant être impliquées dans leur diffusion) et d'autres en leur sein. Il fut donc possible de réaliser une comparaison en fonction du site d'implantation. L'analyse de ces données a permis de mettre en évidence une origine purement infra-granulaire et granulaire (soit les couches les plus profonde du néocortex) comme source de la génération des anomalies à l'origine de la genèse de la crise d'épilepsie (voir **Figure 2**). À l'inverse, dans les zones de propagation des crises, il fut noté que la génération des anomalies épileptiques ne concernait que la couche granulaire, à savoir la couche la plus superficielle du néocortex (Bourdillon et al. Article en cours de révision). Ces résultats sont inattendus car l'organisation normale du néocortex suit un schéma vertical très robuste, quelle que soit sa localisation, dans des unités physiologiques appelées colonne corticale. En effet, l'information arrive par la couche granulaire, et est ensuite transmise à la couche infra-granulaire ou un premier traitement de l'information est réalisé avant d'être projeté, via des neurones pyramidaux, vers la couche la plus superficielle du cortex granulaire. Un nouveau traitement de l'information est alors réalisé, notamment comparant l'information recue avec la prédiction faite localement, et différence entre ces deux éléments est ensuite projetée à distance (vers une autre colonne corticale) par des cellules pyramidales de la couche supra-granulaire (ou parfois plus profonde)^{20,21}.

Les constatations faites suggèrent donc une déconnexion fonctionnelle de la couche supragranulaire dans les colonnes corticales au sein du foyer épileptique lors de la survenue d'une crise d'épilepsie. Les électrodes mécaniques utilisées, à travers leurs 24 canaux d'enregistrement ne permettaient cependant pas de faire de l'identification de neurones sur les base de leur activité multi-unitaire. Cependant un nombre plus élevé et une répartition plus dense des électrodes permettrait d'obtenir une telle information (par exemple de suivre l'activité d'interneurones inhibiteurs, de cellules pyramidales, de cellules en miroir de la couche 6...) et d'identifier quels sont les mécanismes responsables de ce puissant découplage vertical au sein d'une colonne. L'électrode Neuropixel possède cette capacité et il a été réalisé au sein du laboratoire les premiers enregistrements chez l'humain. Cependant, seul du signal inter-critique est pour le moment disponible et des obstacles de traitement de signal restent à franchir (en particulier la correction des artefacts de mouvement)²².

Par ailleurs, l'utilisation d'électrodes laminaires permet d'avoir une vision « verticale » au sein d'une colonne corticale unique mais n'offre pas de possibilité d'analyser les interactions entre les colonnes corticales dans une même unité fonctionnelle ou au sein de la zone épileptogène (voir **figure 3**). Cela est en revanche possible en utilisant des électrode de surface à haute résolution de type Pt-Au-PEDOT :PSS, la résolution spatiale, de l'ordre de 30 à 50 µm selon les configurations, étant inférieur à la taille d'une

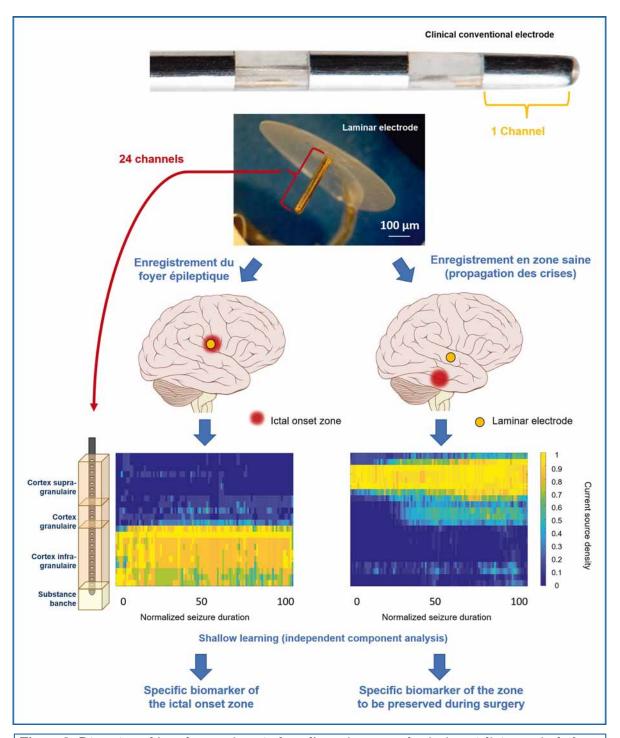


Figure 2 : Résumé graphique des premiers résultats d'enregistrements laminaires réalisés au sein du foyer de génération des crises ainsi que sur sa voie de propagation. L'analyse du signal repose sur le calcul de la dérivée spatiale secondaire des potentiels de champ permettant l'estimation des flux de courant entre les différentes couches du néocortex. L'utilisation d'une analyse en composante indépendante a permis l'identification d'un biomarqueur spécifique du foyer de génération des crises comitiales.

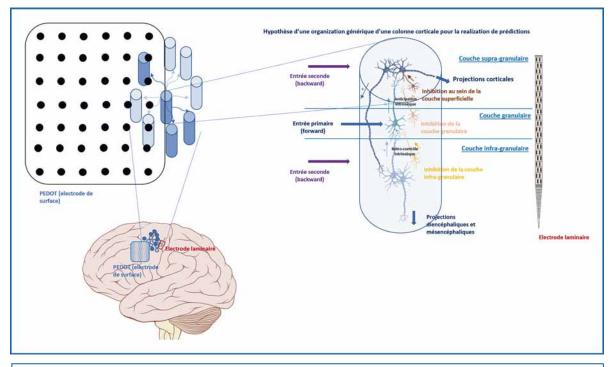


Figure 3: Exemple d'enregistrement d'une part par Pt-Au-PEDOT: PSS permettant une analyse d'une unité fonctionnelle « horizontale » à l'échelle des colonnes corticales, sièges supposés des opérations de calcul élémentaire du néocortex, et d'autre part par une Neuropixel permettant l'enregistrement « vertical » rendant possible au niveau de l'échelle du neurone d'avoir accès au mécanismes cellulaires impliqués dans la réalisation d'un calcul. L'exemple pris ici testerait le modèle dit du « predictive-coding » proposé par Karl Frinston²⁰ et prédisant qu'une colonne corticale est responsable de comparer l'information reçue avec une prédiction faite et de transmettre ensuite une quantification de l'erreur constatée. Il s'agirait d'un mécanisme générique de traitement de l'information par le néocortex humain. Cette hypothèse n'a pas encore, à ce jour, pu être testée.

colonne corticale. Il a été réalisé des premiers enregistrements humain à l'aide de ces électrodes au sein du laboratoire chez des patients épileptiques permettant d'obtenir un signal de bonne qualité ¹⁶. Cependant, il n'a pas été à ce jour enregistré de crise d'épilepsie et l'ensemble des données analysées a concerné des enregistrements de l'activité inter-critique, mettant néanmoins en évidence une dynamique pathologique au sein du foyer épileptique ¹⁶.

Perspective pour la compréhension de la physiologie corticale humaine

La possibilité de réaliser des enregistrements corticaux à la fois de surface sur des régions de plusieurs cm² et du cortex dans sa profondeur avec une résolution inférieure à 50 µm ouvre la voie à la description d'une physiologie corticale encore inconnue chez l'humain. En effet l'utilisation in vivo de ces technologies chez l'animal

(principalement, le rongeur, le carnivore et le primate non-humain) ont conduit à des avancées importantes sur la compréhension des mécanismes élémentaires de fonctionnement du cerveau. En effet, jusqu'à présent, les enregistrements reposaient essentiellement sur un enregistrement macroscopique du cerveau et sur la localisation et la temporalité des événements au sein de grands réseaux fonctionnels.

La possibilité d'observation à une échelle plus élémentaire (les neurones eux même au sein de la plus petite unité fonctionnelle supposée au sein de notre cerveau) permet d'envisager la description d'une physiologie corticale encore inconnue chez le primate humain. En effet, il existe pour ces processus élémentaires du fonctionnement cortical une forte variabilité inter-espèce et l'architecture du néocortex humain diffère en de nombreux points de celle des autres espèces et y compris du primate non-humain, en particulier

dans l'organisation de la couche 1 et de la couche 6. cette dernière étant jusqu'à ce iour inaccessible explorations aux électrophysiologique. Par ailleurs, le primate humain se caractérise sur le plan cognitif par la possibilité de

"La possibilité de réaliser des enregistrements corticaux à la fois de surface sur des régions de plusieurs cm² et du cortex dans sa profondeur avec une résolution inférieure à 50 μ m ouvre la voie à la description d'une physiologie corticale encore inconnue chez l'humain. "

manière chronique pourraient être utilisées pour de l'interface cerveau machine, notamment dans l'optique de compensation de fonctions altérées dans les suites de lésions du système nerveux central.

construire des raisonnements récursifs, ce qui semble indispensable à certaines capacités spécifiques à l'espèce tel la construction du langage, de structures mathématiques ou la métacognition^{23–25}. Outre la compréhension et l'étude des hypothèses émises concernant le fonctionnement élémentaire du cerveau comme un calculateur faisant des inférences et quantifiant les erreurs de prédiction^{20,23,26} (voir **Figure 3**), il devient possible de réaliser des comparaisons inter-espèces et d'envisager d'isoler le ou l'ensemble de processus permettant à l'espèce humaine de produire des raisonnement récursifs.

Conclusion

Le développement de nouveaux matériaux pour la conception d'électrodes permettant l'enregistrement du cerveau à l'échelle des unités fonctionnelles élémentaires que sont les colonnes corticales et les neurones les composant permet d'aborder des questions aux réponses jusqu'ici inaccessibles en terme de physiologie corticale et de physiopathologie. Dans un premier travail nous avons prouvé cela à l'échelle de la question très précise du mécanisme de génération des crises d'épilepsie et avons réussi à isoler un biomarqueur spécifique ouvrant la voie à une application concrète neurochirurgicale à très court terme (guidage électrophysiologique de la résection du foyer épileptique). Par ailleurs il a été possible de montrer la faisabilité des enregistrements avec l'ensemble des techniques proposées. Outre les progrès possibles dans les champs décrits précédemment, il est également possible que ces électrodes permettent un décodage de l'activité neurale avec une grande qualité, et l'utilisation d'électrodes implantées de

Remerciements

Pr Sydney S Cash, Drs Angelique Paulk & Pariya Salami d'Harvard Medical School – Massachusetts General Hospital; Mila Haglren du Massachusetts Institute of Technology; Pr Eric Hagren de l'University of California San Diego; Société Française de Neurochirurgie; Fulbright dotation Monahan; Fondations Edmond de Rothschild.

Bibliographie

- 1. Aldini, G. *De animali electricitate dissertationes duae*. (Instituti Scientiarum, 1794).
- 2. Parent, A. Giovanni Aldini: from animal electricity to human brain stimulation. *Can J Neurol Sci***31**, 576–584 (2004).
- 3. Caton, R. Electrical currents of the brain. *Br Med J***2**, 257–279 (1875).
- 4. Berger, H. Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. Archiv f. Psychiatrie87, 527-570 (1929).
- 5. Talairach, J., Bancaud, J., Bonis, A., Szikla, G. & Tournoux, P. Functional stereotaxic exploration of epilepsy. *Confin Neurol***22**, 328–331 (1962).
- 6. Vázquez-Guardado, A., Yang, Y., Bandodkar, A. J. & Rogers, J. A. Recent advances in neurotechnologies with broad potential for neuroscience research. *Nat Neurosci***23**, 1522–1536 (2020).
- 7. Hong, G. & Lieber, C. M. Novel electrode technologies for neural recordings. *Nat Rev Neurosci***20**, 330–345 (2019).
- 8. Lacour, S. P., Courtine, G. & Guck, J. Materials and technologies for soft implantable neuroprostheses. *Nat Rev Mater* **1**, 1–14 (2016).
- 9. Salatino, J. W., Ludwig, K. A., Kozai, T. D. Y. & Purcell, E. K. Glial responses to implanted

electrodes in the brain. *Nat Biomed Eng* 1, 862–877 (2017).

- 10. Viswam, V., Obien, M. E. J., Franke, F., Frey, U. & Hierlemann, A. Optimal Electrode Size for Multi-Scale Extracellular-Potential Recording From Neuronal Assemblies. Front Neurosci 13, 385 (2019).
- 11. Minev, I. R. *et al.* Biomaterials. Electronic dura mater for long-term multimodal neural interfaces. *Science***347**, 159–163 (2015).
- 12. Liu, Y. *et al.* Soft and elastic hydrogel-based microelectronics for localized low-voltage neuromodulation. *Nat Biomed Eng***3**, 58–68 (2019).
- 13. Guo, L., Ma, M., Zhang, N., Langer, R. & Anderson, D. G. Stretchable polymeric multielectrode array for conformal neural interfacing. *Adv Mater* **26**, 1427–1433 (2014).
- 14. Viventi, J. *et al.* Flexible, foldable, actively multiplexed, high-density electrode array for mapping brain activity in vivo. *Nat Neurosci* **14**, 1599–1605 (2011).
- 15. Khodagholy, D. *et al.* NeuroGrid: recording action potentials from the surface of the brain. *Nat Neurosci* **18**, 310–315 (2015).
- 16. Yang, J. C. *et al.* Microscale dynamics of electrophysiological markers of epilepsy. *Clin Neurophysiol* **132**, 2916–2931 (2021).
- 17. Ulbert, I., Halgren, E., Heit, G. & Karmos, G. Multiple microelectrode-recording system for human intracortical applications. *J Neurosci Methods* **106**, 69–79 (2001).
- 18. Qiang, Y. et al. Transparent arrays of bilayer-nanomesh microelectrodes for simultaneous electrophysiology and two-photon imaging in the brain. *Sci Adv*4, eaat0626 (2018).
- 19. Jun, J. J. *et al.* Fully integrated silicon probes for high-density recording of neural activity. *Nature***551**, 232–236 (2017).
- 20. Bastos, A. M. *et al.* Canonical microcircuits for predictive coding. *Neuron***76**, 695–711 (2012).
- 21. Bastos, A. M., Loonis, R., Kornblith, S., Lundqvist, M. & Miller, E. K. Laminar recordings in frontal cortex suggest distinct layers for maintenance and control of working memory. *Proc Natl Acad Sci U S A* **115**, 1117–1122 (2018).
- 22. Paulk, A. C. *et al.* Large-scale neural recordings with single neuron resolution using

Neuropixels probes in human cortex. *Nat Neurosci***25**, 252–263 (2022).

- 23. Dehaene, S., Al Roumi, F., Lakretz, Y., Planton, S. & Sablé-Meyer, M. Symbols and mental programs: a hypothesis about human singularity. *Trends Cogn Sci***26**, 751–766 (2022).
- 24. Sablé-Meyer, M., Ellis, K., Tenenbaum, J. & Dehaene, S. A language of thought for the mental representation of geometric shapes. *Cogn Psychol* **139**, 101527 (2022).
- 25. Dehaene, S., Meyniel, F., Wacongne, C., Wang, L. & Pallier, C. The Neural Representation of Sequences: From Transition Probabilities to Algebraic Patterns and Linguistic Trees. *Neuron*88, 2–19 (2015).
- 26. Meyniel, F. & Dehaene, S. Brain networks for confidence weighting and hierarchical inference during probabilistic learning. *Proc Natl Acad Sci U S A* **114**, E3859–E3868 (2017).

Introduction

he study of electricity in living organisms dates back to the description of the modern concept of electricity, by Giovani Aldini^{1,2} whose work was based on those of Luigi Galvani and Alessandro Volta. Aldini described electricity as distinct from lightning and of a static nature. In the years and even the century that followed these first observations and interpretations. research had to be based on the visualization of the consequences of electrical stimulation, as recording electrical currents themselves was infeasible. Once it became possible to record electrical currents, nerves, which can be thought of as voices for the propagation of electrical signals, were the first thing to be studied; however, it was not until the end of the 19th century when the work of Richard Caton made it possible to record the activity of the animal brain³ for the first time, by means of cortical electrodes. This was a technological advancement, allowing the amplification of neural signal and therefore enabling its detection through the skull and scalp, a technology which in turn allowed the first recordings of human cortical activity by Hans Berger in 1929⁴ following Berger's invention of electroencephalography. One of the essential steps in understanding the physiology of the human brain on the basis of the analysis of its electrical

activity was the development of intracerebral recording electrodes, allowing recordings to be taken continuously over several days. This development was induced by the need to have precise recordings of epileptic seizures in order to propose effective surgical treatments. These metallic electrodes, initially made of steel and now made of an alloy of iridium and platinum, record the local field potentials, i.e. the overall activity of a large population of several thousand neurons⁵. Thus, these electrodes provide no information about the functional organization of neurons, however, by comparing the temporality of the activation of several recording sites in the brain it is possible to describe the organization and dynamics of functional networks on a macroscopic scale. Recordings at the scale of a single neuron, called unitary recordings, have also been made by miniaturizing the electrodes and increasing the sampling frequency of the amplifiers, but this only allowed a limited study of the interactions between neurons, gleaning information about only the essential bases of cerebral function. After the development of this approach in the second half of the 20th century, little progress was made for over 50 years. Finally, the recent development of micro-then nano-electronics, as well as compliant materials, in the beginning of the 21st century has led to recording of the cerebral cortex at different scales. The purpose of this work is to present these new approaches and to discuss the prospects for their use.

New modalities of cortical recording

Technological basics

The design of surface intracranial electrodes or electrodes penetrating the cortex is currently based on a geometric architecture and mechanical physical properties that do not allow high spatial resolution sampling and lead to interface problems between the electrode and the nervous tissue⁶⁻⁸. To overcome these two limitations that are specific to the physical properties of the electrodes, new approaches have been used to design recording systems with high spatial density and high biophysical compatibility with nervous tissue. The main obstacle was the difference in the order of magnitude of the Young's modulus, which is the constant that connects the compressive stress and the onset of the deformation of an isotropic elastic material, between tungnsten (250 GPa), iridium-platinum (200 GPa), silicone (150 Gpa) and nerve tissue (1 to 10 kPa). This exposes nerve tissue to stress that can lead to inflammatory reactions and the production of reactive gliosis that can cause a poor interface between the brain and the electrode and thus interfere with the collection of electrical activity and impact the normal functioning of the tissue⁶⁻⁹. Another requirement was that the chosen material allows an architecture that can produce a sufficiently fine spatial resolution to allow the recording of activity at the level of a single neuron and on large cell populations (what is called multi-unit activity) while ensuring low impedance¹⁰. The main advances so far have resulted from the nanostructuring of recording surfaces and the use of ionic and electronic coupling for signal conduction. To date, the most successful materials are:

- Platinum-silicone composite: 0.5 Ωcm2 impedance at 1 kHz, 300 µm electrode diameter, 35 nm thickness¹¹.
- Hydrogels incorporating poly(3,4-ethylenedioxythiophene):poly(styrenesulfonate) (PEDOT: PSS): 2 Ωcm2 impedance at 1 kHz, 1mm2 electrode size, 200 nm thickness. The electrode uses gold-coated titanium dioxide (Au-TiO2) nanowires: 0.22 Ωcm2 impedance at 1 kHz, 50 × 50 μm2 electrode size, 3 μm thickness 12.
- Polypyrrole/polycaprolactone-block-polytetrahydrofuran-blockpolycaprolactone (PPy/PCTC) polymer conductive films: 66 Ωcm2 impedance at 1 kHz, 0.5mm2 electrode size, 15μm thickness¹³.

The different types of electrodes

These materials are used to design high-density electrode matrices to obtain the spatial resolution mentioned at the beginning of this article. These electrodes can be surface electrodes, flexible electrodes, or electrodes penetrating the cortex and allowing its recording layer by layer (laminar electrode). The most significant electrodes that have been applied in vivo are (see **Figure 1**):

Neural-Matrix: an electrode matrix that can exceed one thousand recording electrodes (1008) with 195 \times 270 μ m2 recording contacts spaced 250 to 330 μ m apart on a 47.5 μ m thick polyimide-elastomer matrix. The electrode density is 1212 per cm2¹⁴.

Neuro-Grid: While this is not the only electrode using Pt-Au-PEDOT:PSS technology, it is one of the first published and most widely used ¹⁵. It is a

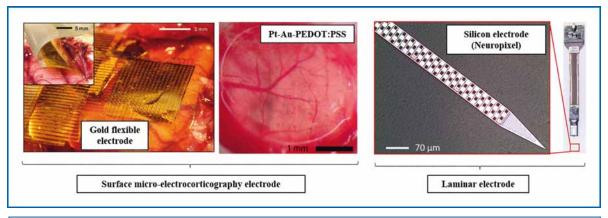


Figure 1: example of micro-electrocorticography (in gold14 and Pt-Au-PEDOT:PSS¹⁸) and laminar (Neuropixel¹⁹) electrodes

flexible electrode, 4 μ m thick, composed of 256 recording channels of 10 μ m² spaced by 30 μ m and therefore having a spatial resolution of 111,000 electrodes per cm². The optimal distribution of the electrodes within the matrix for the Pt-Au-PEDOT:PSS in terms of density of size of exploration to obtain the most relevant information is an active area of research made possible by the ease of modifying the dimensions of the matrix and the distribution of the electrodes¹⁶.

Neuro-Pixel: unlike the two electrodes described above which are thin, flexible and applied to the surface of the cortex, this third type of electrode is called a laminar electrode, which penetrates the cortex to record from multiple layers. Where previous models had recording sites only at the end of the probe (such as the Utah Array recording only the third cortical layer), the recording electrodes on the Neuro-Pixel are distributed over the entire length of the probe, like the metallic laminar electrodes of the 20th century 17. The Neuro-Pixel is $1 \text{cm} \times 70 \, \mu\text{m} \times 20 \, \mu\text{m}$, made of silicone, and has 12 µm² electrodes (between 250 to 1000 in number) made of titanium nitride with 15 µm spacing. The impedance is $0.2 \Omega \text{cm}^2$ for a frequency of sampling of 30 kHz.

The transparent electrodes used for optogenetics (mainly based on graphene or indium tin oxide) and whose prospect of human application is not immediate are not discussed here.

Perspectives in medical research, description of a first approach

The applications of these new technologies will undoubtedly be numerous in the field of medicine

insofar as observing pathological processes on a scale that until now was not possible. The first application of these new electrodes that was deemed ethically acceptable in human primates was the case when it was already necessary to make a recording of the cortex, using older electrodes, for routine clinical procedures. In this case, a patient requires surgery as part of their treatment for drug-resistant epilepsy and the clinician seeks to identify the area of the brain responsible for generating epileptic seizures. The use of a new electrode in addition to the one used in the treatment adds only a minimal risk for the patient and has been considered acceptable by the appropriate ethics committee (Massachusetts General Hospital, Harvard Medical School). Thus, in 10 patients, one or more laminar-type electrodes were implanted and 30 epileptic seizures were recorded. Some electrodes were located outside the area generating epileptic seizures (but in areas that may be involved in their spread) and others within them. It was therefore possible to make comparisons between implantation sites. Analysis of this data highlighted a purely infra-granular and granular origin (i.e. the deepest layers of the neocortex) of the anomalies leading to epileptic seizure (see Figure 2). Conversely, in the areas of seizure propagation, it was noted that the generation of epileptic anomalies only concerned the granular layer, namely the most superficial layer of the neocortex (Bourdillon et al. Article under review). These results are unexpected because the normal organization of the neocortex follows a very robust vertical pattern, regardless of its location, in physiological units called the cortical column.

