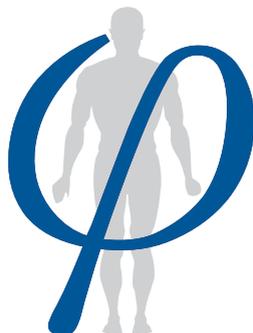


Annales
de la
Fondation Fyssen

N° 38



Annales
de la Fondation
Fyssen

2023

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 2023
Cette publication ne peut être vendue / *Publication not for sale*

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

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

ACTIVITÉS DE LA FONDATION FYSSSEN

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

CONSEIL D'ADMINISTRATION AU 01/01/2025

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

Madame Marie-Thérèse DELAUNAY,
Commissaire du Gouvernement, Préfète, Ministère de l'Intérieur

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

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE,
Représenté par Monsieur Gilles BLOCH,
Président

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

CONSEIL SCIENTIFIQUE AU 01/01/2025

Monsieur Daniel LALLIER, Président,

Monsieur Jean-Antoine GIRAULT (Neurobiologie), Vice-Président,

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

Monsieur Brice BATHELLIER (Neurobiologie),

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

Monsieur Shadreck CHIRIKURE (Archéologie),

Professeur à l'Université du Cap, Afrique du Sud.
Titulaire d'une chaire mondiale de la British Academy, Université d'Oxford, Grande-Bretagne

Monsieur Nicolas CLAUDIÈRE (Primatologie),

Directeur de Recherche au Centre de Recherche en Psychologie & Neurosciences, Marseille, France

Madame Anne DELAGNES (Archéologie),

Directrice de Recherche CNRS PACEA, Université de Bordeaux, France

Madame Audrey DUSSUTOUR (Éthologie),

Directrice de Recherche CNRS, CRCA, Toulouse, France

Monsieur Jonathan LANMAN (Anthropologie),

Professeur en Anthropologie cognitive, Institut de la Cognition et de la Culture, Université Queen's de Belfast, Grande-Bretagne

Madame Manuela PIAZZA (Neurosciences Cognitives),

Center for Mind/Brain Sciences (CIMeC), Rovereto (TN), Université de Trento, Italie

Madame Angela SIRIGU (Neurobiologie),

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

Monsieur Manos TSAKIRIS (Neurosciences Cognitives),

Professeur à Royal Holloway, Université de Londres, Grande-Bretagne

Monsieur Thomas WIDLÖK (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
Directeur, Institut de Biologie Paris Seine (IBPS)
Sorbonne Université, Paris

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

Docteur Stéphanie TROUCHE

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

Docteur Valentina VAPNARSKY,

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

Docteur Valentin WYART,

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

ANTHROPOLOGIE SOCIALE – SOCIAL ANTHROPOLOGY

LETOUZEY Émilie (Allocation post-doctorale 2020)	
S.O.S. végétal	
<i>De la banque de gènes au terrain en déchets, perpétuer les arbres au Japon</i>	11
S.O.S plant	
<i>Perpetuating trees in Japan, from gene bank to landfill site</i>	23

ETHOLOGIE / PSYCHOLOGIE - ETHOLOGY / PSYCHOLOGY

BATTICH Lucas (Allocation post-doctorale 2021)	
Comment les autres influencent notre perception et notre cognition ?	35
How others influence our perception and cognition?	41
COZZAROLO Camille-Sophie (Allocation post-doctorale 2021)	
Un anxiolytique peu désirable	47
An undesirable anxiolytic	54
DIEULEVEUT Anouk (Allocation post-doctorale 2021)	
Comment les enfants acquièrent-ils le sens des modaux ?	59
How do children acquire the meaning of modal words?	68
GIRARD Cléa (Allocation post-doctorale 2022)	
Les pratiques familiales jouent un rôle dans l'acquisition des compétences mathématiques chez les jeunes enfants	76
Home activities and their role in the development of early mathematical skills in young children	83
HOZER Clara (Allocation post-doctorale 2022)	
Le rang et le contexte social influencent le sommeil des chimpanzés sauvages	89
Rank and social context influence sleep in wild chimpanzees	98

NEUROBIOLOGIE - NEUROBIOLOGY

HARRELL EVAN (Subvention de Recherche 2022)	
Odeurs et préjugés - Les circuits neuronaux à la base du contrôle olfactif des émotions et du comportement	105
Scents and Sensibility - The neuronal circuit basis for olfactory control over emotions and behavior	114
SZINTE Martin (Subvention de Recherche 2022)	
La topographie corticale des champs oculomoteurs humains révélée par des tâches visuelles et oculomotrices	120
Human eye fields cortical topography unraveled by visual and oculomotor tasks	129

PALÉONTOLOGIE / ARCHÉOLOGIE – PALEONTOLOGY / ARCHAEOLOGY**DAVIN Laurent** (Allocation post-doctorale 2020)

Une nouvelle approche de la sédentarisation et la néolithisation au Levant Sud : dévoiler la révolution des symboles par l'analyse des traditions ornementales et symboliques de la culture natoufienne (15 000 – 11 650 ans cal. BP) 137

A new approach to Sedentarisation and Neolithisation in the Southern Levant: unveiling the revolution in symbols by analysing the ornamental and symbolic traditions of the Natufian culture (15,000 - 11,650 years cal. BP) 150

ZINGER Wanda (Allocation post-doctorale 2021)

Analyse exploratoire du lien entre la morphologie et la génétique en Océanie : réévaluation des modèles de peuplements du Vanuatu 160

Exploratory analysis of the link between phenotype and genotype in Oceania: reevaluating settlement models of Vanuatu 170



S.O.S. végétal

De la banque de gènes au terrain en déchets,
perpétuer les arbres au Japon

Émilie LETOUZEY

Éditrice pour la revue Terrestres

Résumé

Cet article porte sur la conservation de la biodiversité végétale au Japon. Il présente deux exemples issus d'une enquête de terrain réalisée dans la région d'Osaka entre 2022 et 2024 : celui d'un service de l'État en charge de rassembler le patrimoine génétique des arbres remarquables du pays, et celui d'une forêt artificielle aménagée sur un terre-plein littoral entretenue par une association de bénévoles. Je montre que le soin apporté aux plantes et les relations sociales entre les membres des collectifs sont aussi nécessaires à la réussite de la propagation des arbres que les techniques de reproduction ou les lieux de conservation (des pépinières, une « forêt » ou un site « naturel » labelisé). La gouvernance de la biodiversité s'efface au profit d'une gestion communautaire et ritualisée des arbres sur des « patches » de diversité végétale, où l'attachement aux plantes joue un rôle crucial.

Mots-clés

Japon, biodiversité, arbres, techniques, soin

S.O.S. plant

Perpetuating trees in Japan, from gene bank to landfill site

Abstract

This paper is about conservation of plant biodiversity in Japan. I present two examples from an ethnographic fieldwork I carried out in the Ōsaka region between 2022 and 2024: a government department in charge of collecting the gene pool of the country's remarkable trees, and an artificial forest built on a coastal landfill by a volunteer association. I show that the care given to the plants and the social relations are as necessary to the successful propagation of the trees as the reproduction techniques or the conservation sites (nurseries, a «forest» or a «natural» accredited site). Rather than classic biodiversity governance, I observed a community-based and ritualized tree management on «patches» of plant diversity.

Keywords

Japan, biodiversity, trees, techniques, care

Introduction

« **P**erte de biodiversité », « extinctions de masse », « le vivant s'effondre », « la nature se meurt »... Ces formules visent autant à alerter qu'à décrire un état de fait dramatique : l'ampleur de l'effet direct et indirect des activités humaines sur l'ensemble du vivant. Elles renvoient cependant à des catégories et à des processus différents. Concernant la biodiversité, un million d'espèces animales et végétales (IPBES 2019), ou encore 40% des plantes (Kew RBG 2023) sont menacées d'extinction. Mais l'effondrement est avant tout celui des effectifs : les populations de vertébrés sauvages ont décliné de 73% depuis 1970 (WWF 2024) ; dans le cas des oiseaux, les chiffres sont pires.¹ Quant au point de vue de la « biomasse », c'est-à-dire le poids de l'ensemble du vivant dans le monde, alors que les mammifères terrestres étaient composés il y a 10000 ans de 97% d'animaux sauvages et de 3% d'êtres humains, les animaux sauvages ne comptent plus que pour 3%, les humains pour 37% et les animaux domestiques (principalement d'élevage industriel) pour 60% (Maris 2018). L'effondrement se double en effet d'un ahurissant déséquilibre : à l'époque dite de l'Anthropocène, où l'ensemble de la planète est désormais affecté par les activités humaines, le vivant divers disparaît au profit d'un vivant uniforme.

Pourtant, pendant plus de 12000 ans, les humains ont au contraire favorisé la biodiversité (Ellis et al. 2021), justement par leurs activités, et principalement par la domestication des plantes et des animaux, qui a donné lieu à la création d'innombrables variétés végétales ou races animales. Mais alors que les anthropologues prenaient peu à la peu la mesure de cette biodiversité culturelle, on annonçait sa disparition progressive : dans le cas des plantes cultivées, au moins 70% des variétés auraient disparu au cours du 20^e siècle selon la FAO.

L'anthropologie a souvent consisté à documenter des pratiques ou même des cultures

entières menacées de disparition. Au 21^e siècle, elle ne documente la complexité des relations des peuples à l'environnement que pour en constater la perte simultanée, à l'image de l'interlocutrice d'Anna Tsing dans *Friction* (2004) scandant des listes d'espèces familières de la forêt qui pendant ce temps est saccagée. Il n'a ainsi fallu que quelques années pour que l'anthropologie de la nature de Philippe Descola ne laisse la place aux *extinction studies* (Bird Rose et al. 2017) ; dans les humanités environnementales, le « tournant ontologique » et les études multiespèces semblent désormais céder à la chronique de la disparition et au registre des ruines et du deuil (Van Dooren 2014).

Mes recherches au Japon s'inscrivent dans ce mouvement d'étude des relations au vivant *en tant qu'il est menacé*, qui hérite aussi bien des apports de l'ethnobiologie que de ceux de l'anthropologie de la nature. Cet article porte sur le cas de la perpétuation des arbres à des fins de conservation, et présente deux exemples issus d'une ethnographie réalisée sur deux années. Le premier exemple est un service de propagation des arbres : à la demande de citoyen.es, il réalise de jeunes plants clonés d'arbres remarquables et d'arbres fameux (*meiboku*) menacés de dépérissement. Appelé « Numéro 110 (*Hyakutōban*) », ce service dépend du pôle « Banque de gène » du Centre de sélection des arbres forestiers (*Rinboku ikushu sentā*). Ses employés opèrent sur l'ensemble du territoire japonais mais les serres et les parcelles sont réparties sur deux sites du Centre de sélection des arbres, dans la région du Kantō et dans celle du Kansai.

Le second exemple est un site de la ville d'Amagasaki (département de Hyōgo), celui de la « Forêt de 100 ans » (*Hyaku nen no mori*), ou « forêt d'Ama » (*Ama foresuto*). Il s'agit d'une plantation d'arbres issus d'espèces locales, conjointement effectuée par des bénévoles, des entreprises locales et le département de Hyōgo, sur un terre-plein artificiel en bord de mer. Le site a récemment obtenu le label « Site de coexistence avec la nature (*Shizen kyōsei saito*) », une déclinaison propre au Japon des objectifs dits « 30by30 » (30% de surface terrestre protégée en 2030), issus du Sommet du G7 en 2021 puis du Cadre mondial de la biodiversité de Kunming-Montréal lors de la COP 15 en 2022.

¹ Au Japon, le déclin des oiseaux forestiers entre 1850 et 2016 plafonne à 94% (Birdlife International 2022) ; en France, les populations d'oiseaux des milieux agricoles ont chuté de 29,5% en seulement 30 ans (Fontaine et al. 2020).

Les deux exemples de cet article, le service Numéro 110 et la forêt d'Amagasaki, relèvent *a priori* de la gouvernance de la biodiversité sous l'égide de l'État japonais, puisque chacun consiste à produire et propager des arbres dans un cadre public. Alors que la notion de biodiversité (*seibutsutayōsei*) s'étale aujourd'hui dans toutes les politiques nationales et locales au Japon, que voit-on lorsque l'on part du terrain ? Au-delà des institutions, des programmes et des labels, cet article montre que c'est précisément la petite échelle, la relative autonomie ainsi que les dimensions sociale et ritualisée qui constituent les « niches » dans lesquelles la perpétuation de la diversité végétale est assurée. C'est pourquoi je parlerai peu de stratégies de conservation de la nature ou de gouvernance de la biodiversité, en dépit de la place importante que ces questions occupent désormais en anthropologie (Büscher et al. 2014, Büscher et Fletcher 2020).

Cette ethnographie porte sur des pratiques locales, effectuées par des collectifs restreints qui œuvrent à conserver une biodiversité qui leur est familière et à laquelle ils sont attachés. Elle se situe au croisement des apports de l'ethnobiologie, de l'anthropologie des techniques, des *plant studies* (Myers 2015) et des études du soin et des affects, et dans la lignée des travaux de John Hartigan au Mexique et en Espagne ou de ceux de Theresa Miller au Brésil. Dans *Care of the species* (2017), J. Hartigan retrace un projet de conservation de la diversité génétique du maïs depuis les laboratoires mexicains et l'étude scientifique du végétal depuis les jardins botaniques espagnols. Dans *Plant kin* (2019), Theresa Miller montre comment les Canela de la région du Cerrado entretiennent la diversité variétale de leurs plantes horticoles, depuis les boîtes à graines jusqu'aux multiples jardins entretenus simultanément. Au-delà des aspects techniques et ethnobiologiques (méthodes de culture et de conservation, identification, catégories appliquées au végétal, etc.), ces deux ethnographies insistent sur l'attachement d'un groupe humain restreint à la diversité des plantes, depuis des lieux eux aussi restreints – jardin, laboratoire, banque de graine... – et dans un contexte de menace vitale,

notamment celle que fait peser le changement climatique sur les plantes comme sur les humains. La perpétuation de la diversité végétale dépend avant tout de la vie sociale des plantes (Ellen & Platten 2011) et du soin qui leur est collectivement accordé.

La banque de gènes des arbres

Japon, octobre 2023. La scène se déroule au temple Kyōrinbō 教林坊, sur la commune de Ōmi-Hachiman, dans le département de Shiga. Le temple, dont l'histoire remonterait à 1400 ans, est renommé pour ses quelque 300 érables, dont les visiteurs viennent admirer les couleurs automnales par bus entiers. Situé à flanc de petite montagne au fond d'un village rizicole, il est entouré de bois de cryptomères et de bambous. Un *satoyama* typique, ainsi que l'on nomme ce paysage-écosystème habité et cultivé, à l'orée de la montagne-forêt.

Nous sommes une dizaine de personnes, groupées autour de trois jeunes érables en pot. Il s'agit des clones de l'un des plus vieux érables *iroha* (*Acer palmatum*) du temple, apprécié pour sa couleur d'un rouge profond, que l'on a dû couper en 2021. Prélevés auparavant, des scions ont été greffés sur de jeunes plants issus d'une graine puis cultivés à 180 km de là, dans le département d'Okayama, au Centre de sélection des arbres forestiers. Trois employés du Centre sont venus « restituer » les jeunes arbres successeurs (*kōkeiju* 後継樹) du vieil arbre, qui effectuent ce jour-là leur *satogaeri*, qui signifie « retour au pays [natal] » et vaut pour un « retour à la maison ». Avertis par un communiqué de presse, quelques journalistes ont fait le déplacement. Comme eux, je suis venue assister à ce petit événement.

Après s'être livrés à une cérémonieuse passation des plants pour les besoins de la caméra, le prêtre et les employés du Centre de sélection des arbres forestiers répondent aux journalistes. Le prêtre raconte comment, en 2018, alors qu'il s'inquiétait de voir le vieil érable rouge dépérir, il entendit parler du Numéro 110 de la Banque de gènes des arbres, un service du Centre de sélection des arbres forestiers dévolu à la propagation des arbres remarquables malades ou sénescents.



Image 1 : Temple de Kyōrinbō, octobre 2023. Retour au pays natal (*satogaeri*) des plants d'érable (EL)

« Numéro 110 » fait référence au *Hyakutōban*, le numéro d'appel de Police secours au Japon (le 110 étant l'équivalent du 112 en Europe) : qui-conque entend « *Hyakutōban* » imagine « S.O.S. ». Pourquoi ce nom ? Les employés du Centre expliquent : en propageant ces arbres manifestement mourants ou fortement endommagés (par la foudre, un typhon, un éboulement, etc.), on les « sauve » et on vient « à la rescousse » de celles et ceux qui les chérissent (*itoshimu*). En 2019, c'est de justesse (*giri giri*) qu'ils ont prélevé des rameaux sur le vieil érable, mort peu après, pour les greffer ensuite sur de jeunes plants. Dix érables « clones » ont ainsi été obtenus.

Si seulement trois des dix jeunes érables sont restitués ce jour-là, c'est que le Numéro 110 a conservé les autres. En tant que service de la Banque de gènes des arbres, il contribue à la mission de celle-ci qui est de rassembler et d'entretenir les ressources génétiques des arbres du Japon et d'autres arbres du monde, sous forme de plants, de graines, de pollens ou d'ADN, ainsi qu'à celle du Centre de sélection des arbres forestiers, qui est l'obtention de variétés d'arbres adaptées pour la foresterie japonaise. Le Centre de sélection des arbres forestiers est à son tour inclus dans l'Institut de recherche sur les forêts et les produits forestiers (*Shinrin sōgō kenkyūjo*), héritier lointain des stations d'expérimentation (*shikenjō*) de l'époque de Meiji [1868-1912] et dévolu à l'étude des forêts, des arbres et de la foresterie, ainsi qu'au développement de nouvelles variétés, techniques ou produits (mise en culture de la truffe, alcool d'arbres, etc.).

La notion de « sélection [végétale] (*ikushu* 育種) » contenue dans l'intitulé du Centre de sélection des arbres forestiers, qui se traduit littéralement par « faire pousser/cultiver des variétés », condense à elle-seule l'ensemble des activités du Centre, toutes orientées vers l'obtention de variétés supérieures (*yūryō hinshu*) d'arbres de culture. À ce jour, plus de 2000 variétés ont été obtenues, parmi lesquelles de nombreux cryptomères (*Cryptomeria japonica*) produisant peu ou pas de pollen – l'allergie aux quantités massives de pollen qui émane des forêts de culture étant un problème sanitaire national – ou des variétés de pins noirs (*Pinus thunbergii*) et rouges (*Pinus densiflora*) résistantes aux nématodes. Ces variétés peuvent être produites par des techniques de culture tissulaire ou de manipulation génétique (édition du

génome), mais la plupart sont issues de l'hybridation des milliers d'« arbres d'élite (*elīto tsurī*, de l'anglais *elite tree*) » entretenus par le Centre. La banque de gènes des arbres à proprement parler, qui rassemble plants, graines, pollens et ADN (plantés dans des serres, conservés dans des boîtes ou cryogénisés à -168°), est située dans la ville de Hitachi, au nord de la préfecture d'Ibaraki.

Le rôle de la Banque de gène des arbres est de recueillir non pas tous les arbres, mais les arbres considérés comme étant les meilleurs, c'est-à-dire les plus résistants et secondairement les plus beaux. Dans les faits, il s'agit majoritairement d'arbres âgés, parfois de plusieurs siècles ou même de mille ans. « Ces arbres ont résisté à des typhons et parfois au feu, donc on estime qu'il y a de grandes chances pour que leur patrimoine génétique soit supérieur », explique Yamada Y., chef du département des ressources génétiques du Centre de sélection des arbres forestiers d'Ibaraki. Des échantillons de l'ensemble des « Cent géants des forêts (*Mori no kyōjintachi hyakusen*) », une liste nationale d'arbres remarquables établie par l'Agence des forêts et de la foresterie, sont par exemple conservés à Ibaraki. Chaque « géant », un terme anthropomorphique qui exprime l'admiration et la sympathie ressenties pour ces arbres, a d'ailleurs sa photographie encadrée dans les couloirs du Centre².

Les autres arbres appartiennent presque tous soit à l'étroite catégorie des Monuments naturels protégés (*Tennen kinenbutsu*, 470 arbres sur l'ensemble du territoire), soit à celle, beaucoup plus vague mais très courante, de *meiboku* 名木, qui signifie littéralement « arbre fameux ». Un arbre peut être dit « fameux » lorsqu'il présente des caractères singuliers remarquables (grand âge, taille formidable, tronc creusé, variété rare...) ou lorsqu'il est associé à des anecdotes locales voire à des épisodes historiques (certains arbres sont même les protagonistes de véritables légendes). L'arbre fameux fait généralement l'objet d'un fort attachement de la communauté

² Un grand nombre de listes et de classements d'arbres coexistent au Japon, mais celui-ci a pour particularité de ne concerner que des arbres situés dans des lieux publics.

locale, qui en prend soin³ et lui donne volontiers un nom – *mei* de *meiboku* désigne également le « nom » – et doit souvent sa longévité à la protection dont il a bénéficié ou à sa situation dans un temple ou sanctuaire⁴. La plupart des arbres propagés par le Numéro 110 de la banque de gènes appartient à cette catégorie d'arbre fameux.

Toute espèce d'arbre peut être recueillie. « Le principe, explique Oribe Y. du Centre d'Ibaraki, est qu'on ne sait pas ce qui va être utilisé : c'est en quelque sorte du matériau potentiel (*senzaiteki na zairyō*) ». Parmi les arbres propagés, on trouve donc une grande diversité d'espèces : camphrier (*Cinnamomum camphora*), prunier (*Prunus mume*) Lilas de Perse (*Melia azedarach*), chêne denté *konara* (*Quercus serrata*)... Chaque arbre est appelé par le nom de son toponyme, comme pour mettre en avant ses caractéristiques individuelles : « viorne odorante – arbre protégé n°323 de l'arrondissement de Taitō » à Tōkyō, « grand ginko biloba de l'école de Shiraiishi » à Yamaguchi, « ternstroemia de la rivière de la princesse » à Kumamoto ou encore « cerisier des montagnes de Sandō », au temple Enryaku-ji entre Kyōto et Ōtsu.

Créé en 2003, le Numéro 110 est généralement présenté par les employé.es comme un « service (*sābisu*) ». La production d'arbres successeurs (*kōkeiju*) est entièrement gratuite et toute personne peut effectuer une demande de propagation au moyen d'un formulaire à remplir sur Internet. Il faut en outre attester que l'on « consent » à céder la propriété d'une partie des plants clonés successeurs (*kōkei kuron naegi*) à la Banque de gène des arbres en vue de leur utilisation à des fins de création variétale. C'est en effet la raison d'être de ce « service » que de collecter ainsi une grande variété de patrimoines génétiques considérés

comme supérieurs. Et c'est pour cette raison que sept des dix érables rouges du temple de Kyōrinbō sont restés dans les serres du Centre de sélection des arbres forestiers du Kansai (Katsuta, département d'Okayama) : leur patrimoine génétique est désormais à disposition de l'établissement – et conséquemment de la nation.

La production de plants successeurs, espérée par les propriétaires ou voisin.es des arbres menacés, est ainsi la contrepartie de cet approvisionnement en ressources génétiques. Service local contre service national. « C'est un arrangement *win-win* ! », commente Yamada Y., du Centre d'Ibaraki. Toutes les demandes ne sont cependant pas satisfaites : sur près de 340 demandes reçues en 20 ans, 255 ont abouti à la restitution d'arbres successeurs, soit environ les trois quarts. Le quart restant comprend les arbres qui n'ont pas été jugés intéressants pour la Banque de gènes – car il y en a. Parmi ceux-là, précise Takeda M. du Centre du Kansai, on compte un grand nombre de cerisiers Someiyoshino (*Prunus cerasus* var. *Someiyoshino*). Obtenue à l'époque d'Edo (1603-1868), cette variété est plantée, depuis lors, partout au Japon : la plupart des cerisiers du pays sont des Someiyoshino. Certains arbres isolés, vieux et sénescents, sont particulièrement aimés des habitant.es. Or, jeunes ou vieux, ce sont tous des clones de l'arbre initial : leur patrimoine génétique ne présente donc aucun intérêt en tant que « matériau (*zairyō*) ».

Les plants sont propagés au moyen de la technique du greffage, qui consiste à insérer des scions, c'est-à-dire des fragments de fines branches (les greffons), sur des jeunes plantes issues d'une graine, de la même espèce ou d'une espèce proche (les porte-greffes). Cette technique permet d'obtenir un clone de l'arbre souche, puisque toute la partie supérieure de l'arbre en est issue, et d'assurer un bon enracinement grâce au système racinaire du porte greffe, développé depuis la germination – d'autant qu'il est généralement sélectionné en fonction de sa rusticité.

Le greffage ne demande que très peu d'outillage – un bon couteau et un peu de pâte ou de bande hermétiques suffisent à pratiquer la quasi-totalité des types de greffe – mais beaucoup de savoir-faire puisqu'il faut « connecter » ensemble deux plantes indépendantes, c'est-à-dire les assembler de manière à ce que leurs cambiums (les cellules méristématiques situées sous

³ Il n'est pas rare qu'un arbre fameux soit suivi par un médecin des arbres (*jumokui* 樹木医), ainsi qu'on appelle au Japon les nombreux dendrothérapeutes en exercice, qui ausculte, traite et « répare » les arbres.

⁴ Il convient de distinguer la catégorie d'arbre fameux de celle d'arbre « sacré », ainsi que l'on traduit souvent *shimboku* 神木, l'« arbre des dieux », même s'il peut arriver qu'elles se recoupent. Qu'il soit ou non situé dans l'enceinte d'un sanctuaire, l'arbre des dieux est reconnaissable à la corde *shimenawa* qui ceinture son tronc. Davantage qu'un arbre d'« essence » divine (ou « sacrée »), il est un potentiel support pour les divinités.



Image 2 : Mai 2023, Centre de sélection des arbres forestiers à Katsuta, dans le département d'Okayama. Greffes d'arbres successeurs (*kōkeiju*) (EL)

l'écorce) correspondent et fusionnent. La réussite d'une greffe dépend de nombreux paramètres et une partie du processus échappe au contrôle humain. D'où le taux élevé d'échec à la propagation.⁵ La préservation du patrimoine génétique des arbres remarquables du Japon repose donc non pas sur des technologies, mais sur un geste technique.

La Forêt d'Amagasaki

Octobre 2023, dans le département de Hyōgo. Nous sommes cette fois un groupe de 28 personnes, dont 7 enfants et une dizaine de membres de l'Association Ama forest (*Ama foresuto no kai*), réunies devant la gare de Takedao, dans une petite vallée au nord de la commune de Nishinomiya. Quelques kilomètres plus au sud s'étend la métropole de Kōbe-Ōsaka avec ses 15 millions d'habitants et son port industriel. Notre objectif : ramasser des graines afin de produire des plantes.

L'Association de la Forêt d'Ama, dont je fais partie et qui organise l'excursion, est un groupe de bénévoles œuvrant à la plantation et à l'entretien d'une « forêt » sur un terre-plein artificiel de la baie d'Amagasaki, ville longtemps fameuse pour son industrie lourde, sa pollution et son absence de verdure. Depuis 2006, la « forêt d'Amagasaki », également appelée « Forêt du 21^e siècle » ou « Forêt de 100 ans », s'étend peu à peu sur la couche de terre dont on a recouvert l'énorme dépôt de gravats qui recouvrait lui-même le site d'une ancienne usine sidérurgique. Constituée de plusieurs types de parcelles arborées dont la plus ancienne a désormais 20 ans, la « forêt » recouvre 13 des 29 hectares du site.

Créée en 2008, l'Association Ama forest compte 100 membres, mais seulement une trentaine d'actifs, dont une dizaine d'assidus, qui sont presque tous des hommes – il arrive souvent que

⁵ La méthode du bouturage, qui consiste à prendre un fragment de plante et à lui faire développer son propre système racinaire directement dans l'eau ou la terre, et qui a beaucoup été utilisée dans la foresterie japonaise, n'est à ma connaissance jamais employée dans le Numéro 110 de la Banque de gènes des arbres. Si le taux d'enracinement est meilleur pour la bouture que pour la greffe – dans les deux cas on parle de «taux de prise» *katchakuritsu* 活着率 –, les systèmes racinaires des plants bouturés sont considérés comme durablement faibles (raison pour laquelle cette méthode est d'ailleurs abandonnée dans de nombreuses plantations forestières).

je sois la seule femme à porter le blouson blanc floqué du logo de l'Association. Les bénévoles, 70 ans d'âge moyen, sont emmenés par Mune K., le très actif secrétaire de l'Association notamment chargé de l'organisation des activités.

L'activité de ramassage des graines est conviviale et pédagogique. Outre le plaisir de déjeuner ensemble au soleil d'automne, nous nous émerveillons de tout. Les enfants repèrent insectes et champignons, les plantes sont systématiquement identifiées par Tamura S., qui déclame chaque nom dans son micro : « Voici *senninsō*, ainsi nommée parce que les fleurs ont une barbe comme les ermites ! *Mikaerisō*, car on se retourne sur elle tellement elle est jolie ! Ici, vous pouvez admirer la petite fougère *himeurajiro*, une espèce menacée de rang A ! »⁶. Au bout de cinq heures, nous avons parcouru quelques kilomètres à peine. Mais l'objectif est atteint : le sac de graines est rempli de sachets de glands, de baies violettes, noires, oranges ou rouges (*Callicarpa mollis*, *Callicarpa japonica*, *Viburnum erosum*, *Euscaphis japonica*, *Pourthiaea villosa*, *Euonymus alatus f. ciliatodentatus*...), et de toutes sortes de graines à poils, à picots ou à crochets qui recouvrent aussi nos habits. 19 espèces au total, dont 40% de plantes ligneuses et 60% d'herbacées.

Si convivial soit-il, le ramassage de graines est une tâche scrupuleusement effectuée : deux fois par an, munies de sécateurs, de perches, de sachets et d'étiquettes, on chemine ainsi le long de la rivière Muko à la recherche des graines qui seront ensuite plantées dans les serres de la forêt d'Amagasaki, pour en devenir les massifs herbacés ou les arbres de pleine terre. Les arbres sont cultivés sur place jusqu'à devenir des arbustes, ou confiés pour une durée de deux années aux familles de la ville qui en font la demande (c'est le programme *satooya*, « famille d'accueil »). Des « fêtes de plantation (*shokujusai*) » ont lieu plusieurs fois par an. Plus de 100000 arbres sont déjà repiqués et 23000 sont en attente.

La tâche de ramassage des graines est d'autant plus importante qu'elle est à la base du « concept » élaboré par les fonctionnaires du Département de Hyōgo, l'entreprise Hanshin horticulture

⁶ *Senninsō* (*Clematis terniflora*); *Mikaerisō* (*Leucosceptrum stellipilum*); *Himeurajiro* (*Cheilanthes argentea*).



Image 3 : Octobre 2023, Takedao (département de Hyōgo). Ramassage des graines pour la forêt d'Amagasaki (EL)

(Hanshin engei) et l'Association pour les parcs et le verdissement d'Amagasaki (Amagasaki ryokka kyōkai, une fondation d'utilité publique), qui gèrent conjointement le parc et sa forêt sous l'intitulé « Zone verte centrale de la forêt d'Amagasaki ». En plus de son rôle de plus grand espace vert de la ville, la forêt d'Amagasaki a vocation à devenir un conservatoire vivant des espèces végétales de la région. 131 espèces d'arbres et 176 espèces de plantes herbacées y sont cultivées. Outre qu'elles permettent de produire à peu de frais un très grand nombre de plants, les graines garantissent une diversité génétique importante, à l'inverse des clones que sont les plants greffés ou bouturés. « Ici, la diversité génétique est aussi importante que la diversité biologique », explique Ishimaru K., fonctionnaire du département et responsable botanique de la forêt. Elle poursuit : « Nous avons des espèces rares ou en voie de

disparition. Si l'une de ces espèces disparaît dans la nature, on pourrait alors la prendre ici pour l'y réintroduire ». C'est pourquoi ne sont semées et plantées que des graines prélevées dans la région – comme au bord de la rivière Muko, qui se jette dans la mer juste à côté du site de la forêt – afin de reproduire autant que possible ses caractéristiques écologiques. Dans l'une des zones du parc, on s'efforce même de rassembler les plantes qui poussaient dans la région vers l'an mil.

Le concept souffre toutefois quelques compromis. Le parc étant construit sur un terre-plein en béton entouré d'eau de mer, une épaisse rangée de pins noirs a par exemple été plantée sur les pourtours du site pour atténuer le vent salé du littoral. Surtout, l'idée originale est mise à mal par les espèces de plantes naturalisées (*kikashokubutsu*), c'est-à-dire non originaires du territoire japonais mais qui y poussent désormais

spontanément. Cette catégorie aux contours flous inclut aussi bien des espèces cultivées introduites depuis des siècles que des plantes récemment arrivées et désignées comme envahissantes ou indésirables, celles-ci étant couramment distinguées des premières et désignées comme *gairaishu*, « espèces venues d'ailleurs »⁷. Les plantes allochtones s'épanouissant sur les sites perturbés et les zones d'échanges, les friches des ports industriels sont pour elles des environnements idéaux. Sur le site de la forêt d'Amagasaki, la proportion de plantes exotiques (*gairaishu*) est de 40 à 50%, selon Fujiwara S., féru de botanique et membre de l'Association Ama forest, qui effectue régulièrement des comptages sur le site. En octobre 2023, lors d'un atelier, les plantes que nous avons prélevées dans une zone du parc non encore ouverte au public se sont révélées à 70% allochtones. Plus on s'éloigne du port en direction des montagnes, plus la proportion d'espèces allochtones baisse – celle des espèces considérées comme envahissantes décline plus vite encore. C'est un paradoxe de la forêt d'Amagasaki que d'être un lieu très divers grâce à son concept... et malgré son concept.

En novembre 2023, nous apprîmes que la forêt d'Amagasaki avait été labellisée en tant que « site de coexistence avec la nature (*shizen kyōsei saito*) » du programme dit « 30by30 », issu comme on l'a vu du Cadre mondial de la biodiversité de Kunming-Montréal lors de la COP 15 en 2022. L'objectif du programme 30by30 étant de sanctuariser un tiers de la surface de la planète en tant que zone protégée, on peut s'étonner qu'un terrain de moins de 30 hectares y soit ajouté, si diversifié soit-il. C'est que la catégorie de « site de coexistence avec la nature », qui n'existe à ce jour qu'au Japon, ne renvoie pas à une surface de territoire mais récompense une initiative en lien avec la valorisation de la biodiversité à laquelle prend part le secteur privé. Dans le cas de la forêt d'Ama, les employés de la banque AmaShin participent par exemple à l'entretien de deux por-

tions de forêt, sur leur temps libre mais dans le cadre des activités de contribution à la société (*kōken*) de leur entreprise. C'est pourquoi, parmi les 121 sites labellisés en même temps que la forêt d'Amagasaki, on trouve des temples, des golfs ou des espaces verts d'entreprises. « Au Japon, le territoire que l'on peut désigner comme « protégé » l'est déjà, précise Ishimaru K., à l'initiative de la candidature de la Forêt d'Ama. C'est pourquoi la politique 30by30 inclut désormais les sites artificiels, sans restriction de taille et d'objectif ». Artificiel, le site l'est très certainement : ancien site d'une usine de métallurgie, il est recouvert de millions de tonnes de gravats, dont ceux du séisme de Kōbe qui avait durement touché la région en 1995.

En dépit de la communication extraordinaire autour du programme 30by30 au Japon, celui-ci n'est qu'un label, pour l'instant sans effet sur la conservation. Dans ce domaine, il a toutefois le mérite d'attirer l'attention sur une tendance majeure dans le pays, d'une gestion qu'on peut qualifier en « patch » de la biodiversité végétale : la concentration, sur de tout petits espaces, d'une très grande quantité de plantes entretenue à des fins de conservation autant que d'éducation ou de communication par un ensemble de collectifs habitants, municipaux ou privés, qui s'y investissent intensément. Des patches qui sont donc avant tout des *exemples*.

Décembre 2023, sur le site de la forêt d'Amagasaki. Nous sommes 60 personnes réunies dans la grande salle commune, 10 adultes et 50 enfants – 25 chapeaux rouges, 25 chapeaux blancs – assis par terre et attendant sagement que l'histoire commence. « Le conte de la forêt de 100 ans » met en scène Midori-chan, une fillette d'Amagasaki qui participe à une « fête de plantation » sur le site de la forêt et y revient régulièrement, tout au long de sa vie. C'est toujours par cette lecture que s'ouvre la séance du Programme d'apprentissage de l'environnement par l'expérience (*Kankyō taiken gakushu puroguramu*) lorsque les élèves y participent pour la première fois, comme c'est le cas des deux classes de l'école primaire de Mukokita que nous accueillons ce jour. « Nous », c'est-à-dire une dizaine d'employés de la Zone verte centrale et autant de bénévoles de l'Association Ama forest, mobilisés cinq heures durant à la préparation et à l'encadrement des activités.

⁷ D'un point de vue strictement botanique, ces deux catégories se recoupent largement. À l'usage, elles sont cependant distinguées : *gairaishu* désigne plus volontiers les espèces exogènes en tant qu'elles sont invasives, susceptibles de « remplacer » les espèces locales; le sens de *kikashokubutsu* est plus ouvert, plus « neutre », et s'emploie indifféremment pour les plantes introduites volontairement ou fortuitement.



Image 4 : Avril 2023, Amagasaki (département de Hyōgo). Préparation des plants pour la cérémonie de plantation collective (*shokujusai*) (EL)

Okahana san, la conteuse du jour, démarre sa lecture. Les images défilent : Midori-chan sème un gland de chêne dans un pot, observe la germination, plante l'arbuste, le désherbe, l'arrose. L'arbre grandit, il a déjà 7 ans, puis 15, elle-même est adulte désormais et vient à la forêt d'Ama avec ses camarades, ensuite à 30 ans avec son mari et son bébé, à 40 ans encore et même à 80 ans alors qu'elle est grand-mère. Et toujours elle vient voir le chêne qu'elle a planté et qui est à la fin si gros que les bras de deux personnes n'en font pas le tour. L'histoire terminée, Mune K., de l'Association de la forêt d'Ama, invite les enfants à participer eux aussi à la forêt d'Ama – deux ou trois sont déjà venus planter des arbres avec leurs parents. « On l'appelle 'Forêt de 100 ans', n'est-ce pas ? Comme ça fait 20 ans qu'elle est commencée, il reste 80 ans : *Yoroshiku ne!* – on compte sur vous ! ».

Je connais par cœur ces images, de jolies peintures réalisées par une jeune illustratrice de la ville. Mais lorsqu'apparaissent la vieille dame et l'énorme chêne sur fond de forêt dense et au bord d'une plage de sable avec oiseaux et poissons, je reste perplexe. Et pour assourdir le trouble intense que suscite chez moi une évocation si candide de l'an 2090, je me concentre sur une question beaucoup plus prosaïque : est-il possible qu'un arbre devienne si gros alors qu'il pousse dans des gravats ? Peut-être. Certains arbres mesurés ce jour-là avec les enfants au moyen d'une perche télescopique dépassent d'ores et déjà les 15 mètres de hauteur.

Conclusion : l'attention sélective du *care*

Le service du Numéro 110 œuvre à perpétuer des arbres « d'élite », généralement issus de lieux prestigieux, dans le cadre d'un service national

d'entretien de la biodiversité forestière. *A contrario*, le projet de la forêt d'Ama entend rassembler une biodiversité locale ordinaire, ramassée bénévolement et plantée dans un terrain majoritairement composé de déchets.

L'objectif est le même : perpétuer des arbres en faisant grand cas de leur matériel génétique. Du point de vue technique, il prend toutefois deux formes. Alors que le service du Numéro 110 a pour mission de conserver tel quel le patrimoine génétique des arbres en tant qu'individus, et pratique pour cela le clonage (stabilité), la forêt d'Amagasaki est au contraire composée de plants issus de graines car son mode de conservation est basé sur la diversité génétique propre à chaque espèce (variabilité). Clonage et semis sont en fait deux opérations complémentaires dès lors qu'il s'agit de propager des plantes, pour les raisons qu'André-Georges Haudricourt avait exposées à propos de l'horticulture mélanésienne et qui valent également pour les arbres (voir Haudricourt 1964).

Par ailleurs, un point commun majeur entre le Numéro 110 et la forêt d'Ama est de rassembler une biodiversité que l'on pourrait presque qualifier de « terroir » (les arbres sont tous issus de villages ou de campagnes anthropisées de longue date) en des lieux artificiels. Les nurseries et les serres du Numéro 110 et le terre-plein artificiel de la forêt d'Ama sont même, dans une certaine mesure, des lieux *ex-situ*. Dans le domaine de la conservation de la diversité biologique, l'opposition est ancienne entre conservation *ex-situ* (parcs, zoos, jardins, banques de graines et de gènes...) et *in-situ* (où les espèces sont conservées dans leur environnement avec lequel elles entretiennent des échanges dynamiques). Cependant, dans le cas des espèces domestiques – variétés végétales comme races animales – l'environnement essentiel que constituent les sociabilités humaines n'est pas pris en compte dans cette opposition.⁸

Les exemples de cet article rejoignent ce que décrivent John Hartigan et Theresa Miller : d'une part, les sociabilités humaines font littéralement partie de l'environnement des plantes ; d'autre part, le soin et l'attachement sont essentiels dans

la relation aux arbres. L'ensemble des activités déployées autour des plantes par les humains leur confère une existence proprement sociale. Dans nos exemples japonais, on voit bien l'importance accordée au fait de lier l'histoire des plantes à celles des humains au moyen de récits, de noms attribués, de mots d'affection et de très nombreux rituels instaurés autour des arbres (cérémonies de retour au pays natal, fêtes de plantation, ramassage bisannuel des graines...). De même que les rites coutumiers agricoles, ces rituels s'établissent sur des opérations techniques, mais ils valent également pour eux-mêmes. Au point que les activités qui entourent la propagation des arbres semble occuper autant de place, sinon davantage, que le travail de propagation des arbres et d'entretien des plants. Cet investissement collectif compense l'étroitesse et l'isolement de ces fragiles « patches » que sont les serres ou les parcelles. Il explique aussi le succès de ces propagations au fil des années. Si le service du Numéro 110 et la Forêt d'Ama se maintiennent, c'est moins du fait de leur dimension institutionnelle que parce qu'ils sont portés par des collectifs d'habitants.es, d'amateur.ices et de spécialistes investi.es dans le soin des arbres et expriment volontiers un attachement affectif envers eux.

Une remarque pour conclure. Comme l'a montré l'ensemble des études sur le *care*, pour étendu qu'il soit, le soin est par définition sélectif (Tronto 1993, 2015). De même, l'attachement affectif au vivant est non seulement sélectif mais exclusif (Martin et al. 2015). Comme le montrait Yi-Fu Tuan dans un ouvrage important sur la domestication, l'attachement peut même se nouer *au détriment* d'autres lieux, espèces ou individus. « Alors que des forêts entières sont déboisées sans ménagement, assénait Tuan, quelques brindilles précieuses peuvent être sauvées, placées dans un bassin pour simuler une forêt et susciter l'admiration » (Tian 1984 : 162). Est-ce le cas ici ? Peut-être : dans le service du Numéro 110 de la banque de gènes des arbres comme dans la forêt artificielle d'Amagasaki, l'attention se concentre tant et si bien sur les arbres et leur perpétuation qu'elle finit par exclure la question pourtant cruciale de leur environnement écologique actuel, et surtout futur. En revanche, ces exemples montrent l'efficacité pratique de l'échelle réduite, de la dimension collective et de l'implication d'habitant.es et de bénévoles dans la poursuite de

⁸ Du moins tant que l'agriculture industrielle ne leur a pas substitué des environnements reconstitués et des machines.

ces projets de perpétuation des arbres. Autant d'aspects que la vision gouvernementale et administrative des stratégies de conservation de la biodiversité pourrait davantage prendre en compte.

Remerciements

Je remercie la Fondation Fyssen qui m'a permis de réaliser cette enquête de postdoctorat au Japon, ainsi que le Professeur Morita et son équipe pour leur accueil à l'Université d'Osaka.

Bibliographie

- Bird Rose Deborah, Thom van Dooren et Matthew Chrulew (éds.), 2017, *Extinction Studies : Stories of Time, Death, and Generations*, Columbia University
- Birdlife International, 2022, *State of the World's Birds 2022*
- Bram Büscher & Robert Fletcher, 2020, *The Conservation Revolution : radical ideas for saving nature beyond the Anthropocene*, Verso
- Büscher Bram, Wolfram Dressler et Robert Fletcher (éds.), 2014, *NatureTM Inc. : Environmental Conservation in the Neoliberal Age*. University of Arizona Press
- Ellen Roy & Simon Platten, 2011, « The Social Life of Seeds : The Role of Networks of Relationships in the Dispersal and Cultural Selection of Plant Germplasm ». *Journal of the Royal Anthropological Institute* 17 (3)
- Ellis Erle C. et al., 2021, « People have shaped most of terrestrial nature for at least 12,000 years », *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118 (17)
- Hartigan John, 2017, *Care of the Species. Races of Corn and the Science of Plant Biodiversity*, University of Minnesota Press
- Haudricourt André-Georges, 1964, « Nature et culture dans la civilisation de l'igname : l'origine des clones et des clans », *L'Homme* 4 (1)
- IPBES, 2019, Rapport de l'Évaluation mondiale 2019 de l'IPBES sur la Biodiversité et les Services Écosystémiques
- Kew RBG, 2023, *State of the World's Plants and Fungi report from Royal Botanic Gardens 2023*
- Maris Virginie, 2018, *La part sauvage du monde. Penser la nature dans l'Anthropocène*, Seuil, coll. « Anthropocène »

- Martin Aryn, Natasha Myers & Ana Viseu, 2015, « The politics of care in technoscience », *Social Studies of Science*, 45 (5)

- MillerTheresa L., 2019, *Plant kin : A Multi-species Ethnography in Indigenous Brazil*, University of Texas Press

- MNHN Muséum national d'histoire naturelle, « Suivi temporel des oiseaux Communs (STOC) 2020, Suivi des oiseaux communs en France 1989-2019 : 30 ans de suivis participatifs »

- Myers Natasha, 2015, « Conversations on Plant Sensing : notes From the Field ». *Nature-Culture* 3

- Tronto Joan, 1993, *Moral Boundaries : A Political Argument for an Ethic of Care*, Routledge

- Tronto Joan, 2015, *Who cares ? : how to reshape a democratic politics*, Cornell University Press

- Tsing Anna, 2004, *Friction. An Ethnography of Global Connection*, Princeton University Press

- Tuan Yi-Fu, 1984, *Dominance and Affection : The Making of Pets*. Yale University Press

- Van Dooren Thom, 2014, *Flight ways : Life and loss at the edge of extinction*, Columbia University Press

- WWF, 2024, *Rapport Planète Vivante 2024*

Introduction

« Biodiversity loss », « mass extinctions », « the living world is collapsing », « nature is dying »... Such formulas are as much intended to sound the alarm as to describe a tragic state of affairs: the extent of direct and indirect impact of human activities on the living world as a whole. However, they refer to different categories and processes. Regarding biodiversity, one million animal and plant species (IPBES 2019) and 40% of plants (Kew RBG 2023) are threatened with extinction. Above all, what is collapsing is the number of individuals: wild vertebrate populations have declined by 73% since 1970 (WWF 2024); in the case of birds, the curves are even worse.⁹ As for the point of view of

⁹ In Japan, forest bird populations collapsed by a staggering 94% between 1850 and 2016 (Birdlife International 2022); in France, populations of birds in agricultural environments have fallen by 29.5% in just 30 years (Fontaine et al. 2020).

«biomass» – that is to say, the weight of all living things in the world –, whereas terrestrial mammals were made up of 97% wild animals and 3% human beings 10,000 years ago, wild animals now account for 3%, humans for 37% and domestic animals (mainly factory-farmed) for 60% (Maris 2018). The collapse is in fact coupled with a bewildering imbalance: in the so-called Anthropocene era, when the whole planet is now affected by human activities, diversified life is disappearing in favor of uniform life.

And yet, for over 12,000 years, humans have on the contrary *avored* biodiversity (Ellis et al. 2021). Through their activities, and mainly through the domestication of plants and animals, they gave rise to the creation of countless species, varieties and breeds. However, while anthropologists were taking the measure of this cultural biodiversity, they were also announcing its progressive disappearance. In the case of cultivated plants, according to the FAO, at least 70% of varieties are thought to have disappeared over the course of the 20th century.

Anthropology has often informed about practices or even entire cultures threatened with extinction. In the 21st century, anthropologists inform about the complexity of people's relationships with the environment only to observe their simultaneous loss – take for instance Anna Tsing's *Friction* (2004), in which her Meratus friend is reciting lists of familiar species from the forest that is meanwhile being ransacked. It took only a few years for Philippe Descola's «anthropology of nature» to give way to «extinction studies» (Bird Rose et al. 2017). In environmental humanities, the «ontological turn» and «multispecies studies» now seem to give way to the chronicle of disappearance and the register of ruins and mourning (Van Dooren 2014).

My research in Japan is part of this current to study relationships to living things as they are endangered. It inherits contributions from both ethnobiology and the anthropology of nature. This paper deals with the case study of tree perpetuation for conservation purposes, and presents two examples drawn from a two-year ethnography. The first example is a tree propagation «state service» that produces cloned seedlings of remarkable trees and famous trees (*mei-*

boku) threatened by decay, at the request of citizens. This service is called «Number 110 (*Hyakutōban*)» and it is part of the Forest Tree Breeding Center's Gene Bank division (*Rinboku ikushu sentā*). Its employees operate throughout Japan, but the greenhouses and plots are spread over two sites of the Tree Breeding Center, in the Kantō and Kansai regions.