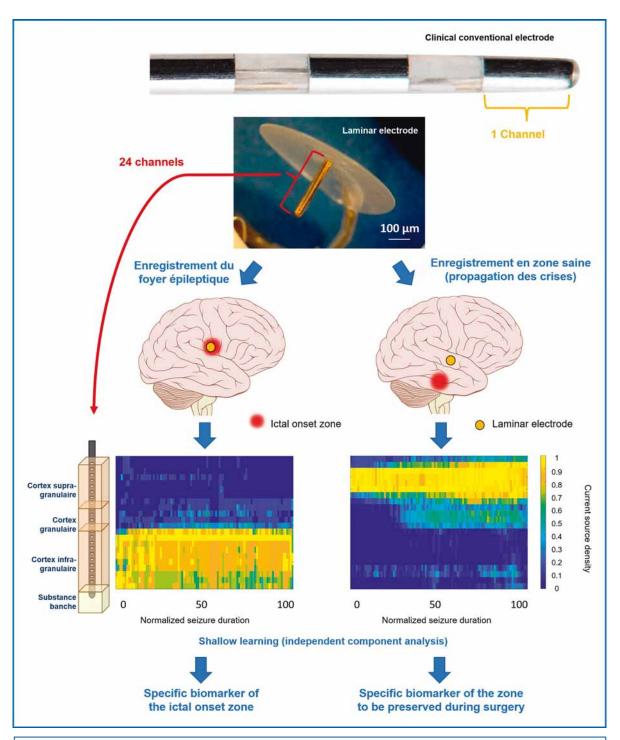


Figure 2: Graphical summary of the first results of laminar recordings carried out within the crisis generation focus as well as on its propagation path. The signal analysis is based on the calculation of the secondary spatial derivative of the field potentials (as known as current source density) allowing the estimation of the current flows between the different layers of the neocortex. The use of an independent component analysis allowed the identification of a specific biomarker of the focus of generation of seizures.

Indeed, the information arrives through the granular layer, and is then transmitted to the infragranular layer where an initial processing of the information is carried out before being projected, via pyramidal neurons, towards the most superficial layer of the granular cortex. A secondary processing of the information is then carried out, in particular comparing the information received with the prediction made locally, and the difference between these two elements is then projected remotely (to another cortical column) by pyramidal cells of the supra-layer granular (or sometimes deeper)^{20,21}.

The findings suggest a functional disconnect of the supra-granular layer from the cortical columns within the epileptic focus during the onset of an epileptic seizure. However, the mechanical electrodes used, through their 24 recording channels, did not make it possible to identify neurons on the basis of their multi-unit activity. A higher number and a denser distribution of electrodes would make it possible to obtain such information (for example to follow the activity of inhibitory interneurons, pyramidal cells, mirror cells of layer 6, and so on) and to identify the mechanisms responsible for this powerful vertical decoupling within a column. The Neuro-Pixel electrode offers this functionality and the first human recordings have now been made in a laboratory setting. However, only inter-critical signal is currently available and signal processing obstacles remain to be overcome (in particular the correction of motion artefacts)²².

The use of laminar electrodes makes it possible to have a "vertical" view within a single cortical column but does not offer the possibility of analysing the interactions between the cortical columns in the same functional unit or at the same time within the epileptogenic zone (see figure 3). On the other hand, this is possible by using high resolution surface electrodes of the Pt-Au-PEDOT:PSS type, the spatial resolution, of

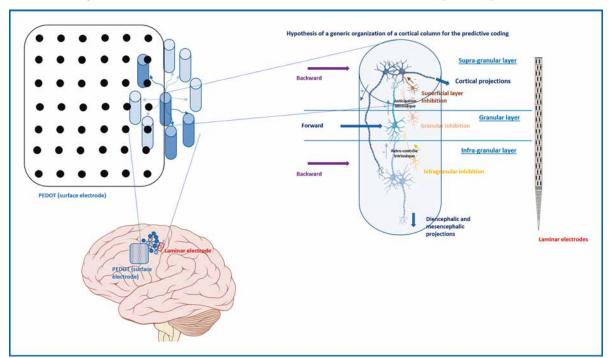


Figure 3: Example of recording on the one hand by Pt-Au-PEDOT:PSS allowing an analysis of a "horizontal" functional unit on the scale of the cortical columns, supposed seats of the elementary calculation operations of the neocortex, and on the other hand by a Neuropixel allowing "vertical" recording making it possible at the level of the neuron to have access to the cellular mechanisms involved in the realization of a calculation. The example taken here would test the so-called "predictive-coding" model proposed by Karl Friston²⁰, predicting that a cortical column is responsible for comparing the information received with a prediction made and then transmitting a quantification of the error observed. It would be a generic mechanism of information processing by the human neocortex. This hypothesis has not yet been tested.

"The possibility of making cortical

recordings both from the surface over

regions of several cm² and from the

cortex in its depth with a resolution of

less than 50 µm opens up the possibility

of describing a still unknown cortical

physiology in humans."

the order of 30 to 50 µm depending on the configuration, being less than the size of a cortical column. The first human recordings have been made using these electrodes in the laboratory in epileptic patients, and enabled a high quality signal. However, no epileptic seizures have been recorded to date and all the data that has been analysed concerned recordings of interictal activity. Nevertheless it highlighted a pathological dynamic within the epileptic focus ¹⁶.

A perspective for understanding human cortical physiology

The possibility of making cortical recordings both from the surface over regions of several $\rm cm^2$ and from the cortex in its depth with a resolution of less than 50 μ m opens up the possibility of describing a still unknown cortical physiology in humans. Indeed, the in vivo use of these technologies in animals (mainly rodents, carnivores and non-human primates) has led to significant

advances in understanding the basic mechanisms of brain functioning. Indeed, until now, the recordings were essentially based on a macroscopic recording of the brain and on the localiza-

tion and temporality of events within large functional networks.

The possibility of observation on a more elementary scale (the neurons themselves within the smallest functional unit believed to exist within our brains) makes it possible to envisage the description of a still unknown cortical physiology in the human primate. Indeed, for these elementary processes of cortical functioning, there is a strong inter-species variability and the architecture of the human neocortex differs in many way from that of other species, including the non-human primate, in particular in the organization of layers 1 and 6, the latter being until now inaccessible to electrophysiological explorations. In addition, the human primate is characterized on the cognitive level by the possibility of constructing recursive reasoning, which seems essential for certain species-specific capacities

such as the construction of language, mathematical structures or metacognition^{23–25}. In addition to understanding and studying the assumptions made about the basic functioning of the brain as a calculator making inferences and quantifying prediction errors^{20,22,23} (see **Figure 3**), it is becoming possible to make inter-species comparisons and to isolate the process or set of processes allowing the human species to produce recursive reasoning.

Conclusion

The development of new materials for the design of electrodes which allow recording of the brain at the scale of the elementary functional units (the cortical columns and the neurons composing them) makes it possible to address questions which until now could not be answered in terms of cortical physiology and pathophysiology. In a first work we have proven this on the very precise question of the mechanism of the generation of epileptic seizures and have succee-

ded in isolating a specific biomarker opening the way to a concrete neurosurgical application in the very short term (electrophysiological guidance of resection of the epileptic focus). We have

also demonstrated the feasibility of recordings with all the techniques proposed. In addition to the possible advances in the field described previously, it is also possible that these electrodes allow decoding of neural activity with high quality, and chronically implanted electrodes could be used for brain machine interfaces, particularly with a view to compensate for impaired functions following damage to the central nervous system.

Acknowledgements

Pr Sydney S Cash, Drs Angelique Paulk & Pariya Salami from Harvard Medical School – Massachusetts General Hospital; Mila Haglren from Massachusetts Institute of Technology; Pr Eric Hagren from University of California San Diego; Société Française de Neurochirurgie; Fulbright Monahan grant; Edmond de Rothschild fundations.

Une balance énergétique négative altère le circuit dopaminergique de récompense

Fabien DUCROCQ

Post-doctorant au Département de Neurosciences Translationnelles, Brain Center, UMC Utrecht, Université d'Utrecht, les Pays-Bas

Résumé

L'anorexie mentale (AM) est un trouble du comportement alimentaire complexe caractérisé par une balance énergétique négative sévère résultant de comportements de restriction alimentaire et d'hyperactivité qui entraînent une perte de poids importante. Des altérations de la transmission dopaminergique cérébrale pourraient jouer un rôle central dans le développement et le maintien des symptômes de l'AM. En effet, des données précliniques suggèrent qu'une augmentation de la transmission dopaminergique influence la prise alimentaire et l'activité physique rendant les sujets plus vulnérables à la perte de poids. À l'inverse, les conséquences d'une restriction calorique associée à une activité physique intense sur le système dopaminergique restent encore méconnues. Les résultats obtenus au cours de notre étude montrent, chez la souris, que l'association de ces deux facteurs entraîne une augmentation de l'activité des neurones dopaminergique de l'aire tegmentale ventrale (ATV). Ceci est observé parallèlement à une réduction de la transmission inhibitrice reçue par ces neurones dopaminergiques, un effet qui pourrait contribuer à l'augmentation de leur l'activité neuronale. De plus, l'activation des neurones inhibiteurs de l'ATV entraîne une réduction de l'activité physique. Ces résultats suggèrent un rôle causal entre l'activité des neurones dopaminergiques et l'expression de comportements favorisants une balance énergétique négative.

Mots-clés

Neurones dopaminergiques, aire tegmentale ventrale, modèle d'anorexie basé sur l'activité, transmission GABA, balance énergétique

Negative energy balance affects the dopamine reward system

Abstract

Anorexia nervosa (AN) is a complex eating disorder affecting mostly women and characterized by a severe negative energy balance, i.e. restrictive eating and hyperactivity resulting in weight loss. Alteration of dopamine transmission has been hypothesized as a critical factor for the development and maintenance of AN. Supporting this hypothesis, preclinical data suggests that a pre-existing increase of dopamine levels may interact with physical activity and food intake to promote vulnerability to weight loss. However, if and how the combination of caloric restriction and exercise affects the dopamine system, promoting the development of AN-like symptoms, remains largely unknown. Our results show that combining running wheel activity and food restriction lead to an increase in dopaminergic neuronal activity in the ventral tegmental area. This was observed in parallel with a decreased GABAergic transmission received by these neurons that could account for the increase in dopamine firing rate. Moreover, activation of GABAergic neurons in the ventral tegmental area suppresses running activity, suggesting a causal involvement of reduced GABAergic transmission in the maintenance of behaviors reinforcing negative energy balance.

Keywords

Dopaminergic neurons, ventral tegmental area, activity-based anorexia, GABA transmission, energy balance

Introduction

'anorexie mentale (AM) est une maladie psychiatrique caractérisée par un bilan énergétique négatif sévère affectant principalement les femmes. La réduction des apports alimentaires et l'hyperactivité sont les principales caractéristiques observées chez les patients atteints de l'AM, patients chez qui des études d'imagerie cérébrale ont révélé des dysfonctionnements du système de récompense de la dopamine $(DA)^{1-6}$. Ces données cliniques sont particulièrement intéressantes puisqu'un nombre croissant de données précliniques établit un lien entre le système DAergique de récompense et la régulation de l'homéostasie énergétique⁷⁻¹¹. Par ailleurs, après observation des effets comportementaux induits par les substances d'abus pro-dopaminergiques (e.g. les effets anorexigèniques et prolocomoteurs de l'amphétamine), l'hypothèse d'une hyperdopaminergie responsable de certains symptômes de l'AM était déjà proposée il y a 50 ans¹². Dans ce contexte, des données précliniques récentes ont montré que la manipulation de la transmission mésolimbique DAergique favorise le développement de comportements similaires aux symptômes de l'AM 13-16 (voir la revue de Beeler et Burghardt, 2022¹⁷). Cependant, la relation causale entre les altérations dopaminergiques et l'apparition de symptômes de l'AM est encore mal explorée. Étonnamment, l'effet de facteurs environnementaux entraînant une bilan énergétique négatif, tels que la restriction alimentaire ou l'exercice physique excessif, sur la fonctionnalité du système DAergique reste encore largement méconnu aujourd'hui. Notre étude avait donc pour but d'évaluer l'impact de l'exposition de souris à un modèle d'anorexie sur les neurones dopaminergiques et d'identifier les circuits neuronaux impliqués. Pour ce faire, nous avons étudié 1) les conséquences du modèle d'anorexie basé sur l'activité (ABA) sur les neurones DA de l'aire tegmentale ventrale (ATV, structure centrale du système de récompense cérébrale) et 2) l'origine des altérations induites sur les neurones ATV_{DA}. Ce travail contribue dans son ensemble à une meilleure compréhension des interactions entre la régulation de la balance énergétique et le système DAergique de récompense.

Un modèle d'anorexie basé sur l'activité chez le rongeur pour étudier les endophénotypes proches de symptômes de l'AM

La figure 1 présente les résultats comportementaux obtenus chez des souris femelles exposées au modèle d'anorexie basée sur l'activité (ABA), un modèle animal d'AM. Le protocole standard d'ABA consiste à exposer l'animal à une période d'alimentation restreinte à 3 h quotidiennes combiné à un accès illimité à une roue d'activité pendant plusieurs jours (Fig. 1A). Cela entraîne une diminution du poids corporel (Fig. 1B) et de la prise alimentaire (Fig. 1C) au cours du temps. Notez que le groupe ABA (exposé à la restriction alimentaire et à la roue) présente un poids corporel inférieur au groupe FR (exposé à la restriction alimentaire mais sans accès à la roue) bien que la même quantité de nourriture est consommée. Ce résultat met en évidence l'importance de l'activité physique (dépense énergétique) comme facteur impliqué dans la perte de poids corporel. Pendant les 5 jours d'exposition à l'ABA, une hyperactivité en fin de phase diurne (phase d'inactivité chez le rongeur) se développe (Fig. 1D). Cette activité, dite d'anticipation alimentaire (FAA), se produit avant l'exposition alimentaire au début de la phase nocturne. Les animaux ABA présentent des distances parcourues quotidiennes comparables à celles des animaux WR (exposé à la roue sans restriction alimentaire, Fig1. E) alors qu'ils diminuent leur activité de course en phase nocturne, notamment lorsque la nourriture est disponible (Fig. 1D). Cela est dû à cette FAA qui se développe malgré l'état de faiblesse de ces animaux (Fig. 1F). Les animaux FR présentent un meilleur ajustement de leur poids corporel au cours du protocol, soulignant l'importance de la dépense énergétique dans ce modèle animal. En effet, nous avons constaté que les niveaux de FAA étaient fortement corrélés à la perte de poids corporel chez les animaux exposés à l'ABA ($R^2 = 0, 4, p < 0, 001$; données non présentées).

Ces données montrent que le modèle ABA induit des altérations comportementales entraînant une balance énergétique négative similaires à certains symptômes de l'AM. Considérant qu'il est impossible de reproduire une pathologie psychiatrique complexe avec un modèle animal, le modèle ABA – largement utilisé par les cher-

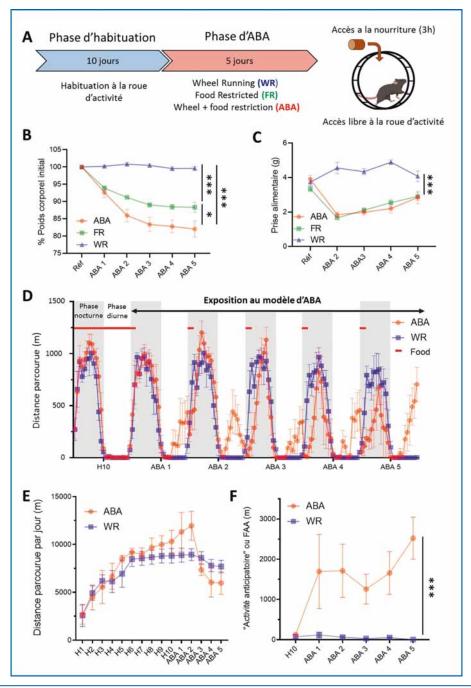


Figure 1. Le modèle d'Anorexie basée sur l'activité ou ABA (A) Schéma du protocole expérimental de l'ABA. (B) Variations quotidiennes de poids corporel exprimées en % du poids initial (C) et prise alimentaire au cours de l'exposition au modèle d'ABA. Les groupes contrôles sont représentés par les animaux exposés à la roue WR ou sous restriction alimentaire FR. (D) Distances parcourues h/h dans la roue au cours du dernier jour d'habituation (H10) et des jour 1 à 5 de l'ABA. (E) Activité quotidienne dans la roue tout au long de l'expérience. (F) Activité anticipatoire ou "food anticipatory activity" (FAA) mesurée durant les 6h précédant le "repas" quotidien de H10 à ABA5. Les données sont exprimées en moyennes ± SEM. *p<0,05, **p<0,01, ***p<0,001. WR, groupe contrôle "wheel running"; FR, groupe contrôle "food restricted"; ABA, groupe exposé au modèle d'Anorexie basée sur l'activité.

cheurs pour étudier les dysfonctionnements cérébraux impliqués dans le développement de symptômes types de l'AM¹⁸ – permet de reproduire certaines des caractéristiques de l'AM comme l'hyperactivité et la perte de poids. Le développement de FAA que nous observons chez les animaux exposés à ce modèle est un phénomène particulièrement intéressant puisque 1) il est exprimé volontairement par l'animal, 2) deux phénotypes, vulnérables et résistants, se distinguent chez les rongeurs et 3) de nombreux patients atteints d'AM développent également de l'hyperactivité de type FAA, une hyperactivité décrite par ces mêmes patients comme très difficile à contrôler¹⁹.

L'exposition au modèle d'ABA entraîne une augmentation de l'activité des neurones ATV_{DA}

La majorité des études modulant la transmission de la dopamine chez les animaux exposés à l'ABA ont révélé que l'augmentation de la transmission de la dopamine entraîne une vulnérabilité accrue à la perte de poids lorsqu'ils sont exposés au modèle¹³⁻¹⁶, une étude montre cependant un effet protecteur²⁰. De façon plus générale, les mécanismes et les circuits cérébraux reliant les symptômes de type AM et le système dopaminergique sont encore mal compris. De plus, un nombre limité de publications ont étudié l'impact des facteurs environnementaux favorisant une balance énergétique négative, tels que la restriction alimentaire et l'hyperactivité, sur la fonctionnalité du circuit DA de récompense. Par conséquent, le premier objectif de ce projet était d'étudier l'impact du modèle ABA sur les neurones DA dans l'aire tegmentale ventrale (ATV_{DA}). Pour se faire, nous avons réalisé des enregistrements électrophysiologiques (patchclamp) sur des tranches de cerveau *ex vivo*, nous permettant d'étudier diverses propriétés électriques neuronales. La préparation des tranches a eu lieu à la suite de 5 jours d'expositions à l'ABA, après l'expression de FAA chez les animaux ABA et avant la prise du repas quotidien pour les groupes ABA et FR. Ces tranches de cerveau ont été utilisées pour effectuer des enregistrements patch-clamp des neurones ATV_{DA} en configuration « cellules attachées ». Pour se faire, des souris femelles Pitx3-GFP ont été utilisées, le gène Pitx3 est exprimé sélectivement dans les neurones DA du mésencéphale des souris rendant ces

neurones fluorescents (Fig. 2A). En « attachant » la cellule neuronale DA à une pipette en verre connectée à une électrode, nous avons pu enregistrer l'activité neuronale, c'est-à-dire la fréquence de potentiel d'action (PA) des neurones ATV_{DA}. Premièrement, nous avons constaté que l'exposition à l'ABA n'affectait pas la forte proportion de neurones ATV_{DA} spontanément actifs (présence ou absence de PA, Fig. 2B). En effet, les cellules ATV_{DA} sont connues pour être spontanément actives, affichant une activité régulière « pacemaker ». Cependant, la fréquence de PA des neurones ATV_{DA} s'est avérée plus importante chez les animaux du groupe ABA (Fig. 2C-D). Cette augmentation d'activité se traduit également par le « décalage vers la gauche » observé sur le graphique de la Fig. 2E, mettant en évidence un intervalle de temps entre deux potentiels d'action réduit dans le groupe ABA par rapport aux groupes témoins WR et FR. Par conséquent, les neurones ATV_{DA} des animaux exposés à l'ABA présentent une augmentation de la fréquence de l'activité neuronale par rapport aux groupes témoins.

Pour donner suite à ces résultats, nous avons cherché à savoir si cette différence de fréquence était due à des changements de l'excitabilité cellulaire (c'est-à-dire les propriétés électriques intrinsèques). En effet, une augmentation de l'excitabilité cellulaire pourrait être responsable de l'augmentation de la fréquence de PA observée dans le groupe ABA. Les résultats sont présentés sur la Fig. 3 où des enregistrements patch-clamp en configuration « cellule entière » ont été effectués permettant d'accéder au compartiment intracellulaire des neurones ATV_{DA} et donc de mesurer leurs propriétés électriques intrinsèques (Fig. 3A). Dans l'ensemble, nous avons constaté que l'exposition à l'ABA n'affectait pas les propriétés intrinsèques des neurones ATV_{DA} (**Fig. 3**). Plus précisément, les courbes d'entrée/sortie, le potentiel membranaire de repos, la résistance membranaire, le seuil de PA et la rhéobase étaient similaires entre les groupes (Fig. 3C-H). En particulier, la Fig. 3D met en évidence une capacité identique à produire des PA en réponse à différentes intensités d'injection de courant. Pour résumer, les neurones ATVDA des animaux exposés à l'ABA affichent une activité neuronale spontanée accrue par rapport aux groupes témoins qui n'est pas dû à des altérations de leurs propriétés électriques.

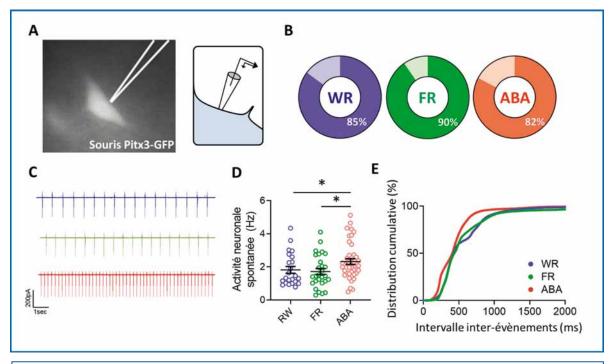


Figure 2 : Effet du modèle d'ABA sur les propriétés intrinsèques des neurones ATV_{DA} (A) Image représentative d'un neurone ATV_{DA} fluorescent d'une souris Pitx3-GFP à fort grossissement en épifluorescence (à gauche) et représentation schématique d'une configuration de patch-clamp en cellule entière utilisée ici (à droite). (B) Proportion des neurones ATV_{DA} présentant une activité neuronale spontanée dans les 3 conditions expérimentales. (C) Enregistrement représentatifs d'activité neuronale mesurée chez les neurones ATV_{DA} et (D) la fréquence de potentiel d'action qui en découle. (E) Distribution cumulative des intervalles inter-potential d'action. Les données sont exprimées en moyenne \pm SEM. *p < 0,05. WR, groupe contrôle "wheel running" ; FR, groupe contrôle "food restricted" ; ABA, groupe exposé au modèle d'Anorexie basée sur l'activité.

L'exposition au modèle d'ABA entraı̂ne une diminution de la transmission inhibitrice reçue par les neurones ${\rm ATV}_{\rm DA}$

Les propriétés intrinsèques des neurones ATV_{DA} sont inchangées après exposition à l'ABA. L'étape suivante consistait donc à étudier l'intégrité des projections reçues par les neurones ATV_{DA} qui vont influencer l'activité neuronale en excitant (la transmission glutamatergique) ou en inhibant (la transmission GABAergique) les cellules neuronales. Nous avons constaté que la transmission des courants post-synaptiques excitateurs (CPSEs) glutamatergique reçue par les neurones ATV_{DA} n'est pas altérée chez les animaux ABA (Fig. 4A-B). Cependant, nous avons observé une modification de la transmission inhibitrice GABAergique après exposition à l'ABA (Fig. 4C-J). Plus précisément, la fréquence des courant post-synaptiques inhibiteurs spontanés (CPSIs) est réduite pour le groupe ABA (Fig. 4C-D). Ce résultat suggère la présence d'une altération pré-synaptique qui conduit à une diminution de la transmission GABAergique reçue par les neurones ATVDA. Après blocage pharmacologique de tous les PA (1µM TTX), permettant la mesure des CPSI dit 'miniatures', la différence de fréquence n'a plus été observée (CPSIm, Fig. 4E-F). Ces données suggèrent que la réduction de la transmission du GABA observée dans les neurones ATVDA des animaux exposés à l'ABA est due à une diminution de l'activité spontanée de neurones dans la tranche préparée. Cette hypothèse est appuyée par l'absence de différence statistique entre la fréquence de CPSIs et CPSIm dans le groupe ABA, tandis que le blocage des PA entraîne une diminution de la transmission GABA reçues par les neurones ATV_{DA} dans le groupe contrôle WR (Fig. 4G). Dans l'ensemble, aucune différence n'a été trouvée concernant l'amplitude moyenne des CPSEs (non illustrés), des CPSIs et des CPSIm (Fig. 4H) entre

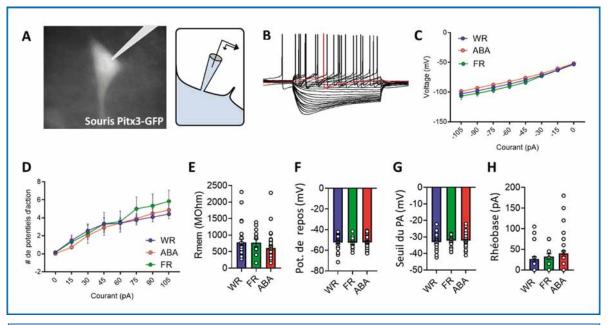


Figure 3 : Effet du modèle d'ABA sur les propriétés intrinsèques des neurones ATV_{DA} (A) Image représentative d'un neurone ATVDA fluorescent d'une souris Pitx3-GFP à fort grossissement en épifluorescence (à gauche) et représentation schématique d'une configuration de patch-clamp en cellule entière utilisée ici (à droite). (B) Enregistrements représentatifs d'un neurone ATVDA obtenu en mode "current—clamp". (C-I) Mesures de la courbe entrée-sortie (I/V ; C), de la fréquence de potentiel d'action par injection de courant (D), de la résistance membranaire (E), du potentiel de repos (F), du seuil de potentiel d'action (G) et de la rhéobase (H). Les données sont exprimées en moyennes \pm SEM. *p < 0,05, **p < 0,01. WR, groupe contrôle "wheel running"; FR, groupe contrôle "food restricted"; ABA, groupe exposé au modèle d'Anorexie basée sur l'activité.

les groupes, suggérant que le traitement post-synaptique des projections excitatrices et inhibitrices n'est pas affecté. Enfin, nous avons effectué un protocole de « paired-pulse ratio » (PPR), un indicateur de l'état des propriétés de libération présynaptique. Ce protocole consiste en une stimulation électrique appariée d'une synapse donnée en succession rapide. Le PPR est calculé en divisant l'amplitude de la deuxième réponse par celle de la première réponse (Fig. 4I). La valeur de ce ratio dépend de la probabilité de libération vésiculaire au niveau de la synapse. Une synapse "faible", avec une faible probabilité de libération de vésicule présynaptique, affichera une valeur PPR élevée. Ce protocole a révélé une augmentation du PPR dans le groupe ABA, en particulier lorsque l'intervalle de temps entre les stimulations était le plus faible (Fig4.I-J). Cela suggère que les synapses inhibitrices projetant sur les neurones ATV_{DA} sont plus faibles – c'est-à-dire que la probabilité de libération de GABA est réduite dans le groupe ABA par rapport au groupe WR renforçant nos conclusions précédentes. Pour

résumer, nous avons mis en évidence la présence d'une réduction de la transmission inhibitrice reçue par les neurones ATV_{DA} dans le groupe ABA qui pourrait expliquer l'augmentation de leur activité neuronale spontanée (**Fig. 2**).

L'activation chemogénétique des neurones $\operatorname{ATV}_{GABA}$ réduit la dépense énergétique

L'identité précise des projections GABA altérées est inconnue, mais nous avons émis l'hypothèse que les neurones ATV_{GABA} locaux pourraient participer à la diminution de la transmission inhibitrice observée (**Fig. 4**). En effet, ces neurones fournissent une source majeure de GABA aux neurones ATV_{DA}. Ils sont par ailleurs entièrement préservés dans nos tranches de cerveau. Nous avons donc réalisé une expérience dans laquelle nous avons utilisé un virus type AAV (adeno-associated virus) codant pour un récepteur DREADD (Designer Receptor Exclusively Activated by Designer Drugs) dont l'expression dépend de la Cre recombinase. Ce virus a été injecté dans l'ATV de souris VGAT-cre

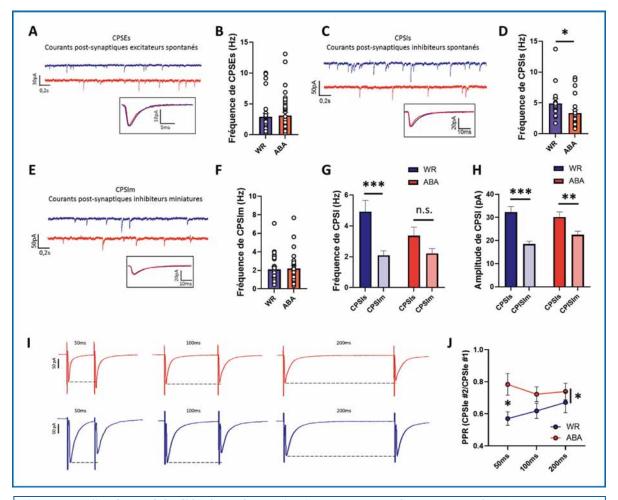


Figure 4: Effet du modèle d'ABA sur les projections reçues par les neurones ATV_{DA}
(A) Traces représentatives de courants post-synaptique inhibiteurs spontanés (CPSIs) obtenus en enregistrements en voltage clamp des neurones ATVDA. (B) Mesures de la fréquence des CPSIs. (C) Traces représentatives de courants post-synaptique excitateurs spontanés (CPSEs) obtenus en enregistrements en voltage clamp des neurones ATVDA. (D) Mesures de la fréquence des CPSEs. (E) Traces représentatives de CPSI miniatures obtenus en enregistrements en voltage clamp des neurones ATVDA. (F) Mesures de la fréquence des CPSIm. (G) Comparaison des fréquences des CPSIs et CPSIm entre les groupes WR et ABA. (H) Comparaison de l'amplitude des CPSIs et CPSIm entre les groupes WR et ABA. (I) Exemple d'enregistrement de CPSI évoqués par stimulation électrique local sur tranches coronales. Le protocole de "paired-pulse ratio" (PPR) consiste en 3 enregistrements de 2 stimulations consécutives avec des intervalles inter-stimulation de 50ms (à gauche), 100ms (au centre) et 200ms (à droite). (J) Mesure du PPR obtenu en divisant l'amplitude du CPSIe #2 par l'amplitude du CPSIe #1 pour chaque intervalle de temps. Les données sont exprimées en moyennes ± SEM. *p<0,05, **p<0,01, ***p<0,001, n.s.: non significatif. WR, groupe contrôle "wheel running" ; FR, groupe contrôle "food restricted" ; ABA, groupe exposé au modèle d'Anorexie basée sur l'activité.

(transporteur vésiculaire du GABA, marqueur des neurones GABA, **Fig. 5A**). Le récepteur DREADD se retrouve alors exprimé uniquement dans les neurones ATV_{GABA} et ainsi, puisque le ligand de ce récepteur est une substance inerte synthétique appelée CNO, nous pouvons contrôler l'activité de cette population neuronale de

manière sélective avec l'administration de CNO. Dans notre cas, nous induisons une activation chemogénétique des neurones ATV_{GABA}in vivo lors de l'injection de CNO (groupe Gq). Nous pouvons donc étudier l'impact de cette activation sur le comportement des animaux exposés à l'ABA, tels que l'augmentation des distances

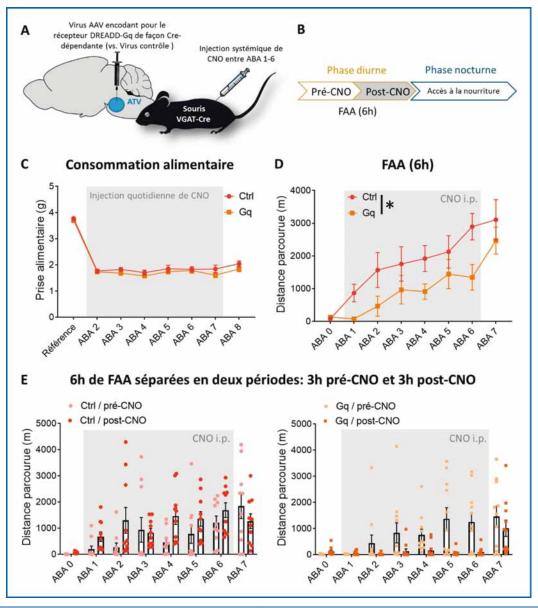


Figure 5 : Manipulation des neurones GABA
ergique de l'ATV au cours de l'exposition au modèle d'ABA

(A) Approche virale pour manipuler chémogenetiquement les neurones exprimant VGAT dans l'ATV. Des souris VGAT-Cre ont été injecté avec un virus AVV5-hM3D(Gq)-mCherry dans l'ATV, permettant l'expression de récepteurs DREADD-Gq sélectivement dans les neurones exprimant VGAT. Le composé CNO, via son action sélective sur les récepteurs DREADD-Gq, va activer ces neurones. (B) L'activité anticipatoire ou 'FAA' représente la distance parcourue 6 h avant le début de la phase nocturne (l'heure du repas). Le CNO a été injecté quotidiennement entre les jours d'ABA 1 et 6, 3 h avant la phase nocturne. (C) Les injections de CNO i.p. (0,5-1mg/kg) durant cette période n'ont pas impacté la prise alimentaire, (D) mais ont induit une réduction significative de la distance parcourue. A noter: le jour 7 fait office de jour contrôle, aucune injection n'a eu lieu ce jour là. (E) Ici, la distance parcourue est exprimée en 2 temps : 3 h avant l'injection de CNO et 3 h après chez les animaux contrôle (pas de récepteur DREADD, à gauche) et chez les animaux exprimant le récepteur DREADD-Gq (à droite). Les données sont exprimées en moyennes \pm SEM. *p < 0,05. Gq: groupe exprimant le récepteur DREADD-Gq, Ctrl: groupe contrôle, FAA: food anticipatory activity, ATV: aire tegmentale ventrale, VGAT: transporteur vésiculaire du GABA, i.p.: intrapéritonéale CNO: clozapine-N-Oxide.

parcourues dans la roue ou la prise alimentaire. Comme le montre la Fig. 5A-B, nous avons exposé tous les animaux (groupes DREADD-Gq et témoin Ctrln'expri-

"L'exposition au modèle d'ABA entraîne une augmentation de l'activité des neurones DA de l'ATV ainsi qu'une altération de la transmission GABAergique qu'ils reçoivent." qu'une balance énergétique négative induit une dérégulation de la transmission ATV_{GABA} qui pourrait à son tour renforcer ce déséquilibre. Les résultats sont résu-

més dans le modèle illustré en Fig. 6.

mant pas le récepteur) à l'ABA et nous avons injecté du CNO tous les jours pendant la phase diurne, lors de l'expression de FAA, 3 h avant la présentation du repas. Nous n'avons trouvé aucun effet significatif de l'activation des neurones ATV_{GABA} sur la prise alimentaire chez les animaux Gq par rapport aux animaux Ctrl (Fig. 5C) tandis que la distance parcourue ou FAA s'est trouvée significativement réduite (Fig. 5D). La figure 5E montre plus en détail que l'activité des animaux est fortement diminuée après l'injection de CNO mais qu'elle exprime toujours le FAA avant cette injection, ce qui explique l'effet « partiel » présenté sur la **figure 5D**. De plus, le CNO n'a aucun effet chez les animaux Ctrl. Ces données suggèrent que l'activité excessive qui se développe durant l'exposition à l'ABA peut être supprimée en modulant l'activité des neurones ATV_{GABA}, comprenant la population d'interneurones qui projettent directement sur les neurones ATV_{DA}. Ces résultats, bien que préliminaires, sont prometteurs et confortent notre hypothèse.

Discussion

Nous avons constaté que lors d'une exposition au modèle d'ABA, l'augmentation de l'activité physique associée à la diminution de la prise alimentaire contribuent à une perte de poids corporel sévère. De plus, en comparaison avec les souris FR et WR, les neurones ATV_{DA} du groupe ABA présentent une activité neuronale accrue. Ceci est observé en parallèle avec une diminution de la transmission GABAergique inhibitrice que ces neurones recoivent. Nos données suggèrent que cette altération est due à une diminution de la probabilité de libération et/ou à une diminution de l'activité neuronale des populations de cellule GABAergiques. Enfin, une expérience comportementale préliminaire a montré que l'activation chemogénétique des neurones ATV_{GABA} conduit à la suppression de l'activité physique excessive qui se développe pendant l'exposition à l'ABA. Nous proposons alors

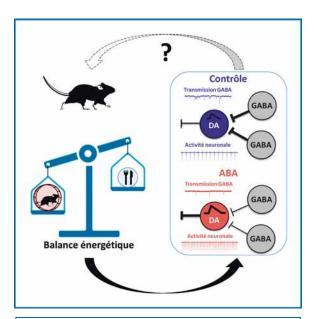


Figure 6: Modèle proposé

L'exposition au modèle d'ABA entraîne une augmentation de l'activité des neurones DA de l'ATV ainsi qu'une altération de la transmission GABAergique qu'ils reçoivent. Nous proposons que ces altérations neurobiologiques vont à leur tour influencer l'expression de comportements tel que l'activité physique et pourraient contribuer au développement de comportements aberrants comme l'activité de course diurne observée ici (i.e. FAA). De plus, ces résultats sont en accord avec les résultats décrits dans de récentes publications ¹³⁻¹⁶. En effet, ces études démontrent que l'augmentation de la transmission dopaminergique induite expérimentalement (par différentes approches) entraine une augmentation de la vulnérabilité des animaux exposés au modèle d'ABA en modifiant la prise alimentaire, l'activité physique et le poids corporel, témoignant de modifications de la balance énergétique. Les questions que soulèvent nos résultats sont : 1) Quelle(s) projection(s) GABAergique(s) est/sont altérée(s)? 2) Quelles sont les conséquences comportementales d'une « restauration » de la transmission du GABA lors d'une exposition à l'ABA?

Cette étude est majoritairement corrélative et nos résultats actuels ouvrent la voie à de futures recherches visant à étudier le lien causal entre les altérations neuronales décrites ici et les changements de comportement induits par l'ABA (comme initié dans la Fig. 5). En effet, une variété d'outils neurobiologiques et de techniques modernes d'étude de circuits neuronaux (par exemple la chemogénétique, l'optogénétique et/ou les biosenseurs combinés à un modèle de souris transgénique) sont aujourd'hui disponibles et permettent de manipuler des circuits de neurones sélectifs et d'explorer les conséquences comportementales et neurobiologiques de ces manipulations. Dans un premier temps, nous prévoyons d'étudier 1) l'origine des altérations GABAergiques (par exemple, les interneurones de l'ATV ou des projections GABAergiques provenant d'autres structures cérébrales) et 2) quels neurones ATVDA, en fonction de leurs cibles de projection, sont altérés après l'exposition à l'ABA (effet global ou population neuronale spécifique).

En conclusion, notre étude apporte de nouvelles données sur l'impact de l'association activité physique / restriction alimentaire sur le système de récompense dopaminergique, permettant ainsi de mieux comprendre les mécanismes neuronaux impliqués dans la régulation de la balance énergétique. De façon intéressante, Beeler et Burghardt ont récemment émis l'hypothèse que la restriction calorique, en particulier lorsqu'elle est associée à l'exercice, entraine une augmentation croissante de la transmission dopaminergique, ce qui favoriserait l'émergence de comportement nécessaire pour établir et renforcer une perte de poids¹⁷. Nos résultats fournissent de nouvelles évidences en faveur cette hypothèse.

Remerciements

Je suis très reconnaissant à la Fondation FYS-SEN de m'avoir soutenu durant ce stage postdoctoral de 2 ans au sein du laboratoire du Pr. Roger Adan. Je tiens également à remercier sincèrement le Pr. Roger Adan pour son soutien dans ce projet et le département de neurosciences translationnelles de l'UMC Utrecht dans son ensemble pour cette expérience agréable, enrichissante et amusante.

Bibliographie

- 1. Kontis, D. & Theochari, E. Dopamine in anorexia nervosa: a systematic review. *Behav. Pharmacol.* **23**, 496–515 (2012).
- 2. Cha, J. et al. Abnormal reward circuitry in anorexia nervosa: A longitudinal, multimodal MRI study: Abnormal Reward Circuitry in AN. Hum. Brain Mapp. 37, 3835–3846 (2016).
- 3. Frank, G. K. et al. Increased Dopamine D2/D3 Receptor Binding After Recovery from Anorexia Nervosa Measured by Positron Emission Tomography and [11C]Raclopride. Biol. Psychiatry 58, 908–912 (2005).
- 4. Frank, G. K. W. et al. Association of Brain Reward Learning Response With Harm Avoidance, Weight Gain, and Hypothalamic Effective Connectivity in Adolescent Anorexia Nervosa. *JAMA Psychiatry* 75, 1071 (2018).
- 5. Frank, G. K. W. et al. Anorexia Nervosa and Obesity are Associated with Opposite Brain Reward Response. *Neuropsychopharmacology* **37**, 2031–2046 (2012).
- 6. Broft, A. et al. Striatal dopamine type 2 receptor availability in anorexia nervosa. Psychiatry Res. Neuroimaging 233, 380–387 (2015).
- 7. Zhu, X., Ottenheimer, D. & DiLeone, R. J. Activity of D1/2 Receptor Expressing Neurons in the Nucleus Accumbens Regulates Running, Locomotion, and Food Intake. *Front. Behav. Neurosci.* **10**, (2016).
- 8. O'Connor, E. C. *et al.* Accumbal D1R Neurons Projecting to Lateral Hypothalamus Authorize Feeding. *Neuron* **88**, 553–564 (2015).
- 9. Bond, C. W. *et al.* Medial Nucleus Accumbens Projections to the Ventral Tegmental Area Control Food Consumption. *J. Neurosci.* **40**, 4727–4738 (2020).
- 10. Boekhoudt, L. *et al.* Chemogenetic activation of dopamine neurons in the ventral tegmental area, but not substantia nigra, induces hyperactivity in rats. *Eur. Neuropsychopharmacol.* **26**, 1784–1793 (2016).
- 11. Boekhoudt, L. *et al.* Does activation of midbrain dopamine neurons promote or reduce feeding? *Int. J. Obes.* **41**, 1131–1140 (2017).
- 12. Barry, V. C. & Klawans, H. L. On the role of dopamine in the pathophysiology of anorexia nervosa. *J. Neural Transm.* **38**, 107–122 (1976).

- 13. Beeler, J. A. *et al.* Vulnerable and Resilient Phenotypes in a Mouse Model of Anorexia Nervosa. *Biol. Psychiatry* **90**, 829–842 (2021).
- 14. Walle, R. et al.The ventral striatum contributes to energy balance. http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/2022.05.05.490599 (2022) doi:10.1101/2022.05.05.490599.
- 15. Welch, A. C. *et al.* Dopamine D2 receptor overexpression in the nucleus accumbens core induces robust weight loss during scheduled fasting selectively in female mice. *Mol. Psychiatry* (2019) doi:10.1038/s41380-019-0633-8.
- 16. Cai, X. et al. A D2 to D1 shift in dopaminergic inputs to midbrain 5-HT neurons causes anorexia in mice. *Nat. Neurosci.***25**, 646–658 (2022).
- 17. Beeler, J. A. & Burghardt, N. S. The Rise and Fall of Dopamine: A Two-Stage Model of the Development and Entrenchment of Anorexia Nervosa. *Front. Psychiatry* **12**, 799548 (2022).
- 18. Zhang, J. & Dulawa, S. C. The Utility of Animal Models for Studying the Metabo-Psychiatric Origins of Anorexia Nervosa. *Front. Psychiatry* **12**, 711181 (2021).
- 19. Scheurink, A. J. W., Boersma, G. J., Nergårdh, R. & Södersten, P. Neurobiology of hyperactivity and reward: Agreeable restlessness in Anorexia Nervosa. *Physiol. Behav.* **100**, 490–495 (2010).
- 20. Foldi, C. J., Milton, L. K. & Oldfield, B. J. The Role of Mesolimbic Reward Neurocircuitry in Prevention and Rescue of the Activity-Based Anorexia (ABA) Phenotype in Rats. *Neuropsychopharmacology* **42**, 2292–2300 (2017).

Introduction

norexia nervosa (AN) is a psychiatric disease characterized by a severe negative energy balance affecting mostly women. Reduced food intake and hyperactivity are core features of AN and brain imaging studies revealed dysfunctions of the dopamine (DA) reward system in patients^{1–6}. These clinical data are of particular interest since a growing body of evidence link the DA reward system and regulation of energy homeostasis^{7–11}. Moreover, based on the behavioral effects induced by pro-dopaminergic substances of abuse (e.g. anorexigenic and prolocomotor effects of amphetamine), an early

hypothesis proposed that enhanced functionality of the DA system could be responsible for AN symptoms 12. In that view, recent preclinical data have shown that manipulation of mesolimbic dopamine transmission facilitates the development of behaviors that resemble AN symptoms 13-16 (for review see Beeler and Burghardt, 2022¹⁷). However, the causal relationship between dopaminergic alterations and the establishment of AN-like symptoms is still poorly explored. Strikingly, it is unclear how environmental factors that drive negative energy balance, such as food restriction or excessive exercise, affect the functionality of the DA reward system. This study aimed at unraveling how exposure of mice to an AN model impacts on dopaminergic neurons and at identifying the neuronal circuits involved. To do so, we investigated 1) the consequences of the activity-based anorexia model on DA neurons in the ventral tegmental area (VTA, core structure of the brain reward system) and 2) the origin of the VTADA neuronal alterations. This work contributes to a better understanding of the interactions between energy balance regulation and the dopamine reward system.

The activity-based anorexia rodent model to study endopenotypes that resemble AN symptoms

Figure 1 shows the behavioral results obtained in female mice exposed to the activity-based anorexia (ABA) model, an animal model of AN. The standard ABA protocol consists of multiple days with a 3h feeding period during the active dark phase (mice are nocturnal animals), combined with an unlimited access to a running wheel (Fig. 1A). It leads to decreased body weight (**Fig. 1B**) and food intake (**Fig. 1C**) over time. Note that ABA animals displayed a lower body weight compared to food-restricted animals (FR, similarly exposed to food restriction but no wheel access) despite the fact that the same amount of food was consumed. This result highlights the importance of running wheel activity (energy expenditure) for body weight loss. During the 5 days of ABA exposure, hyperactivity during the end of the light phase develops (Fig. 1D). This maladaptive food anticipatory activity (FAA) occurs before food exposure at dark onset. ABA animals have a comparable total daily running distances as control wheel running animals (WR,

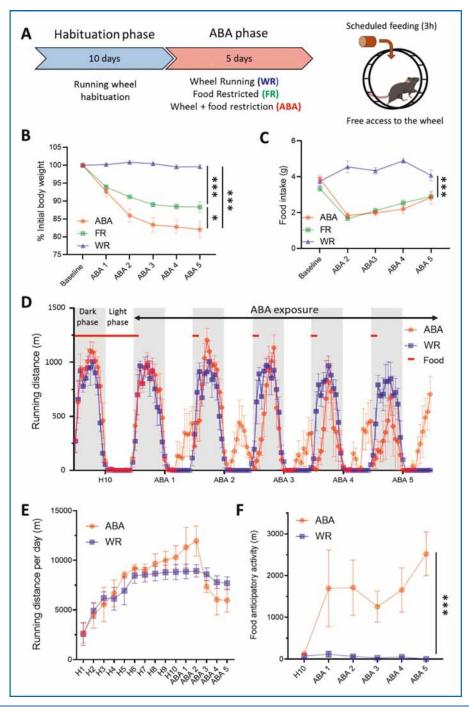


Figure 1. Activity-based anorexia model (A) Schematic of the ABA experimental design. (B) Average daily body weight (C) and food intake during ABA exposure (ABA) compared to baseline. Control groups are WR and FR animals. (D) Hour by hour distance travelled in the wheel during habituation day 10 (H10) and ABA day 1 to day 5. (E) Overview of daily running wheel activity during the experiment. (F) Food anticipatory activity (FAA) measured during the last 6h of the light phase at H10 and ABA1 to ABA5. Data are means \pm SEM. *p < 0,05, **p < 0,01, ***p < 0,001. WR, wheel running control group; FR, food restricted control group; ABA, activity-based anorexia group.