The second example is called the «100-year forest» (*Hyaku nen no mori*), or «Ama forest» (*Ama foresuto*), and is located on a shore reclaimed landfill in the town of Amagasaki (Hyōgo prefecture). This involves the planting of trees from local species, carried out jointly by volunteers, local companies and Hyōgo Prefecture. This site was recently awarded the «Site of Coexistence with Nature» (*Shizen kyōsei saito*) label, Japan's own version of the so-called «30by30» targets (aiming 30% of global land area protected by 2030), resulting from the G7 Summit in 2021 and the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework at COP 15 in 2022.

Both Number 110 service and Amagasaki forest fall *a priori* within the scope of biodiversity governance under the aegis of the Japanese state, since each consists of producing and propagating trees in a public setting. At a time when the notion of biodiversity (*seibutsutayōsei*) now permeates national and local policies in Japan, what do we see when we look from the ground up? Beyond the institutions, programs and labels, this paper shows that it is precisely the small scale, relative autonomy and social and ritualized dimensions that constitute the «niches» in which the perpetuation of plant diversity is ensured. For this reason, I will say little about nature conservation strategies or biodiversity governance, despite the important place these issues now occupy in anthropology (Büscher et al. 2014, Büscher and Fletcher 2020).

This ethnographic inquiry focuses on local practices, carried out by small collectives working to conserve a biodiversity they are familiar with and attached to. It is situated at the crossroads of ethnobiology, anthropology of techniques, plant studies (Myers 2015) and care and affect studies. It is also in line with the work of anthropologists John Hartigan and Theresa Miller. In his book *Care of the species* (2017), J. Hartigan traces a national program

aiming to conserve the genetic diversity of maize in Mexican labs, and the debates among plant scientists as they take place in Spanish botanical gardens. In her book *Plant kin* (2019), Theresa Miller shows how the Canela of the Brazilian Cerrado region take care of the varietal diversity of their cultivated plants, from seed boxes to multiple gardens tended simultaneously. Beyond the technical and ethnobiological aspects (cultivation and conservation methods, identification, plant categories, etc.), these two ethnographies emphasize the attachment of a restricted human group to plant diversity, from places that are also restricted – garden, laboratory, seed bank... – and in a context of vital threat, notably that posed by climate change to plants and humans alike. The perpetuation of plant diversity depends above all on the social life of plants (Ellen & Platten 2011) and the care they receive within human groups.

“The perpetuation of plant diversity depends above all on the social life of plants (Ellen & Platten 2011) and the care they receive within human groups.”

The tree gene bank

October 2023 in Japan. The scene takes place at the Kyōrinbō 教林坊 temple in Ōmi-Hachiman township, Shiga prefecture. The temple, whose history is said to date back 1400 years, is renowned for its 300 or so maple trees, whose autumn colors visitors come to admire in crowds. Located on a small mountainside at the end of a rice-growing village, it is surrounded by cryptomeria (*sugi*) woods and bamboo. A typical *satoyama*, as is called the inhabited and cultivated landscape-ecosystem on the edge of the mountain-forest.

We – a dozen of people – are grouped around three young potted maple trees. These are clones of one of the temple’s oldest *iroha* maples (*Acer palmatum*), prized for its deep red color, which had to be cut down in 2021. The scions have previously been grafted onto seedlings and grown 180 km away, in Okayama Prefecture, at the Forest Tree Breeding Center. Three employees of the Center came to «bring back» the young successor trees (*kōkeiju* 後継樹), which are performing their *satogaeri* that day, meaning «return to the [birth] place» and worth for a «return home». A few journalists, warned by a press release from the Forest Tree Breeding

Center, came to report the event. As for myself, I was invited by the Center employees I met few months ago.

After ceremoniously handing over the seedlings in front of the camera, the priest and employees answer the journalists. The priest recalls that, back in 2018, when he was worried about seeing the old red maple wither away, he heard about «Number 110 of the Tree Gene-bank», a service of the Forest Tree Breeding Centre dedicated to the propagation of diseased or senescent «remarkable trees». «Number 110»

refers to *Hyakutōban*, Japan’s emergency police number (110 is like «112» in Europe): anyone hearing

‘*Hyakutōban*’ imagines «S.O.S.». Why such a name? The Center’s employees explain: by propagating these obviously dying or heavily damaged (by lightning, typhoon, landslide, etc.) trees, they «save» them and come «to the rescue» of those who cherish them (*itoshimu*). In 2019, they took twigs from the old maple tree just in time (*giri giri*) before it died, and grafted them onto young seedlings. Ten «clone» maples were thus obtained. Only three of them were returned to the temple that day: Number 110 still have the others. As a department of the Tree Gene Bank, it contributes to the purpose of collecting and maintaining the genetic resources of Japanese and other world trees, in the form of seedlings, seeds, pollen or DNA, as well as to the purpose of the Forest Tree Breeding Center, which is to obtain tree varieties suitable for Japanese forestry. The Forest Tree Breeding Center is in turn part of the Forest and Forest Products Research Institute (*Shinrin sōgō kenkyūjo*), a distant heir to the Meiji era [1868-1912] experimental stations (*shikenjō*) dedicated to the study of forests, trees and forestry, as well as to the development of new varieties, techniques or products (truffle cultivation, tree alcohol, etc.).

The notion of «[plant] selection (*ikushu* 育種)» contained in the title of the Forest Tree Breeding Center, which literally translates as «growing/cultivating varieties», in itself condenses all the



Image 1: Kyōrinbō Temple, October 2023. Homecoming (*satogaeri*) of the maple seedlings (EL)

Center's activities, all geared towards obtaining superior varieties (*yūryō hinshu*) of cultivated trees. To date, over 2,000 varieties have been bred, including many cryptomeria (*Cryptomeria japonica*) producing little or no pollen – allergy to the massive quantities of pollen emanating from cultivated forests being a national health problem – or nematode-resistant varieties of black (*Pinus thunbergii*) and red (*Pinus densiflora*) pines. These varieties are sometimes produced by tissue culture or genetic manipulation (genome editing) techniques, but most are derived from hybridization of the thousands of «elite trees (*elīto tsurī*)» produced and propagated by the Center. The tree gene bank itself, which brings together seedlings, seeds, pollen and DNA (planted in greenhouses, stored in boxes or cryogenically preserved at -168°), is located in the town of Hitachi, in the north of Ibaraki prefecture.

The role of the Tree Gene Bank is to collect not all trees, but those considered to be the best, i.e. the most resistant and the most beautiful. Many of these trees are centuries or even a thousand years old. «These trees have withstood typhoons and sometimes fire, so we think there's a good chance that their genetic heritage is superior», explains Yamada Y., Head of the Genetic Resources Department at the Ibaraki Forest Tree Breeding Center.

Samples from the set of «Top 100 Forest Giants (*Mori no kyōjintachi hyakusen*)», a national list of remarkable trees drawn up by the Forestry and Forestry Agency, are kept at Ibaraki. Each «giant», an anthropomorphic term that expresses people's admiration and sympathy for these trees, has its photograph framed in the Center's corridors.¹⁰

As for the other trees propagated by the Center, almost all belong either to the narrow category of Protected Natural Monuments (*Tennen kinenbutsu*, 470 trees located throughout Japan), or to the much vaguer – but very common – category of *meiboku* 名木, meaning «famous tree». A tree is said to be «famous» when it

displays remarkable singular characteristics (great age or size, hollowed trunk, rare variety...), or when it is associated with anecdotes or historical episodes (some trees are even the protagonists of local myths). The famous tree is generally the subject of deep attachment from the local community, which takes care of it¹¹ and willingly gives it a name – *mei* from *meiboku* also designates «name». Such trees often owe their longevity to the protection they benefited for being located in a temple or in a shrine.¹² Most of the trees propagated by Number 110 of the gene bank belong to this «famous tree» category.

Any tree species can be collected. «The principle», explains Oribe Y. of the Ibaraki Center, «is that we don't know what will be used in the future: it's a kind of potential material (*senzaiteki na zairyō*)». A wide variety of tree species is therefore propagated: camphor tree (*Cinnamomum camphora*), plum tree (*Prunus mume*) Persian lilac (*Melia azedarach*), toothed oak *konara* (*Quercus serrata*)... Each tree is called by its toponymic name, as if to highlight its individual characteristics: «fragrant viburnum – protected tree no. 323 of Taitō district» in Tōkyō, «Shiraishi school's large ginko biloba» in Yamaguchi, «Princess river clevera» in Kumamoto or «Sandō mountains' cherry tree», in Enryaku-ji temple between Kyōto and Ōtsu.

Number 110 was created in 2003 and is generally described as a «service (*sābisu*)». The production of successor trees (*kōkeiju*) is free of charge and anyone can apply for it by filling in a form on the Internet. The form includes a «consent» space: the applicant must agree that the ownership of part of the cloned successor plants (*kōkei kuron naegi*) is transferred to the Tree Gene Bank for conservation and use in varietal creation. Indeed, it is the *raison d'être* of this «service» to collect in this way a wide variety

¹¹ It is frequent that famous trees are cared for by «tree doctors» (*jūmokui* 樹木医), who examines, treats and «repairs» the trees.

¹² It is important to distinguish «famous tree» from «sacred tree», as *shimboku* 神木, the «tree of the gods», is often translated – even if they can sometimes overlap. Whether or not it is located within the grounds of a sanctuary, the «tree of the gods» is recognizable by the *shimenawa* rope that encircles its trunk. More than a tree of divine (or «sacred») «essence», *shimboku* is a potential support for the divinities.

¹⁰ There are a large number of trees lists and classifications in Japan, but Top 100 Forest Giants list only concerns trees located in public places.



Image 2: May 2023, Forest Tree Breeding Center in Katsuta, Okayama Prefecture. Grafted successor trees (*kōkeiju*) (EL)

of tree gene pools considered as superior. That is why seven of the ten red maples from the Kyōrinbō temple remain in the greenhouses of the Kansai Forest Tree Breeding Center (Katsuta, Okayama Prefecture): their genetic heritage is now at the disposal of the establishment – that is, of the nation. Local service versus national service: the production of successor trees, hoped for by the owners or neighbors of endangered trees, is the *quid pro quo* for this supply of genetic resources. «It's a win-win arrangement,» comments Yamada Y., a manager at the Ibaraki Center.

However, not all requests are satisfied. Of the 340 requests received in 20 years, 255 have resulted in the return of successor trees, i.e. around three-quarters. The remaining quarter includes trees that have not been deemed of interest to the Tree Gene Bank. Among these, Kansai Center's Takeda M. explains, are a large number of Someiyoshino cherry trees (*Prunus cerasus* var. *Someiyoshino*). This variety obtained during the Edo period (1603-1868) has since been planted throughout Japan and most of the country's cherry trees are Someiyoshino, many of which, old and senescent, are particularly popular with locals. However, young or old, they are all genetically identical for being clones of the original tree: their genetic heritage is therefore of no interest as «material (*zairyō*)».

Seedlings are propagated using the grafting technique, which consists in inserting scions, i.e. fragments of thin branches (the scions), onto young plants obtained from seeds, of the same or a closely related species (the rootstocks). This technique makes it possible to obtain a clone of the rootstock, since the entire upper part of the tree comes from it, and to ensure good rooting thanks to the root system of the rootstock, developed since germination and generally selected for its hardiness.

Grafting requires few tools – a good knife and some grafting tape are all that's needed for almost all types of grafting. But it requires a great deal of know-how, since it involves «connecting» two independent plants together by assembling them so that their cambiums (the meristematic cells under the bark) match and fuse. The success of a graft depends on many parameters, and part of the process is beyond human control, hence the

high rate of propagation failure.¹³ Preserving the genetic heritage of Japan's remarkable trees therefore relies on technical skills more than technology.

Amagasaki Forest

October 2023, Hyōgo Prefecture. Our group that day is made of 28 people, including 7 children and a dozen members (including me) of Ama forest association (*Ama foresuto no kai*). We gathered in front of Takedao station, located in a small valley north of Nishinomiya city. A few kilometers further south lies the Kōbe-Ōsaka's urban area with its 15 million inhabitants and 60 km-long industrial port. Our mission: to collect seeds so that we can produce plants.

Ama Forest Association, which is organizing the excursion, is a group of volunteers working to plant and maintain a «forest» on an artificial reclaimed land in Amagasaki, a city long famous for its heavy industry, its pollution and its lack of greenery. Since 2006, the «Amagasaki Forest», also known as the «Forest of the 21st Century» or the «100-Year Forest», has been gradually extending over the surface of a former steelworks covered by a massive rubble dump and topped by a layer of soil. Made up of several types of wooded plots, the oldest of which is now 20 years old, the «forest» covers about half of the site's 29 hectares.

Founded in 2008, the Ama forest Association has 100 members but only 10 to 15 are involved on a weekly basis, almost all of whom are men – it often happens that I am the only woman wearing the Association's white jacket. The volunteers, whose average age is 70, are led by Mune K., the Association's energetic secretary in charge of activities and administration.

As for the seed-collecting activity, it is both convivial and educational. Our group marvel at everything, including lunching together in the autumn sunshine. The children spot insects and

¹³ The method of taking cuttings, which consists of taking a fragment of a plant and making it develop its own root system directly in water or soil, and which has been widely used in Japanese forestry, is to my knowledge never used in Issue 110 of the Tree Gene Bank. While the rooting rate is better for cuttings than for grafting – in both cases we speak of «take rate» *katchakuritsu* 活着率-, the root systems of cuttings are considered to be permanently weak (which is why this method is abandoned in many forest plantations).



Image 3: October 2023, Takedao (Hyōgo Prefecture). Collecting seeds for the Amagasaki forest (EL)

fungi, and the plants are systematically identified by Tamura S., who declaims each name into his microphone: «This is *senninsō*, so named because the flowers have beards like hermits! *Mikaerisō* is so pretty that you 'turn around'! Here, you can see the little *himeurajiro* fern, an A-rank endangered species!»¹⁴ Five hours later, we've walked only a few kilometers. But the objective is achieved. The seed bags are filled with acorns and berries – purple, black, orange or red (*Callicarpa mollis*, *Callicarpa japonica*, *Viburnum erosum*, *Euscaphis japonica*, *Pourthiaea villosa*, *Euonymus alatus* f. *ciliatodentatus*...), and all sorts of seeds with hairs, spikes or hooks that also cover our clothes. 19 species in total, of which 40% are woody plants and 60% herbaceous.

¹⁴ *Senninsō* (*Clematis terniflora*); *Mikaerisō* (*Leucosceptrum stellipilum*); *Himeurajiro* (*Cheilanthes argentea*).

However convivial it may be, collecting seeds is a scrupulously meticulous task. Twice a year, equipped with secateurs, poles, bags and labels, we walk along the Muko River in search of seeds which will then become herbaceous beds or trees in the open ground. The trees are whether cultivated on site until they become shrubs, or entrusted for a two years period of time to volunteering families in Amagasaki (this is the *satooya*, «host family» program). Planting festivals (*shokujusai*) are held several times a year. Over 100,000 trees have already been planted, and 23,000 are growing in the greenhouse.

The collecting of seeds is all the more important as it stands at the core of the Ama forest's «concept». Hyōgo County officials, the Hanshin horticulture company (Hanshin engei) and the Amagasaki Parks and Greening Association (Amagasaki ryokka kyōkai, a public benefit foundation), jointly manage the park and its forest

under the heading «Amagasaki Forest Central Green Zone». In addition of being the city's largest green space, Amagasaki Forest is intended to become a living conservatory of the area's plant species.

131 species of trees and 176 species of herbaceous plants are grown there. Seeds not only enable the costless production of large numbers of plants, they also guarantee a high level of genetic diversity, unlike clones obtained by grafting or cuttings. «Here, genetic diversity is just as important as biological diversity», explains Ishimaru K., a department official and the forest's botanical manager. She goes on: «We also cultivate rare or endangered species. If one of these species disappears in the wild, we could take it here and reintroduce it». That's why only seeds collected in the region – such as from the banks of the Muko River, which flows into the sea right next to the forest site – are sown and planted, in order to reproduce its ecological characteristics as far as possible. Efforts are even being made to collect plants that grew in the region around the year 1000.

However, the concept does require a few concessions. As an example, a thick row of black pines has been planted along the perimeter of the site to attenuate the salty coastal wind – as the park is built on a concrete platform surrounded by seawater. Above all, the original idea is undermined by the naturalized plant species (*kikashokubutsu*), that is to say plants that are not native to Japan but now growing there spontaneously. This loose category includes both cultivated species introduced centuries ago and recently arrived plants designated as invasive or undesirable, the latter being commonly distinguished from the former and referred to as *gairaishu*, meaning «species from elsewhere.»¹⁵ Since non-native plants thrive in disturbed sites and exchange zones, the wastelands of industrial ports provide them with ideal environments.

¹⁵ From a strictly botanical point of view, these two categories largely overlap. In practice, however, they are distinguished: *gairaishu* more readily designates exogenous species insofar as they are invasive, likely to «replace» local species; the meaning of *kikashokubutsu* is more open, more «neutral», and is used indifferently for plants introduced voluntarily or accidentally.

Indeed, according to Fujiwara S., a botany enthusiast and member of the Ama Forest Association, who regularly conducts plant surveys, the proportion of exotic plants (*gairaishu*) on Amagasaki forest's site stands between 40% and 50%. In October 2023, during a workshop, we found that 70% of the plants we collected in an area of the park not yet open to the public were non-native. The farther one moves from the port toward the mountains, the lower the proportion of non-native species—especially those considered invasive, which decline even more rapidly. Amagasaki Forest is thus paradoxically highly diverse both because of and in spite of its concept.

In November 2023, Amagasaki Forest had been certified as a «Site of Coexistence with Nature» (*shizen kyōsei saito*) under the so-called «30by30» program, which, as mentioned, emerged from the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework at COP 15 in 2022. Given that the program's goal is to designate one-third of the planet's surface as protected areas, one might be surprised that a site of less than 30 hectares was included – no matter how diverse it may be. However, the «Site of Coexistence with Nature» category, which currently exists only in Japan, does not refer to a specific land area but rather recognizes places and projects that promote biodiversity, including those involving the private sector.

In the case of Ama Forest, for instance, employees of AmaShin bank – a local bank – contribute to the maintenance of two forest sections in their free time as part of their company's social contribution (*kōken*) activities. «In Japan, land that can be designated as 'protected' is already protected,» explains Ishimaru K., who initiated Ama Forest's certification bid. «That's why the 30by30 policy now includes artificial sites, without restrictions on size or purpose.» Among the 121 sites certified in Japan in autumn 2023 are temples, golf courses and corporate green spaces. As for Amagasaki site, it is indeed artificial, as it is covered by millions of tons of rubble, including debris from the Kobe earthquake, which severely affected the region in 1995.

Despite significant communication about the 30by30 program in Japan, the program is merely a label with no direct impact on conservation. However, it has the merit of drawing attention to a major trend in the country: the «patchwork»



Image 4: April 2023, Amagasaki (Hyōgo Prefecture). Preparing seedlings for the collective planting ceremony (*shokujusai*) (EL)

approach to plant biodiversity management. This involves concentrating a vast number of plant species within very small spaces, maintained for conservation, education, and communication purposes by various local, municipal, or private collectives that invest heavily in them. These patches serve primarily as examples.

December 2023, Amagasaki Forest site. Sixty people are gathered in the large communal hall: 50 children (25 red hats, 25 white hats) sitting on the floor, waiting patiently for the story to begin, and 10 adults around them. The Tale of the 100-Year Forest tells the story of Midori-chan, a little girl from Amagasaki who takes part in a «planting festival» at the forest site and returns throughout her life. This reading always marks the beginning of the Environmental Learning Through Experience Program (*Kankyō taiken gakushū puroguramu*) when schoolchildren visit

for the first time, as is the case today for two classes of pupils from Mukokita Elementary School.

For five hours, volunteers from the Ama Forest Association have been working to prepare and supervise the activities, together with employees from the Central Green Zone.

Okahana-san, today's storyteller, starts reading. Meanwhile, the images unfold: Midori-chan plants an acorn in a pot, watches it sprout, transplants the sapling, weeds around it, and waters it. The tree grows. It is already seven years old, then fifteen. She is now an adult, returning to Ama Forest with her friends, and again when she turns thirty with her husband and baby, and at forty, and even when she's an eighty years old grandmother. Every time, she visits the oak she planted as a child. By the end of the story, the tree has grown so large that it takes two people to wrap

their arms around its trunk. When the reading is over, Mune K. from the Ama Forest Association invites the children to take part in the Ama Forest as well. Two or three children have already come to plant trees with their parents. «We call it the '100-Year Forest,' right? Since it started 20 years ago, that means there are 80 years left. Yoroshiku ne! We're counting on you!»

I've heard the story and I've seen these images many times – lovely paintings by a young illustrator from the city. But when the old woman and the enormous oak tree appear against the backdrop of a dense forest, on the edge of a sandy beach with birds and fish, I am troubled. In order to quiet the deep unease that such a naïve depiction of the year 2090 stirs in me, I focus on a much more pragmatic question: is it even possible for a tree to grow that large when planted in rubble? It could be. Some of the trees measured that day with the children, using a telescopic pole, already exceeded 15 meters in height.

Conclusion: The Selective Attention of Care

The Number 110 Service works to perpetuate «elite» trees, generally from prestigious sites, as part of a national program for maintaining forest biodiversity. In contrast, the Ama Forest project aims to gather ordinary local biodiversity, collected by volunteers and planted in rubble dump. The purpose is the same: to sustain trees by paying close attention to their genetic material. However, from a technical perspective, the projects differ: Number 110 Service seeks to preserve the genetic heritage of trees as individuals by cloning them (ensuring genetic stability), whereas Amagasaki Forest is composed of saplings grown from seeds, since its conservation method is based on the genetic diversity inherent to each species (ensuring genetic variability). When it comes to plant reproduction, cloning and seed propagation are complementary techniques, as André-Georges Haudricourt had demonstrated regarding Melanesian horticulture (Haudricourt 1964). This general principle that also apply to trees.

Moreover, a major commonality between Number 110 Service and Ama Forest is that they both bring together a form of biodiversity that could almost be called *terroir*, as trees originate from villages and long-humanized landscapes. To

some extent, the nurseries and greenhouses of Number 110 and the artificial embankment of Ama Forest are *ex-situ* conservation sites. In biodiversity conservation, the longstanding distinction between *ex-situ* (parks, zoos, gardens, seed and gene banks) and *in-situ* (where species are preserved within their dynamic natural environments) has been widely discussed. However, in the case of domesticated species – plant varieties and animal breeds –, this opposition overlooks the importance of human sociability in the conservation process.¹⁶

The case studies in this article align with observations made by John Hartigan and Theresa Miller: first, human sociability is literally part of the environment of plants; second, care and affects are fundamental to human relationships with trees. The range of human activities regarding plants grants a distinctly social existence for plants. In these Japanese examples, we can clearly see the importance of intertwining the histories of plants with those of people, through storytelling, assigned names, affectionate language, and numerous rituals dedicated to trees (ceremonies for returning seedlings to their place of origin, planting festivals, biannual seed collection events, etc.). Just like traditional agricultural rites, these rituals are rooted in technical practices – yet they hold significance beyond their functional role. The activities surrounding tree propagation seem to take up as much – if not more – place than the actual work of propagation, and even plant maintenance itself. All this collective investment helps counterbalance the small and isolated nature of these fragile *patches* – whether they be greenhouses or planting sites. It also explains why these propagation efforts have been successfully working over the years.

If the Number 110 Service and Ama Forest persist, it is not that much due to their institutional status than because they are sustained by networks of residents, amateurs, and specialists devoted to tree care: that is, individuals who openly express emotional attachment to them.

Yet, as demonstrated by extensive research on *care*, no matter how broad its scope, care is by definition selective (Tronto 1993, 2015). Simi-

¹⁶ At least until industrial agriculture replaces them with recreated environments and machines.

larly, emotional attachment to living beings is not only selective but also exclusive (Martin et al. 2015). As Yi-Fu Tuan pointed out in an important book on domestication, affection can even develop *at the expense of* – other places, species, individuals... «While entire forests are ruthlessly cleared without a thought,» Tuan asserted, «a few treasured twigs may be saved, put in a basin to simulate a forest, and be much admired» (Tuan 1984: 162).

Is this process at work in Number 110 Service and Amagasaki forest? It could be. In both cases, attention is so focused on the trees and their perpetuation that it ends up excluding a crucial aspect: their ecological environment, current and – above all – future. In both cases, practices and discourse are so intensely focused on trees and

their perpetuation that they tend to obscure the crucial question of their broader ecological environment – present and future. However, both projects also illustrate the practical effectiveness of small-scale efforts, collective engagement, and the involvement of local residents and volunteers in sustaining tree conservation projects. Governmental and administrative biodiversity conservation strategies could take these aspects into greater account.

Acknowledgments

I would like to express my gratitude to the Fyssen Foundation, which grant allowed me to carry out this postdoctoral research in Japan, as well as to Professor Morita and his team for their welcome at Ōsaka University.



Comment les autres influencent notre perception et notre cognition ?

Lucas BATTICH

Chercheur Postdoctoral

*Institut Jean Nicod (CNRS UMR8129) et Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Computationnelles (LNC², INSERM U960),
Département d'Études Cognitives, École Normale Supérieure Paris*

Résumé

Nous adoptons souvent sans effort la perspective visuelle d'autrui : nous nous représentons un aspect de notre environnement que les autres perçoivent actuellement. Cependant, adopter la perspective de quelqu'un peut interférer avec notre propre traitement perceptif, car le regard d'une autre personne peut affecter notre capacité à détecter des stimuli dans une scène. Nous ne savons pas à ce jour si notre évaluation cognitive de ces jugements est également affectée, et comment cela pourrait moduler le rôle normatif de la perception dans la justification de nos croyances sur le monde. Dans cet article, je décris les conséquences philosophiques des influences sociales sur la perception et présente les résultats d'une étude scientifique examinant comment la prise de perspective influence les jugements métacognitifs des participants concernant leurs réponses perceptives.

Mots-clés

Prise de perspective, métacognition, cognition sociale, confiance, épistémologie.

How others influence our perception and cognition?

Abstract

We often effortlessly take the perceptual perspective of others: we represent some aspect of the environment that others currently perceive. However, taking someone's perspective can interfere with one's perceptual processing, as another person's gaze can affect our ability to detect stimuli in a scene. But it is still unclear whether our cognitive evaluation of those judgements is also affected, and how this could modulate the normative role of perception in justifying our beliefs about the world. Here, I describe the philosophical consequences of social influences on perception, and report the findings of a scientific study investigating how perspective-taking influences participants' metacognitive judgements about their perceptual responses.

Keywords

Perspective-taking, metacognition, social cognition, confidence, epistemology.

Introduction

L'étude philosophique et scientifique de la perception s'est principalement concentrée sur un individu seul. La perception est supposée être un processus essentiellement individuel, généré à partir de notre propre point de vue unique sur le monde. Cependant, de nombreuses expériences perceptives ne sont pas uniquement

individuelles, mais partagées socialement : nous regardons collectivement la balle lors d'un match de tennis, des médecins examinent ensemble des radiographies pour détecter des tumeurs, des chasseurs traquent leur proie en groupe et des musiciens portent conjointement attention à la musique qu'ils jouent.

Le partage de notre monde perceptif avec autrui nous est naturel grâce à notre capacité

fondamentale à adopter la perspective d'autrui : être sensible à ce que les autres voient et perçoivent. Toutefois, adopter la perspective de quelqu'un peut interagir avec notre propre traitement perceptif, induisant une interférence centrée sur autrui, dite « altercentrique ». Selon l'endroit où elle dirige son attention, le regard d'une autre personne peut soit faciliter, soit entraver notre capacité à détecter et à discriminer des objets dans une scène (Samson et al., 2010). Nous reconnaissons également plus facilement des mots à l'envers lorsqu'ils sont alignés avec le point de vue de quelqu'un d'autre (Ward et al., 2019), et la détection de motifs presque imperceptibles est facilitée lorsque quelqu'un d'autre partage notre point de vue (Seow & Fleming, 2019). La perception humaine n'est pas nécessairement ancrée dans un cadre de référence égocentré. Au contraire, nous encodons souvent la perspective d'autrui et ajustons notre cadre de référence en conséquence, même lorsque cela nuit à notre propre performance dans certaines tâches (Fig. 1) (Kampis & Southgate, 2020).

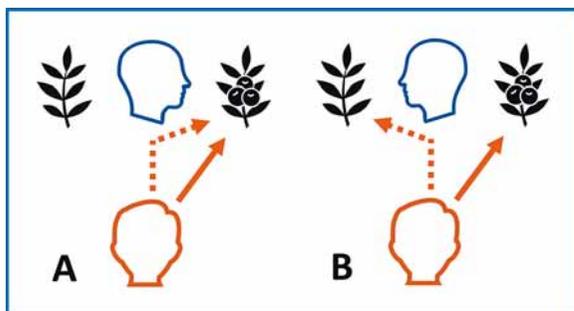


Figure 1. Encodage spontané de la perspective d'une autre personne (flèche en pointillé) vers la même cible (A) ou vers une cible ou direction différente (B) par rapport à la perspective égocentrée (flèche pleine).

Ces influences sociales sur la perception peuvent avoir d'importantes conséquences pour les débats épistémologiques : modulent-elles le rôle épistémique de l'expérience perceptive dans la justification des actions et des croyances ? En même temps, la recherche philosophique doit s'appuyer sur une compréhension scientifique des phénomènes impliqués. Des études antérieures montrent que l'interférence altercentrique dans nos jugements perceptifs se produit spontanément et peut être involontaire dans une certaine mesure (O'Grady et al., 2020). Cepen-

dant, on ignore encore dans quelle mesure ce type d'influence sociale affecte également les processus cognitifs supérieurs liés à la perception. L'adoption de la perspective d'autrui influence-t-elle l'évaluation cognitive de nos perceptions ?

Dans cet article, je décris d'abord une analyse philosophique des conséquences de l'interférence altercentrique (Battich, *à paraître*), puis je décris les résultats d'une étude scientifique sur les influences de la prise de perspective sur l'évaluation cognitive de notre perception (Battich et al., 2025).

La rationalité des influences sociales sur la perception

L'expérience perceptive est souvent considérée comme fournissant un soutien rationnel à nos croyances, intentions et désirs. Lorsque nous apercevons une baie sur un buisson, observation nous permet de conclure raisonnablement qu'il y a bien une baie sur le buisson. En termes philosophiques, notre connaissance est justifiée perceptivement. Les théories au sujet de la justification perceptive ont des implications importantes : un témoin dans un procès doit rapporter ce qu'il a vu ou entendu, un arbitre dans un événement sportif doit prendre des décisions rapides sur la base de ses perceptions, et même la simple croyance que nous voyons des baies sur un buisson particulier coûtera un effort si nous nous rendons compte que nous nous sommes trompés. Les théories de l'épistémologie normative fournissent des lignes directrices sur la manière dont nous devrions nous comporter rationnellement dans de telles situations.

Les débats sur la justification perceptive se sont concentrés sur l'individu seul. Cependant, comme nous l'avons vu, la perception est souvent altercentrique, interférant avec nos propres expériences et jugements perceptifs. Qu'advient-il du rôle normatif de l'expérience lors d'une interférence altercentrique en perception ? J'aborde cette question plus en détail dans Battich (*à paraître*). Le but de cet article est d'introduire ce phénomène et de cartographier son profil épistémique. J'avance que, sous certaines conditions, l'interférence altercentrique pose des problèmes uniques pour le rôle justificatif épistémique de la perception, notamment pour l'approche traditionnelle de la justification perceptive.

Selon cette approche traditionnelle, le simple fait d'avoir une expérience perceptive suffit à

fournir une justification pour les croyances relatives au contenu de cette expérience (Siegel, 2017). Cette conception propose une approche simple et attrayante de la justification perceptive : nous sommes justifiés à croire que le buisson porte des baies parce qu'il en a l'apparence. Il existe un lien justificatif direct entre l'information sensorielle pertinente que nous expérimentons et les jugements et croyances fondés sur cette expérience. Les influences altercentriques sur l'expérience perceptive peuvent rompre ce lien justificatif. Lorsque nous cherchons des baies, la perspective d'une autre personne peut nous amener à ne pas remarquer une baie partiellement visible que nous aurions détectée autrement. Dans ce cas, notre expérience visuelle est biaisée par des informations sensorielles et cognitives non pertinentes.

Malheureusement, les théories traditionnelles de la justification perceptive ne suffisent pas à expliquer le statut épistémique de la perception influencée socialement. D'après ces théories, l'origine d'une expérience perceptive – qu'elle ait été biaisée par un autre processus ou phénomène, y compris la présence d'autrui – ne joue aucun rôle clair dans sa force justificative. Nous sommes justifiés à croire ce que nous percevons, même si notre expérience est erronée. En effet, il peut arriver que nos croyances ou désirs influencent notre perception. Par exemple, nous pouvons désirer si ardemment trouver des baies que nous avons l'impression d'en voir beaucoup sur les buissons, alors qu'il n'y en a en réalité aucune. Ou nous pouvons avoir le préjugé qu'une personne devant nous est dangereuse uniquement à cause de la couleur de sa peau, et cette supposition nous fait croire que nous voyons une arme dans sa main alors qu'elle ne tient qu'un téléphone portable. Intuitivement, il y a quelque chose d'irrationnel dans cette structure justificative.

Pour Siegel (2017), les expériences et jugements perceptifs « détournés » se produisent lorsque quelque chose ne va pas dans la perception : nous ne donnons pas le poids approprié aux données perceptives – parce que nous accordons plus de poids à notre désir de trouver des baies, par exemple, ou à nos préjugés. En développant cette idée, j'introduis le concept novateur d'*expériences détournées altercentriques* : « Lorsque des jugements perceptifs ou des expériences percep-

tives résultent de processus qui accordent trop de poids aux informations issues des cadres de référence altercentré et n'accordent pas le poids nécessaire aux données perceptives de son propre cadre de référence égocentré. » Lorsque deux perspectives perceptives diffèrent (voir **Fig. 1B**), le jugement perceptif final peut ne pas être justifié rationnellement, car le contenu de la perspective d'autrui s'imisce dans le contenu de la nôtre, altérant ainsi notre sensibilité rationnelle aux données perceptives issues de notre propre perspective. Cependant, le biais altercentrique n'est pas toujours épistémiquement domageable. Il a été suggéré que partager la perception du même objet avec autrui approfondit ou améliore le traitement de l'information perceptive (Kampis & Southgate, 2020). Si nous dirigeons tous deux notre attention vers la même cible (voir **Fig. 1A**), le biais altercentrique peut renforcer notre justification perceptive : nous pouvons être plus justifié à avoir confiance en notre expérience et en nos jugements perceptifs, ou encore être plus apte à remarquer lorsque nous faisons une erreur perceptive.

À ce stade, l'analyse philosophique atteint les limites de notre compréhension empirique actuelle. Démêler correctement les conséquences épistémiques des interférences altercentriques nécessite de répondre à une question scientifique : dans quelle mesure les influences altercentriques sur la perception sont-elles accessibles à une évaluation cognitive ?

Partager des percepts avec autrui améliore la métacognition perceptive

Dans Battich et al. (2025), nous avons étudié si la prise de perspective sociale peut influencer l'évaluation métacognitive des participants sur leurs réponses perceptives et dans quelle mesure le partage de la perception peut améliorer l'efficacité métacognitive. La métacognition fait référence aux processus cognitifs permettant d'évaluer et de contrôler ses propres états mentaux, y compris les états perceptifs (Proust, 2010). La métacognition perceptive est la capacité à distinguer des jugements perceptifs corrects de ceux incorrects. La métacognition est d'autant plus efficace lorsqu'il existe une association étroite entre la confiance dans l'exactitude de ses jugements perceptifs et leur précision réelle (Fleming & Lau, 2014). La métacognition perceptive est une compétence essentielle du quotidien : par

exemple, lorsque nous hésitons à reconnaître un ami de l'autre côté de la rue et que nous décidons de nous approcher avant de l'appeler, ou encore lorsque nous décidons de faire confiance (ou non) à ses capacités perceptives pour conduire par temps de brouillard. L'interférence altercentrique sur les jugements perceptifs affecte-t-elle également notre évaluation de ces jugements ?

Pour répondre à cette question, nous avons mené une expérience de détection de contraste dans laquelle les participants devaient identifier un motif de lignes blanches et noires à faible contraste (appelé motif « Gabor ») sur un fond gris (Seow & Fleming, 2019). À chaque essai, les participants voyaient soit la cible Gabor (condition présente), soit une image bruitée (condition absente) et devaient indiquer s'ils percevaient ou non la cible. Un avatar était positionné au centre de l'écran, avec une orientation soit congruente, soit incongruente par rapport à l'emplacement du stimulus (voir **Fig. 2**). Les participants devaient ensuite évaluer leur niveau de confiance quant à l'exactitude de leur réponse.

Selon l'hypothèse de l'interférence altercentrique, adopter le point de vue de l'avatar améliore le traitement perceptif et cognitif dans la direction de ce point de vue. Cette hypothèse prédit que la congruence sociale de la perspective favorise une meilleure précision ainsi qu'une métacognition optimale : adopter la perspective

de l'avatar améliore le jugement d'un participant sur les indices sensoriels disponibles et sa capacité à détecter ses erreurs lors des essais congruents par rapport aux essais incongruents. Cette hypothèse prévoit donc une plus grande précision dans la détection de la cible et une meilleure efficacité métacognitive dans les essais congruents par rapport aux essais incongruents.

L'hypothèse de l'interférence altercentrique suggère également que toute influence de la congruence sur la précision et la métacognition résulte de la prise de perspective, c'est-à-dire de la sensibilité à ce que l'avatar peut ou ne peut pas percevoir. Une hypothèse alternative, dite d'« orientation directionnelle », soutient au contraire que les effets de congruence (s'ils existent) sont médiés par un mécanisme général d'orientation attentionnelle : l'avatar influencerait les participants de la même manière qu'une flèche ou un son saillant, sans qu'il soit nécessaire d'être sensibilisé à sa perspective (Heyes, 2014). Pour départager ces hypothèses, nous avons varié l'accès visuel de l'avatar en présentant soit un avatar voyant, soit un avatar non-voyant portant un bandeau sur les yeux (voir **Fig. 2**).

Nous avons recruté 35 participants (23 femmes, âge moyen = 30,46 ans) ayant tous une vision normale ou corrigée à la normale. Pour garantir une interprétation valide des résultats à travers les conditions, nous avons exclu

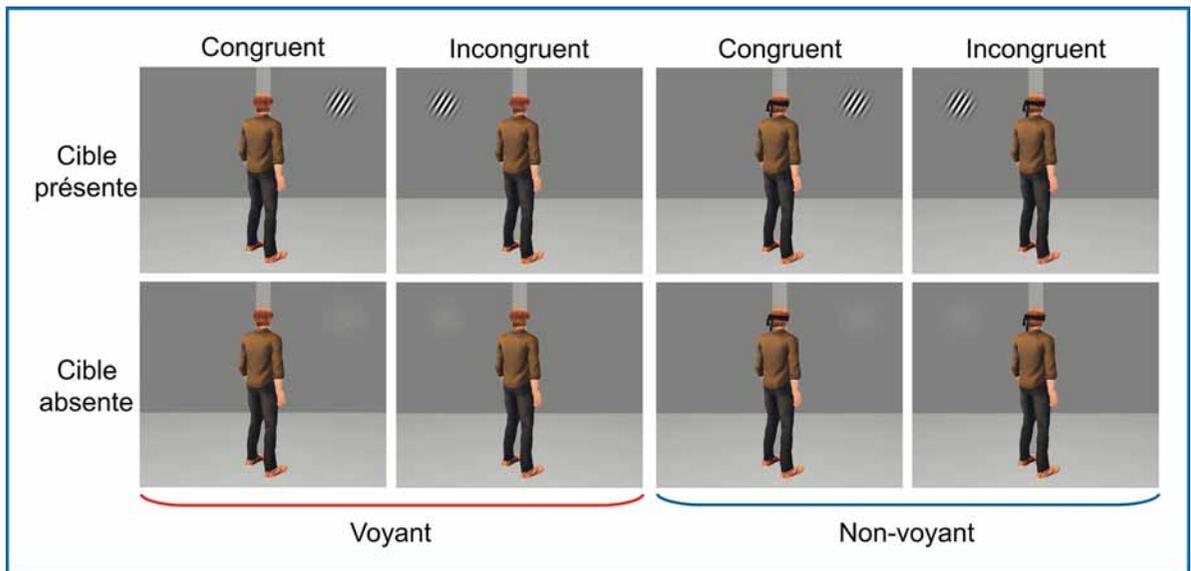


Figure 2. Conditions expérimentales et configuration de l'étude.

5 participants dont la précision moyenne était inférieure à 55 % ou supérieure à 95 %, toutes conditions confondues. Nous avons également exclu 3 participants supplémentaires de l'analyse en raison de résultats extrêmes en précision et en efficacité métacognitive, suggérant qu'ils n'avaient pas respecté les instructions.

Pour quantifier et tester l'effet de la congruence sur les jugements métacognitifs, nous avons utilisé des méthodes computationnelles basées sur la théorie de la détection du signal (SDT). Nous avons opérationnalisé l'efficacité métacognitive en utilisant la mesure $\log(M\text{-ratio}) = \log(\text{meta-}d'/d')$, où d' désigne la sensibilité à détecter la cible et $\text{meta-}d'$ représente la sensibilité idéale d'un observateur parfait, étant donné les indices utilisés par le parti-

cipant pour évaluer sa confiance (Maniscalco & Lau, 2012). Ce ratio indique la différence entre les indices perceptifs utilisés pour le jugement métacognitif par rapport au jugement perceptif. Un individu avec un $\log(M\text{-ratio})$ de 0 aurait une efficacité métacognitive idéale, utilisant les mêmes indices perceptifs pour ses décisions perceptives et métacognitives.

Nous avons constaté que les participants étaient à la fois plus rapides ($p < .001$) et plus précis ($p < .001$) pour détecter une cible présente lorsque son emplacement était congruent avec la perspective de l'avatar. De plus, l'effet de congruence sur la précision était significatif dans les conditions avatar voyant et avatar non-voyant (voir **Fig. 3A**). Ces résultats sont conformes à l'hypothèse de l'orientation directionnelle, sug-

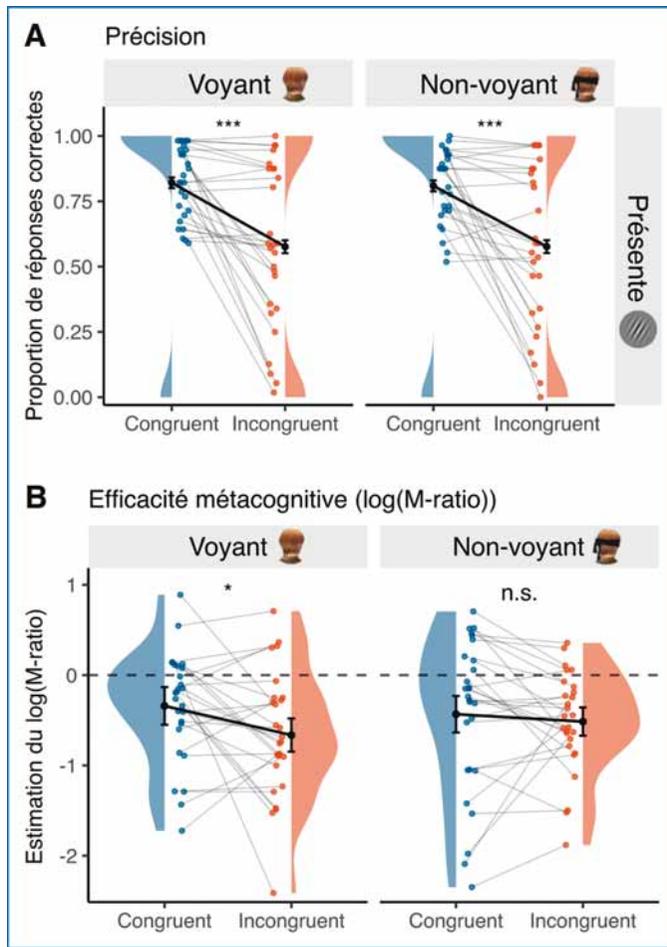


Figure 3. Effets de la congruence (congruent vs. incongruent) sur la précision (A) et l'efficacité métacognitive (B). Moyenne globale en noir, moyenne de chaque participant en couleur. (* $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$, n.s. : non significatif.)

gérant que la précision était influencée par des indices directionnels de bas niveau plutôt que par la prise de perspective.

En parallèle des résultats de précision, les évaluations de confiance des participants étaient significativement plus élevées lorsque la perspective de l'avatar était congruente avec une cible présente ($p < .001$). Ce résultat est attendu, puisque le niveau de confiance tend à corrélérer avec la performance en précision (Fleming & Lau, 2014). Cependant, des évaluations de confiance plus élevées n'impliquent pas nécessairement une meilleure efficacité métacognitive, c'est-à-dire une meilleure capacité à distinguer les jugements perceptifs corrects des incorrects. Contrairement aux résultats de précision, l'efficacité métacognitive était significativement plus élevée lorsque la perspective de l'avatar était congruente avec le stimulus, mais uniquement dans la condition voyant ($p < .001$) (voir Fig. 3B).

Ces résultats apportent des preuves en faveur de l'hypothèse altercentrique : les effets de l'orientation de l'avatar sur l'efficacité métacognitive sont modulés par une évaluation de ce que l'avatar peut ou ne peut pas voir. Dans notre paradigme, la précision perceptive est donc influencée par la collecte d'indices directionnels de bas niveau de l'avatar, comme s'il s'agissait d'une flèche. Cependant, l'évaluation métacognitive de la décision perceptive est elle-même modulée par la prise de perspective de l'avatar et l'estimation de sa capacité à voir la cible. Ensemble, nos résultats suggèrent que la prise de perspective affecte effectivement les processus cognitifs supérieurs dans la prise de décision perceptive.

Les mécanismes par lesquels la prise de perspective influence la métacognition perceptive restent à élucider. Une hypothèse préliminaire est que la prise de perspective mobilise des mécanismes qui se chevauchent, ou finissent par coopérer, ceux qui soutiennent l'évaluation de ses propres états perceptifs. Cette idée est cohérente avec la proposition selon laquelle les capacités

métacognitives explicites partagent certaines ressources fonctionnelles et neurales avec la « mentalisation », c'est-à-dire la capacité à évaluer et à comprendre les états mentaux d'autrui (Carruthers, 2009). La prise de perspective sociale est une forme minimale de mentalisation, qui nécessite la représentation des états perceptifs d'autrui (Apperly, 2011). Nos résultats montrant qu'elle peut influencer l'efficacité métacognitive au cours de la même tâche fournissent une base pour des études plus approfondies sur la relation entre la mentalisation et la métacognition.

En revenant à l'analyse philosophique précédente, ces résultats soutiennent également la théorie selon laquelle, au moins dans certaines situations, le partage de la perception avec autrui peut renforcer le rôle épistémique de notre expérience perceptive dans la justification de nos jugements et croyances.

Conclusion

Les êtres humains sont des animaux ultrasociaux (Tomasello, 2019), et la perception partagée socialement joue un rôle fondamental dans notre vie cognitive. La philosophie de la perception s'intéresse de plus en plus à l'analyse de l'influence des préjugés et stéréotypes sur notre perception. La possibilité d'une interférence altercentrique sur la perception met en lumière les influences sociales à un niveau plus fondamental et immédiat de l'interaction sociale. Cependant, elle

révèle également des lacunes empiriques dans notre compréhension des influences sociales sur la perception et la cognition.

Notre étude empirique démontre que l'efficacité métacognitive perceptive peut être améliorée socialement par le partage de la perception des mêmes objets avec autrui. Cette étude ouvre la voie à des travaux futurs sur la métacognition dans les domaines sociaux, ainsi que sur l'interaction entre la mentalisation et la métacognition. Plus largement, nos résultats contribuent à la recherche croissante sur la manière dont le

“Notre étude empirique démontre que l'efficacité métacognitive perceptive peut être améliorée socialement par le partage de la perception des mêmes objets avec autrui. Cette étude ouvre la voie à des travaux futurs sur la métacognition dans les domaines sociaux.”

traitement perceptif et cognitif du monde par un individu est affecté par le contexte social dans lequel ces processus se déroulent.

Remerciements

Je remercie la Fondation Fyssen pour son soutien financier généreux. Je souhaite également remercier mes collaborateurs et mentors Dr Elisabeth Pacherie et Dr Julie Grèzes, ainsi qu'aux participants de cette étude.

Bibliographie

- Apperly, I. (2011). *Mindreaders*. Psychology Press.
- Battich, L., Pacherie, E., & Grèzes, J. (2025). Social perspective-taking influences on metacognition. *Cognition*, 254, 105966.
- Battich, L., (*à paraître*), Other-centred bias in perception and epistemic justification.
- Carruthers, P. (2009). How we know our own minds: The relationship between mindreading and metacognition. *Behavioral and Brain Sciences*, 32(02), 121–138.
- Fleming, S. M., & Lau, H. C. (2014). How to measure metacognition. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8.
- Kampis, D., & Southgate, V. (2020). Altercentric cognition: How others influence our cognitive processing. *Trends in Cognitive Sciences*, 24(11), 945–959.
- Maniscalco, B., & Lau, H. (2012). A signal detection theoretic approach for estimating metacognitive sensitivity from confidence ratings. *Consciousness and Cognition*, 21(1), 422–430.
- O'Grady, C., Scott-Phillips, T., Lavelle, S., & Smith, K. (2020). Perspective-taking is spontaneous but not automatic. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 73(10), 1605–1628.
- Proust, J. (2010). Metacognition. *Philosophy Compass*, 5(11), 989–998.
- Tomasello, M. (2019). *Becoming Human*. Harvard University Press.
- Samson, D., Apperly, I. A., Braithwaite, J. J., Andrews, B. J., & Bodley Scott, S. E. (2010). Seeing it their way: Evidence for rapid and involuntary computation of what other people see. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 36(5), 1255–1266.