Fig. 1.E) while they decrease dark phase running activity when food is available (**Fig. 1D**). This is due to the FAA that develops despite the fact that these animals are starving (**Fig. 1F**). FR animals without access to a running wheel displayed a better adjustment of their body weight over days, pointing toward the importance of energy expenditure in this animal model. Indeed, we found that high FAA levels strongly correlate with body weight loss in ABA-exposed animals ($R^2=0.4$, p<0.001; not shown).

Altogether, these data show that the ABA model induce behavioral alterations that lead to negative energy balance and resemble some AN symptoms. Considering that it is impossible to recapitulate a full disease in an animal model, the ABA model - widely used by researchers to study brain dysfunctions involved in the development of AN-like symptoms 18 – mimics critical features of AN as hyperactivity and weight loss. Moreover, the development of FAA is a particularly intriguing phenomenon observed in ABAexposed animals as 1) it is self-expressed by animals, 2) both vulnerable and resistant phenotypes are found in rodents and 3) many patients with AN also develop FAA and hyperactivity which is very difficult to control¹⁹.

ABA exposure leads to increase VTA_{DA} spontaneous neuronal activity

Most of the studies that manipulated dopamine transmission in ABA-exposed animals found that increasing dopamine transmission leads to increased vulnerability to body weight loss when exposed to ABA model¹³⁻¹⁶ but one study found it protective²⁰. However, the mechanisms and brain circuits linking AN-like symptoms and the dopamine system are still unknown and poorly understood. Moreover, a limited amount of studies investigated the impact of environmental factors that drive negative energy balance, such as food restriction and excessive running, on the functionality of the DA reward system. Therefore, the first aim of this project was to investigate the impact of the ABA model on DA neurons in the ventral tegmental area. To do so, we performed electrophysiological patchclamp recordings on brain slices ex vivo, allowing us to study a variety of neuronal electrical properties. The five-day ABA exposure protocol was followed by harvesting the brain just before dark

onset, after FAA occurs in ABA animals and before food exposure for both ABA and FR groups. The brain slices were used to perform cell-attached patch-clamp recordings of VTADA neurons by using Pitx3-GFP female animals in which DA neurons are fluorescent as the Pitx3 gene is selectively expressed in midbrain DA neurons (**Fig. 2A**). By "attaching" the cell to a glass pipette connected to an electrode, we recorded neuronal activity, i.e. the action potential firing rate of VTA_{DA} neurons. First, we found that ABA exposure did not affect the high proportion of spontaneously active VTA_{DA} neurons (presence or absence of action potentials, Fig. 2B). Indeed, VTA_{DA} cells are known to be spontaneously active, displaying a regular «pacemaking» activity. However, the firing frequency of spontaneously active VTADA neurons was found to be increased in ABA-exposed animals (**Fig. 2C-D**). This increase of firing rate is also reflected by the "shift to the left" observed in Fig.2E, which highlights that the time interval between two action potentials is reduced in the ABA group compared to WR and FR groups. Therefore, VTA_{DA} neurons from ABA-exposed animals display an increase frequency of neuronal activity compared to control groups.

To follow up on these results, we investigated if this difference in firing frequency was due to changes in cell excitability (i.e. intrinsic electrical properties). Indeed, an increase in cell excitability could be responsible for the increase firing frequency observed in the ABA group. Results are presented in **Fig. 3** where whole-cell patchclamp recordings were performed allowing to access the intracellular compartment of VTA_{DA} neurons and therefore to measure their intrinsic electrical properties (Fig. 3A). Overall, we found that ABA exposure did not affect the intrinsic properties of VTA_{DA} neurons (Fig. 3). More precisely, input/output curves, resting membrane potential, membrane resistance, action potential threshold and rheobase were found unaltered (Fig. 3C-H). In particular, Fig. 3D highlights a similar ability to trigger action potentials with increasing step of current injections. To summarize, VTA_{DA} neurons from ABA-exposed animals display an increased rate of firing frequency compared to control groups, which is not due to alterations of electrical properties of VTA_{DA} cells.

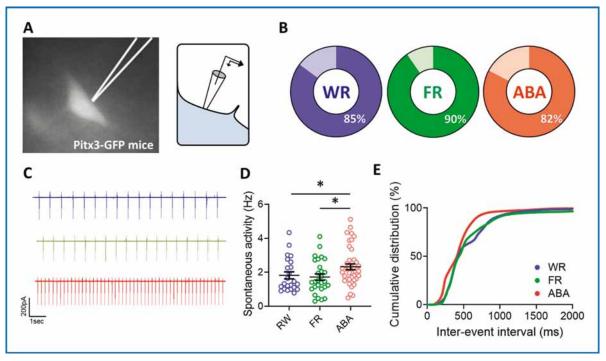


Figure 2: Effect of the ABA model on VTADA neuronal activity
(A) Representative image of a VTADA neuron from Pitx3-GFP mice at high magnification epifluorescence (left) and a schematic representation of the cell-attached patch-clamp mode used (right). (B) Proportion of VTADA neurons found spontaneously active in all experimental groups. (C) Representative traces of the firing pattern measured in VTADA neurons and (D) the associated measured firing rate. (E) Cumulative distribution of action potential inter-event interval. Data are means ± SEM. *p < 0,05. WR, wheel running control group; FR, food restricted control group; ABA, activity-based anorexia group.

ABA exposure leads to decrease inhibitory transmission received by VTA_{DA} neurons

As intrinsic properties of VTADA cells were spared after ABA-exposure, the next step was to study the integrity of neuronal inputs received by VTA_{DA} neurons that influence neuronal activity by exciting (i.e. Glutamatergic transmission) or inhibiting (i.e. GABAergic transmission) the cells. We found that the presynaptic glutamatergic excitatory transmission received by VTADA neurons was unaltered in ABA animals (Fig. 4A-B). However, GABAergic inhibitory transmission appeared to be altered following ABA exposure (Fig. 4C-J). More precisely, the frequency of spontaneous inhibitory post-synaptic current (sIPSC) was decreased in the ABA group (**Fig. 4C-D**). This suggests the presence of a presynaptic alteration that lead to decreased GABAergic transmission received by VTA_{DA} neurons. After blockade of all action potentials (1µM TTX), allowing measurement of miniature IPSCs, the difference in IPSC frequency was not found anymore (mIPSCs, Fig. 4E-F). These data suggest that the reduction in GABA transmission observed in VTA_{DA} neurons from ABA-exposed animals is due to a decreased spontaneous activity of GABA neurons in the prepared slice. This is further supported by the absence of a statistical difference between sIPSC and mIPSC frequency in the ABA group whereas blockade of action potentials decrease inhibitory inputs received by VTA_{DA} neurons in the control group (**Fig. 4G**). Overall, no differences were found regarding the average amplitude of sEPSCs (not shown), sIPSCs and mIPSCs (Fig. 4H) between groups suggesting that post-synaptic processing of both excitatory and inhibitory inputs is spared. Finally, we performed a paired-pulse ratio (PPR) protocol indicative of presynaptic release properties. The protocol consists in a paired electrical stimulation of a synapse given in a quick succession. The PPR is calculated by dividing the amplitude of the second response by the first response (Fig. 4I). The PPR depends on the probability of

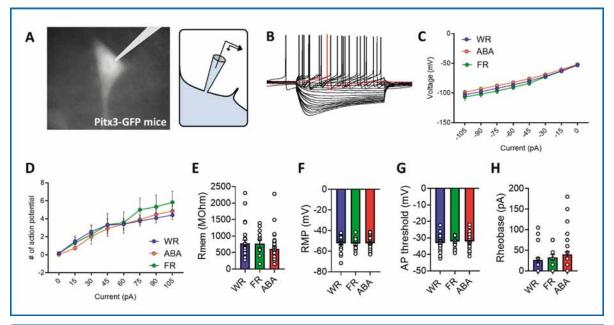


Figure 3: Effect of the ABA model on VTADA neuronal intrinsic properties (A) Representative image of a VTADA neuron from a Pitx3-GFP mouse at high magnification epifluorescence (left) and a schematic representation of the whole-cell patch-clamp mode used (right). (B) Representative traces of voltage responses in VTADA neuron obtained in current-clamp recording. (C-I) Measures of current-voltage curves (C), frequency of spikes-current curve (D), membrane resistance (E), resting membrane potential (F), action potential threshold (G) and rheobase (H). Data are means \pm SEM. *p < 0,05, **p < 0,01. WR, wheel running control group; FR, food restricted control group; ABA, activity-based anorexia group.

vesicular release at the synapse and a "weak" synapse with low presynaptic vesicle release probability will display a high PPR value. This protocol revealed an increase PPR in the ABA group, especially when the time interval in between stimulations was small (Fig. 4.I-J). These data suggest that the inhibitory synapses onto VTA_{DA} neurons are weaker – i.e. the probability of GABA release is reduced – in the ABA group when compared to the WR group supporting our previous results. To summarize, we found a decreased inhibitory transmission received by VTA_{DA} neurons in the ABA group that could account for the increased VTA_{DA} firing rate (Fig. 2).

Chemogenetic activation of VTA_{GABA} neurons suppresses energy expenditure

The identity of altered GABA inputs is unknown but we hypothesized that local VTA-GABA neurons may participate to the decrease synaptic input observed (Fig. 4). Indeed, they represent one of the main GABA inputs onto VTA_{DA} neurons and cells are entirely preserved in our brain slices. Therefore, we performed an

experiment in which we injected an adeno-associated virus encoding for a Cre-dependent DREADD (Designer Receptor Exclusively Activated by Designer Drugs) in the VTA of VGAT-cre mice (vesicular GABA transporter, marker of GABA neurons, Fig. 5A). The DREADD receptor is expressed in VTA_{GABA} neurons and, since the only ligand of that receptor is the inert designed drug CNO, we can control the activity of this neuronal population selectively with systemic CNO administration. In that case, following an injection of CNO, we induce a chemogenetic activation of VTA_{GABA} neurons in vivo. We can therefore study the impact on behaviors altered in ABA-exposed animals such as increase running wheel activity or food intake. As shown in Fig. 5A-B, we exposed all animals (DREADD-Gq and control groups) to ABA and we injected CNO every day during light phase, while the animals express FAA, 3h before food exposure (dark onset). We found no significant effect on food intake following VTAGABA neuronal activation over ABA days (Fig. 5C) whereas FAA was found significantly decreased (Fig.5D). Fig.5E shows

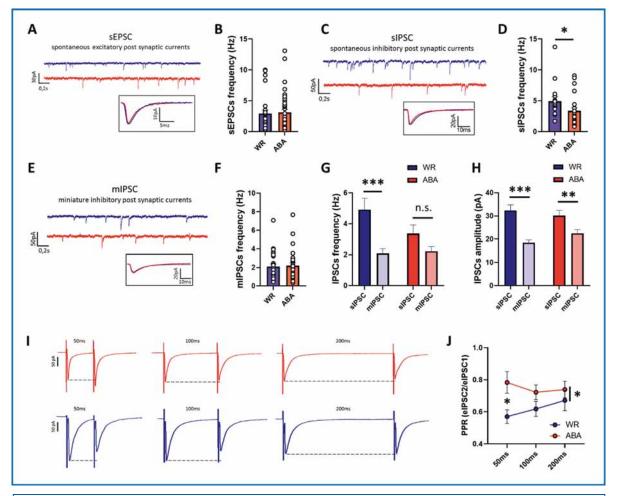


Figure 4: Effect of the ABA model on VTADA neuronal inputs

(A) Representative traces of spontaneous EPCSs acquired during voltage clamp recording of VTADA neurons. (B) Measure of sEPSC frequency. (C) Representative traces of spontaneous IPCSs acquired during voltage clamp recording of VTADA neurons. (D) Measure of sIPSC frequency. (E) Representative traces of miniature IPCSs acquired during voltage clamp recording after 1 μ M TTX application. (F) Measure of mIPSC frequency. (G) Comparison of sIPSC and mIPSC frequency in WR and ABA animals. (H) Comparison of sIPSC and mIPSC amplitude in WR and ABA animals. (I) Example traces of evoked IPSCs with electrical stimulation performed in coronal slices. This paired-pulse ratio (PPR) protocol consist in three recordings of two consecutive electrical stimulation with an inter-stimulation interval of 50ms (left), 100ms (middle) and 200ms (right). (J) Measures of the PPR obtained by dividing the amplitude of eIPSC2 with amplitude of eIPSC1 for each time interval. Data are means \pm SEM. *p < 0,05,**p < 0,01, ***p < 0,001, n.s.: not significant. WR, wheel running control group; ABA, activity-based anorexia group.

in more details that running wheel activity is strongly decreased following CNO injection but they still express FAA before the injection explaining the partial effect observed in Fig. 5D. Moreover, CNO has no effect in control animals that do not express DREADD receptors. These data suggest that excessive running that develop along ABA-exposure can be suppressed by increasing VTA_{GABA} neuronal activity which includes

the population of interneurons that project onto VTA_{DA} neurons. These results, though preliminary and incomplete, are promising and consolidate our hypothesis.

Discussion

We found that upon ABA exposure both increased running activity and decreased food intake contribute to severe body weight loss. In

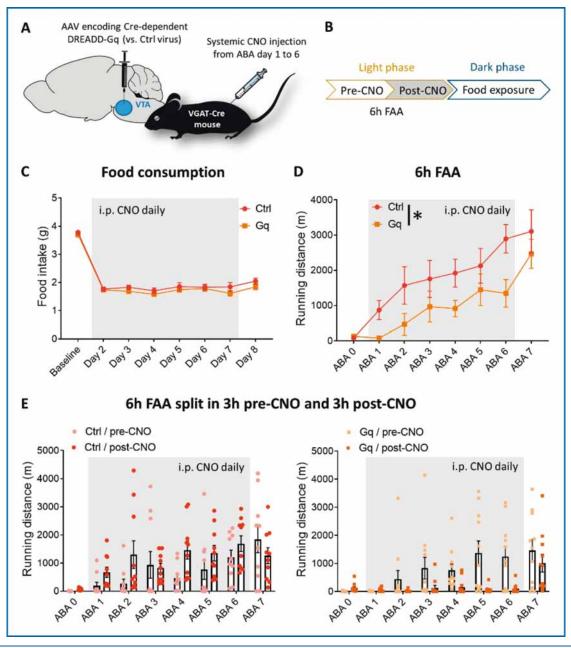


Figure 5: Manipulation of GABAergic VTA neurons in the ABA model (A) The viral approach to chemogenetically target VGAT-expressing neurons in the VTA. VGAT-Cre mice were injected with an AVV-hM3D(Gq)-mCherry (or with an AAV-mCherry control virus) into the VTA, allowing the expression of the DREADD-Gq receptor in VGAT-expressing neurons. CNO, via its action on DREADD-Gq receptors, activate these neurons. (B) FAA measured as running distance travelled 6h before dark onset (beginning of food exposure). CNO was injected daily from ABA day 1 to ABA day 6, 3h before dark onset. (C) i.p. CNO injection (0,5-1mg/kg) at ABA day 1-6 doesn't impact on food intake. (D) i.p. CNO injection (0.5-1mg/kg) at ABA day 1-6 reduces FAA. A saline injection was performed on ABA day 7 (E) Running distances expressed as the sum of the distance travelled 3h before CNO injection and 3h after CNO injection in control (left) and DREADD Gq-expressing animals (right). Data are means ± SEM. *p<0,05. Gq: DREADD-Gq receptor-expressing mice, Ctrl: control group, FAA: food anticipatory activity, VTA: ventral tegmental area, VGAT: vesicular GABA transporter, i.p.: intraperitoneal, CNO: clozapine-N-Oxide.

comparison with FR and RW mice, ABA mice display increased activity of VTA_{DA} neurons. This is observed in parallel with a decreased GABAer-

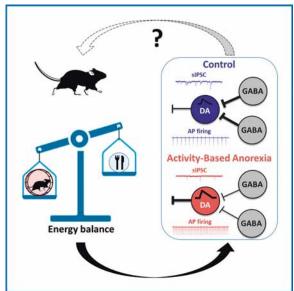
"ABA exposure leads to increase spontaneous VTADA neuronal activity in parallel with an altered GABAergic transmission they received."

illustrated in Fig. 6.

leads to dysregulation of VTA_{GABA} transmission that could in turn reinforce this disequilibrium. Results are summarized in the proposed model

gic transmission they receive. This latest alteration is likely due to a decreased release probability and/or decreased neuronal activity of GABAergic neuronal populations. Finally, a preliminary behavioral experiment showed that chemogenetic activation of VTA_{GABA} neurons leads to suppression of excessive running wheel activity that develop during ABA exposure. It is therefore tempting to propose that negative energy balance

This study is mostly correlative and our current results open avenues for future research that aim at assessing the causality between neuronal alterations described here and behavioral changes induced by ABA (as initiated in **Fig.5**). Indeed, a variety of neurobiological tools and circuit-dissecting techniques (e.g. chemogenetic, optogenetic and biosensors combined with genetically engineered model) are nowadays available allowing to manipulate selective brain circuits and to explore the consequences of such manipulations on behavioral and brain functions. Moreover, we plan to further investigate 1) the origin of GABAergic alterations (e.g. interneurons from the VTA or GABAergic projection from other brain structures) and 2) which VTA_{DA} neurons, based on their output targets, are altered following ABA-exposure (general effect versus discrete neuronal population).



In conclusion, our study brought new insights about the impact of running and food restriction on the reward system, allowing to better understand the neuronal mechanisms involved in energy balance regulation. Interestingly, Beeler and Burghardt recently hypothesized that "caloric restriction, particularly when combined with exercise, triggers an escalating spiral of increasing dopamine that facilitates the behavioral plasticity necessary to establish and reinforce weight-loss behaviors" ¹⁷. Our results provide new evidences that strongly support this hypothesis.

Figure 6: Proposed model

Acknowledgements

ABA exposure leads to increase spontaneous VTADA neuronal activity in parallel with an altered GABAergic transmission they received. We propose that these neurobiological alterations are in turn influencing behaviors such as running wheel activity and may contribute to the development of aberrant behaviors such as FAA. Our results nicely fits with recent data from the literature 13-16. Indeed, multiple studies demonstrated that experimentally-induced increase of DA transmission (using different approaches) leads to increase vulnerability of animals exposed to the ABA model by influencing feeding, running and ultimately body weight as readouts of energy balance. sIPSC: spontaneous inhibitory post-synaptic currents; AP: action potential

I am very grateful to the FYSSEN Foundation for supporting me during this 2-year postdoctoral fellowship in the Adan laboratory. I also wish to sincerely thank Pr. Roger Adan for his support in this project and the Translational Neuroscience department of the UMC Utrecht for this very nice and fun journey.

Une vie de chien en Égypte ancienne. Combiner morphométrie géométrique et anatomie fonctionnelle pour décrypter les pratiques liées à la momification des canidés

Colline BRASSARD

Ancienne postdoctorante au service d'anatomie de l'école nationale de médecine vétérinaire de Sidi Thabet. Tunisie.

Résumé

En Égypte ancienne, des millions de canidés ont été momifiés pour en faire des offrandes aux divinités Anubis et Oupouaout. Les textes anciens ne documentant que peu ces pratiques, de nombreuses questions subsistent sur les stratégies d'approvisionnement entourant la confection des momies. Bien que les égyptologues évoquent la possibilité que les chiens (qui prédominent parmi les canidés momifiés) aient été élevés à dessein, cela ne repose sur aucune preuve ostéologique solide. Grâce à une allocation postdoctorale de la fondation Fyssen, j'ai développé, à partir d'un référentiel moderne constitué de chiens de rue tunisiens, de nouveaux outils basés sur la morphométrie géométrique et l'anatomie fonctionnelle. Je montre ici comment ces outils permettent, en plus de décrire la variabilité morphologique au sein des chiens momifiés, de faire des inférences sur les capacités fonctionnelles des appareils masticateur et locomoteur, et d'évaluer la possibilité d'un maintien en captivité. Bien que préliminaires, mes résultats encouragent l'utilisation de cette méthode croisée pour documenter l'origine des chiens momifiés.

Mots clefs

Momie, 3D, muscles, appareil masticateur, appareil locomoteur

A dog's life in ancient Egypt. Combining geometric morphometrics and functional anatomy to decipher the practices surrounding the mummification of canids

Abstract

In ancient Egypt, millions of canids were mummified to make offerings to the deities Anubis and Wepwawet. Because ancient texts provide little documentation of these practices, many questions remain about the provisioning strategies surrounding mummification. Although Egyptologists raise the possibility that dogs (which predominate among mummified canids) were bred on purpose, this is not supported by any strong osteological evidence. Thanks to a postdoctoral grant from the Fyssen Foundation, I have developed new tools based on geometric morphometrics and functional anatomy, using a modern sample of Tunisian street dogs. I demonstrate here how these tools allow, in addition to describing morphological variability within mummified dogs, to make inferences about the functional abilities of the masticatory and locomotor systems, and to assess the possibility that dogs were maintained in captivity. Although preliminary, my results encourage the use of this combined method to document the origin of mummified dogs.

Keywords

Mummy, 3D, muscles, masticatory apparatus, locomotor system

Introduction

es relations entre l'homme et l'animal en Égypte ancienne ont longtemps fasciné car elles reflètent des mécanismes cognitifs humains uniques. Des millions d'animaux étaient alors changés en offrande pour honorer des divinités zoomorphes dont les caractéristiques étaient directement liées au comportement naturel des animaux qu'ils représentaient. Parmi eux, des millions de canidés étaient momifiés et offerts au cours de célébrations à Oupouaout, le gardien des routes, et Anubis, l'inventeur de la momification et protecteur des âmes pendant le voyage vers l'au-delà. Ces divinités caniformes rappellent, de facon ambiguë, aussi bien des chiens au museau allongé que les chacals et renards qui visitaient les cimetières à la tombée de la nuit et étaient ainsi non seulement associés aux voyages, mais également à la mort.

Cette pratique étonnante soulève de nombreuses questions sur l'origine des animaux utilisés, les textes anciens décrivant la momification des canidés étant rares. Les experts se demandent en particulier si les individus étaient prélevés dans la nature (canidés sauvages chassés ou trouvés morts) ou bien élevés et intentionnellement sacrifiés.

L'étude des restes osseux est une approche essentielle et complémentaire à l'étude des textes pour aller plus loin dans la compréhension des gestes et intentions entourant la momification des animaux en Égypte ancienne. Par chance, des millions de momies sont été rassemblées dans des cimetières, notamment à partir de la période tardive et jusqu'à l'époque romaine (du 1er millénaire avant J.-C. au 4e siècle après J.-C.; Ikram, 2013; Nicholson et al., 2015; Richardin et al., 2017). La majorité sont des momies assez mal conservées voire même à l'état d'ossements isolés, mais ces ossements sont souvent complets du fait de l'environnement hyper-aride du désert égyptien, offrant de fantastiques opportunités d'étude.