- Seow, T., & Fleming, S. M. (2019). Perceptual sensitivity is modulated by what others can see. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 81(6), 1979–1990.

- Siegel, S. (2017). *The rationality of perception*. Oxford University Press.

- Ward, E., Ganis, G., & Bach, P. (2019). Spontaneous vicarious perception of the content of another's visual perspective. *Current Biology*, 29(5), 874c880.e4.

Introduction

The philosophical and scientific study of perception has been predominantly centred on the solitary mind. Perception is assumed to be a paradigmatic individual process, generated from my unique standpoint in the world. However, many perceptual experiences are not merely individual, but socially shared: we collectively look at the ball in a tennis game, doctors jointly assess radiographs to detect tumours, hunters track prey together, and musicians will jointly attend to the music they play.

Sharing our perceptual world with others comes effortlessly to us, courtesy of our basic ability of perspective-taking: being sensitive to what other people are seeing and perceiving. But taking someone's perspective can interfere with one's own perceptual processing, inducing an other-centred, or «altercentric», interference. Depending on where they are attending, another person's gaze can either facilitate or impair our ability to detect and discriminate objects in a scene (Samson et al., 2010). We are also better at recognising upside-down words when they match someone else's viewpoint (Ward et al., 2019), and detecting nearly imperceptible patterns is easier when someone else shares our viewpoint (Seow & Fleming 2019). Human perception is not necessarily anchored in an egocentric frame of reference. Rather, we often encode others' perspectives and shift our frame of reference accordingly, even when this is detrimental to our tasks (Fig. 1) (Kampis & Southgate, 2020).

These social influences on perception can have important consequences for epistemology debates: do such influences modulate the epistemic role of perceptual experience in justifying actions and beliefs? Philosophical research,

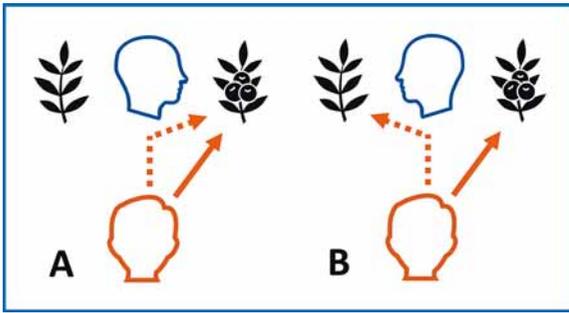


Figure 1. Spontaneous encoding of another person's perspective (dashed arrow) toward the same (A) or a different (B) target or direction compared to one's egocentric perspective (solid arrow).

however, needs to be supported by scientific understanding of the phenomena involved. Previous studies show that altercentric interference on our perceptual judgements occurs spontaneously and may be involuntary to some extent (O'Grady et al., 2020). But it remains unclear to what extent this type of social influence also affects higher cognitive processes related to perception. Does perspective-taking also affect the cognitive evaluation of what we perceive?

In this article, I first describe a philosophical analysis of the consequences of altercentric interference (Battich, *forthcoming*), and then report the findings of a scientific study about the influences of perspective-taking on the cognitive evaluation of our perception (Battich et al., 2025).

The rationality of social influences on perception

Perceptual experience is often taken to give rational support for our beliefs, intentions, and desires. When you perceive a berry on this bush, that perceptual experience makes it reasonable for you to believe that there is in fact a berry on the bush. You *know* the berry is there because you *see* it. In philosophical parlance, your knowledge is perceptually justified. Theories of how perceptual justification works have important implications: a witness in a court case is called to relate what they have seen or heard, a referee in a sports game must make fast decisions based on their perceptions, and even your simple belief that you see a strawberry on this particular bush will waste you some effort when you reach out and realise you were mistaken. Theories of nor-

mativ epistemology provide some guidelines for how we should behave rationally in such situations.

Debates about perceptual justification have been focused on the solitary individual. But, as we have seen, perception is often «altercentric», which interferes with or biases our own perceptual experiences and judgements. What happens to the normative role of experience during altercentric interferences on perception? I address this question in Battich (*forthcoming*). The goal of the article is to introduce this phenomenon and map its epistemic profile. I argue that, under certain conditions, altercentric interference poses unique problems to the epistemic justificatory role of perception, and particularly to the traditional approach to perceptual justification.

According to the traditional view, merely having a perceptual experience suffices to provide justification for beliefs related to the contents of that experience (Siegel, 2017). This view provides a simple and appealing take on perceptual justification: you are justified in believing that the bush contains berries because it *looks* that way. There is a direct justificatory link between the relevant sensory information that you experience, and the judgements and beliefs based on that experience. Altercentric influences on perceptual experience can break this justificatory link. When looking for strawberries in a bush, someone else's perspective can affect your experience so that you miss a partially visible berry you would otherwise detect. However, your visual experience is then biased by *irrelevant* sensory and cognitive information.

Unfortunately, traditional theories of perceptual justification cannot explain the epistemic status of socially influenced perception. For these theories, the *origin* of a perceptual experience – whether it was biased by any other process or phenomena, including the presence of others – plays no clear role in its justificatory force. You are justified to believe in what you experience, even if your experience is wrong. For example, there may be instances where your beliefs or desires influence your perception. You desire to find berries so much, that you seem to see a lot of them over the bushes, when in reality there are none. Or you have the prejudiced assumption that the person in front of you is

dangerous just because of the colour of their skin, and this assumption makes you think you see a gun in their hand, when all they hold is a mobile phone. Intuitively, there is something irrational about this justificatory structure.

For Siegel (2017), hijacked perceptual experiences and judgements occur when something in perception goes awry: when perceptual inputs are not given proper weight – because you give more weight to a desire for berries, for example, or to prejudiced beliefs. Expanding on this idea, I introduce the novel concept of *altercentric hijacked experiences*: «When perceptual judgements or perceptual experiences arise from processes that give information from others' perspectival frameworks too much weight and fail to give proper weight to perceptual inputs from one's own perspectival framework.» Here, when two perceptual perspectives are different (see **Fig. 1B**), the concluding perceptual judgement may not be rationally justified, to the extent that the content of another's perspective bleeds into the content of your own perspective, impairing your rational sensitivity to the perceptual inputs from your own perspective. But altercentric bias may not be always epistemically damaging. It has been suggested that sharing perception to the same object with others deepens or enhances the processing of perceptual information (Kampis & Southgate, 2020). If both of you are attending to the same target (see **Fig. 1A**), altercentric bias may result in a boost to your perceptual justification: you may justifiably be more confident in your experience and the perceptual judgements you make, or better at noticing when you make a perceptual mistake.

At this point, philosophical analysis runs against the limits of our current empirical understanding. Properly disentangling further epistemic consequences of altercentric interference on perception requires addressing a scientific question: to what extent are the altercentric influences on perception accessible to cognitive assessment?

Sharing percepts with others improves perceptual metacognition

In Battich et al. (2025), we investigated whether social perspective-taking can influence participants' metacognitive evaluation of their perceptual responses, and to what extent sharing perception can improve metacognitive efficiency. Metacognition refers to the cognitive processes

of evaluating and controlling one's own mental states, including perceptual states (Proust, 2010). Perceptual metacognition is the ability to distinguish between correct and incorrect perceptual judgements. Metacognition is more *efficient* when there is a close association between the confidence that one's perceptual judgements are accurate and the real accuracy of those judgements (Fleming & Lau, 2014). Perceptual metacognition is an essential skill we use every day when, for example, being unsure whether the person you see across the street is your friend, you decide to get closer rather than call them out, or when trusting (or not) your perceptual abilities to drive on a foggy day. Does altercentric interference on perceptual judgements also affect our evaluation of those judgements?

To address this question, in our study participants performed a contrast detection task, where they had to detect a low-contrast pattern of white and black lines (called a «Gabor» pattern) over a grey background (Seow & Fleming, 2019). In each trial, participants were shown either the Gabor target (present condition) or a noise patch (absent condition), and asked to report whether they perceived the target. An avatar was situated in the centre of the screen with its perspective oriented either congruent or incongruent with the stimulus location (see **Fig. 2**). Participants were then asked to report how confident they were about the accuracy of their response.

According to the altercentric interference hypothesis, taking the avatar's viewpoint will enhance perceptual and cognitive processing in the direction of that viewpoint. On this hypothesis, social perspective congruency fosters better accuracy as well as optimal metacognition: taking the avatar's perspective improves a participant's judgement of their available sensory evidence and their detection of errors during congruent trials compared to incongruent trials. This hypothesis thus predicts a higher accuracy in detecting the target and higher metacognitive efficiency in congruent vs. incongruent trials.

The altercentric interference hypothesis also proposes that any influence of congruency on accuracy and metacognition is due to perspective-taking, that is, being sensitive to what the avatar can and cannot perceive. An alternative «directional-orienting» hypothesis holds instead that congruency effects (if they are present) are

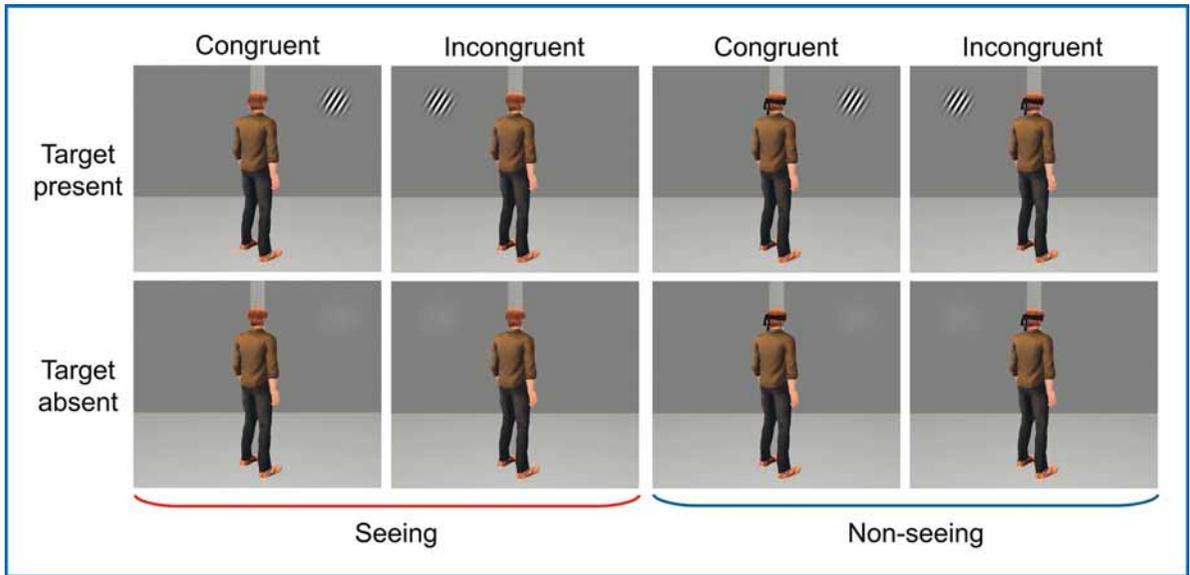


Figure 2. Experimental conditions and set-up.

mediated by a domain-general orienting mechanism: the avatar affects us much like an arrow or a salient sound might do, without participants being sensitive to the avatar's perspective (Heyes, 2014). To arbitrate between these hypotheses, we manipulated the avatar's visual access by presenting either a seeing avatar or a non-seeing blindfolded avatar (see **Fig. 2**).

We recruited 35 (23 female, Mean age = 30.46 years) participants. All participants had normal or corrected-to-normal vision. To allow for meaningful interpretation of results across conditions, we excluded 5 participants from further analysis due to a mean accuracy of less than 55% or over 95%, aggregated across all conditions. We further excluded 3 participants from the analysis sample, as they showed extreme outlier results in accuracy and metacognitive efficiency, suggesting they didn't comply with the instructions.

To quantify and test the effect of congruency on metacognitive judgements, we used computational methods based on Signal Detection Theory (SDT). We operationalised metacognitive efficiency using the measure $\log(\text{M-ratio}) = \log(\text{meta-}d'/d')$, where d' refers to the sensitivity in detecting the target, and meta- d' refers to the d' that an ideal observer would have, given the evidence the participant used to report their confidence (Maniscalco & Lau, 2012). This ratio gives an indication

of the difference in perceptual evidence used for the metacognitive judgement relative to the perceptual judgement. A person with a $\log(\text{M-ratio})$ of 0 will have ideal metacognitive efficiency, basing their perceptual decisions and their metacognitive judgements on the same evidence.

We found that participants were both faster ($p < .001$) and more accurate ($p < .001$) to detect a present target stimulus when its location was congruent with the avatar's perspective. Moreover, the congruency effect on accuracy was significant in both the seeing and non-seeing avatar conditions (see **Fig. 3A**). These results are in line with the «directional orienting» hypothesis, suggesting that accuracy was affected by low-level directional cueing, and not fully by perspective-taking.

Mirroring the accuracy results, participants' confidence ratings were significantly higher when the avatar's perspective was congruent with a present target ($p < .001$). This is not surprising, since level of confidence tends to correlate with accuracy performance (Fleming and Lau, 2014). But higher confidence ratings do not necessarily lead to better or worse metacognitive efficiency, i.e., being better or worse at distinguishing when one's perceptual judgement is correct or not. In contrast with our accuracy results, metacognitive efficiency was significantly higher when the avatar's perspective was

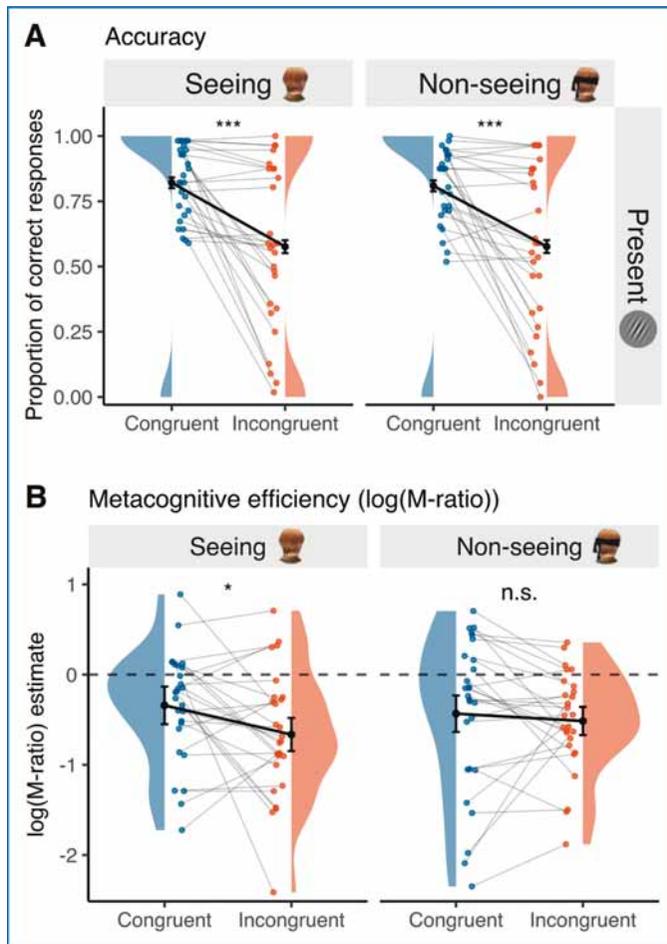


Figure 3. Effects of congruence (congruent vs. incongruent) on accuracy (A) and metacognitive efficiency (B). Overall mean in black, with each participant's mean in colours. (* $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$, n.s.: not significant.)

congruent with the stimulus, but only in the seeing condition ($p < .001$) (see **Fig. 3B**).

These results provide evidence consistent with the altercentric hypothesis: the effects of the avatar's orientation on metacognitive efficiency are modulated by an appraisal of what the avatar can and cannot see. In our paradigm, then, perceptual accuracy is modulated by gathering low-level directional cues of the avatar, as if it was an arrow. But the metacognitive appraisal of perceptual decision is in turn modulated by taking the perspective of the avatar and estimating whether it can also see the target. Taken together, our findings suggest that perspective-taking does affect higher cognitive processes in perceptual decision-making.

The mechanisms by which perspective-taking affects perceptual metacognition are yet to be determined. One tentative idea is that perspective-taking recruits mechanisms that overlap, or go on to co-opt, mechanisms that support the evaluation of one's own perceptual states. This idea is consistent with the proposal that explicit metacognition abilities share some functional and neural resources with «mentallising», the ability to evaluate and understand other people's mental states (Carruthers, 2009). As social perspective-taking is a minimal form of mentalising, requiring representation of other people's perceptual states (Apperly, 2011), our findings that it can influence metacognitive efficiency during the same task provide a foundation for further studies on the relation between mentalising and metacognition.

Going back to the earlier philosophical analysis, these findings also support the theory that, at least in some situations, sharing perception with others can benefit the epistemic role of our perceptual experience in justifying our judgements and beliefs.

Conclusion

Humans are ultra-social animals (Tomasello, 2019), and socially shared perception plays a fundamental role in our cognitive lives. There has been an increasing interest in philosophy of perception to analyse how prejudices and stereotypes can affect our perception. The possibility of altercentric interference on perception brings the issue of social influences to a more fundamental and immediate level of social interaction. But it also highlights empirical gaps in our understanding of social influences on perception and cognition.

“Our empirical study reveals that perceptual metacognitive efficiency can be socially improved by sharing perception of the same objects with others. This study provides grounds for future work on metacognition in social domains”

Our empirical study reveals that perceptual metacognitive efficiency can be socially improved by sharing perception of the same objects with others. This study provides grounds for future work on metacognition in social domains, and on the interaction between mentalising and metacognition. More broadly, our findings contribute to the growing research on how an individual’s perceptual and cognitive processing of the world is affected by the social context in which these processes occur.

Acknowledgements

I am grateful for the generous financial support from the Fyssen Foundation for this research. I thank my collaborators and mentors Dr. Elisabeth Pacherie and Dr. Julie Grèzes for their guidance and support during my fellowship. Finally, I’m thankful to all the participants that made this study possible.



Un anxiolytique peu désirable

Camille-Sophie COZZAROLO

Chercheuse postdoctorale à l'Université Johannes-Gutenberg,
Mainz (Allemagne)

Résumé

Comme beaucoup d'autres parasites, les acanthocéphales induisent chez leur hôte intermédiaire des modifications des comportements anti-prédateurs, ce qui semble augmenter leurs chances de se faire manger par l'hôte définitif du parasite. Ce phénomène pourrait s'expliquer par des interactions avec les voies de synthèse de neuromodulateurs, impliqués dans des processus plus généraux que les réponses spécifiques aux prédateurs. Dans cette étude, nous avons montré que les gammares *Gammarus fossarum* (crustacés amphipodes) infectés par le parasite acanthocéphale *Pomphorhynchus tereticollis* montraient des niveaux d'anxiété plus bas que les gammares sains. Nous nous sommes aussi intéressées à leurs capacités d'apprentissage, sans pouvoir montrer de différence.

Mots-clés

Parasitisme, manipulation du comportement, peur, anxiété, apprentissage

An undesirable anxiolytic

Abstract

Like many other parasites, acanthocephalans induce changes in the anti-predator behaviours of their intermediate host, which appear to increase their chances of being eaten by the parasite's definitive host. This phenomenon could be explained by interactions with neuromodulator synthesis pathways, involved in processes more general than predator-specific responses. In this study, we showed that *Gammarus fossarum* (amphipod crustaceans) infected with the acanthocephalan parasite *Pomphorhynchus tereticollis* displayed lower levels of anxiety than uninfected gammarids. We also investigated their ability to learn, without being able to show any difference.

Keywords

Parasitism, behavioural manipulation, fear, anxiety, learning

Introduction

De nombreux parasites induisent chez leur hôte des changements de comportements. Ce phénomène est souvent constaté chez les parasites à transmission trophique, c'est-à-dire qui se transmettent à de nouveaux hôtes en se faisant consommer avec leur hôte actuel : le comportement de ce dernier semble de nature à augmenter la probabilité de se faire manger par

un prédateur, ce qui est avantageux pour le parasite (Fredensborg & Longoria, 2012 ; Lafferty & Morris, 1996 ; Lagrue et al., 2007 ; Luong et al., 2011). Les parasites acanthocéphales en sont un bon exemple : pour passer du stade larvaire au stade adulte et se reproduire, ces vers à tête épineuse doivent obligatoirement passer d'un hôte arthropode (insecte, myriapode ou crustacé) à un hôte vertébré. Le cycle de vie de l'espèce *Pomphorhynchus tereticollis*, par exemple, com-

prend un hôte du genre *Gammarus* (petits crustacés amphipodes) – catégorisé « hôte intermédiaire » - puis un poisson – catégorisé « hôte définitif » puisque c'est dans ses intestins que le parasite peut se reproduire et donc boucler son cycle de vie. Cette espèce, comme beaucoup d'autres vers acanthocéphales, altère le comportement des gammares de sorte qu'ils deviennent plus imprudents (Fayard et al., 2020). En effet, au contraire de leurs congénères sains, les gammares infectés par *P. tereticollis* passent plus de temps en eau libre que cachés sous les cailloux et les végétaux au fond de la rivière ; ils sont généralement plus attirés par la lumière ; et, au lieu de trouver refuge lorsqu'une odeur de poisson se manifeste, ils ont tendance à nager en direction de cette odeur que leurs congénères sains fuient (Dianne et al., 2011 ; Perrot-Minnot et al., 2007). Cette imprudence de la part du gammare augmente le risque de se faire attraper par un poisson et, par conséquent, les chances du parasite d'atteindre la maturité sexuelle et de se reproduire avec d'autres individus se trouvant aussi dans les intestins du poisson. Il a été démontré que la proportion de gammares infectés retrouvés dans le système digestif des chabots en Bourgogne était dix fois plus grande que la proportion de gammares infectés dans la population : cela signifie qu'ils sont disproportionnellement plus consommés que leurs congénères sains (Perrot-Minnot et al., 2007).

Puisque ces changements de comportements augmentent grandement la probabilité du parasite de produire une descendance, on peut se demander s'ils sont le résultat de caractéristiques qui auraient été naturellement sélectionnées dans son génome. Parmi de nombreux mécanismes envisageables, on peut mentionner la production et la sécrétion de neuromodulateurs (ou de leurs précurseurs) par le parasite, qui interfèrent directement avec le système nerveux de son hôte (Perrot-Minnot & Cézilly, 2013). Les neuromodulateurs sont des molécules, telles que la dopa-

mine, la sérotonine et l'histamine, qui modulent l'activité de populations de neurones. Ce qu'on sait déjà, c'est que l'infection par les espèces *P. tereticollis* et *P. laevis* est associée à une augmentation de la sérotonine dans le cerveau des gammares, bien que le mécanisme précis conduisant à cette augmentation soit encore inconnu (Tain et al., 2006). La concentration en sérotonine chez ces gammares est d'ailleurs positivement corrélée à l'intensité de leur attraction pour la lumière - les individus sains préférant normalement l'obscurité, ce qui est en général synonyme de refuge à l'abri du regard de leurs prédateurs. De plus, l'injection de sérotonine chez les gammares déclenche des comportements similaires à ceux provoqués par l'infection par *P. tereticollis* ou *P. laevis* (Perrot-Minnot et al., 2014). Chez les invertébrés tout comme chez les humains et les autres vertébrés, la sérotonine est impliquée dans de nombreux processus cognitifs et comportementaux, notamment ceux associés à la peur, à l'anxiété et à l'apprentissage (Bacqué-Cazenave et al., 2020). La première hypothèse que nous avons donc posée est que les parasites acanthocéphales, par le biais de mécanismes liés à la production ou à la dégradation de la sérotonine, ne manipule pas seulement la peur des prédateurs chez les gammares (Perrot-Minnot et al., 2007), mais diminue aussi leur niveau d'anxiété général.

Comment peut-on parler de peur et d'anxiété chez des animaux qui ne peuvent pas nous communiquer leurs émotions, ni même leur possibilité d'en ressentir ? La définition d'une émotion en tant que « état du système nerveux central qui donne lieu à des réponses physiologiques, comportementales et cognitives » (Anderson & Adolphs, 2014) n'implique pas que l'organisme soit « conscient » de son état émotionnel. De plus, ses composantes sont mesurables. Dans ce contexte, l'anxiété est définie comme une émotion qui répond à l'incertitude liée à une potentielle future menace (incertitude quant à sa temporalité, sa nature ou

“Comme on observe que la réponse comportementale des gammares à une odeur de poisson (stimulus indiquant une menace de prédation) est inversée par l'infection (Perrot-Minnot et al., 2007), notre supposition est que le parasite réduit la peur chez son hôte. Mais est-ce que cet effet est généralisable à l'état anxieux ?”

même son existence), ce qui la distingue de la peur, qui elle répond à un stimulus indiquant une menace (Perry & Baciadonna, 2017). Comme on observe que la réponse comportementale des gammares à une odeur de poisson (stimulus indiquant une menace de prédation) est inversée par l'infection (Perrot-Minnot et al., 2007), notre supposition est que le parasite réduit la peur chez son hôte. Mais est-ce que cet effet est généralisable à l'état anxieux ? Ces deux états émotionnels étant caractérisés par des processus neurophysiologiques partiellement différents, répondre à la question de l'effet des parasites acanthocéphales sur l'anxiété permettrait aussi de cibler plus précisément les investigations à mener sur le plan mécanistique.