Certaines études ont montré que diverses espèces étaient momifiées, à l'image de l'aspect hybride de la représentation des divinités, mais la plupart des momies semblent avoir été des chiens domestiques (Brassard et al., 2023; Dunand et al., 2017; Hartley, 2017; Kitagawa, 2016; Lortet and Gaillard, 1903; McKnight et al., 2015). Les chiens juvéniles étaient largement représentés,

même s'il existe également de nombreux adultes. Il subsiste toutefois une incertitude sur la fréquence de ces animaux sauvages, entre autres car l'identification des restes excavés des catacombes est jusqu'ici principalement qualitative, repose majoritairement sur le crâne (il n'existe pas de référentiel fiable pour le postcrânien) et procède par comparaison avec des référentiels modernes incomplets (c'est-à-dire qui n'intègrent pas le spectre complet des espèces susceptibles d'être retrouvées parmi les momies). Quelques rares textes mentionnent l'existence de fermes d'élevage spécialisées dans la momification (Charron, 2002a; Dunand et al., 2005), ce qui suggère qu'au moins certains animaux étaient gardés en captivité avant d'être changés en offrandes. Toutefois, l'étude du matériel osseux dans les études précédentes n'a que rarement apporté des éléments de réponse à ces interrogations. Les études antérieures sont en effet limitées par le manque de matériel comparatif moderne (ou de méthodes comparatives) pour interpréter les restes anciens. À ce jour, les indices de captivité reposent sur le grand nombre de jeunes individus trouvés, sur les pathologies ou traumatismes laissant des marques sur les os, ainsi que sur la fréquence élevée de certaines particularités ou pathologies dentaires (Brassard, 2017; Dunand et al., 2017; Hartley, 2017). Toutefois, ces indices sont assez controversables. puisque les morts naturelles sont fréquentes chez les jeunes voire très jeunes chiens errants (communications personnelles avec Herbert Böhm, VIAS-Vienna Institute for Archaeological Science, University of Vienna), et que les anomalies et pathologies dentaires sont aussi fréquentes chez les animaux sauvages vivant en milieu naturel (Janssens et al., 2016). Bien que cela n'ait jamais été investigué chez le chien, il est aussi possible que la forme des os porte les stigmates non pathologiques de la captivité, parce que la charge biomécanique, différente par rapport à des individus aux mouvements non contrôlés, imposerait des contraintes différentes. La réduction des mouvements chez les animaux captifs pourrait être responsable d'un changement dans les forces de réaction ou même dans le développement des muscles locomoteurs, ce qui pourrait se répercuter sur la forme des os postcrâniens (à la condition que le maintien en captivité dure suffisamment longtemps pour impacter la formation de l'os). De plus, la captivité s'accompagnant d'un régime alimentaire contrôlé et donc modifié par rapport au milieu naturel, les muscles des mâchoires pourraient être sollicités différemment comparativement aux animaux en liberté, entraînant des formes différentes des os crâ-

"L'objectif de mon projet financé par la fondation Fyssen était d'établir un référentiel moderne utile pour interpréter les restes de canidés momifiés et apporter des éléments de réponse aux questions entourant les stratégies d'approvisionnement des anciens Egyptiens pour concevoir ces offrandes."

niens. Si de tels biomarqueurs ont été identifiés dans le crâne et la mandibule (Neaux et al., 2021) et le calcanéum (Harbers et al., 2020a) de sangliers par exemple, il n'existe aucune donnée pour les canidés. Identifier des marqueurs similaires chez le chien nécessite de recourir à des individus modernes pour lesquels on dispose d'informations sur le mode de vie et la musculature, de manière à, dans un second temps, faire des inférences fonctionnelles à partir de formes archéologiques proches.

L'objectif de mon projet financé par la fondation Fyssen était d'établir un référentiel moderne utile pour interpréter les restes de canidés momifiés et apporter des éléments de réponse aux questions entourant les stratégies d'approvisionnement des anciens Egyptiens pour concevoir ces offrandes. Notamment, j'avais pour objectif de fournir une méthode de diagnose quantitative afin de distinguer animaux sauvages et domestiques et tester l'existence de bio-indicateurs objectifs de la captivité chez les chiens. Dans une précédente étude incluant un large référentiel de canidés modernes (voir Brassard et al, sous presse), j'ai montré que la morphométrie géométrique 3D, jusqu'ici inutilisée sur des restes momifiés, permettait de très bien distinguer le crâne de canidés domestiques et sauvages, contrairement aux mesures prises au pied à coulisse et couramment utilisées par les égyptologues. Cette nouvelle méthode quantitative s'est révélée prometteuse pour permettre une détermination plus fiable du statut domestique ou sauvage des animaux momifiés dans le futur. En appliquant ma méthode à un corpus de 33 canidés momifiés du musée des Confluences (Lyon, France), j'ai identifié quelques loups africains (Canis lupaster, n=6) et même, pour la première fois, de possibles loups du ProcheOrient (Canis lupus arabs ou pallipes, n=2), en plus d'une majorité de chiens domestiques (n=33).

Dans la présente étude, je reprends l'étude des spécimens domestiques pour explorer la variabilité morphologique

et fonctionnelle au sein des chiens momifiés, et tenter d'en tirer des arguments sur les conditions de vie des animaux avant leur momification. Pour cela, j'ai dans un premier temps étudié la forme du crâne de ces 33 chiens, et la forme de l'humérus chez les individus complets ou subcomplets (ce qui représente 8 individus parmi les 33), pour déterminer de quels types/races modernes les chiens momifiés se rapprochaient le plus. J'ai ensuite quantifié les relations entre la forme des os et les muscles masticateurs ou locomoteurs qui s'y attachent chez des chiens modernes de forme proche avec un mode de vie captif ou libre, pour tenter de réaliser des inférences fonctionnelles à partir des formes archéologiques et pourquoi pas remonter au mode de vie des chiens égyptiens avant qu'ils ne soient momifiés.

Méthodologie

Échantillon archéologique

Les 33 chiens momifiés considérés dans cette étude proviennent du Musée des Confluences (Lyon, France). Parmi eux, 8 appartiennent à des individus complets ou subcomplets. Peu d'informations sont malheureusement disponibles sur cette collection (en particulier au sujet de la provenance de ces momies ou leur âge). La plupart ont été ramenées par Louis Lortet, Claude Gaillard et Gaston Maspéro au début du vingtième siècle. D'autres momies des collections ont toutefois été datées par la méthode radiocarbone, faisant remonter la plus vieilles d'entre elles à la trentième dynastie, autour de 360 avant notre ère (Porcier et al., 2019; Richardin et al., 2017).

Référentiel moderne

Pour fournir un cadre comparatif aux 33 chiens du musée des Confluences, j'ai constitué un référentiel de 100 crânes et 57 humérus de

chiens modernes provenant de plusieurs musées et de collectes réalisées auprès du service d'anatomie de l'école nationale de médecine vétérinaire de Sidi Thabet (Tunisie). De nombreuses races sont représentées, notamment celles susceptibles de trouver un équivalent en Égypte ancienne (des lévriers de différents type dont des sloughis et salukis, des chiens à pattes courtes comme le teckel ou le basset hound, des loulous, des chiens de Pharaon) et une trentaine de chiens de rue. J'ai en effet fait l'hypothèse que les chiens momifiés seraient peut-être plus proches de ces chiens de conformation et taille moyenne et que l'on trouve un peu partout encore aujourd'hui dans les régions du monde où les populations canines sont peu contrôlées (en Égypte notamment, ces chiens sont appelés 'parias' ou 'baladis'). La majorité des chiens de rue de mon corpus provient de Tunisie et a été collectée sur le bord des routes suite à des collisions de voiture (groupe 'errant'). Ces chiens typés bergers de l'atlas ressemblent à première vue aux parias égyptiens et aux chiens typiques du nord de l'Afrique (Fig. 1). Cependant, une petite partie (groupe 'captif', n=7) a été gardée en captivité pendant au moins un an avant euthanasie suite à des expérimentations menées par d'autres laboratoires de l'école nationale de médecine vétérinaire de Sidi Thabet.

En fonction du rapport longueur-largeur du crâne (appelé index céphalique, CI), les chiens de mon corpus ont été classés en types dolichocéphale (crâne long et étroit, CI ≥ 0.55 , n=40), brachycéphale (crâne large et court, CI < 0.55, n=28) et mésocéphale (intermédiaire, n=32). Pour limiter les effets liés à l'ontogénie, les juvéniles sont exclus de la présente étude. Pour les crânes, les individus ont tous plus de 6 mois mais appartiennent à un large spectre d'âge. Pour l'humérus, je n'ai intégré que les spécimens dont l'épiphyse proximale était soudée. N'ayant pas observé de forme dite 'naine' (ou chondrodysplasique, caractérisée par un recourbement des membres, voir Fig. 3) dans les huit momies avec des restes post-crâniens, je n'ai pas intégré les spécimens modernes présentant de telles formes (par exemple les teckels) dans l'analyse des humérus, de manière à limiter la distorsion des résultats et des figures.

J'ai également ajouté au corpus moderne les humérus de 20 canidés sauvages (1 *Canis aureus*, 1 Canis lupaster, 1 Lupulella mesomelas, 1 Vulpes pallida, 2 Vulpes rueppellii, 1 Canis simensis, 8 Vulpes vulpes, 1 Canis lupus et 4 Vulpes zerda), avec pour objectif de vérifier les attributions des humérus archéologiques à l'espèce canine.

Étude de la forme du crâne et de l'humérus

Les crânes et humérus ont été reconstitués en 3D par photogrammétrie, puis des points repères ont été placés suivant un protocole simple, sans landmark de surface, de façon à pallier tout problème lié à des petits accrocs sur la surface des vestiges archéologiques. Cela représente 41 landmarks pris sur un côté du crâne (ces landmarks ont été symétrisés sur les figures) et 24 landmarks sur l'humérus. Comme cela est classiquement fait en morphométrie géométrique, la forme des objets a été scindée en deux informations en suivant la méthode dite de superposition Procruste: la taille centroïde (une appréciation du volume de l'objet) et la conformation (correspondant aux rapports de proportions au sein de l'os).

L'analyse préalable des crânes au sein d'un large corpus de canidés sauvages a permis de les identifier comme chiens (voir Brassard et al., 2023). Malheureusement, l'échantillon d'humérus modernes, petit et déséquilibré (car les restes postcrâniens sont bien plus rares dans les collections que les restes crâniens), ne m'autorise pas à appliquer des méthodes discriminantes similaires. J'ai tout de même reporté la variabilité (en taille et conformation) des humérus archéologiques au sein de l'ensemble des humérus modernes à ma disposition, pour information.

Afin de situer les chiens momifiés dans la variabilité des chiens modernes, j'ai réalisé une analyse en composantes principales (ACP) sur les données de conformation pour le crâne d'abord, puis pour l'humérus ensuite. Pour déterminer de quels types/races modernes se rapprochent le plus les chiens momifiés, j'ai calculé, pour chaque individu archéologique, la distance Procruste entre cet individu et chacun des chiens modernes, et j'ai retenu le spécimen moderne montrant la distance la plus faible. La variabilité morphologique des chiens momifiés et des chiens de rue a été comparée par des tests de disparité.

J'ai également testé l'existence de différences dans la forme du crâne et de l'humérus entre les spécimens errants et captifs chez les chiens de rue modernes tunisiens, en réalisant des analyses discriminantes linéaires sur des échantilons balancés (voir méthode dans Evin et al. (2013) et Brassard et al. (sous presse). Ayant peu de spécimens dans le groupe captif (8 crânes et 7 humérus), ces analyses ne sont qu'indicatives et n'ont pas vocation à avoir de réelle valeur statistique.

Étude des covariations entre la forme du crâne et de l'humérus

J'ai exploré le lien entre la forme du crâne et la forme de l'humérus pour les spécimens (modernes et archéologiques) pour lesquels les deux os étaient disponibles (les formes naines sont exclues des analyses). J'ai réalisé une PLS deux blocs pour quantifier les covariations. L'objectif était de voir où se placent les chiens archéologiques dans l'espace de covariation global, ce qui peut peut-être nous en dire plus sur la nature et l'allure de ces chiens.

Dissection des muscles masticateurs et du membre antérieur et relations forme-fonction chez les chiens de rue tunisiens

Quand leur état le permettait, les muscles masticateurs et les muscles du membre antérieur des chiens de rue errants et captifs ont été disséqués afin de quantifier les relations entre la force musculaire (appelée PCSA) et la forme du crâne et de l'humérus. Dans cette étude, je n'ai considéré que les feuillets des muscles prenant attache sur ces os, ce qui représente dix feuillets pour les muscles masticateurs (regroupés en digastrique, masséter, temporal et ptérygoïde, Fig. 1) et trente pour le membre antérieur (regroupés en groupes fonctionnels, voir ci-après, Fig. 1). Après dépeçage, retrait de la graisse et du tissu conjonctif, chaque faisceau a été mesuré (masse m, longueur l et orientation des fibres θ) afin d'en déduire la PCSA (d'après la formule de

Haxton (1944),
$$PCSA = \frac{m \times cos\theta}{\rho \times l}$$
 où ρ représente

la densité du muscle, estimée à 1.06 g/cm⁻³; Mendez and Keys, 1960, voir **Fig. 1**). Pour réduire le nombre de groupes dans les analyses et limiter le bruit lié à la prise de mesure, les muscles du membre antérieur ont été regroupés en 10 groupes fonctionnels en fonction de leur action principale (**Fig. 1**). Ces groupes sont : les adducteurs du membre (muscles pectoraux), les protracteurs du membre (brachiocéphalique), le

principal rétracteur du membre (grand dorsal), les extenseurs et stabilisateurs de l'épaule (supraépineux, subscapulaire et coraco-brachial), les fléchisseurs de l'épaule (infra-épineux, deltoïdes, petit et grand ronds), les fléchisseurs du coude (brachial), les extenseurs du coude (triceps, anconé), les extenseurs du carpe et des doigts (extenseurs radial, ulnaire et oblique du carpe, extenseurs commun et latéral des doigts), les fléchisseurs du carpe et des doigts (fléchisseurs radial et ulnaire du carpe, fléchisseurs superficiel et profond des doigts), et les rotateurs (pronateurs et supinateur). La PCSA de tous les muscles inclus dans un groupe a été sommé, puis j'ai considéré les résidus de la régression de la PCSA des différents groupes par la plus grande longueur de l'humérus, pour enlever l'effet de taille. Les liens forme-fonction ont été quantifiés par une PLS deux blocs. L'objectif de cette analyse est d'attester l'existence de covariations significatives entre la forme du crâne ou de l'humérus et les données musculaires (PCSA des différents groupes fonctionnels), après retrait de l'effet de taille dans chacun des groupes. Pour les muscles de l'appareil masticateur, j'ai considéré dans les analyses de covariation les proportions de chacun des principaux muscles par rapport à la PCSA totale (car la normalisation par la longueur du crâne ne s'avérait pas la plus pertinente). S'agissant de ratios, l'effet de taille est également retiré. Pour minimiser l'effet de l'âge, et en se référant aux âges présents dans les chiens momifiés de notre corpus, les plus jeunes spécimens modernes ont été exclus de l'analyse des crânes (les moins de 8-10 mois) et de l'humérus (les moins de 12-15 mois).

À partir des motifs de covariation décrits chez les chiens modernes grâce à ces modèles, il est possible de prédire les données musculaires pour les spécimens archéologiques à partir de la forme de l'humérus (sous réserve que les covariations sont significatives), et de les confronter à celles des chiens de rue moderne des groupes errant et captif. J'ai aussi comparé les valeurs des données musculaires entre chiens errants et captifs modernes avec des MANOVAs et des tests de Student.

Résultats

Variabilité morphologique crânienne

Parmi les 33 crânes de chiens momifiés, une majorité est de type mésocéphale (n=20), avec

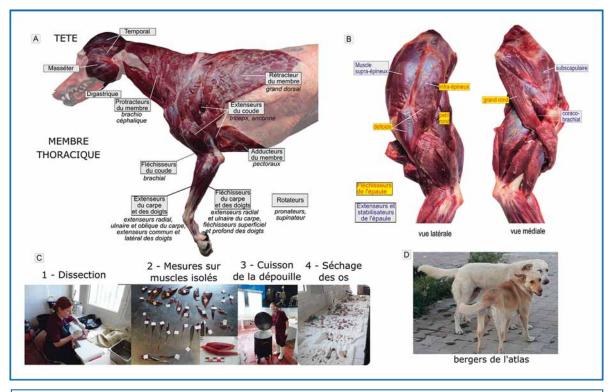


Fig. 1. Dissection des chiens de rue tunisien. A: Disposition globale des principaux groupes fonctionnels considérés, excepté les fléchisseurs et extenseurs/stabilisateurs de l'épaule. Le muscle brachial et les rotateurs, en profondeur, ne sont pas visibles ici. B: Les muscles des groupes présentant des différences significatives entre groupes captifs et errants (fléchisseurs et extenseurs/stabilisateurs de l'épaule) sont représentés sur des vues latérale et médiale du membre avec le même code couleur que dans la Fig. 6. Le petit rond est situé sous le deltoïde, et le coraco-brachial est en profondeur en vue médiale. C: Différentes étapes de la dissection. D: phénotype des chiens de rue disséqués. Toutes les photos ont été prises par l'auteure.

quelques formes plus dolichocéphales (n=7) ou brachycéphales (n=6), mais l'index céphalique reste peu variable (52.64±2.33, alors qu'il est de 52.05±4.66 dans l'échantillon moderne). Sur l'ACP, les chiens momifiés sont regroupés au centre, principalement au niveau des chiens de rue modernes (Fig. 2B). Cela est d'ailleurs confirmé par l'analyse des distances Procrustes, puisque 29 chiens sur les 33 se sont avérés avoir pour plus proche individu un chien de rue moderne. On notera que ces chiens de rue présentent une variabilité relativement importante au sein des chiens modernes puisqu'elle englobe des morphologies trouvées dans certaines races comme le chien des pharaons, le dalmatien, le basset hound et même certains sloughis. La variabilité des chiens de rue tunisiens n'est d'ailleurs pas significativement différente de celle des chiens momifiés d'après les analyses

de disparité (P=0.2). Cela suggère que les chiens de rue tunisiens sont de bons modèles pour ensuite faire des inférences dans l'échantillon archéologique.

Quelques crânes se dégagent plus nettement de la variabilité des chiens errants : deux ont comme plus proche individu dans le corpus moderne des sloughis (crânes numéros 11 et 303, Fig. 2B), un barbet et un épagneul. De plus, quelques crânes en bas de l'ACP ont des crânes plus arrondis et plus petits que la tendance chez les chiens de rue (par exemple le spécimen 30 ou bien le numéro 9, qui est un adulte d'après les sutures crâniennes), les rapprochant de petites races modernes comme les teckels (c'est le deuxième type de chien moderne dont ces deux spécimens sont le plus proches d'après les distances Procruste), les spitz voire même les loulous de Poméranie (Fig. 2A et B).

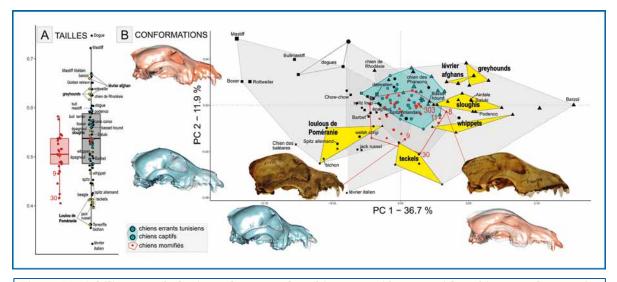


Fig. 2. Variabilité morphologique du crâne des chiens momifiés parmi les chiens modernes. A : boxplot des tailles centroïdes. B : premier plan factoriel de l'ACP sur les conformations, avec les formes théoriques au minimum (en bleu) et maximum (en rose) des axes PC 1 et PC 2 avec les vecteurs de déformation jusqu'à la forme moyenne (en blanc, par transparence). Les chiens momifiés et les numéros de ceux dont l'humérus a aussi été analysé sont reportés en rouge. Quelques races sont mentionnées. Les modèles 3D des crânes des momies 9 et 11 sont affichés en bas de l'ACP.

Variabilité morphologique postcrânienne

Si la faible taille du référentiel moderne ne permet aucune confirmation, la taille centroïde de l'humérus ne permet en tout cas pas d'infirmer l'attribution des canidés momifiés aux chiens domestiques, puisque tous sont plus petit que le loup gris, le chacal d'Abyssinie et plus grand que le chacal doré, le loup doré et le chacal à chabraque ainsi que tous les vulpinés de notre échantillon moderne (**Fig. 3A**). La forme permet aussi, à première vue, d'exclure les vulpinés qui se distinguent clairement à gauche de l'ACP.

Les chiens momifiés se situent sur la gauche de l'ACP réalisée avec les chiens modernes (Fig. 3B), c'est-à-dire au niveau des individus aux humérus longilignes et grêles (beaucoup de chiens de rue mais aussi des lévriers, épagneul et non loin de certains loulous de Poméranie). Toutefois, en termes de taille, les huit chiens momifiés ont une taille moyenne par rapport aux chiens modernes du corpus. Ils se placent au sein de la variabilité des chiens de rue, sont plus petits que les deux sloughis mais plus grands que les loulous de Poméranie ou teckels modernes du corpus (y compris le spécimen numéro 9 à la morphologie crânienne ronde, Figs 2 et 3B).

D'après les distances Procruste, tous les spécimens sont le plus proches de chiens de rue, et

même de chiens de rue maintenus en captivité pour cinq d'entre eux.

Différences entre chiens errants et captifs au sein des chiens de rue tunisiens modernes

En comparant la forme du crâne des chiens captifs et errants modernes, on ne trouve pas de différence significative ni dans la forme movenne du crâne (P=0.3, n=7 captifs et 19 errants, subadultes exclus) ni dans la forme de l'humérus (P=0.11, n=7 captifs et 19 errants, juvéniles exclus). Les analyses discriminantes réalisées sur des échantillons balancés amènent à de très mauvais résultats (pourcentage de validation croisée ou CVP= 60.1 % [59.4-60.7 %] pour les deux premières composantes principales pour la forme de l'humérus. CVP= 63.9 % [63.1-64.7 %] pour les cinq premières composantes principales pour la forme du crâne). Il est possible que la forme de l'humérus ne soit pas un bon marqueur de captivité, mais la taille de l'échantillon captif n'est peut-être pas suffisante pour capter les différences. Analysons, à titre indicatif, les résultats des attributions lorsque ces méthodes sont appliquées au corpus de momies, et que l'on retient les attributions des LDAs avec un CVP supérieur à 0.85 parmi 10 000 LDAs balancées. Dans le cas de l'humérus, tous les spécimens sont

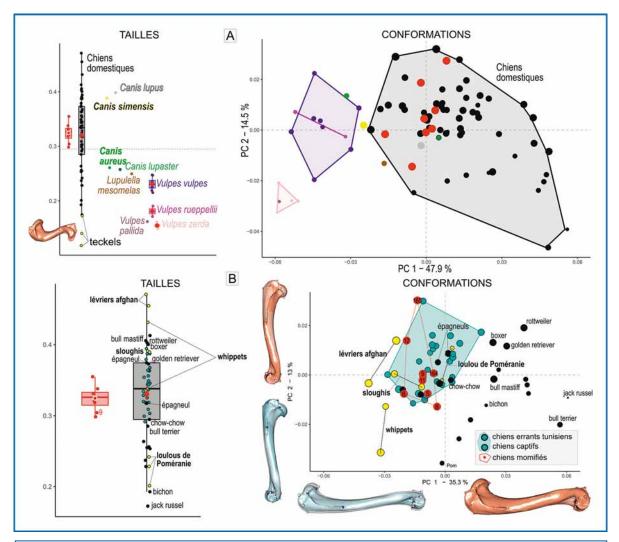


Fig. 3. Variabilité morphologique de l'humérus des chiens momifiés parmi les chiens modernes. Gauche: distribution des tailles centroïdes. Droite: premier plan factoriel de l'ACP sur les conformations, avec les formes théoriques au minimum (en bleu) et maximum (en rose) des axes PC 1 et PC 2 avec les vecteurs de déformation jusqu'à la forme moyenne (en blanc, par transparence). A: tous les spécimens sauvages et domestiques du corpus modernes sont utilisés dans les analyses. B: seuls les chiens modernes sont utilisés. Les chiens momifiés et les numéros de ceux dont l'humérus a aussi été analysé sont reportés en rouge. Quelques races sont mentionnées. Les teckels sont indiqués dans le boxplot des tailles centroïdes avec toutes les espèces pour information, mais ils ne sont pas utilisés dans les autres analyses.

déterminés comme captifs dans plus de 95 % des cas (c'est-à-dire parmi les seulement 189 LDA sur 10 000 répondants à nos critères). Dans le cas du crâne, parmi ces mêmes spécimens, seuls les numéros 6 et 12 sont aussi identifiés comme captif avec un haut degré de certitude (donc dans plus de 95 % des 163 LDAs répondant aux critères précédemment cités). La méthode basée sur le crâne identifie aussi comme très probablement captifs dix spécimens sans humérus disponible

(les numéros 15, 19, 22, 25,27, 2, 160, 307, 310 et 313). Tous les autres spécimens ont moins de 65 % de chances d'être attribué dans un groupe, et je considère la détermination trop peu fiable.

Covariations entre la forme du crâne et de la mandibule

Pour cette analyse, j'ai retiré les races modernes trop éloignées des chiens momifiés d'après les analyses précédentes (donc teckels,

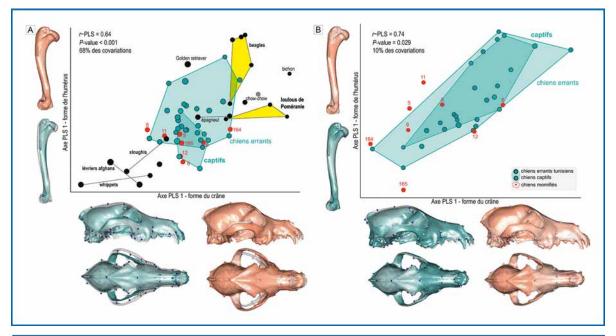


Fig. 4. Covariations entre la forme du crâne et la forme de l'humérus. A : analyses réalisées sur tous les chiens du corpus de morphologie proche des chiens momifiés. B : analyses réalisées avec les chiens errants modernes seulement. Les chiens momifiés sont reportés en rouge. Les formes théoriques au minimum (bleu) et maximum (rose) des axes sont reportées.

jack Russel, rottweiler, boxer, bullmastiff et bull terrier). De fortes covariations existent entre la forme de l'humérus et celle du crâne (P < 0.001, coefficient de covariation r-PLS=0.64, **Fig. 4A**). Les crânes allongés et fins (en bas à gauche du nuage de points, correspondant à des lévriers) sont associés à des humérus fins et plutôt droits, alors que les crânes plus larges et arrondis sont associés à des humérus plus trapus et courbés. Les chiens momifiés tendent à se placer au niveau des chiens errants, à la limite des lévriers. Si l'on ne considère que les chiens de rue dans les analyses, on observe les mêmes tendances mais sur un axe secondaire (axe 4: P=0.029, r-PLS=0.74, 10% des covariations ; axe 1: P=0.016, r-PLS=0.8, Fig. 4B) et les chiens archéologiques tendent à sortir de l'espace de covariations sur la gauche.

Appareil masticateur

Les analyses réalisées tendent à montrer des différences dans l'architecture des muscles masticateurs entre groupes captif et errant chez les individus modernes, mais de façon peu significative (MANOVA, P=0.093), ce qui est au moins en partie à relier à la faible taille de l'échantillon. Chez les chiens captifs, la variabilité dans les

proportions du temporal est moindre par rapport aux chiens errants tandis qu'elle est plus forte dans le cas du ptérygoïde. Les variabilités sont similaires pour les muscles masséter et digastrique (**Fig. 5D**). De plus, tous les chiens avec des proportions importantes du muscle temporal sont des chiens errants, les chiens captifs étant cantonnés aux valeurs basses.

Des covariations significatives sont attestées entre la forme du crâne et les proportions des différents muscles masticateurs chez les chiens de rue tunisiens modernes (axe 1 : P=0.046, r -PLS=0.76, 74 % des covariations, **Fig. 5A**). Cela permet de prédire ces proportions chez les chiens momifiés (Fig. 5D). On remarque que les inférences fonctionnelles réalisées à partir de la forme du crâne les placent dans la variabilité globale des chiens de rue modernes. avec une variabilité limitée et des valeurs plutôt basses pour les proportions du temporal considérant la variabilité au sein des chiens modernes (47.5±1.5 %; 49.1±4.3 % chez les chiens modernes errants et 46.8±2.2 % chez les captifs) et au contraire une variabilité grande et des valeurs basses à hautes pour le ptérygoïde

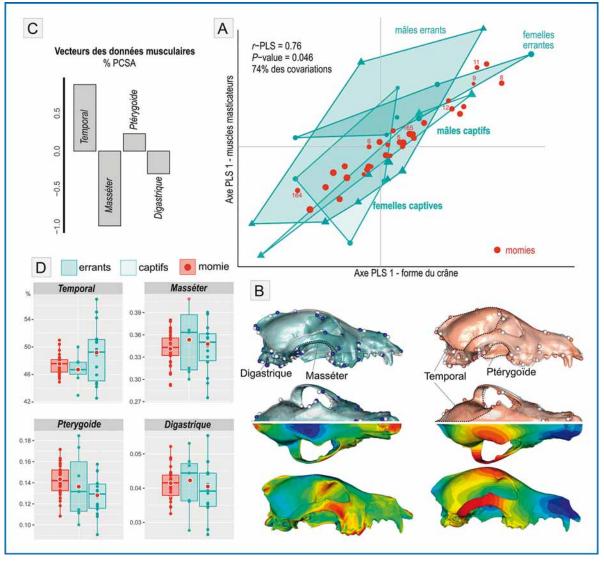


Fig. 5. Inférences fonctionnelles pour l'appareil masticatoire. A : Covariations entre les données musculaires et la forme du crâne. Les prédictions réalisées à partir de la forme du crâne des spécimens archéologiques sont superposées en rouge. Les numéros des spécimens dont l'humérus a été analysé sont reportés. B : Formes théoriques au minimum (bleu) et maximum (rose) du premier axe de la PLS sur des vues latérales et dorsales, avec les vecteurs de déformation depuis la forme moyenne (en blanc). En bas, les formes théoriques ont été colorées en fonction de la distance entre les formes aux extrémités de l'axe et la forme moyenne. Les couleurs rouge orangé indiquent une différence positive (zones en relief dans la forme minimale ou maximale) et les couleurs bleues une différence négative (zones en dépression). Les zones d'attache des principaux muscles sont reportées. D : vecteurs des données musculaires (PCSA réduites par la taille) pour l'axe PLS 1. E : Distribution des valeurs musculaires chez les spécimens modernes et momifiés. Les extenseurs et fléchisseurs de l'épaule, qui diffèrent entre spécimens errants et captifs, sont mis en évidence en bleu et rouge, respectivement.

(14.5±1.5 %; 13.0±2 % chez les chiens modernes errants et 13.7±3.2 % chez les captifs). Des analyses de la variance (ANOVAs et tests post-hoc de Tukey) montrent que pour le ptérygoïde, les

chiens momifiés diffèrent des chiens de rue modernes errants (P=0.03), mais pas des chiens captifs (P >0.5). Les différences ne sont pas significatives pour le temporal (P=0.7).

Appareil locomoteur

On constate une différence significative dans la musculature de l'appareil locomoteur des chiens errants et captifs adultes (MANOVA, P=0.034). Les chiens captifs tendent à avoir des muscles globalement moins forts (relativement à la taille), excepté pour les extenseurs du coude pour lesquels on ne distingue aucune différence et les muscles adducteurs et protracteurs du membre qui ont des valeurs plus hautes chez les captifs (Fig. 6E). La différence n'est toutefois significative que pour deux groupes : les extenseurs/stabilisateurs de l'épaule (muscles suprasubscapulaire et coraco-brachial, P=0.04, une valeur aberrante est à investiguer), et les fléchisseurs de l'épaule (muscles deltoïdes, infra-épineux, petit et grand ronds, P=0.004).

On observe des covariations significatives entre la forme de l'humérus et les muscles qui s'y attachent chez les chiens de rue tunisiens modernes (P=0.013, r-PLS=0.82, 75 % des covariations, Fig. 6A). Toutes les variables contribuent négativement à l'axe 1, exceptées les extenseurs du coude qui contribuent positivement (Fig. 6D). Les groupes contribuant le plus à la construction de l'axe sont les extenseurs et fléchisseurs de l'épaule, les rotateurs, ainsi que les fléchisseurs et extenseurs du carpe et des doigts. Les chiens captifs et errants tendent à s'opposer le long de l'axe de covariation (Fig. 6A), les individus en haut à droite (les chiens captifs) associant des formes un peu moins massives avec des muscles moins développés relativement à la taille, à l'exception des muscles extenseurs du coude (triceps et anconé, Figs 6B et D). Les mâles et femelles tendent à se séparer le long de l'axe de covariation chez les individus errants seulement (Fig. 6A). Les formes théoriques associées au minimum et maximum théoriques des axes mettent en relief des zones d'insertion musculaire, dont celles des muscles appartenant aux groupes extenseurs/stabilisateurs et fléchisseurs de l'épaule comme je l'ai reporté sur la Fig. 6C. Plusieurs spécimens archéologiques (notamment les 11 et 6) se situent clairement dans l'espace de covariation des chiens captifs (Fig. 6A). Les inférences fonctionnelles réalisées chez les chiens momifiés suggèrent qu'ils avaient des muscles adducteurs des membres et fléchisseurs du carpe et des doigts plutôt développés pour leur taille, mais des muscles extenseurs et fléchisseurs de l'épaule peu développés pour leur taille (**Fig. 6E**).

Discussion

Dans cette étude, j'ai combiné les résultats de l'analyse d'un élément crânien et postcrânien (l'humérus), ce qui m'a permis de décrire la variabilité des chiens momifiés de façon plus complète. Si la confrontation des humérus archéologiques avec ceux de canidés sauvages modernes n'a pas permis d'infirmer ma précédente diagnose de l'espèce (Brassard et al, sous presse), la faible représentation de chaque espèce (en particulier des chacals et des loups) dans le corpus moderne ne permet pas de prédire de façon catégorique le statut sauvage ou domestique à partir de la seule forme de l'humérus, et il faudra attendre d'étoffer le référentiel moderne avant de pouvoir espérer établir une méthode prédictive robuste comme je l'ai fait pour le crâne et ainsi pouvoir investiguer la variabilité morphologique dans de plus vastes séries d'humérus archéologiques.

La comparaison des chiens momifiés du musée des Confluences avec les chiens modernes montre que ceux-ci s'apparentaient globalement fortement à des chiens errants, tant du point de vue du squelette crânien que postcrânien. Même si une certaine variabilité est observée en termes de taille et de forme crânienne (avec des formes plus brachycéphales mais aussi plus dolichocéphales), cette variabilité n'est pas plus importante que chez les chiens de rue modernes de notre corpus. Les quelques crânes un peu plus petits et plus ronds (rappelant les petits chiens modernes comme les teckels, loulous de Poméranie et spitz) pourraient suggérer la présence de chiens un peu plus typés et petits. Cependant, parmi eux, le spécimen numéro 9 était un chien avec un crâne haut, large et rond mais des membres de taille moyenne, ce qui le rapproche plus d'un chien errant que d'un petit chien comme les races précédemment citées. Malheureusement, nous n'avions pas l'humérus du spécimen numéro 30 et n'avons donc pas pu mener la même investigation. De plus, les patrons de covariation décrits entre la forme du crâne et de la mandibule placent les chiens momifiés dans la même zone que les chiens de rue actuels. Il n'est pas exclu que de telles formes petites et rondes aient existé parmi les momies, simplement, notre échantillon n'en contenait pas. Ce premier

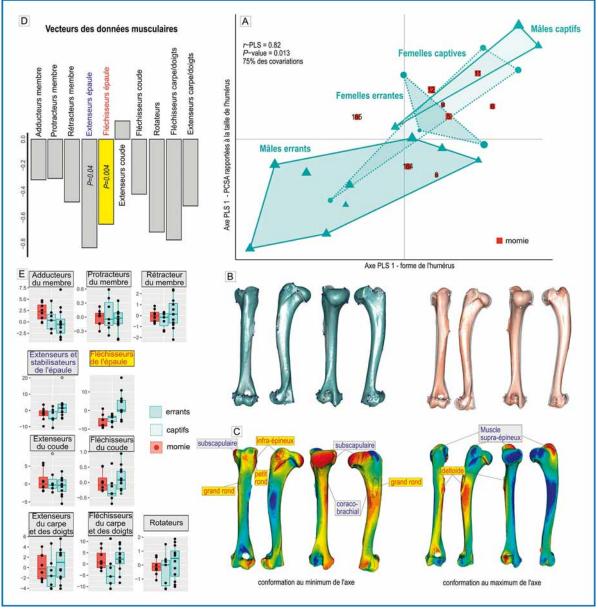


Fig. 6. Inférences fonctionnelles pour l'appareil locomoteur. A : Covariations entre les données musculaires et la forme de l'humérus. Les prédictions réalisées à partir de la forme humérale des spécimens archéologiques sont superposées en rouge. B : Formes théoriques au minimum (bleu) et maximum (rose) du premier axe de la PLS, avec les vecteurs de déformation depuis la forme moyenne (en blanc). C : Coloration en fonction de la distance entre les formes aux extrémités de l'axe et la forme moyenne, superposées aux formes théoriques au minimum (à gauche) et maximum (à droite) de PLS1. Les couleurs rouge orangé indiquent une différence positive (zones en relief dans la forme minimale ou maximale) et les couleurs bleues une différence négative (zones en dépression). Les zones d'attache des muscles inclus dans les groupes des extenseurs et fléchisseurs de l'épaule sont reportées. D : vecteurs des données musculaires (PCSA réduites par la taille) pour l'axe PLS 1. E : Distribution des valeurs musculaires chez les spécimens modernes et momifiés. Les extenseurs et fléchisseurs de l'épaule, qui diffèrent entre spécimens errants et captifs, sont mis en évidence en bleu et rouge, respectivement.

"Chez les chiens errants tunisiens

modernes, j'ai trouvé des relations

significatives entre la musculature et la

forme du crâne ou de l'humérus. Les

évidence chez les chiens modernes

autorisent les inférences fonctionnelles

chez les spécimens archéologiques

simplement à partir de l'aspect externe

relations forme-fonction mises

dépoussiérage de la variabilité morphologique des chiens momifiés permet d'affirmer que les chiens de rue tunisiens que j'ai disségué sont de bons modèles pour développer des méthodes morpho-fonctionnelles à appliquer ensuite aux momies égyptiennes.

Chez les chiens errants tunisiens modernes. j'ai trouvé des relations significatives entre la musculature et la forme du crâne ou de l'humérus. Les relations forme-fonction mises en évidence chez les chiens modernes autorisent les inférences fonctionnelles chez les spécimens archéologiques simplement à partir de l'aspect externe de leurs os. On pourra alors envisager d'appliquer ces modèles à un large panel de contextes. Non seulement ils pourront être utilisés pour explorer la diversité morpho-

fonctionnelle des chiens momifiés à partir de restes contextualisés retrouvés lors des fouilles des nécropoles d'animaux, mais on pourra aussi envisager d'étendre l'application à d'autres contextes archéologiques, sous réserve que les spécimens modernes utilisés

pour établir le modèle suffisent à couvrir la variabilité morphologique des spécimens archéologiques étudiés. Ici, les modèles établis n'ont été construits qu'à partir d'un nombre limité de spécimens et il faudrait accroître la variabilité prise en compte par le modèle avant de pouvoir l'appliquer à une série de restes avec une plus grande diversité de formes. J'avais déjà trouvé des relations significatives dans l'appareil masticatoire des chiens de races variées (Brassard et al., 2020). Si les patrons de covariations étaient alors plus nets, de par la plus forte variabilité morphologique représentée par ce précédent échantillon (allant du pitbull au chihuahua) en comparaison du présent corpus de chiens errants, les régions anatomiques variant avec la musculature étaient similaires. Il se peut aussi que les cova-

riations soient meilleures pour la mandibule que

pour le crâne, cet os étant davantage spécialisé

de leurs os."

dans la mastication et la morsure. Les mandibules de tous les spécimens disségués ont été numérisées en 3D et seront analysées ultérieurement. Quant à l'humérus, aucune étude n'avait jamais montré le lien entre la forme ou l'épaisseur corticale et le développement des muscles qui s'y attachent, comme cela a été fait pour d'autres vertébrés (Bader et al., 2022; Harbers et al., 2020b; Martin et al., 2019). J'ai considéré ici seulement quelques landmarks anatomiques, mais on pourrait conduire des études avec un protocole plus poussé (avec des landmarks de courbe et de surface) pour aller plus loin dans l'exploitation des covariations. Mâles et femelles tendant à se séparer le long de l'axe de covariation (chez les individus errants seulement, Fig. 6A), de possibles différences dans la musculature mais aussi

> dans la forme de l'humérus entre les sexes seront à investiguer.

J'ai relevé ici quelques disparités/différences entre les chiens errants et captifs dans la musculature s'attachant au crâne et à l'humérus. Cependant, le faible échantillon de spécimens cap-

tifs (n=7) ne me

permet pas de dresser de conclusion, mais simplement de soulever les tendances qu'il pourra être intéressant d'approfondir et questionner lors d'une étude ultérieure basée sur un corpus plus solide. De plus, je n'ai considéré ici que les muscles qui s'attachent au niveau de l'humérus. ce qui m'a poussé à ne faire qu'une analyse partielle de la musculature chez les chiens errants modernes. Une étude globale de la musculature reposant sur un corpus plus complet est nécessaire pour attester de l'impact de l'âge, du sexe et de la captivité sur la musculature extrinsèque et intrinsèque.

Les résultats préliminaires de cet article montrent que les muscles temporaux les plus développés en proportion dans l'échantillon moderne semblent appartenir à des chiens errants, tandis que les muscles ptérygoïdes les

plus développés appartiennent à des chiens captifs. Le muscle temporal étant sollicité pour produire des forces de morsure élevées à des angles d'ouverture élevé, il est particulièrement sollicité dans les activités de prédation ou de compétition. Le muscle ptérygoïde, quant à lui, permet des mouvements horizontaux de mâchonnage, favorisés par les ressources alimentaires végétales par exemple. Il ne serait donc pas surprenant que la captivité ait défavorisé le temporal au profit du ptérygoïde.

La comparaison préliminaire des spécimens errants et captifs tend à montrer que la captivité s'accompagne d'une réduction de la force dans la plupart des groupes fonctionnels du membre antérieur (surtout les fléchisseurs de l'épaule, c'est-à-dire les muscles deltoïdes, infra-épineux, petit et grand ronds) à l'exception des adducteurs et protracteurs du membre. Il faudrait examiner le reste de la musculature d'attache (notamment les trapèzes, dentelés et rhomboïdes qui jouent un rôle majeur dans le soutien de la ceinture scapulaire) pour tester si les différences en fonction du mode de vie se confirment. Il est en effet possible que le relâchement des contraintes naturelles favorisant le développement des muscles impliqués dans la course ait favorisé le développement des muscles de soutien du corps (et donc une partie des muscles d'attache). Les inférences fonctionnelles réalisées chez les chiens momifiés suggèrent qu'ils utilisaient en proportion davantage leur ptérygoïde par rapport à la moyenne des chiens errants modernes.

Dans le présent article, j'ai présenté les premiers résultats de l'analyse des muscles masticateurs et du membre thoracique chez les chiens errants tunisiens que j'ai disséqué dans le cadre de mon projet de post-doctorat financé par la fondation Fyssen. De nombreuses données ont aussi été acquises pour le membre postérieur, et tous les os des membres et de la tête ont été collecté. Je me suis concentrée ici sur l'humérus car il s'agit d'un os très souvent retrouvé complet ou presque en contexte archéologique, mais il sera possible de tester le lien entre les autres os et la musculature ultérieurement. Il est notamment possible que la scapula soit un meilleur marqueur ostéologique de la captivité que l'humérus, les surfaces d'insertion des muscles d'attache et des muscles extenseurs et fléchisseurs de l'épaule (qui diffèrent le plus entre captifs et errants d'après cette étude) étant plus grandes sur la scapula. Il se peut aussi que le squelette du membre pelvien (assurant surtout la propulsion) soit davantage impacté par la captivité que le squelette du membre thoracique (surtout impliqué dans le soutien).

Les inférences fonctionnelles réalisées chez les chiens momifiés suggèrent qu'ils utilisaient en proportion plus leur ptérygoïde par rapport à la movenne des chiens errants modernes, et que leur muscle temporal n'atteignait pas de proportion très élevée. Certains auteurs ont suggéré que le régime alimentaire des animaux captifs était probablement plus riche en nourriture végétale, comme les figues ou les dattes (Dunand et al., 2017), ce qui pourrait justifier un plus fort développement du muscle ptérygoïde. Pour aller plus loin, il faudrait réaliser des analyses isotopiques et croiser les résultats avec les inférences fonctionnelles, pour les mêmes spécimens. Les inférences fonctionnelles réalisées à partir de la forme de l'humérus suggèrent que les chiens momifiés avaient des muscles peu développés au niveau de l'épaule, mais des muscles pectoraux assez développés (Fig. 6E), avec des valeurs les rapprochant plus des spécimens captifs que des spécimens errants du corpus modernes. Mes résultats semblent donc suggérer, notamment par la prédiction des données musculaires des appareils locomoteur et masticateur, qu'au moins une partie des chiens momifiés présentent des caractéristiques musculaires compatibles avec un maintien en captivité. Toutefois, l'échantillonnage de cette étude ne permet pas de conclure. Il faudra d'abord enrichir le corpus avec davantage de spécimens de captifs et de chiens errants femelle adultes, puis comparer les chiens errants d'Égypte avec ceux de Tunisie, car il se peut que la légère différence géographique fasse artificiellement dériver les chiens archéologiques vers les chiens captifs tunisiens, simplement parce que les parias égyptiens y ressemblent davantage. Il s'agit donc de résultats très préliminaires, qui encouragent simplement à poursuivre l'investigation. L'élevage de chiens en captivité (plutôt facile comparativement à d'autres espèces de par la taille des animaux, leur comportement et leurs besoins énergétiques) à des fins de sacrifice aurait en tout cas assuré un approvisionnement régulier et fiable en momies, offrant la possibilité de satisfaire la forte demande des pèlerins, et permettant à ces pratiques religieuses de fonctionner à grande échelle. Toutefois, ce phénomène n'est qu'exceptionnellement (et de façon très détournée) évoqué dans les textes anciens. Sur une stèle dédiée à Anubis, un texte grec inscrit par Pasos indique qu'il était probablement responsable de l'alimentation et du soin des chiens sacrés associés au culte d'Anubis : « Pour Apollonius et Zenon : Pasos, nourrisseur [traduction du terme grec κυνοβοσκός] de chiens sacrés, à Anubis Comme une offrande » (Charron, 2002b). Strabon indique, dans sa Géographie, qu'il existait « un culte et un don de nourriture sacrée, dans la ville de Cynopolis où Anubis est honoré », ce qui a pu être généralisé à toute l'Égypte (Yoyotte et al., 1997). Il est aussi possible que les animaux aient vécu (tous ou en partie) en semi-liberté et qu'ils aient dû rechercher eux-mêmes une partie de leur nourriture.

Si certaines momies ont été sorties d'Egypte, notamment au début du XIXe siècle, et sont aujourd'hui entreposées dans des musées aux quatre coins du monde, la grande majorité se trouve toujours enfouie dans les nécropoles. Ces momies constituent donc une mine d'informations pour explorer les questions entourant la momification des chiens en Egypte ancienne, non seulement car les restes sont abondants, mais aussi parce qu'ils sont contextualisés (ce que sont rarement les vestiges dans les musées). Toutefois, travailler sur ce matériel est un défi car il existe de nombreuses contraintes liées à la législation égyptienne, notamment l'impossibilité d'exporter le matériel du site de fouille. Il est donc crucial d'utiliser des méthodes d'acquisition non invasives, rapides et faciles à mettre en pratique directement sur le terrain, et de développer des méthodes de diagnostic pouvant être appliquées ultérieurement, indépendamment des fouilles. En cela, la photogrammétrie offre des opportunités fantastiques d'investigation, car elle est relativement peu onéreuse et assez facile à mettre en place, bien que les acquisitions soient bien plus longues que la prise de mesure au pied à coulisse. De plus, elle permet d'acquérir des modèles numériques assurant la conservation du matériel sur le long terme, ce qui est particulièrement adapté dans le cas de l'Égypte, puis que les cimetières sont fréquemment victimes de pillages, perturbant et dégradant le matériel. Enfin, cette méthode permet de se livrer à des analyses de morphométrie géométrique, plus efficaces pour décrire les variations subtiles de forme ou les relations fonctionnelles avec la musculature que des dimensions linéaires isolées (Fabre et al., 2014).