La deuxième hypothèse de ce projet visait à évaluer l'effet du parasite *P. tereticollis* sur les capacités d'apprentissage de son hôte amphipode. Certains comportements anti-prédateurs, absents chez les gammares infectés, pourraient être appris. En effet, bien que certains signaux déclenchent chez les proies une réaction de peur innée, de nouveaux signaux peuvent être associés à une menace de prédation de manière acquise. Certains animaux aquatiques, par exemple, peuvent apprendre à associer des signaux olfactifs d'alarme produits par des congénères en situation de détresse, provenant d'individus blessés ou même d'individus digérés, à une nouvelle odeur, celle-ci devenant indicatrice d'un danger de prédation (Chivers et al., 1996 ; Ferrari et al., 2008 ; Hazlett, 2003 ; Lucon-Xiccato et al., 2020 ; Mirza et al., 2006 ; Zhao et al., 2006). D'autres parasites sont associés à une altération des capacités cognitives de leur hôte, et en particulier leur capacité à apprendre (Fernando et al., 2010 ; Gómez-Moracho et al., 2017 ; Sternberg et al., 1997), mais cela n'a pas encore été démontré chez les parasites acanthocéphales.

Pour vérifier l'effet d'un parasite acanthocéphale sur 1) l'anxiété et 2) la capacité d'apprentissage de leur hôte intermédiaire, nous avons mis en place deux expériences de comportement. Dans la première, nous avons utilisé des impulsions électriques pour provoquer un stress chez les gammares (de manière chronique et aiguë) et tester si ce stress augmente le temps qu'ils passent abrités, en fonction de leur état infectieux. Les impulsions électriques ont été utilisées comme source de stress chez d'autres crustacés

(Fossat et al., 2014, Magee and Elwood 2013). Dans la deuxième expérience, nous avons conditionné des gammares à associer une odeur de fleur d'oranger (stimulus conditionnel) à un stimulus appétitif (larve de chironome, nourriture appréciée par les gammares) ou à un stimulus aversif (nuoc mam, que les gammares fuient quand ils y sont confrontés, peut-être à cause de son odeur de poisson ou de sa teneur en sel). Après plusieurs jours de conditionnement, nous avons testé si les gammares avaient acquis une attraction ou une aversion pour l'odeur de fleur d'oranger.

Matériels et méthodes

Expérience 1 : manipulation du niveau d'anxiété par traitements aigu et chronique de chocs électriques

Pour cette expérience, des groupes de 15 à 20 gammares – *Gammarus fossarum* pêchés en Bourgogne – ont été séparés par traitements et en fonction de la présence ou non de cystacanthos. Cystacanthos est le nom donné au stade mature des larves d'acanthocéphales, qui est transmissible aux poissons et affecte les comportements anti-prédateurs des gammares (le stade précédent s'appelle acanthelle et produit l'effet inverse de rendre les gammares encore plus prudents ; Dianne et al., 2011). Un caillou et une demi-soucoupe en terre cuite servaient de refuge aux gammares et ils pouvaient se nourrir d'une feuille d'orme.

L'exposition aux chocs électriques a été réalisée à l'aide d'un dispositif composé de boîtiers rectangulaires en polymère (impression 3D) contenant deux électrodes connectées à un module de contrôle électronique (Perrot-Minnot et al., 2021). Les groupes de gammares soumis au traitement de « stress chronique » étaient placés dans l'appareil une fois par jour pendant six jours à des heures variables. L'appareil délivrait un programme consistant en dix impulsions de deux secondes à 9 V administrées à une minute d'intervalle. Le traitement chronique prenait fin la veille des tests d'utilisation du refuge. Le septième jour de l'expérience, les gammares soumis au traitement de « stress aigu » étaient placés dans les boîtiers du dispositif de chocs électriques et exposés à la même session de chocs électriques. Cinq minutes après la fin du traitement aigu, nous avons commencé à noter la position des gammares toutes les trente secondes pendant dix

minutes. La somme des observations pendant lesquelles chaque gammare était à l'intérieur du refuge (c'est-à-dire caché sous la demi-soucoupe en terre cuite) représente son score d'anxiété (de 0 à 20). Les gammares témoins et ceux soumis seulement au traitement chronique (donc n'ayant pas reçu une session de chocs électriques juste avant le test) étaient testés en même temps que ceux soumis au traitement aigu.

Cette expérience a été répétée avec un traitement plus intense : la session de chocs électrique du traitement chronique consistait en vingt impulsions (une toutes les trente secondes) les trois premiers jours, puis de dix impulsions à 15V les trois jours suivants. Le traitement aigu consistait en dix impulsions de 15V.

Expérience 2 : apprentissage associatif olfactif appétitif et aversif

Les gammares étaient logés individuellement dans de petits récipients en verre (diamètre 6 cm) dans 20 ml d'eau, avec un caillou sous lequel se cacher, 24 h avant la première session d'entraînement. Une session d'entraînement consistait en une injection de 4 ml d'eau de fleur d'oranger (4,5 % ; stimulus conditionnel) dans le récipient, immédiatement suivie d'une larve de chironome morte (stimulus inconditionnel, SI) placée devant leurs pièces buccales. Les gammares pouvaient se nourrir de cette larve pendant

30 minutes dans l'eau aromatisée. Ensuite, nous vidions l'eau et les restes de chironomes tout en conservant les gammares et les cailloux à l'intérieur, rincions le récipient et ajoutions 20 ml d'eau. Les gammares étaient soumis à deux séances d'entraînement par jour, une le matin et une l'après-midi. Ils étaient conditionnés pendant quatre jours, suivis de deux jours de pause, puis de trois jours supplémentaires de conditionnement avant les tests de choix le dixième jour. Les témoins étaient exposés aux stimuli conditionnels et inconditionnels de manière dissociée : soit ils recevaient des larves de chironomes une heure après le rinçage de l'eau de fleur d'oranger, soit ils recevaient le traitement à l'eau d'oranger une heure après le retrait des larves de chironomes. Ces larves de chironomes étaient leur seule source d'alimentation, pour augmenter leur motivation à s'en saisir.

D'autres gammares étaient maintenus dans les mêmes conditions et étaient entraînés le même nombre de fois mais recevaient 4 ml d'eau de fleur d'oranger, suivis de 4 ml de solution de nuoc mam (12,5 %) dix secondes plus tard. Les témoins ont reçu de l'eau au lieu de la solution de nuoc mam. Pour tester si les gammares avaient acquis une attraction ou une aversion pour l'odeur de fleur d'oranger à la suite de son association avec un stimulus appétitif (la larve de chironome) ou aversif (le nuoc mam), nous avons

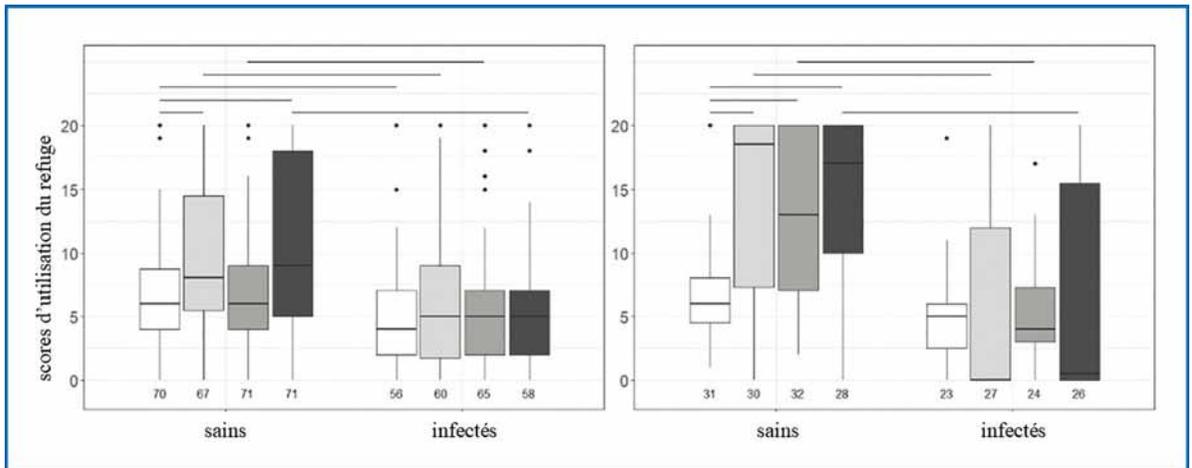


Figure 1 : Score d'utilisation du refuge dans les expériences de stress chronique et aigu à basse (gauche) et haute (droite) intensité. Blanc : témoins ; gris clair : stress aigu ; gris moyen : stress chronique ; gris foncé : traitement combiné de stress aigu et chronique. Les nombres sous les boîtes représentent le nombre de gammares par groupe. Les barres horizontales connectent les traitements qui ont résulté en des scores significativement différents selon des tests de Dunn avec correction de Benjamini-Hochberg pour les comparaisons multiples.

utilisé un récipient en plastique de $17,2 \times 4,3 \times 1$ cm divisé en 6 zones. Le gammare était placé dans la partie centrale dans un anneau de 3 cm de diamètre pour une minute d'acclimatation. Ensuite, un morceau d'éponge était trempé dans l'eau et placé dans la zone 1 ou 6 avec un boulon posé dessus pour le maintenir en place, et un autre morceau d'éponge était trempé dans de l'eau de fleur d'oranger et placé dans la zone opposée (6 ou 1). Ensuite, l'anneau central était enlevé et la position du gammare suivie et enregistrée à l'aide du logiciel BORIS pendant trois minutes, à la suite de quoi les gammares étaient disséqués pour déterminer leur statut infectieux.

Résultats et discussion

Effet du parasite sur un comportement de type anxieux

Lors de la première expérience, les gammares sains qui ont subi le traitement de stress aigu

(seul ou combiné au traitement chronique) ont passé plus de temps sous leur refuge que les gammares témoins n'ayant reçu aucun choc électrique (**Figure 1**). Les gammares n'ayant reçu que le traitement chronique ont passé plus de temps sous le refuge que les témoins, mais seulement dans l'expérience à haute intensité ($20 \times 9V/10 \times 15V$). Les gammares infectés ont obtenu des scores plus bas que les gammares sains, et aucun des traitements n'a eu d'effet sur leur temps passé sous le refuge.

Nous concluons donc qu'en effet, le parasite *P. tereticollis* diminue les comportements de type anxieux chez le gammare *G. fossarum*. Il reste à déterminer à quelle étape du processus - traitement de l'information, prise de décision, réaction comportementale - le parasite intervient. Il nous semble exclu que le parasite empêche la nociception des gammares, puisque ceux-ci s'agitaient (*tail-flick*, un réflexe utilisé comme indicateur de

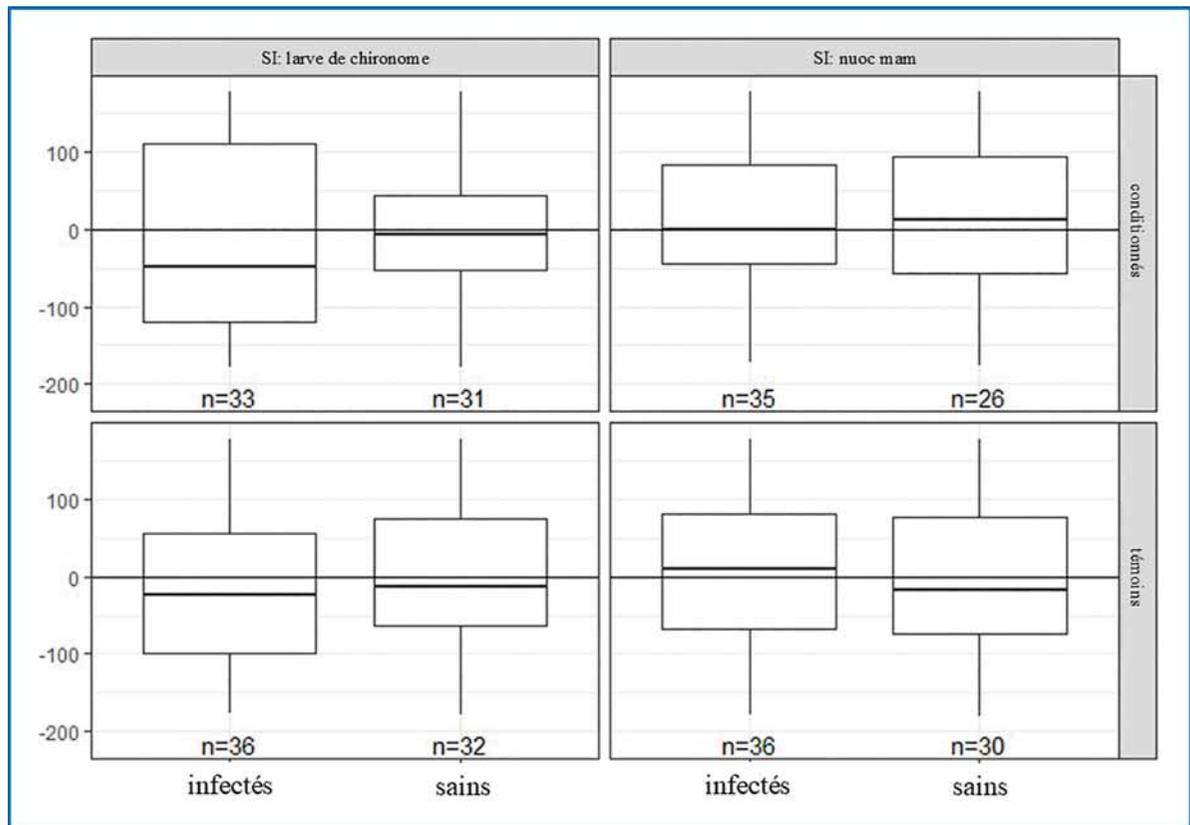


Figure 2 : Différence entre le temps passé dans la zone contenant l'éponge imbibée de fleur d'oranger et le temps passé de l'autre côté du dispositif en secondes. Les valeurs positives indiquent que le gammare a passé plus de temps du côté odorant. Les chiffres sous les boîtes indiquent le nombre d'individus par groupe.

nociception) lors des impulsions électriques. Afin de déterminer les mécanismes en jeu, il faudra combiner ce type d'observations comportementales à des analyses des molécules secrétées par le parasite et leurs interactions avec le système nerveux de l'hôte. Nous discutons de ces résultats plus en détails dans Cozzarolo & Perrot-Minnot (2022).

Effet du parasite sur l'apprentissage

Dans cette seconde expérience, les gammares ne semblent pas avoir appris à associer le stimulus conditionnel de fleur d'oranger à un stimulus appétitif ou aversif (**Figure 2**). Il est possible que le protocole de conditionnement que nous avons utilisé soit inadapté. Si la période de conditionnement était trop longue, les gammares ont peut-être fini par se désensibiliser de l'odeur de fleur d'oranger. De plus, les stimuli inconditionnels n'étaient peut-être pas assez forts pour induire une motivation à apprendre chez les gammares. Dans le cas du nuoc mam, il n'est pas impossible qu'il ait endommagé les récepteurs olfactifs ou le système nerveux d'une manière qui inhiberait la perception des autres odeurs.

Le dispositif de test pourrait aussi être inadapté : s'il est trop petit notamment, l'odeur de fleur d'oranger peut se répandre rapidement dans tout le récipient. Nous avons fait quelques tests visuels préalables avec du colorant à la place de la fleur d'oranger pour vérifier que la diffusion à partir du carré d'éponge ne se répande pas jusqu'à l'autre côté du dispositif pendant les trois minutes que durent le test, mais nous ne pouvions pas utiliser de colorant lors des tests avec les gammares.

Les gammares sont capables d'apprendre, car une expérience pilote utilisant des chocs électriques comme stimulus inconditionnel aversif et un olfactomètre en Y comme dispositif de test de choix a montré qu'ils avaient acquis une aversion pour la fleur d'oranger. L'expérience présentée ici sera répétée en utilisant un dispositif de choix plus performant : un banc d'olfactomètres en Y à détection automatique est en cours d'élaboration et permettra d'effectuer en beaucoup moins de temps et en simultané plusieurs tests pour optimiser le protocole de conditionnement associatif des gammares.

Conclusion

Notre première expérience montre que l'effet des cystacanthes de *P. tereticollis* sur la peur des prédateurs de leurs hôtes gammares se généra-

lise à la réponse de type anxieux provoquée par une source de stress de nature non-écologique. Dans le cadre de l'étude des mécanismes qui permettent la manipulation du comportement des hôtes par les parasites, ces résultats nous incitent à nous concentrer sur des voies générales de neuromodulation plutôt que des mécanismes plus spécifiques. Finalement, étant donné que les états émotionnels des animaux, en particulier la peur et l'anxiété, modulent leurs capacités d'apprentissage (Gibelli et al 2019, Ohl et al 2002), il serait pertinent de continuer à explorer cette piste.

Remerciements

Je remercie chaleureusement Prof. Marie-Jeanne Perrot-Minnot pour sa supervision et sa collaboration à toutes les étapes de ce projet. Pour leur participation à la pêche et à l'entretien des gammares, ainsi que leur assistance lors des expériences, je remercie aussi Aude Balourdet, Sébastien Motreuil, Jean-Emmanuel Rollin, Charlène Develay, Baptiste Fleurot, Sabina Kozik, Léo Chassy, Alban Folgado, Josuah Essel, ainsi que Vannina Giacomoni, qui nous a malheureusement quittés. Finalement, mes remerciements vont aussi à la Fondation Fyssen qui a rendu ce projet possible en finançant mon salaire.

Bibliographie

- Anderson, D. J., & Adolphs, R. (2014). A framework for studying emotions across species. *Cell*, 157(1), 187-200.
- Bacqué-Cazenave, J., Bharatiya, R., Barrière, G., Delbecq, J. P., Bouguiyou, N., Giovanni, G. D., Cattaert, D., & Deurwaerdère, P. D. (2020). Serotonin in animal cognition and behavior. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(5), 1-23.
- Chivers, D. P., Wisenden, B. D., Jan, R., & Smith, F. (1996). Damsel fly larvae learn to recognize predators from chemical cues in the predator's diet. *Anim. Behav.*, 52, 315-320.
- Cozzarolo, C. S., & Perrot-Minnot, M. J. (2022). Infection with an acanthocephalan helminth reduces anxiety-like behaviour in crustacean host. *Scientific Reports*, 12, 21649.
- Dianne, L., Perrot-Minnot, M. J., Bauer, A., Gaillard, M., Léger, E., & Rigaud, T. (2011). Protection first then facilitation : A manipulative parasite modulates the vulnerability to predation

of its intermediate host according to its own developmental stage. *Evolution*, 65(9), 2692–2698.

- Fayard, M., Dechaume-Moncharmont, F. X., Wattier, R., & Perrot-Minnot, M. J. (2020). Magnitude and direction of parasite-induced phenotypic alterations : A meta-analysis in acanthocephalans. *Biological Reviews*, 95(5), 1233–1251.

- Fernando, S. D., Rodrigo, C., & Rajapakse, S. (2010). The « hidden » burden of malaria : Cognitive impairment following infection. *Malaria Journal*, 9(1), 366.

- Ferrari, M. C. O., Messier, F., & Chivers, D. P. (2008). Threat-sensitive learning of predators by larval mosquitoes *Culex restuans*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(7), 1079–1083.

- Fossat, P., Bacqué-Cazenave, J., de Deurwaerdère, P., Delbecq, J. P. & Cattaert, D. (2014). Anxiety-like behavior in crayfish is controlled by serotonin. *Science* 1979(344), 1293–1297.

- Fredensborg, B. L., & Longoria, A. N. (2012). Increased surfacing behavior in longnose killifish infected by brain-encysting trematode. *Journal of Parasitology*, 98(5), 899–903.

- Gibelli, J., Aubin-Horth, N., & Dubois, F. (2019). Individual differences in anxiety are related to differences in learning performance and cognitive style. *Animal behaviour*, 157, 121–128.

- Gómez-Moracho, T., Heeb, P., & Lihoreau, M. (2017). Effects of parasites and pathogens on bee cognition. *Ecological Entomology*, 42(S1), 51–64.

- Hazlett, B. A. (2003). Predator Recognition and Learned Irrelevance in the Crayfish *Orconectes virilis*. *Ethology*, 109, 765–780.

- Hindi Attar, C., Finckh, B., & Büchel, C. (2012). The influence of serotonin on fear learning.

- Lafferty, K. D., & Morris, A. K. (1996). Altered Behavior of Parasitized Killifish Increases Susceptibility to Predation by Bird Final Hosts. *Ecology*, 77(5), 1390–1397.

- Lagrue, C., Kaldonski, N., Perrot-Minnot, M. J., Motreuil, S., & Bollache, L. (2007). Modification of hosts' behavior by a parasite : Field evidence for adaptive manipulation. *Ecology*, 88(11), 2839–2847.

- Lucon-Xiccato, T., Di Mauro, G., Bisazza, A., & Bertolucci, C. (2020). Alarm cue-mediated res-

ponse and learning in zebrafish larvae. *Behavioural Brain Research*, 380, 112446.

- Luong, L. T., Hudson, P. J., & Braithwaite, V. A. (2011). Parasite-induced Changes in the Anti-predator Behavior of a Cricket Intermediate Host. *Ethology*, 117(11), 1019–1026.

- Magee, B. & Elwood, R. W. (2013) Shock avoidance by discrimination learning in the shore crab (*Carcinus maenas*) is consistent with a key criterion for pain. *J. Exp. Biol.* 216, 353–358

- Mirza, R. S., Ferrari, M. C. O., Kieser, J. M., & Chivers, D. P. (2006). Responses of American toad tadpoles to predation cues : Behavioural response thresholds, threat-sensitivity and acquired predation recognition. *Behaviour*, 143(7), 877–889.

- Ohl, F., Roedel, A., Storch, C., Holsboer, F., & Landgraf, R. (2002). Cognitive performance in rats differing in their inborn anxiety. *Behavioral neuroscience*, 116(3), 464.

- Perrot-Minnot, M. J., Banchetry, L., & Cézilly, F. (2017). Anxiety-like behaviour increases safety from fish predation in an amphipod crustacea. *Royal Society Open Science*, 4(12).

- Perrot-Minnot, M. J., & Cézilly, F. (2013). Investigating candidate neuromodulatory systems underlying parasitic manipulation : Concepts, limitations and prospects. *Journal of Experimental Biology*, 216(1), 134–141.

- Perrot-Minnot, M. J., Kaldonski, N., & Cézilly, F. (2007). Increased susceptibility to predation and altered anti-predator behaviour in an acanthocephalan-infected amphipod. *International Journal for Parasitology*, 37(6), 645–651.

- Perrot-Minnot, M. J., Sanchez-Thirion, K., & Cézilly, F. (2014). Multidimensionality in host manipulation mimicked by serotonin injection. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 281(1796).

- Perrot-Minnot, M.-J., Balourdet, A., & Musset, O. (2021). Optimization of anesthetic procedure in crustaceans : Evidence for sedative and analgesic-like effect of MS-222 using a semi-automated device for exposure to noxious stimulus. *Aquatic Toxicology*, 240, 105981.

- Perry, C. J., & Baciadonna, L. (2017). Studying emotion in invertebrates : What has been done, what can be measured and what they

can provide. *Journal of Experimental Biology*, 220(21), 3856-3868.

- Poulin, R., & Maure, F. (2015). Host manipulation by parasites : A look back before moving forward. *Trends in Parasitology*, 31(11), 563-570.

- Sternberg, R. J., Powell, C., McGrane, P., & Grantham-McGregor, S. (1997). Effects of a parasitic infection on cognitive functioning. *Journal of Experimental Psychology : Applied*, 3(1), 67-76.

- Tain, L., Perrot-Minnot, M. J., & Cézilly, F. (2006). Altered host behaviour and brain serotonergic activity caused by acanthocephalans : Evidence for specificity. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 273(1605), 3039-3045.