Conclusion

Bien que les résultats montrés ici soient très préliminaires de par la nature réduite de l'échantillonnage, ils soulignent l'intérêt de combiner deux approches communément utilisées en biologie de l'évolution mais beaucoup moins en archéozoologie : la morphométrie géométrique pour l'étude de la forme, et l'anatomie fonctionnelle pour aller plus loin dans l'interprétation des variations observées, voire même remonter au mode de vie des animaux. Cela nécessite toutefois de recourir à des référentiels complexes et longs à établir, du fait du temps nécessaire pour collecter les cadavres, de l'aspect chronophage des méthodes utilisées et de la quantité de données à acquérir et traiter. La construction de tels référentiels implique donc des projets sur le temps long, mais qui sont prometteurs pour approcher les pratiques humaines et les relations homme-animal dans le passé.

Remerciements

La recherche qui a conduit à la rédaction de cet article n'aurait jamais pu être menée à terme sans le financement de la Fondation Fyssen et l'accueil du Professeur Hassen Jerbi au sein du service d'anatomie de l'école nationale de médecine vétérinaire de Sidi Thabet. Je les remercie pour m'avoir soutenue dans mon projet et pour m'avoir accordé l'indépendance financière et intellectuelle nécessaire pour engager ces recherches pionnières en égyptozoologie. Bien que cet article soit signé en mon seul nom, je présente ici les résultats d'un travail ayant impliqué de nombreuses collaboratrices et collaborateurs, que je remercie chaleureusement (en particulier Hassen Jerbi. Lobna Wertani et Anthony Herrel). Cet article portant essentiellement sur les collections du musée des Confluences, je tiens à remercier le centre Louis Lortet et en particulier Didier Berthet pour m'avoir permis de travailler sur leurs collections.

Bibliographie

• Bader, C., Böhmer, C., Abou, M. and Houssaye, A. (2022). How does bone microanatomy and musculature covary? An investigation in the forelimb of two species of martens (Martes foina,

Martes martes). Journal of Anatomy **241**, 145–167.

- Brassard, C. (2017). Le chien en Égypte ancienne: approche archéozoologique et apports de la craniologie. Application a une série de chiens momifiés (El-Deir) et comparaison avec des chiens actuels et anciens (Kerma).
- Brassard, C., Merlin, M., Guintard, C., Monchâtre-Leroy, E., Barrat, J., Callou, C., Cornette, R. and Herrel, A. (2020). Interrelations Between the Cranium, the Mandible and Muscle Architecture in Modern Domestic Dogs. *Evol Biol.*
- Brassard, C., Evin, A., Ameen, C. et al., Wild or domestic? A 3D approach applied to crania to revisit the identification of mummified canids from ancient Egypt. *Archaeological and Antropological Sciences* 15, 59 (2023). https://doi.org/10.1007/s12520-023-01760-1.
- Charron, A. (2002a). Taxonomie des espèces animales dans l'Égypte gréco-romaine. *Bull. Soc. franç. égyptol* 7–19.
- Charron, A. (2002b). La mort n'est pas une fin : pratiques funéraires en Égypte d'Alexandre à Cléopâtre. In *Catalogue de l'exposition*, 28 septembre 2002-5 janvier 2003, Musée de l'Arles antique, p. Musée départemental Arles antique : Musée de l'Arles antique.
- Dunand, F., Lichtenberg, R. and Charron, A. (2005). Des animaux et des hommes : une symbiose égyptienne. Monaco, Monaco, France.
- Dunand, F., Lichtenberg, R., Callou, C. and Willemin, F. L. (2017). *El-Deir nécropoles : Les chiens momifiés d'El-Deir. IV*. Cybele Editions.
- Evin, A., Cucchi, T., Cardini, A., Strand Vidarsdottir, U., Larson, G. and Dobney, K. (2013). The long and winding road: identifying pig domestication through molar size and shape. *Journal of Archaeological Science* **40**, 735-743.
- Fabre, A.-C., Cornette, R., Huyghe, K., Andrade, D. V. and Herrel, A. (2014). Linear versus geometric morphometric approaches for the analysis of head shape dimorphism in lizards. *Journal of Morphology* **275**, 1016–1026.
- Harbers, H., Neaux, D., Ortiz, K., Blanc, B., Laurens, F., Baly, I., Callou, C., Schafberg, R., Haruda, A. and Lecompte, F. (2020a). The mark of captivity: plastic responses in the ankle bone of

- a wild ungulate (Sus scrofa). Royal Society open science 7, 192039.
- Harbers, H., Zanolli, C., Cazenave, M., Theil, J.-C., Ortiz, K., Blanc, B., Locatelli, Y., Schafberg, R., Lecompte, F., Baly, I., et al. (2020b). Investigating the impact of captivity and domestication on limb bone cortical morphology: an experimental approach using a wild boar model. *Sci Rep* 10, 19070.
- Hartley, M. L. (2017). Paws in the sand: the emergence and development of the use of canids in the funerary practice of the ancient Egyptians (ca. 5000 BC-395 AD).
- Haxton, H. A. (1944). Absolute muscle force in the ankle flexors of man. *The Journal of physiology* **103**, 267–273.
- Ikram, S. (2013). Man's Best Friend For Eternity: Dog And Human burials In Ancient Egypt. *Anthropozoologica* **48**, 299–307.
- Janssens, L., Verhaert, L., Berkowic, D. and Adriaens, D. (2016). A standardized framework for examination of oral lesions in wolf skulls (Carnivora: Canidae: Canis lupus). *Journal of Mammalogy***97**, 1111–1124.
- Kitagawa, C. (2016). The tomb of the dogs at Asyut: faunal remains and other selected objects. Wiesbaden: Harrassowitz Verlag.
- Lortet, L. C. E. and Gaillard, C. (1903). La faune momifiée de l'Ancienne Égypte. *Publications du musée des Confluences* 1–205.
- Martin, M. L., Travouillon, K. J., Sherratt, E., Fleming, P. A. and Warburton, N. M. (2019). Covariation between forelimb muscle anatomy and bone shape in an Australian scratch-digging marsupial: Comparison of morphometric methods. *Journal of Morphology* **280**, 1900–1915.
- McKnight, L. M., Atherton-Woolham, S. D. and Adams, J. E. (2015). Imaging of Ancient Egyptian Animal Mummies. *RadioGraphics* 35, 2108–2120.
- Mendez, J. and Keys, A. (1960). Density and composition of mammalian muscle. *Metabolism* **9**, 184–188.
- Neaux, D., Blanc, B., Ortiz, K., Locatelli, Y., Laurens, F., Baly, I., Callou, C., Lecompte, F., Cornette, R. and Sansalone, G. (2021). How changes in functional demands associated with captivity affect the skull shape of a wild boar (Sus scrofa). *Evolutionary Biology* **48**, 27-40.

- Nicholson, P. T., Ikram, S. and Mills, S. (2015). The Catacombs of Anubis at North Saggara. *Antiquity***89**, 645–661.
- Porcier, S. M., Berruyer, C., Pasquali, S., Ikram, S., Berthet, D. and Tafforeau, P. (2019). Wild crocodiles hunted to make mummies in Roman Egypt: Evidence from synchrotron imaging. *Journal of Archaeological Science* 110, 105009.
- Richardin, P., Porcier, S., Ikram, S., Louarn, G. and Berthet, D. (2017). Cats, Crocodiles, Cattle, and More: Initial Steps Toward Establishing a Chronology of Ancient Egyptian Animal Mummies. *Radiocarbon* 59, 595–607.
- Yoyotte, J., Charvet, P. and Gompertz, S. (1997). Strabon. Le voyage en Egypte: un regard romain. NiL Éd.

Introduction

he relationship between humans and animals in ancient Egypt has long fascinated because it reflects unique human cognitive mechanisms. Millions of animals were changed into offerings to honor zoomorphic deities whose characteristics were directly related to the natural behavior of the animals they represented. Among them, millions of canids were mummified and offered during celebrations to Wepwawet, the guardian of the roads, and Anubis, the inventor of mummification and protector of souls during their journey to the afterlife. These caniform deities ambiguously recall dogs with elongated snouts or the jackals and foxes that visited cemeteries at nightfall and that were thus associated not only with travel but also with death.

This practice raises many questions about the origin of the animals used for mummification, as ancient texts describing this process in canids are rare. In particular, it is unclear whether the individuals were taken from the wild (wild canids hunted or found dead) or raised and intentionally sacrificed.

The study of bone remains is an essential and complementary approach to the study of ancient texts in order to go further in the understanding of the gestures and intentions surrounding the mummification of animals in ancient Egypt. Fortunately, millions of mummies have been collected in cemeteries, especially from the Late

Period through the Roman period (1st millennium BCE to 4th century CE; Ikram, 2013; Nicholson et al., 2015; Richardin et al., 2017). The majority of the mummies are poorly preserved or even in the state of isolated bones, but these bones are often complete due to the hyperarid environment of the Egyptian desert, offering fantastic opportunities for study.

Some studies have shown that a variety of species were mummified, reflecting the hybrid aspect of the deities' representation, yet most mummies were domestic dogs (Brassard et al., 2023; Dunand et al., 2017; Hartley, 2017; Kitagawa, 2016; Lortet and Gaillard, 1903; McKnight et al., 2015). Juvenile dogs were largely represented, although there are also many adults. However, there is still uncertainty about the frequency of the wild animals, partly because the identification of the excavated remains from the catacombs is so far mainly qualitative, relies mostly on the skull (there is no reliable reference dataset for species determination based on postcranial elements), and proceeds by comparison with incomplete modern reference samples (i.e., which do not incorporate the full spectrum of species likely to be found among the mummies). Some rare texts mention the existence of breeding farms specialized in mummification (Charron, 2002a; Dunand et al., 2005), which suggests that at least some animals were kept in captivity before being changed into offerings. However, the study of bone material in previous studies has only rarely provided answers to these questions. Previous studies are indeed limited by the lack of modern comparative material (or comparative methods) to interpret ancient remains. To date, evidence of captivity rely on the large number of young individuals, pathologies or trauma that left marks on the bones, and the high frequency of some dental anomalies or pathologies (Brassard, 2017; Dunand et al., 2017; Hartley, 2017). However, these indicators are controversial, as natural deaths are common in young or even very young stray dogs (personal communications with Herbert Böhm, VIAS-Vienna Institute for Archaeological Science, University of Vienna), and dental anomalies and pathologies are also common in wild animals living in the wild (Janssens et al., 2016). Although never investigated in dogs, it is also possible that bone shape displays some non-pathological stigma of captivity, because the biomechanical load, that is different compared to individuals with uncontrolled movements, would impose different stresses. Reduced movement in captive animals could be responsible for a change in reaction forces or even in the development of locomotor muscles, which could have an impact on postcranial bone shape (provided that captivity lasts long enough to impact bone formation). In addition, since captivity is accompanied by a controlled diet, jaw muscles may be stressed differently compared to free-ranging animals capturing their diet from the natural environment, resulting in differences in cranial shape. While such biomarkers have been identified in the cranium and mandible (Neaux et al., 2021) and calcaneus (Harbers et al., 2020a) of wild boar, for example, no data exist for canids. Identifying similar markers in dogs requires the use of modern specimens for which

information on lifestyle and musculature is available, so that, in a second step, one can make functional inferences from closely related archaeological forms.

The aim of my project, funded by the Fyssen Foun-

dation, was to provide a modern reference framework for interpreting mummified canid remains and to provide answers to questions surrounding the sourcing strategies of the ancient Egyptians in making these offerings. In particular, I intended to provide a quantitative method of identification to distinguish between wild and domestic animals and to test the existence of objective bioindicators of captivity in dogs. In a previous study including a large reference dataset of modern canids (see Brassard et al., 2023), I showed that 3D geometric morphometrics, which has not been used on mummified remains to date, was very effective in discriminating between domestic and wild canids, in contrast to measurements taken with calipers and commonly used by Egyptologists. This new quantitative method proved to be promising for a more reliable determination of the domestic or wild status of mummified animals in the future. By applying my method to a corpus of 33 mummified canids from the Musée des Confluences (Lyon, France), I identified some African wolves (Canis lupaster, n=6) and even, for the first time, possible Near Eastern wolves (*Canis lupus arabs* or *pallipes*, n=2), in addition to a majority of domestic dogs (n=33).

In the present study, I continue the study of domestic specimen to explore the morphological and functional variability within the mummified dogs, and try to draw arguments on the living conditions of the animals prior to their mummification. To do this, I first studied the skull shape of these 33 dogs, and the shape of the humerus in complete or subcomplete individuals (which represents 8 individuals among the 33), to determine which modern types/breeds the mummified dogs were most similar to. I then quantified the relationships between bone shape and the

masticatory or locomotor muscles that attach to it in modern dogs of similar shape with a captive or freeranging lifestyle, in an attempt to make functional inferences from the archaeological forms and why not trace back the lifes-

"The aim of my project, funded by the Fyssen Foundation, was to provide a modern reference framework for interpreting mummified canid remains and to provide answers to questions surrounding the sourcing strategies of the ancient Egyptians in making these offerings."

tyle of Egyptian dogs prior to mummification.

Methods

Archaeological sample

The 33 mummified dogs considered in this study come from the Musée des Confluences (Lyon, France). Among them, 8 belong to complete or sub-complete animals. Unfortunately, little information is available on this collection (in particular about their provenance or age). Most of them were collected by Louis Lortet, Claude Gaillard and Gaston Maspéro at the beginning of the twentieth century. Other mummies in the collections have, however, been dated by the radiocarbon method, dating the oldest of them to the Thirtieth Dynasty, around 360 BCE (Porcier et al., 2019; Richardin et al., 2017).

Modern sample

In order to provide a comparative framework for the 33 dogs of the Musée des Confluences, I have constituted a reference collection of 100 skulls and 57 humeri of modern dogs from several museums and from the anatomy department of the National School of Veterinary Medicine of Sidi Thabet (Tunisia). Numerous breeds are represented, notably those likely to find an equivalent in ancient Egypt (greyhounds of various types including sloughis and salukis, short-legged dogs such as the dachshund or the basset hound, loulous, Pharaoh's dogs) and about thirty street dogs. I have indeed made the hypothesis that the mummified dogs would perhaps be closer to these dogs of average conformation and size which are still found more or less all over the world today in areas where dog populations are poorly controlled (in Egypt in particular, these dogs are called 'pariahs' or 'baladis'). The majority of the street dogs in my sample come from Tunisia and were collected on the roadside following car collisions (stray group). At first glance, these Atlas shepherd dogs recall Egyptian pariahs and the typical morphologies from North Africa (Fig. 1). However, a small part (captive group, n=7) was kept in captivity for at least one year before euthanasia following experiments conducted by other laboratories of the National School of Veterinary Medicine of Sidi Thabet.

Based on the skull length-to-width ratio (called cephalic index, CI), all dogs in my corpus were classified into dolichocephalic (long and narrow skull, $CI \ge 0.55$, n=40), brachycephalic (wide and short skull, CI < 0.55, n=28), and mesocephalic (intermediate, n=32) types. To limit ontogenyrelated effects, juveniles are excluded from this study. For the skulls, the individuals are all older than 6 months but belong to a wide age range. For the humerus, I only included specimens with a fused proximal epiphysis. As I did not observe a so-called 'dwarf' (or chondrodysplastic, characterized by limb curvature, see Fig. 3) form in the eight mummies with postcranial remains, I did not include modern specimens with such forms (e.g. dachshunds) in the humerus analysis, so as to limit distortion of the results and figures. I also added humeri from 20 wild canids (1 Canis aureus, 1 Canis lupaster, 1 Lupulella mesomelas, 1 Vulpes pallida, 2 Vulpes rueppellii, 1 Canissimensis, 8 Vulpes vulpes, 1 Canis lupus, and 4 Vulpes zerda) to the modern corpus, with the objective of verifying the attributions of the archaeological humeri to the dog species.

Shape analysis of the skull and humerus

The skulls and humeri were reconstructed in 3D using photogrammetry, then landmarks were placed following a simple protocol, without surface landmarks, in order to avoid any problem related to small bumps on the surface of the This archaeological remains. represents 41 landmarks taken on one side of the skull (these landmarks have been symmetrized on the figures) and 24 landmarks on the humerus. As it is classically done in geometric morphometrics, the shape of the objects was split into two types of information following the Procrustean superposition method: the centroid size (an appreciation of the volume of the object) and the shape (corresponding to the ratio of proportions within the bone).

Previous analysis of the skulls within a large corpus of wild canids allowed their identification as dogs (see Brassard et al., 2023). Unfortunately, the small and unbalanced sample of modern humeri (because postcranial remains are much rarer in collections than cranial remains) does not allow me to apply similar discriminant methods. I have nevertheless reported the variability (in size and shape) of the archaeological humeri within the set of modern humeri at my disposal, for information.

In order to contextualize the mummified dogs within the variability of modern dogs, I performed a principal component analysis (PCA) on the shape data for the skull first, and then for the humerus. To determine to which modern types/breeds the mummified dogs were the most closely related, I calculated, for each archaeological individual, the Procrustean distance between that individual and each of the modern dogs, and retained the modern specimen showing the least distance. The morphological variability of mummified and modern street dogs was compared using disparity tests.

I also tested the existence of differences in skull and humerus shape between stray and captive specimens in modern Tunisian street dogs, by performing linear discriminant analyses on balanced samples (see method in Evin et al. (2013) and Brassard et al. (in press)). As there are few specimens in the captive group (8 skulls and 7 humeri), these analyses are only indicative and are not intended to have any real statistical value.

Analysis of the covariations between the shape of the skull and the humerus

I explored the relationship between skull shape and humerus shape for the specimens (modern and archaeological) where both bones were available (dwarf forms are excluded from analysis). I performed a two-block PLS to quantify covariations. The rationale was to investigate where the archaeological dogs fit in the overall covariation space, which can perhaps tell us more about the nature and appearance of these dogs.

Dissection of the masticatory and forelimb muscles and analyses of form-function relationships in Tunisian street dogs

When their state of preservation allowed it, the masticatory and forelimb muscles of the stray and captive street dogs were dissected to quantify the relationships between muscle strength (called PCSA) and the shape of the skull and humerus. In this study, I considered only the muscle bundles properly attaching to these two bones, which represents ten bundles for the masticatory muscles (grouped into digastric, masseter, temporal, and pterygoid, Fig. 1) and thirty for the forelimb (grouped into several functional groups, see below, Fig. 1). After skinning, removal of the fat and connective tissue, each bundle was measured (mass m, length l and orientation of the muscle fibres θ) in order to deduce the PCSA (based on Haxton's formula (1944), $PCSA = \frac{m \times cos\theta}{\rho \times l}$ où ρ , where ρ repre-

To reduce the number of groups in the analyses and to limit noise related to data acquisition, the muscles of the forelimb were grouped into 10 functional groups according to their main action (Fig. 1). These groups are: limb adductors (pectoralis muscles), limb protractors (brachiocephalic), main limb retractor (latissimus dorsi), shoulder extensors and stabilizers (supraspinatus, subscapularis, and coracobrachialis), shoulder flexors (infraspinatus, deltoid, teres major and minor), elbow flexors (brachialis), elbow extensors (triceps, anconeus), carpal and finger extensors of the carpus, common and lateral extensors of the fingers), carpal and finger flexors (radial and

sents the density of the muscle, estimated at

1.06 g/cm⁻³; Mendez and Keys, 1960, see **Fig. 1**).

ulnar flexors of the carpus, superficial and deep flexors of the fingers), and rotators (pronators and supinators). The PCSA of all muscles included in a group was summed, and then I considered the residuals of the regression of the PCSA of the different groups by the longest humerus length, to remove the effect of size. Form-function relationships were quantified by a two-block PLS: the aim is to test for the existence of significant covariations between skull or humerus shape and muscle data (PCSA of the different functional groups), after removal of the size effect in each group. For the muscles of the masticatory system, I considered in the covariation analyses the proportions of each of the main muscles to the total PCSA (because normalization by skull length was not the most relevant). Since these are ratios, the effect of size is also removed. To minimize the effect of age, and with reference to the age classes present in the mummified dogs in our corpus, the youngest modern specimens were excluded from the analysis of the skulls (those less than 8-10 months old) and humerus (those less than 12-15 months old).

Based on the patterns of covariations described in the modern dogs thanks to these models, it is possible to predict muscle data for archaeological specimens from their bones shape only (provided that the covariations are significant), and to compare them to those of modern street dogs from the stray and captive groups. I also compared muscle data values between stray and captive dogs with MANOVAs and Student's t tests.

Results

Cranial morphological variability

Among the 33 mummified dog skulls, a majority are mesocephalic (n=20), yet some are dolichocephalic (n=7) or brachycephalic (n=6) forms, with little variation in cephalic (52.64±2.33, compared with 52.05±4.66 in the modern sample). On the PCA, mummified dogs are grouped together in the middle, mainly around the modern street dogs (Fig. 2B). This is further confirmed by analysis of Procrustes distances, given that 29 of the 33 dogs were found to have a modern street dog as their nearest neighbor. It should be noted that these street dogs show a relatively large variability within modern dogs as they overlap with morphologies found in some breeds such as the Pharaoh's dog, Dalma-

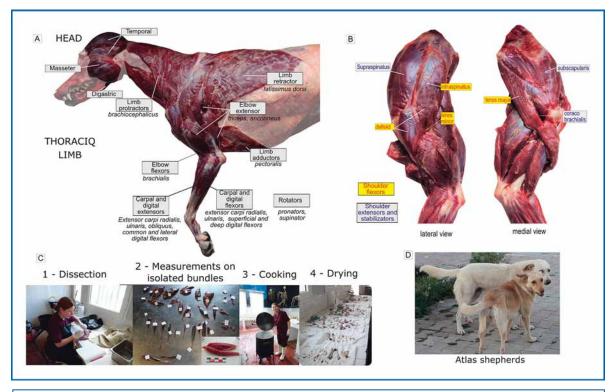


Fig. 1. Dissection of Tunisian street dogs. A: Overall layout of the main functional groups considered, except for the shoulder flexors and extensors/stabilizers. The brachialis muscle and rotators, in depth, are not visible here. B: Muscles of the groups showing significant differences between captive and stray groups (shoulder flexors and extensors/stabilizers) are shown on lateral and medial views of the limb with the same color coding as in Fig. 6. The lesser tuberosity is below the deltoid, and the coraco-brachialis is deep in the medial view. C: Different stages of dissection. D: Phenotype of dissected street dogs. All photos were taken by the author.

tian, Basset Hound and even some Sloughis. The variability of Tunisian stray dogs is not significantly different from that of mummified dogs according to the disparity analyses (P=0.2). This suggests that Tunisian street dogs are good models for making inferences in the archaeological sample. A few skulls stand out more clearly from the variability of street dogs: two have sloughis as their closest individual in the modern corpus (skulls numbers 11 and 303, Fig. 2B), one a barbet and one a spaniel. In addition, some skulls at the bottom of the PCA have more rounded and smaller skulls than the average for street dogs (e.g., specimen 30 or number 9, which is an adult based on cranial sutures), placing them closer to small modern breeds such as dachshunds (the second closest modern dog type based on Procrustean distances for these two specimens), spitzes, and even Pomeranian wolfhounds (Fig. 2A and B).