Introduction

Many parasites induce behavioral changes in their hosts. This phenomenon is often observed in trophically transmitted parasites, i.e. those that are transmitted to new hosts by being consumed with their current host: the latter's behavior seems likely to increase the probability of being eaten by a predator, which is advantageous for the parasite (Fredensborg & Longoria, 2012; Lafferty & Morris, 1996; Lagrue et al., 2007; Luong et al., 2011). Acanthocephalan parasites are a good example: to move from the larval stage to the adult stage and reproduce, thorny-headed worms must move from an arthropod host (insect, myriapod, or crustacean) to a vertebrate host. The life cycle of the species *Pomphorhynchus tereticollis*, for example, includes a host of the genus *Gammarus* (small amphipod crustaceans) - categorized as an «intermediate host» - then a fish - the «definitive host» since it is in its intestines that the parasite can reproduce and thus complete its life cycle. This species, like many other acanthocephalan worms, alters the behavior of gammarids so that they become less prudent (Fayard et al., 2020). In fact, unlike their healthy conspecifics, gammarids infected with *P. tereticollis* spend more time in open water than hiding under rocks and vegetation on the river bed; they are generally more attracted to light; and, instead of seeking refuge when exposed to a fish odor, they tend to swim towards it, while their healthy conspecifics avoid it (Dianne et al., 2011; Perrot-Minnot et al., 2007).

This recklessness on the part of the amphipod increases the risk of being caught by a fish and, consequently, the parasite's chances of reaching sexual maturity and reproducing with other worms in the fish's intestines. It has been shown that the proportion of infected gammarids found in the digestive system of bullheads in Burgundy was ten times greater than the proportion of infected gammarids in the population: this means that they are disproportionately more consumed than their healthy counterparts (Perrot-Minnot et al., 2007).

Since these behavioral changes greatly increase the parasite's likelihood of producing offspring, we may wonder whether they result from characteristics that have been naturally selected in its genome. Among the many possible mechanisms, we can mention the production and secretion of neuromodulators (or their precursors) by the parasite, which interfere directly with its host's nervous system (Perrot-Minnot & Cézilly, 2013). Neuromodulators are molecules, such as dopamine, serotonin, and histamine, that modulate the activity of populations of neurons. What is already known is that infection with *P. tereticollis* and *P. laevis* species is associated with an increase in serotonin in the gammarid brain, although the precise mechanism leading to this increase is still unknown (Tain et al., 2006). Serotonin concentration in these gammarids is positively correlated with the intensity of their attraction to light - healthy individuals normally prefer darkness, which is usually synonymous with refuge from predators. Furthermore, serotonin injection in gammarids triggers behaviors similar to those caused by infection with *P. tereticollis* or *P. laevis* (Perrot-Minnot et al., 2014). In invertebrates, as in humans and other vertebrates, serotonin is involved in numerous cognitive and behavioral processes, including those associated with fear, anxiety, and learning (Bacqué-Cazenave et al., 2020). Our first hypothesis was therefore that acanthocephalan parasites, through mechanisms linked to the production or degradation of serotonin, not only manipulate fear of predators in gammarids (Perrot-Minnot et al., 2007) but also reduce their general anxiety level.

How can we talk about fear and anxiety in animals that cannot communicate their emotions to us? The definition of an emotion as «a state of

the central nervous system that gives rise to physiological, behavioral, and cognitive responses» (Anderson & Adolphs, 2014) does not imply that the organism is «conscious» of its emotional state. Moreover, its components are measurable. In this context, anxiety is defined as an emotion that responds to uncertainty linked to a potential future threat (uncertainty as to its temporality, nature, or existence), which distinguishes it from fear, which responds to a stimulus indicating a threat (Perry & Baciadonna, 2017). As the behavioral response of gammarids to a fish odor (a stimulus indicating a predatory threat) is observed to be reversed by infection (Perrot-Minnot et al., 2007), we assume that the parasite reduces fear in its host. But can this effect be generalized to the anxiety state? As these two emotional states are characterized by partially different neurophysiological processes, answering the question of the impact of acanthocephalan parasites on anxiety would also enable us to target more precisely the investigations to be carried out on a mechanistic level.

The second hypothesis of this project was to evaluate the effect of the parasite *P. tereticollis* on the learning abilities of its amphipod host. Some anti-predator behaviors, absent in infected gammarids, could be learned. Indeed, while some signals trigger an innate fear response in prey, new signals can be associated with a predatory threat in an acquired way. Some aquatic animals, for example, can learn to associate olfactory alarm signals produced by conspecifics in distress, from injured or even digested individuals, with a new odor, the latter becoming indicative of predation danger (Chivers et al., 1996; Ferrari et al., 2008; Hazlett, 2003; Lucon-Xiccato et al., 2020; Mirza et al., 2006; Zhao et al., 2006). Other parasites are associated with impairment of their host's cognitive abilities, and in particular their ability to learn (Fernando et al., 2010; Gómez-Moracho et al., 2017; Sternberg et al., 1997), but this has not yet been demonstrated with acanthocephalan parasites.

“As the behavioral response of gammarids to a fish odor (a stimulus indicating a predatory threat) is observed to be reversed by infection (Perrot-Minnot et al., 2007), we assume that the parasite reduces fear in its host. But can this effect be generalized to the anxiety state?”

To test the effect of an acanthocephalan parasite on 1) the anxiety and 2) the learning ability of their intermediate host, we set up two behavioral experiments. In the first, we used electrical impulses to induce stress in gammarids (chronically and acutely) and test whether this stress increases the time spent sheltering, depending on their infectious state. Electrical impulses

have been used as a source of stress in other crustaceans (Fossat et al., 2014; Magee and Elwood 2013). In the second experiment, we conditioned gammarids to associate an orange blossom odor (conditional stimulus) with an appetitive stimulus (chironomid larva, a food item enjoyed by gammarids) or an aversive stimulus (nuoc mam, which gammarids flee from when confronted with, perhaps because of its fishy odor or salt content). After several days of conditioning, we tested whether the gammarids had acquired an attraction or aversion to the smell of orange blossom.

Materials and methods

Experiment 1: manipulation of anxiety levels by acute and chronic electric shock treatments

For this experiment, groups of 15 to 20 gammarids - *Gammarus fossarum* caught in Burgundy - were separated by treatment and according to the presence or absence of cystacanths. Cystacanths is the name given to the mature stage of acanthocephalan larvae, which is transmissible to fish and affects the anti-predator behavior of gammarids (the previous stage is called acanthella and produces the opposite effect of making gammarids even more cautious; Dianne et al., 2011). A pebble and a terracotta half-saucer served as a refuge for the gammarids, and they could feed on an elm leaf.

Exposure to electric shocks was achieved using a device consisting of rectangular 3D-printed polymer modules containing two electrodes connected to an electronic controller (Perrot-

Minnot et al., 2021). Groups of gammarids undergoing «chronic stress» treatment were placed in the device once a day for six days at varying times. The device delivered a program consisting of ten two-second pulses at 9 V administered at one-minute intervals. The chronic treatment ended the day before the refuge use was tested. On the seventh day of the experiment, gammarids subjected to the «acute stress» treatment were placed in the electric shock device and exposed to the same session of electric shocks. Five minutes after the end of the acute treatment, we began recording the position of the gammarids every thirty seconds for ten minutes. The sum of observations during which each gammarid was inside the refuge (i.e. hidden under the terracotta half-saucer) represents its anxiety score (from 0 to 20). Control gammarids and those subjected only to chronic treatment (i.e. not having received a session of electric shocks just before the test) were tested simultaneously as those subjected to acute treatment.

This experiment was repeated with a more intense treatment: the electric shock session of the chronic treatment consisted of twenty pulses (one every thirty seconds) for the first three days, then ten pulses at 15V for the following three days. The acute treatment consisted of ten 15V pulses.

Experiment 2: olfactory appetitive and aversive associative learning

Gammarids were housed individually in small glass containers (6 cm diameter) in 20 ml of water, with a pebble to hide under, 24 h before the first training session. A training session consisted of an injection of 4 ml orange blossom water (4.5%; conditional stimulus) into the container, immediately followed by a dead chironomid larva (unconditional stimulus, SI) placed in front of their mouthparts. The gammarids could feed on this larva for 30 minutes in the flavored water. We then emptied the water and chironomid remains, keeping the gammarids and pebbles inside, rinsed the container, and added 20 ml of water. The gammarids underwent two training sessions daily, one in the morning and one in the afternoon. They were conditioned for four days, followed by a two-day break, and then a further three days of conditioning before the choice tests on the tenth day. Controls were exposed to conditional and unconditional stimuli in a dissociated manner: either they received chironomid larvae one hour after the orange blossom water was inserted and rinsed, or they received the orange blossom water treatment one hour after the chironomid larvae were removed. These chironomid larvae were their only source of food, to increase their motivation to eat them.

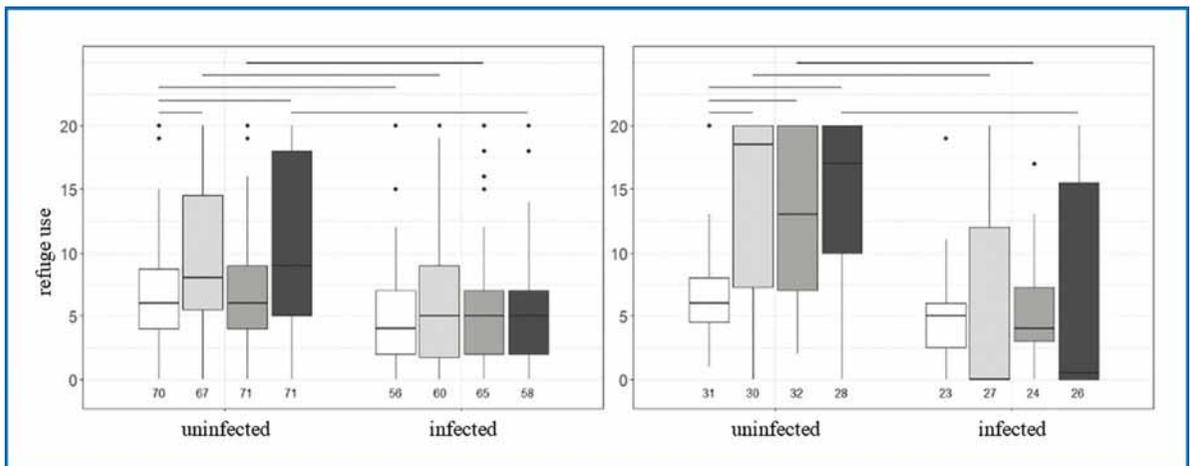


Figure 1: Refuge use scores in chronic and acute stress experiments at low (left) and high (right) intensity. White: controls; light grey: acute stress; medium grey: chronic stress; dark grey: combined acute and chronic stress treatment. The numbers below boxes represent the number of gammarids per group. Horizontal bars connect treatments that resulted in significantly different scores according to Dunn tests with Benjamini-Hochberg correction for multiple comparisons.

Other gammarids were kept under the same conditions and trained the same number of times, but received 4 ml of orange blossom water, followed by 4 ml of nuoc mam solution (12.5%) ten seconds later. Controls received water instead of nuoc mam solution. To test whether gammarids had acquired an attraction or aversion to the smell of orange blossom following its association with an appetitive (chironomid larva) or aversive (nuoc mam) stimulus, we used a $17.2 \times 4.3 \times 1$ cm plastic container divided into 6 zones. The gammarid was placed in the central part in a 3 cm diameter ring for one minute of acclimatization. Next, a piece of sponge was soaked in water and placed in zone 1 or 6 with a bolt placed on top to hold it in place, and another piece of sponge was soaked in orange blossom water and placed in the opposite zone (6 or 1). The central ring was then removed and the position of the gammarid was tracked and recorded using BORIS software for

three minutes, after which the gammarids were dissected to determine their infection status.

Results and discussion

Parasite effect on anxiety-like behavior

In the first experiment, healthy gammarids that had undergone the acute stress treatment (alone or combined with the chronic treatment) spent more time under their shelter than control gammarids that had not received any electric shock (**Figure 1**). Gammarids that received only the chronic treatment spent more time under the refuge than controls, but only in the high-intensity experiment ($20 \times 9V/10 \times 15V$). Infected gammarids scored lower than healthy gammarids, and none of the treatments affected the time spent under the refuge.

We, therefore, conclude that the parasite *P. tereticollis* does indeed reduce anxiety-like behaviors in *G. fossarum*. It remains to be deter-

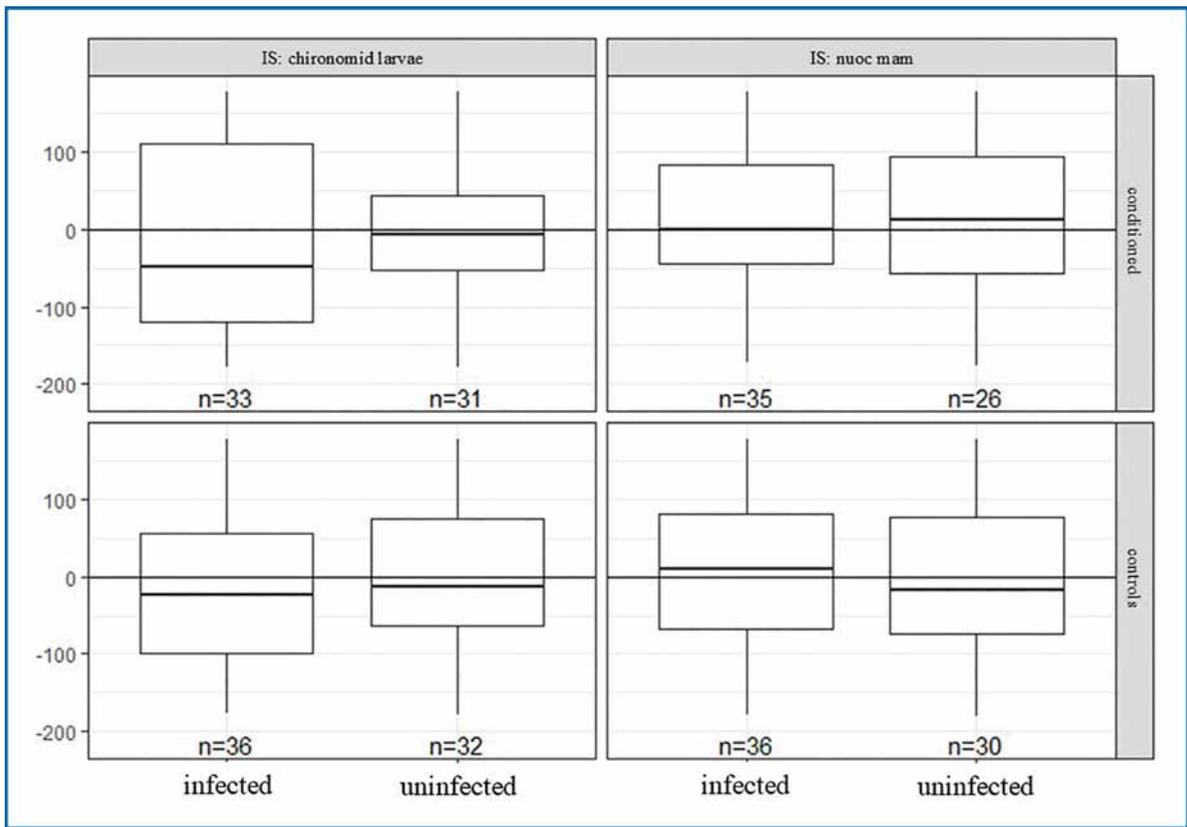


Figure 2: Difference between the time spent in the area containing the sponge soaked in orange blossom and the time spent on the other side of the device in seconds. Positive values indicate that the gammarid spent more time on the scented side. The numbers below the boxes indicate the number of individuals per group.

mined at which stage of the process - information processing, decision-making, behavioral response - the parasite intervenes. We do not believe that the parasite prevents nociception in the gammarids, as they tail-flick (a reflex used as an indicator of nociception) during electrical impulses. To determine the mechanisms involved, it will be necessary to combine this type of behavioral observation with analyses of the molecules secreted by the parasite and their interactions with the host nervous system. We discuss these results in more detail in Cozzarolo & Perrot-Minnot (2022).

Parasite effect on learning

In this second experiment, gammarids did not appear to have learned to associate the conditional orange blossom stimulus with either an appetitive or aversive stimulus (**Figure 2**). It is possible that the conditioning protocol we used was inappropriate. If the conditioning period was too long, gammarids may have eventually become desensitized to the orange blossom odor. In addition, the unconditional stimuli may not have been strong enough to induce learning motivation in the gammarids. In the case of *nuoc mam*, it is not impossible that it damaged olfactory receptors or the nervous system in a way that would inhibit the perception of other odors.

The test device could also be unsuitable: if it is too small the orange blossom odor can spread rapidly throughout the container. We carried out a few visual tests beforehand, using dye instead of orange blossom, to check that the diffusion from the sponge square did not spread to the other side of the device during the three-minute test, but we could not use dye when testing the gammarids.

Gammarids are capable of learning, as a pilot experiment using electric shocks as an uncondi-

tional aversive stimulus and a Y olfactometer as a choice test device showed that they had acquired an aversion to orange blossom. The experiment presented here will be repeated using a more powerful choice-testing device: a series of Y olfactometers with automatic detection is currently being developed, and will enable several tests to be carried out simultaneously in much less time, to optimize the gammarids' associative conditioning protocol.

Conclusion

Our first experiment shows that the effect of *P. tereticollis* cystacanths on their gammarid host's fear of predators generalizes to the anxiety-like response elicited by a source of stress of a non-ecological nature. In studying the mechanisms by which parasites manipulate host behavior, these results encourage us to focus on general neuromodulatory pathways rather than more specific mechanisms. Finally, given that animals' emotional states, particularly fear and anxiety, modulate their learning abilities (Gibelli et al. 2019, Ohl et al. 2002), it would be relevant to continue exploring this avenue.

Acknowledgements

I warmly thank Prof. Marie-Jeanne Perrot-Minnot for her supervision and collaboration at all stages of this project. I would also like to thank Aude Balourdet, Sébastien Motreuil, Jean-Emmanuel Rollin, Charlène Develay, Baptiste Fleurot, Sabina Kozik, Léo Chassy, Alban Folgado, Josuah Essel, as well as the late Vannina Giacomoni, for their participation in the fishing and maintenance of the gammarids, and their assistance during the experiments. Finally, my thanks also go to the Fyssen Foundation, which made this project possible by funding my salary.



Comment les enfants acquièrent-ils le sens des modaux ?

Anouk DIEULEVEUT

Chercheuse Postdoctorale, Université de Genève, Genève, Suisse

Résumé

Les langues humaines ont une propriété fascinante : elles nous permettent de parler de possibilités et de nécessités, c'est-à-dire d'événements et de situations non réels. Les *modaux* sont des mots comme *pouvoir* ou *devoir*, qui sont dédiés à l'expression de ces notions, et qui soulèvent des questions d'acquisition fascinantes. L'objectif des travaux présentés ici est de déterminer quand et comment les enfants apprennent le sens des modaux. Pour répondre à ces deux questions, nous étudions en détail les productions modales de très jeunes enfants ainsi que celles de leurs parents, et combinons des données de corpus et des expériences basées sur le corpus, en utilisant des méthodes identiques en français et en anglais. Nos résultats montrent un « Retard des Nécessités » : les enfants français et anglais maîtrisent très tôt les modaux de possibilité comme *can* et *pouvoir*, mais ils ont des difficultés avec les modaux de nécessité comme *must* et *devoir*, malgré d'importantes différences quantitatives dans le discours parental auquel ils sont exposés.

Mots-clés

Acquisition du langage, apprentissage du sens des mots, modaux, étude de corpus, comparaison français/anglais

How do children acquire the meaning of modals?

Abstract

Human languages have a fascinating property: they allow us to talk about possibilities and necessities, that is of events and situations that are not actual. *Modals* are words like *can* or *must*, that are dedicated to the expression of those notions, and that raise fascinating acquisition issues. The goal of the work presented here is to determine when and how children learn the meaning of modals. To answer those two questions, we study in detail very young children's modal production as well as their parents', and combine corpus data and experiments based on the corpus, using identical methods in French and English. Our results show a "Necessity Gap": both French and English children master possibility modals like *can* and *pouvoir* early, but have difficulties with necessity modals like *must* and *devoir*, despite considerable differences in the parental talk they are exposed to.

Keywords

Language acquisition, word learning, modals, corpus study, French/English comparison

Apprendre le sens des modaux

Les langues humaines ont une propriété fascinante : elles nous permettent d'évoquer des événements et situations qui ne sont pas réels, et ne le deviendront peut-être jamais. Nous pouvons parler de ce que nous ferions si nous gagnions au loto demain, de ce qui se passerait si le soleil cessait de briller, si les humains pouvaient voler, ou si les abeilles venaient à s'éteindre. Certains mots, comme *pouvoir* ou *devoir* en français, ou *can* ou *must* en anglais, sont dédiés spécifiquement à l'expression de cette forme de *déplacement* par rapport à *l'ici et maintenant*. En linguistique, on les appelle *modaux*. **Quand, et comment, les enfants acquièrent-ils le sens des modaux ?** C'est la question qui constitue l'objet des travaux de recherche présentés dans cet article.¹

Imaginez un bébé. L'une de ses tâches, et non des moindres, est d'établir la correspondance entre des mots entendus utilisés par les personnes qui l'entourent, et leurs significations. Établir cette correspondance, entre un signal acoustique et un sens, est un problème très général : il se pose pour n'importe quel mot, *chat*, *chien*, *renard*, *lapin*. Mais les modaux, *pouvoir*, *devoir*, *falloir*, ont un sens particulièrement abstrait. Ils permettent d'introduire des mondes possibles et semblent difficiles à relier à un objet physique concret systématique et régulier (Gleitman et al, 2005). Les modaux constituent donc un véritable défi lorsque l'on prend la place de l'enfant : comment déterminer si *pouvoir* veut dire nécessaire, ou simplement possible ? Comment déterminer si *devoir* veut dire possible, ou a un sens logiquement plus fort, nécessaire ? De quels indices dispose l'enfant, dans son environnement pour établir le sens de mots comme *pouvoir* et *devoir* ? Le premier objectif de nos travaux de recherche est de répondre à cette question. À partir de phrases comme « on sige prendre ce chemin », ou « on fale venir maintenant », **comment déterminer la force des modaux, c'est-à-dire, si *siger/faler* exprime la possibilité ou la nécessité ?**

Notre second objectif est d'établir de manière précise **quand** les enfants maîtrisent vraiment la force des modaux. Cette question peut être abordée à la fois à travers l'étude de leur compréhension, et de celle de leur production d'énoncés modaux.

Dans les travaux sélectionnés ici, nous nous sommes concentrés sur les productions modales, en nous basant sur une combinaison de données de corpus et d'expériences basées sur le corpus, et en comparant de façon systématique le développement langagier d'enfants qui apprennent l'anglais et de ceux qui apprennent le français. Différentes expériences visant à tester la *compréhension* des phrases modales (e.g., Noveck, 2001 ; Ozturk & Papafragou, 2013 ; Leahy & Zalnieriunas, 2022 Cournane et al., accepté) rapportent que des enfants relativement âgés, de 4 à 5 ans, ont tendance à sur-accepter (par rapport aux adultes placés dans la même situation) les phrases exprimant la simple possibilité, comme « Il peut y avoir un ours dans la boîte », dans des situations de nécessité, où il est *certain* qu'il y en a un dans la boîte. La phrase est logiquement vraie, mais les adultes auraient tendance à préférer une phrase plus informative, « Il doit y avoir un ours dans la boîte ». Ces études rapportent également que les enfants ont tendance à accepter les phrases avec des modaux de nécessité, comme « Il doit y avoir un ours dans la boîte », dans des situations qui expriment la simple possibilité, c'est-à-dire où l'emplacement de l'ours est incertain. Ce second résultat est plus surprenant d'un point de vue adulte : en effet, si les modaux de possibilité sont logiquement vrais dans des situations de nécessité, les modaux de nécessité ne sont pas logiquement vrais dans des situations de possibilité. La source de ce comportement non adulte des enfants en compréhension ne fait l'objet d'aucun consensus.

L'étude que nous avons réalisée des premières productions des modaux par les enfants, dès l'âge de 2 ans, et de celle de leurs parents, est une source très riche d'enseignement, et nous a permis d'apporter un éclairage nouveau sur ces résultats. Comme le décrit la suite de cet article, nous avons montré qu'aussi bien en anglais qu'en français, les enfants maîtrisent les modaux de possibilité comme *can* et *pouvoir* très jeunes : ils commencent à les utiliser avant l'âge de 2 ans, les emploient fréquemment, et dans des contextes

¹ Les études présentées ont d'abord été menées en anglais (voir Dieuleveut 2021, Dieuleveut et al. 2022). Grâce au soutien de la Fondation Fyssen, nous avons pu étendre cette recherche au français, en la développant et en l'améliorant.

variés (dans des phrases affirmatives, négatives ou interrogatives). De plus, nous avons montré expérimentalement qu'ils les emploient dans les mêmes situations que les adultes. En revanche, ils ont des difficultés avec les modaux de nécessité comme *devoir* ou *falloir* : ils sont plus âgés quand ils commencent à les utiliser, avec un décalage d'en moyenne quatre mois par rapport aux modaux de possibilité ; ils les utilisent moins fréquemment, et dans des contextes syntaxiques moins variés, et quand ils les emploient, ils ne le font pas à la manière des adultes : nous avons montré grâce à l'étude des contextes conversationnels où ils les utilisent qu'ils ont tendance à les employer dans des situations où des locuteurs adultes utiliseraient des modaux de possibilité.