Postcranial morphological variability

Although the small size of the modern sample does not allow any confirmation, the centroid size of the humerus at least does not invalidate the attribution of the mummified canids to domestic dogs, since all of them are smaller than the gray wolf, Abyssinian jackal and larger than the golden jackal, golden wolf and black-backed jackal as well as all the *Vulpes* in our modern sample (Fig. 3A). Shape also helps, at first glance, to exclude the genus *Vulpes*, which is clearly distinguishable on the left side of the PCA. Mummified dogs are located on the left side of the PCA performed on modern dogs (Fig. 3B), i.e. with specimens with long and slender humeri (which corresponds to many street dogs but also greyhounds, spaniels and even some Pomeranian). However, in terms of centroid size, the eight mummified dogs have an average size compared to the modern dogs of the sample. They fall

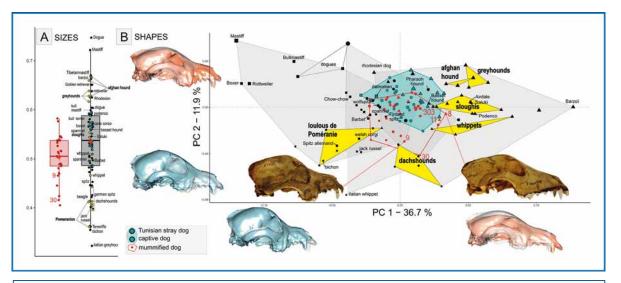


Fig. 2. Morphological variability in the skull of mummified dogs among modern dogs. A: boxplot of centroid sizes. B: first factorial plane of the PCA on shapes, with the theoretical shapes at the minimum (blue) and maximum (pink) of the PC 1 and PC 2 axes with the deformation vectors up to the mean shape (in white, by transparency). The mummified dogs and the numbers of those whose humerus was also analyzed are reported in red. Some breeds are mentioned. The 3D models of the skulls of mummies 9 and 11 are displayed at the bottom of the PCA.

within the variability of the street dogs, are smaller than the two sloughis but larger than the modern Pomeranian or dachshunds (including specimen number 9 which has a round cranial morphology, **Figs 2** and **3B**). Based on Procrustean distances, all specimens are closest to street dogs, and even to street dogs kept in captivity for five of them.

Differences between stray and captive dogs in modern Tunisian street dogs

When comparing the skull shape of captive and modern stray dogs, no significant difference was found in either the mean skull shape (P=0.3, n=7 captives and 19 stray dogs, excluding subadults) or humerus shape (P=0.11, n=7 captives and 19 stray dogs, excluding juveniles). Discriminant analyses performed on balanced samples lead to very bad results (percentage of crossvalidation or CVP= 60.1% [59.4-60.7%] for the first two principal components for humerus shape, CVP= 63.9% [63.1-64.7%] for the first five principal components for skull shape). It is possible that humerus shape is not a good marker of captivity, but the sample size of the captive group may not be sufficient to capture differences. I analyzed the attributions made by these predictive methods when applied to the sample of mummies, by retaining the attributions of the LDAs with a CVP greater than 0.85 among 10,000 balanced LDAs. In the case of the humerus, all specimens are determined as captive in more than 95% of the cases (i.e. among the only 189 LDAs out of 10000 meeting our criteria). In the case of the skull, among these same specimens, only numbers 6 and 12 are also identified as captive with a high degree of certainty (i.e., in more than 95% of the 163 LDAS meeting the previously mentioned criteria). The method based on the skull also identifies as most likely captive ten specimens without an available humerus (numbers 15, 19, 22, 25, 27, 2, 160, 307, 310 and 313). All other specimens have less than a 65% chance of being assigned to a group, and I consider the determination too unreliable.

Covariations between skull shape and mandible shape

For this analysis, I removed the modern breeds that were too distant from the mummified dogs according to the previous analyses (i.e., dachshunds, jack Russels, rottweilers, boxers, bullmastiffs and bull terriers). Strong covariations exist between humerus shape and skull shape (P < 0.001, covariation coefficient r-PLS=0.64, **Fig. 4A**). Elongated and thin skulls (bottom left of the scatterplot, corresponding to greyhounds)

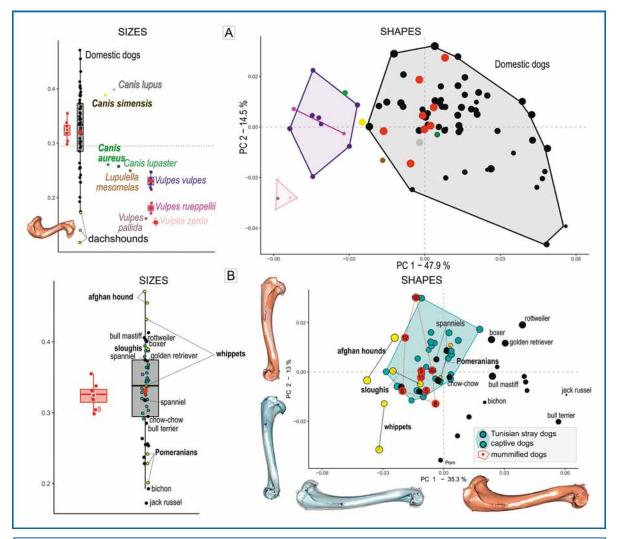


Fig. 3. Morphological variability in the humerus of mummified dogs among modern dogs. Left: centroid size distribution. Right: first factorial plane of the PCA on shapes, with the theoretical shapes at the minimum (blue) and maximum (pink) of the PC 1 and PC 2 axes with the deformation vectors up to the mean shape (in white, by transparency). A: all wild and domestic specimens of the modern corpus are used in the analyses. B: only modern dogs are used. Mummified dogs and the numbers of those whose humerus was also analyzed are reported in red. Some breeds are mentioned. Dachshunds are shown in the centroid size boxplot with all species for information, but are not used in the other analyses.

are associated with thin and rather straight humeri, whereas wider and more rounded skulls are associated with more massive and curved humeri. Mummified dogs tend to be placed close to stray dogs, at the limit of greyhounds. When only the street dogs are considered in the analyses, the same trends are observed but on a secondary axis (axis 4: P=0.029, r-PLS=0.74, 10% of covariations; axis 1: P=0.016, r-PLS=0.8, **Fig. 4B**) and archaeological dogs tend to fall out of the space of covariation on the left.

Masticatory apparatus

The analyses performed on the modern sample tend to show differences in the masticatory muscle architecture between the captive and stray groups, yet these differences are not significant (MANOVA, P=0.093), which is at least partly related to the small sample size. In captive dogs, variability in the proportions of the temporal is lower compared to stray dogs while it is greater in the case of the pterygoid. The variabilities are similar for the masseter and digastric

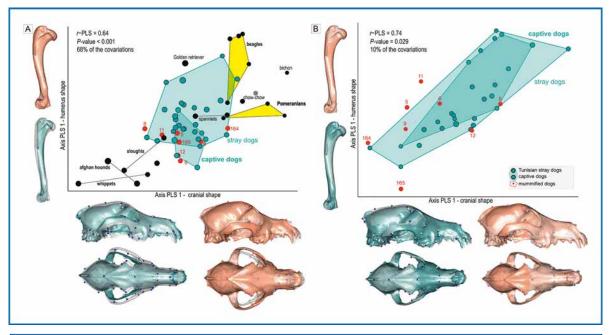


Fig. 4. Covariations between the shape of the skull and that of the humerus. A: analyses performed on all the modern dogs with a morphology close to the mummified dogs. B: analyses performed on modern stray dogs only. Mummified dogs are shown in red. Theoretical shapes at the minimum (blue) and maximum (pink) of the axes are reported.

muscles (**Fig. 5D**). In addition, all dogs with large proportions of the temporal muscle are stray, the captive dogs being confined to the low values.

Significant covariations are attested between skull shape and the proportions of the different masticatory muscles in modern Tunisian street dogs (axis 1: P=0.046, r-PLS=0.76, 74% of covariations, Fig. 5A). This allows to predict these proportions for the mummified dogs (Fig. 5D). The functional inferences made from skull shape place the ancient dogs within the overall variability of the modern street dogs, with limited variability and rather low values for temporal proportions in comparison to the variability in modern dogs (47. 5±1.5%; 49.1±4.3% in modern stray dogs and 46.8±2.2% in captive dogs) and on the contrary a large variability with low to high values for the pterygoid (14.5±1.5%; 13.0±2% in modern stray dogs and 13.7±3.2% in captive dogs). Analyses of variance (ANOVAs and Tukey's post hoc tests) show that for the pterygoid, mummified dogs differ from modern stray street dogs (P=0.03), but not from captive dogs (P > 0.5). The differences were not significant for the temporal (P=0.7).

We also evidence a significant difference in the musculature of the locomotor apparatus between the stray and captive adult dogs (MANOVA, P=0.034). The captive dogs tend to have overall weaker muscles (relative to size), except for elbow extensors (for which no difference was found) and for the adductor and protractor muscles of the limb, which had higher values in captive animals (Fig. 6E). However, the difference is only significant for two groups: shoulder extensors/stabilizers (supraspinatus, subscapularis, and coraco-brachial muscles, P=0.04, an outlier is to be investigated), and shoulder flexors (deltoid, infraspinatus, teres minor and major muscles, P=0.004).

Significant covariations are observed between humerus shape and the muscles attached to it in modern Tunisian street dogs (*P*=0.013, r-PLS=0.82, 75% of covariations, **Fig. 6A**). All variables contribute negatively to axis 1, except elbow extensors, which contribute positively (**Fig. 6D**). The groups contributing most to the construction of the axis are shoulder extensors and flexors, rotators, and carpal and finger flexors and extensors. Captive and stray dogs

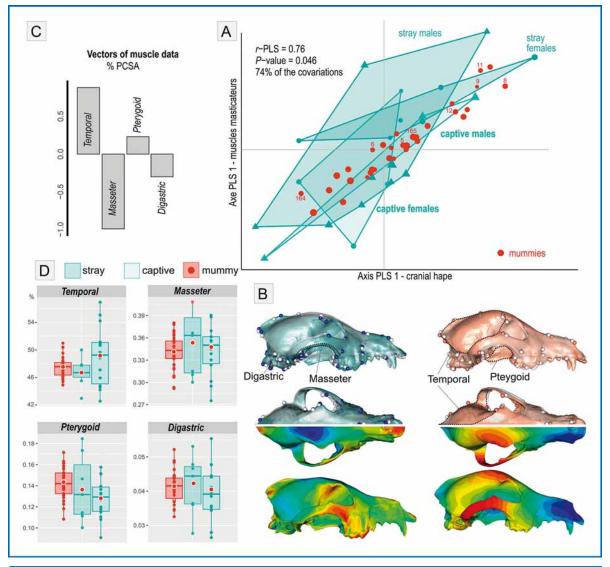


Fig. 5. Functional inferences for the masticatory apparatus. A: Covariations between muscle data and skull shape. Predictions made from the skull shape of archaeological specimens are reported in red. The sample size for humerus analyses are reported. B: Theoretical shapes at the minimum (blue) and maximum (pink) of the first axis of the PLS on lateral and dorsal views, with deformation vectors from the mean shape (white). At the bottom, the theoretical shapes were colored according to the distance between the shapes at the extreme of the axis and the mean shape. Red-orange colors indicate a positive difference (areas in relief in the minimum or maximum shape) and blue colors a negative difference (areas in depression). The attachment areas of the main muscles are reported. D: Vectors of muscle data (PCSA reduced by size) for the PLS 1 axis. E: Distribution of muscle values in modern and mummified specimens. Shoulder extensors and flexors, which differ between wandering and captive specimens, are highlighted in blue and red, respectively.

tend to oppose each other along the axis of covariation (Fig. 6A), with individuals at the top right (captive dogs) associating less massive shapes with less developed muscles relative to size, with the exception of the elbow extensor muscles (triceps and anconeus, Figs 6B and D).

Males and females tend to separate along the covariation axis in stray specimens only (**Fig. 6A**). The theoretical shapes associated with the theoretical minimum and maximum of the axes highlight areas of muscle insertion, including those of muscles belonging to the shoulder exten-

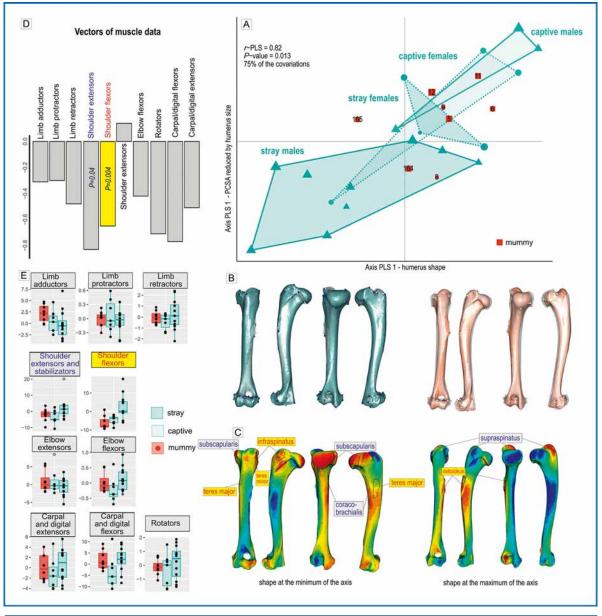


Fig. 6. Functional inferences for the locomotor apparatus. A: Covariations between muscle data and humerus shape. Predictions made from the humerus shape of archaeological specimens are reported in red. B: Theoretical shapes at the minimum (blue) and maximum (pink) of the first axis of the PLS, with deformation vectors from the mean shape (in white). C: Coloration as a function of the distance between the shapes at the extremes of the axis and the mean shape, superimposed on the theoretical shapes at the minimum (left) and maximum (right) of PLS1. Orange-red colors represent a positive difference (areas in relief in either the minimum or maximum shape) and blue colors a negative difference (areas in depression). The attachment areas of the muscles included in the shoulder extensor and flexor groups are plotted. D: Vectors of muscle data (PCSA reduced by size) for the PLS 1 axis. E: Distribution of muscle values in modern and mummified specimens. Shoulder extensors and flexors, which differ between stray and captive specimens, are highlighted in blue and red, respectively.

sor/stabilizer and flexor groups as I have represented it in **Fig. 6C**. Several archaeological specimens (notably 11 and 6) clearly fall within the covariation space of the captive dogs (**Fig. 6A**). Functional inferences made in the mummified dogs suggest that they had limb adductors and carpal and finger flexors that were fairly developed for their size, but shoulder extensors and flexors that were poorly developed for their size (**Fig. 6E**).

Discussion

In this study, I combined the results of the analysis of a cranial and postcranial element (the humerus), which allowed me to describe the

variability of mummified dogs more comprehensively. Although the comparison of the humerus of archaeological dogs with those of modern wild canids did not refute my previous diagnosis of the species (Brassard et al., 2023),

"In modern Tunisian street dogs, I found significant relationships between the musculature and the shape of the skull or humerus. The form-function relationships found in modern dogs allow functional inferences in archaeological specimens simply based on the external aspect of their bones."

the low representation of each species (especially jackals and wolves) in the modern corpus does not allow for a definitive prediction of the wild or domestic status based on the shape of the humerus alone, and it will be necessary to further expand the modern dataset before we can hope to establish a robust predictive method as I did for the skull and thereby investigate morphological variability in larger series of archaeological humerus.

The comparison of the mummified dogs from the Musée des Confluences with the modern dogs shows that they were globally similar to stray dogs, both with regard to the cranial and post-cranial skeleton. Although some variability is observed in terms of size and cranial shape (with more brachycephalic but also more dolichocephalic forms), this variability is not more important than in the modern street dogs of the corpus. The few slightly smaller and rounder skulls (reminiscent of modern small dogs such as dachshunds, Pomeranian and spitzdogs) might suggest the presence of slightly more typed and smaller dogs. However, among them, specimen number 9 was

a dog with a high, broad, round skull but mediumsized limbs, which makes it more like a stray than a small dog like the breeds previously mentioned. Unfortunately, the humerus of specimen number 30 was not available and therefore I could not conduct the same investigation. Furthermore, the covariation patterns described between the shape of the skull and that of the mandible placed the mummified dogs in the same area as the extant street dogs. It is not impossible that such small and round shapes existed among the mummies, simply, our sample did not contain them. This first overview of the morphological variability of mummified dogs allows us to assert that the modern Tunisian street dogs that I dissected are

> good models for developing morphofunctional models to be applied to Egyptian mummies.

In modern Tunisian street dogs, I found significant relationships between the musculature and the shape of the skull or hume-

rus. The form-function relationships found in modern dogs allow functional inferences in archaeological specimens simply based on the external aspect of their bones. We can then consider applying these models to a wide range of contexts. Not only can they be used to explore the morpho-functional diversity of mummified dogs from contextualized remains found during the excavation of animal necropolises, but one can also consider extending the application to other archaeological contexts, provided that the modern specimens used to build the model are sufficient to cover the morphological variability of the archaeological samples under study. Here, the established models were built from a limited number of specimens and the variability accounted for by the model needs to be increased before it can be applied to a range of remains with a greater diversity of forms. I previously found significant relationships in the masticatory apparatus of dogs of various breeds (Brassard et al., 2020). While the patterns of covariation were clearer then due to the greater morphological variability represented by this previous sample

(ranging from Pitbull to Chihuahua) compared to the present sample of street dogs, the anatomical regions that varied with musculature were similar. It is also possible that the covariations are better for the mandible than the skull, as this bone is more specialized in mastication and biting. The mandibles of all the dissected specimens were digitized in 3D and will be analyzed later. As for the humerus, no study had ever shown the link between cortical shape or thickness and the development of muscles attached to it, as has been done for other vertebrates (Bader et al., 2022; Harbers et al., 2020b; Martin et al., 2019). I have considered only a few anatomical landmarks here, but one could conduct studies with a more extensive protocol (with curve and surface landmarks) to go further in exploiting the covariations. As males and females tend to separate along the covariation axis (in stray specimens only, Fig. 6A), possible differences in the musculature but also in humerus shape between the sexes will need to be investigated.

I noticed some differences between stray and captive dogs in the musculature attached to the skull and humerus. However, the small sample of captive specimens (n=7) did not allow to draw any conclusion, but merely to raise some tendencies that could be of interest to further investigate and question in a future study based on a more solid corpus. Moreover, I only considered the muscles that attach to the humerus, thus limiting my analysis of the musculature of modern stray dogs. A comprehensive study of the musculature based on a more complete sample is needed to document the impact of age, sex, and captivity on the extrinsic and intrinsic musculature.

The preliminary results presented in this paper show that the temporal muscles that are proportionally more developed in the modern sample appear to belong to stray dogs, whereas the more developed pterygoid muscles belong to captive dogs. The temporal muscle is required to produce high bite forces at high opening angles, and is particularly required in predatory or competitive activities. The pterygoid muscle, on the other hand, allows horizontal movements of chewing, necessary to masticate vegetable food resources for example. It would therefore not be surprising that captivity has disadvantaged the temporal muscle to the benefit of the pterygoid.

The preliminary comparison of stray and captive dogs tends to show that captivity is accompanied by a decrease in strength in most functional groups of the forelimb (especially the shoulder flexors, i.e., deltoid, infraspinatus, teres minor and major muscles) with the exception of the adductors and protractors of the limb. The other muscles of the extrinsic musculature (especially the trapezius, serratus and rhomboid muscles, which play a major role in supporting the shoulder girdle) need to be examined to confirm the differences according to lifestyle. It is indeed possible that the relaxation of natural constraints favoring the development of muscles involved in running favored the development of muscles which support the body (and thus part of the girdle muscles). Functional inferences made in mummified dogs suggest that they used their pterygoid muscles proportionally more than the average modern stray dog.

In this paper, I have presented the first results of the analysis of the masticatory muscles and the thoracic limb in the Tunisian street dogs that I dissected during my post-doctoral project funded by the Fyssen foundation. Extensive data were also acquired for the hind limb, and all bones of the limbs and head were collected. I focused here on the humerus because it is a bone that is very often found complete or nearly complete in archaeological contexts, but it will be possible to test the relationship between the other bones and the musculature later. In particular, it is possible that the scapula is a better osteological marker of captivity than the humerus, as the insertion surfaces of the attachment muscles and the extensor and flexor muscles of the shoulder (which differ most between captive and stray dogs according to this study) are larger on the scapula. It is also possible that the skeleton of the pelvic limb (primarily involved in propulsion) is more impacted by captivity than the skeleton of the thoracic limb (primarily involved in support).

The functional inferences made in the mummified dogs suggest that they used their pterygoid muscle proportionally more compared to the average modern stray dog, and that their temporal muscle did not reach very high proportions. Some authors have suggested that the diet of captive animals was probably richer in vegetables, with a high proportion of figs or dates (Dunand et al., 2017), which could account for a

higher development of the pterygoid muscle. To go further, one would need to cross my functional inferences with the results of isotopic analyses, for the same specimens. Functional inferences from humerus shape suggest that mummified dogs had poorly developed shoulder muscles, but fairly well-developed pectoral muscles (Fig. 6E), with values closer to captive specimens than to stray specimens in the modern corpus. My results thus seem to suggest, notably through the prediction of muscular data of the locomotor and masticatory systems, that at least a part of the mummified dogs present muscular characteristics that are compatible with keeping the animals in captivity. However, the sampling of this study does not allow for any conclusions. It will be necessary, first, to enrich the corpus with more specimens of captives and adult female stray dogs, and then to compare the stray dogs from Egypt with those from Tunisia. It is indeed possible that slight geographical differences may artificially shift the archaeological dogs towards the Tunisian captive dogs, simply because the Egyptian pariahs look more like them. These are therefore very preliminary results, which simply encourage further investigation. The breeding of dogs in captivity (rather easy compared to other species due to the size of the animals, their behavior and their energy needs) for sacrifice purposes would in any case have ensured a regular and reliable supply of mummies, offering the possibility of satisfying the high demand of pilgrims, and allowing these religious practices to operate at a large scale. However, this phenomenon is only exceptionally (and in a very indirect way) mentioned in ancient texts. On a headstone dedicated to Anubis, a Greek text written by Pasos indicates that he was probably responsible for the feeding and caring of the sacred dogs associated with the cult of Anubis: "For Apollonius and Zenon: Pasos, feeder [translation of the Greek term $\kappa \nu \nu o \beta o \sigma \kappa \dot{o} \varsigma$] of sacred dogs, to Anubis As an offering" (Charron, 2002b). Strabon indicates in his *Geography* that there was "a cult and a gift of sacred food, in the city of Cynopolis where Anubis is honored," which may have been generalized to all of Egypt (Yoyotte et al., 1997). It is also possible that the animals lived (all or part of them) in semi-liberty and had to seek part of their food by themselves.

Although some mummies were exported from Egypt, especially at the beginning of the 19th cen-

tury, and they are today stored in museums all over the world, the vast majority are still buried in necropolises. These mummies therefore constitute a mine of information for exploring the issues surrounding the mummification of dogs in ancient Egypt, not only because the remains are abundant, but also because they are contextualized (which is rarely the case for remains stored in museums). However, working on such material is a challenge because of the many constraints related to Egyptian legislation, including the impossibility of exporting material from the excavated site. It is therefore crucial to use methods of acquisition that are non-invasive, rapid and easy to apply directly in the field, and to develop analytical methods that can be applied later, independently of the excavations. In this respect, photogrammetry offers fantastic opportunities for research, as it is relatively cheap and easy to set up, though the acquisitions are much more time consuming than taking measurements with calipers. Moreover, it provides digital models that ensure the long-term preservation of the material, which is particularly appropriate in the case of Egypt, since cemeteries are frequently looted, causing disruption and degradation of the material. Finally, this method allows for geometric morphometric analyses, which are more effective in describing fine variations in shape or functional relationships with the musculature than isolated linear dimensions (Fabre et al., 2014).

Conclusion

Although the results presented here are very preliminary due to the limited nature of the sample, they demonstrate the interest of combining two approaches that are commonly used in evolutionary biology, but much more rarely in archaeozoology: geometric morphometrics for the study of shape, and functional anatomy to go further in the interpretation of the observed variations, and possibly to trace back the lifestyle of ancient animals. However, this requires the use of complex and time-consuming reference datasets, due to the time necessary to collect the cadavers, the time-consuming aspect of the methods and the quantity of data to be acquired and processed. The construction of such repositories therefore implies long-term projects, but they are promising for approaching human practices and human-animal relations in the past.

Acknowledgements

The research that led to this article would never have been possible without the financial support of the Fyssen Foundation and the hosting of Professor Hassen Jerbi at the anatomy department of the National School of Veterinary Medicine of Sidi Thabet. I thank them for their support in my project and for providing me with the financial and intellectual independence necessary to undertake this pioneering

research in Egyptozoology. Although this article is authored solely by myself, I present here the results of a work involving many collaborators, whom I warmly thank (in particular Hassen Jerbi, Lobna Wertani and Anthony Herrel). As this article is mainly based on the collections of the Musée des Confluences, I would like to thank the Center Louis Lortet and in particular Didier Berthet for letting me study their collections.

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.

Achevé d'imprimer en juin 2023 Sur les presses numériques