Comment expliquer ce « *Retard des Nécessités* » ? Une hypothèse extrême serait d'ordre conceptuelle : les enfants, à ce stade de leur développement, ne feraient pas la différence entre les concepts mêmes de nécessité et de possibilité, d'obligation et d'autorisation, de certitude et d'incertitude. Aucun chercheur aujourd'hui ne soutient une idée aussi radicale, mais il n'y a pas pour autant de consensus sur la nature et l'origine des difficultés constatées. Nos travaux permettent de considérer une autre hypothèse explicative. L'hypothèse que nous avons développée est que le problème se situerait non sur le plan conceptuel, mais dans le processus même d'apprentissage du sens des mots : la question de déterminer la correspondance entre le mot et sa signification. En effet, comme mentionné ci-dessus, les modaux posent un problème particulièrement complexe pour l'apprenant : d'une part car ils expriment des notions non concrètes et difficiles à relier à un objet physique avec régularité, et d'autre part car la relation d'implication entre nécessité et possibilité crée un problème logique, parfois appelé *problème du sous-ensemble*, qui se pose plus spécifiquement pour les modaux de nécessité.

Une autre conclusion importante de nos travaux, rendue possible par la comparaison directe entre l'anglais et le français, est que ce « *Retard des Nécessités* » ne provient pas d'un problème de « quantité » d'exposition. En effet, quand on compare les productions modales des parents français et anglais, on trouve que les parents français utilisent plus de modaux de nécessité, alors que les modaux de possibilité sont plus employés par les parents anglais. Pourtant, les enfants ren-

contrent les mêmes difficultés spécifiques aux modaux de nécessité dans les deux langues.

Glossaire

Modaux : les mots comme *must*, *can*, *devoir*, *pouvoir*, etc. sont appelés *modaux*. Ils permettent de parler de possibilités et de nécessités, de *mondes possibles* (Lewis 1975). Les linguistes caractérisent généralement leur signification selon deux dimensions, la *force* et le *type* d'interprétation (*flavor* en anglais). La *force* correspond au fait que le modal caractérise un événement comme possible (par exemple, « je peux venir ») ou nécessaire (par exemple, « je dois travailler »). La *flavor* correspond au type de modalité exprimée : une possibilité/nécessité basée sur des règles, parfois appelée *déontique* (par exemple, « Tu dois te laver les mains »), ou basée sur ce que nous savons, l'information dont nous disposons, appelée *épistémique* (par exemple, « Ira doit être fatigué après le marathon »). La plupart des études de corpus existantes sur l'acquisition des modaux se concentrent sur la dimension des différents types d'interprétation (Papafragou, 1998, Cournane 2020, van Dooren et al. 2022, i.a.). Nos travaux étaient les premiers à se pencher sur l'acquisition de la force chez des enfants en se basant sur des données de production.

Déplacement : la propriété de *déplacement* désigne la capacité du langage humain à évoquer des événements ou objets qui ne sont pas présents dans l'environnement immédiat : des lieux éloignés (déplacement spatial), événements passés ou futurs (déplacement temporel), ou possibilités (déplacement modal). Elle est considérée comme l'un des traits caractéristiques du langage humain définis par le linguiste Charles F. Hockett (1960).

Input : Dans le contexte de l'acquisition du langage, le terme *input* désigne l'ensemble des données linguistiques auxquelles un enfant est exposé.

Problème du sous-ensemble : déterminer la force des modaux soulève ce qu'on appelle un *problème du sous-ensemble* pour les apprenants (Berwick, 1985). Le problème vient de la relation logique d'implication entre la possibilité et la nécessité : de même que « tous les chats sont gris » implique que *certain*s le sont, tout événement *nécessaire* est également *possible*. Autrement dit, les situations de nécessité sont un *sous-ensemble* des situations de possibilité – d'où le

nom du problème. Dans un modèle simplifié de l'apprentissage du sens des mots, un enfant pourrait entretenir deux hypothèses pour un nouveau modal (comme *siger* dans « on sige prendre ce chemin ») : qu'il veut dire possible, ou qu'il veut dire nécessaire. Dans le cas où *siger* veut dire possible, si l'enfant part de la mauvaise hypothèse, son expérience pourra lui permettre de la rectifier : il lui suffit d'entendre *siger* dans des situations de non-nécessité. En revanche dans le cas où *siger* veut dire nécessaire, si l'enfant part de la mauvaise hypothèse que *siger* signifie possible, un problème se pose : aucune situation ne rend la nécessité vraie et la possibilité fausse, et ne lui permettra en principe de se rectifier.

Le problème du sous-ensemble a été discuté pour d'autres cas d'apprentissage des mots. Il se pose dès que deux mots entretiennent des relations d'ensemble/sous-ensemble : par exemple, être un chien implique être un animal, tous implique certains (Xu & Tenenbaum, 2007 ; Piantadosi, 2011 ; Rasin & Aravind, 2021). **Comment résoudre le problème ?** Il existe en fait une solution « logique », proposée dans la littérature théorique : utiliser les phrases négatives (Gualmini & Schwarz, 2009). En entendant les mots comme *devoir*, *chien*, et *tous* (ceux qui ont les sens logiquement plus fort) dans des environnements négatifs (e.g., « ceci n'est pas un chien »), il est possible d'inférer que *chien* ne veut pas dire *animal* : dans le cas où on entend cette phrase utilisée pour désigner un animal qui n'est pas un chien – un chat, par exemple. De même, entendre « tu n'as pas à rester » utilisé dans une situation de non nécessité, peut permettre d'inférer que *avoir à* ne peut pas signifier *possible* : s'il signifiait possible, il ne pourrait pas être employé dans une situation où il est n'est pas interdit de rester. C'est l'une des raisons pour lesquelles dans nos travaux, nous avons étudié en détail l'interaction des modaux avec la négation et la proportion de phrases négatives dans l'input. Nos résultats ont permis de conclure qu'utiliser les phrases négatives n'est pas une solution viable pour résoudre le problème : les cas informatifs (pour *have to* ou *avoir à*) sont extrêmement rares, ce à quoi s'ajoutent des problèmes liés à la portée : il est fréquent que les modaux de nécessité soient interprétés au-dessus de la négation (par exemple, en anglais, *mustn't* et *can't* expriment tous deux l'impossibilité). Mais nos travaux nous ont permis de proposer une solution alternative : nous montrons

que le contexte conversationnel contient des indices informatifs sur la force, potentiellement utilisables par les enfants.

Méthodes

Quand et comment les enfants déterminent-ils que des mots comme *can* ou *pouvoir* expriment la possibilité, alors que des mots comme *must* et *devoir* expriment la nécessité ? Pour répondre à ces questions, nos travaux combinent des données quantitatives, issues d'études de corpus des productions modales de parents et de leurs enfants, en anglais et en français, et des expériences basées sur ces corpus, qui nous permettent d'évaluer de manière plus fine différentes propriétés.

Nous avons employé les mêmes méthodes en anglais et en français.² Pour l'anglais, nos données proviennent du corpus de Manchester (Theakston et al., 2001), qui comprend 12 dyades enfant-mère (6 filles et 6 garçons, âgés de 2 et 3 ans), enregistrées à domicile lors de sessions de jeu, toutes les deux semaines. Pour le français, nous avons utilisé le corpus de Lyon (Demuth & Tremblay, 2008) (5 enfants), et le corpus de Paris (Morgenstern & Parris, 2007) (6 enfants), entre 2 et 5 ans. Ces transcriptions sont accessibles sur CHILDES, une base de données regroupant des corpus dans de nombreuses langues (Mac Whinney 2000). Nous avons extrait tous les énoncés contenant des modaux dans les productions des adultes et des enfants, et les avons codés pour différentes propriétés : force modale, type d'interprétation, sujet syntaxique, temps, présence d'une négation, phrases déclaratives ou interrogatives, etc.

Pourquoi comparer le français et l'anglais ? L'intérêt de comparer ces deux langues est que comme le montre la **figure 1**, chez les parents français, les modaux de nécessité sont bien plus fréquents que les modaux de possibilité, tandis qu'en anglais, nous avons la relation inverse. Cette différence nous permet d'évaluer directement l'impact de la *quantité* d'exposition sur l'acquisition des modaux par les enfants.

² Les travaux sur l'anglais sur lesquels nous nous sommes basés sont rapportés dans Dieuleveut et al., 2019 ; Dieuleveut, 2021, Dieuleveut et al., 2022. Les travaux sur le français sont rapportés dans Dieuleveut, 2023 ; Dieuleveut & Noveck, 2025, Dieuleveut & Noveck, en préparation.

Étude 1 : Etude des productions des parents

Quels modaux les enfants entendent-ils dans leur input ? Résultats quantitatifs

Au total, les énoncés modaux représentent environ 6% du total des énoncés parentaux en anglais, et 4% en français. La **figure 1** résume les productions modales dans les deux langues (**1a** : anglais ; **1b** : français), en spécifiant la fréquence d'occurrence avec des marqueurs de négation (jaune : modaux de possibilité ; rouge : modaux de nécessité ; noir : proportion dans des phrases négatives). On voit que dans l'input anglais, les modaux de nécessité sont plus rares (28% de tous les énoncés modaux, pour 72% de possibilité). En français, on constate le contraire : les modaux de nécessité sont plus fréquents que les modaux de possibilité (62% pour 38% de tous les énoncés modaux). Ainsi, les inputs français et anglais diffèrent dans la fréquence relative des modaux de possibilité et de nécessité : les parents français utilisant plus de modaux de nécessité que les parents anglais. Pourquoi ? Nos analyses montrent que cela est essentiellement lié au fait qu'en français, *falloir*

est très fréquent, tandis qu'en anglais, *can* est extrêmement fréquent : il représente 3,3 % de tous les énoncés des mères, soit deux fois plus que *pouvoir* (1,6 %).

Expérience : Evaluer l'informativité de l'input

Pour évaluer l'informativité du contexte conversationnel concernant la force, nous avons mis en place une variante d'un paradigme connu sous le nom de *Paradigme de simulation humaine* (Gillette et al. 1999). Dans l'expérience, nous présentons à des participants (adultes) des extraits de dialogues entre mère et enfant (à partir d'une liste préalablement extraite aléatoirement des données du corpus), avec dans la dernière phrase du dialogue, un blanc à la place du modal. La **figure 2a** donne un exemple d'un essai. Les participants doivent indiquer le mot qui leur semble le plus naturel en choisissant entre deux options, qui correspondent soit à un modal de possibilité (*can* ; *pouvoir*), soit à un modal de nécessité (*must*, *have to* ; *devoir*, *falloir*). Leur capacité à retrouver le mot d'origine nous fournit une mesure de l'informativité du contexte conversationnel : à quel point est-il

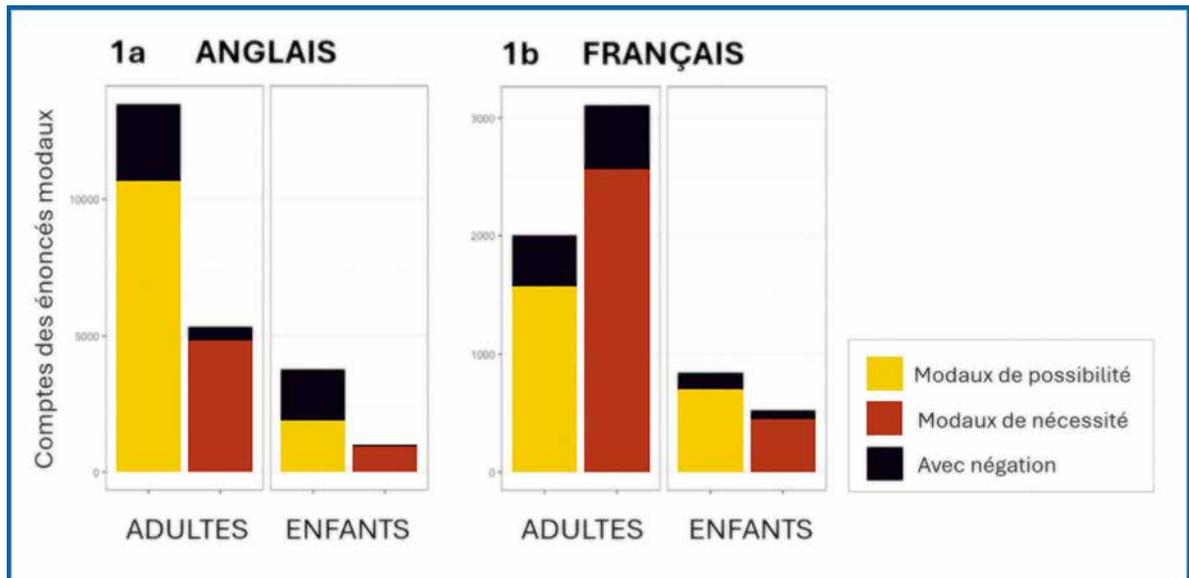


Figure 1 : Différences quantitatives entre l'anglais et le français : compte des modaux de possibilité (jaune) et de nécessité (rouge) avec et sans négation (noir) (**1a** : anglais ; **1b** : français) (anglais : adulte : 18 853 énoncés ; enfant : 4 800 ; français : adulte : 5 114 ; enfant : 1,379). Modaux inclus en anglais : Possibilité : *can*, *could*, *might*, *may*, *able to* ; Nécessité : *must*, *should*, *need*, *have to*, *got to*, *supposed to*, *ought to*, *need to* ; en français : Possibilité : *pouvoir* ; Nécessité : *falloir*, *devoir*, *avoir à*.

1a : Anglais (12 dyades) ; **1b** : Français (11 dyades)

facile de deviner la force du modal simplement à partir de ces extraits de conversation ? Nous comparons les performances en contexte conversationnel à une expérience contrôlée, illustrée par la **figure 2b**, où les mots dits de contenu (comme *good*) sont remplacés par des mots « Jabberwocky » (c'est-à-dire qui ressemblent à la langue mais n'ont aucun sens, comme *gumbly*). Dans cette version de l'expérience, les participants ne disposent donc que de l'information syntaxique pour répondre. Nos résultats montrent que le contexte conversationnel est nécessaire et suffisant pour deviner correctement la force des modaux. Cela signifie que si les enfants apprenants sont sensibles aux mêmes indices que les participants adultes dans l'expérience, ils peuvent les utiliser pour déterminer la force de leurs modaux (plutôt qu'une stratégie basée sur les phrases négatives). Des expériences complémentaires nous ont permis de proposer une hypothèse plus précise sur la nature de ces indices conversationnels : notamment, le caractère désirable/indésirable de l'événement décrit par le complément du modal. Par exemple, les performances sont particulièrement élevées pour les modaux de nécessité dans « il ___ aller à l'hôpital », tandis que les modaux de possibilité sont souvent associés à des événements désirables (« tu ___ aller jouer dehors »).

Étude 2 : Etude des productions des enfants

A partir de quel âge les enfants maîtrisent-ils les modaux ? Résultats quantitatifs

Les énoncés contenant des auxiliaires modaux représentent 2,4 % de tous les énoncés des enfants en anglais, et 1,9 % en français. En français comme en anglais, les enfants commencent à utiliser les modaux de possibilité très jeunes (avant même l'âge de deux ans). Ils les utilisent fréquemment, et de manière dite productive (dans les phrases déclaratives, interrogatives et négatives). Ils commencent à utiliser des modaux de nécessité avec en moyenne, près de 4 mois de décalage : l'âge moyen de la première production de *pouvoir* et *can* est de 1 an et 11 mois, de *falloir* et *have to*, 2 ans et 3 mois, de *devoir* et *must*, 2 ans et 11 mois. Les enfants utilisent également les modaux de nécessité moins fréquemment, et plus rarement dans des phrases interrogatives et négatives. Pour les modaux de possibilité, nous avons constaté une différence intéressante entre anglais et français : les enfants anglais produisent beaucoup plus fréquemment des modaux de possibilité avec négation (51% de leurs modaux de possibilité dans des phrases négatives).

La quantité de modaux produite par les enfants ne nous offre qu'un indice indirect de

Figure 2 : Paradigme expérimental pour évaluer l'informativité de l'input conversationnel
2a : Expérience sur les productions des adultes ; **2b** : Expérience contrôlée 'Jabberwocky'

leur maîtrise. Différents facteurs peuvent contribuer à expliquer les différences entre enfants et adultes dans leurs productions : entre autres, le fait que les enfants soient moins en position de donner des ordres ou d'exprimer la certitude que les adultes, qui pourrait expliquer qu'ils utilisent les modaux de nécessité moins souvent. C'est la raison pour laquelle nous avons développé un nouveau paradigme expérimental qui nous permet d'évaluer leurs productions de manière plus fine, en testant s'ils les emploient dans des contextes conversationnels similaires aux adultes.

Un nouveau paradigme expérimental pour évaluer les productions enfantines

Pour aller plus loin dans nos analyses des productions des enfants, nous avons développé un nouveau paradigme expérimental, également inspiré du *Paradigme de simulation humaine* (précédemment utilisé pour évaluer les productions des parents), avec pour objectif de mesurer si les enfants utilisent leurs modaux dans des contextes conversationnels semblables aux adultes. Dans l'expérience (illustrée par la **figure 3a**), nous présentons, toujours à des participants (adultes), divers extraits de conversations du corpus, et leur demandons de choisir

entre un modal de possibilité et un modal de nécessité lequel leur paraît le plus naturel. La seule différence avec la première expérience est que les phrases ont été produites par les enfants. La capacité des participants à sélectionner le modal de l'enfant nous indique à quel point l'utilisation des modaux par les enfants ressemble à

celle des adultes, autrement dit, si les enfants ont utilisé leurs modaux dans les mêmes contextes que les adultes. Ce nou-

veau paradigme nous permet de tester la production naturelle de très jeunes enfants d'une manière simple et informative. L'avantage est d'avoir accès à des données entièrement spontanées de production (et de réduire l'étrangeté d'une situation expérimentale plus artificielle, si nous avons demandé à des enfants de faire la tâche).

Les résultats de l'expérience sont extrêmement révélateurs et intéressants. Les performances des participants pour les modaux de possibilité utilisés par les enfants sont très élevées, ce qui indique que dans les mêmes contextes, ils choisiraient le même mot. Mais les performances sur les modaux de nécessité sont significativement moins élevées (ce qui se traduit, sur la **figure 4**, par une précision moindre pour les contextes de nécessité, 60 % contre 80 %

“Ce nouveau paradigme nous permet de tester la production naturelle de très jeunes enfants d'une manière simple et informative.”

The figure consists of two side-by-side panels, 3a and 3b, each enclosed in a box. Below each dialogue is a choice task with two buttons labeled 'doit' and 'peut'.

Panel 3a (Original):

ENFANT : ... t'en laisses un petit coup.
 MAMAN : merci.
 ENFANT : voilà.
 MAMAN : merci.
 ENFANT : arrête d'aller là avec le p'tit chevaux
 ENFANT : vous arrêtez d'aller là.
 ENFANT : parce que c'est après.
 ENFANT : qu'on _____ aller après.

Panel 3b (Control):

MAMAN : ... t'en laisses un petit coup.
 ENFANT : merci.
 MAMAN : voilà.
 ENFANT : merci.
 MAMAN : arrête d'aller là avec le p'tit chevaux
 MAMAN : vous arrêtez d'aller là.
 MAMAN : parce que c'est après.
 MAMAN : qu'on _____ aller après.

Figure 3 : Paradigme expérimental pour évaluer les productions des enfants

3a Expérience sur les productions des enfants (énoncé originel de l'enfant)

3b Expérience contrôle avec inversion des rôles (énoncé de l'enfant attribué à sa maman)

pour les contextes de possibilité) : cela montre que les enfants ont tendance à employer les modaux de nécessité (*must, have to, devoir, falloir*) dans des situations où les adultes utiliseraient des modaux de possibilité. En français, nous avons également pu tester les productions d'enfants plus âgés (entre 4 et 5 ans) (les données du corpus sur l'anglais n'incluaient pas ce groupe d'âge), et trouvé que même si les performances augmentent légèrement, même à cet âge, les enfants n'utilisent toujours pas leurs modaux de nécessité de manière parfaitement semblable à celle des adultes.

Comment expliquer ce résultat ? Une hypothèse à considérer est qu'il s'agit d'un artefact de l'expérience : certains participants pourraient s'attendre à ce que des *enfants* utilisent davantage de modaux de possibilité. Pour le contrôler, nous avons (en français) réalisé une autre version de l'expérience, testant les mêmes dialogues, mais inversant les rôles de l'enfant et de la mère (Dieuleveut & Noveck, 2025), manipulation illustrée par le contraste entre les **figures 3a** et **3b**. Cela nous a permis de démontrer que le choix

des participants ne dépend pas de l'âge et du statut du locuteur (enfant/parent), mais bien du contenu des conversations.

Perspectives

Les conclusions à tirer de cette étude approfondie des productions modales des enfants et de leurs parents sont extrêmement intéressantes, et ouvrent des perspectives de recherche intéressantes. En particulier, nos travaux permettent de proposer un éclairage nouveau sur les difficultés signalées par les expériences de compréhension avec des enfants de 4 ans, mentionnées au début (Noveck, 2001 ; Ozturk & Papafragou, 2013 ; Leahy & Zalnieriunas, 2022 ; Cournane et al., accepté). Une hypothèse est que les enfants ont des difficultés à déterminer la signification même des modaux de nécessité, difficultés qui pourraient découler du *problème du sous-ensemble* qu'ils soulèvent. De plus, la comparaison directe et systématique entre français et anglais nous a permis de montrer que ce « retard » pour les modaux de nécessité n'est pas dû à leur faible fréquence dans l'input : il ne s'agit pas d'un problème de « quantité » d'exposition.

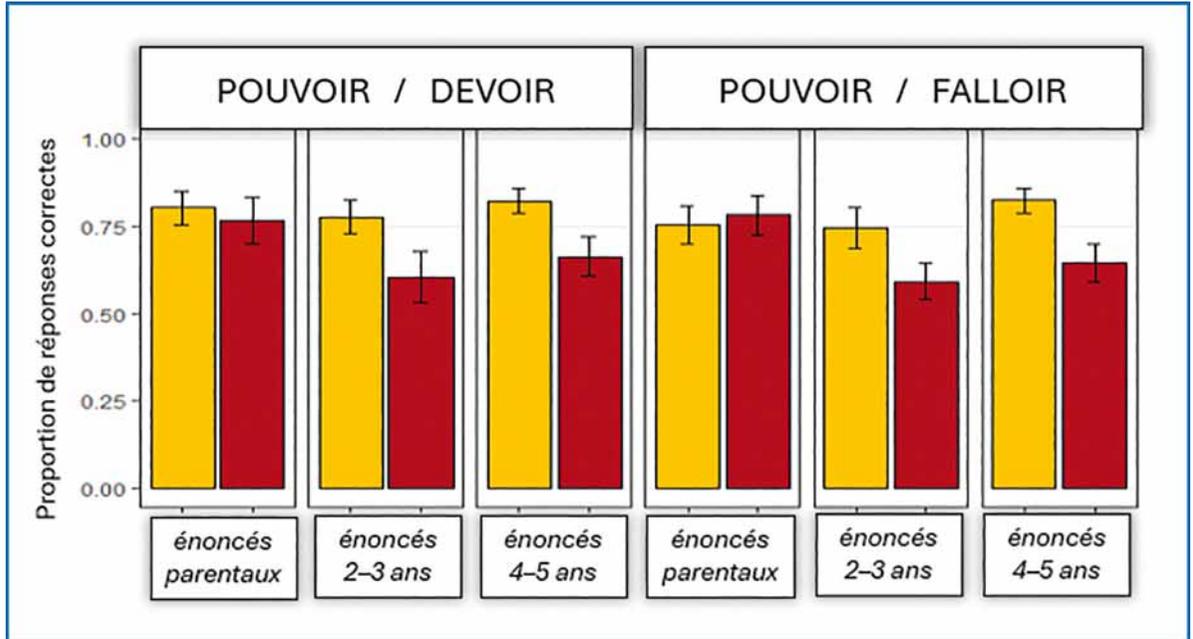


Figure 4 : Performance moyenne lors des expériences « Devinez le modal » sur (i) les productions d'enfants entre 2 et 3 ans, (ii) entre 4 et 5 ans, et (iii) d'adultes. (Les participants aux expériences sont toujours des adultes). Nous avons mis en place plusieurs versions pour tester différents contrastes de modaux (en français : *pouvoir vs devoir* ; *pouvoir vs falloir* ; en anglais : *might vs must, can vs must, can vs have to*). Les résultats pour l'anglais (identiques) sont disponibles dans Dieuleveut et al., 2022.

Ces difficultés avec les modaux de nécessité relèvent-elles d'un problème conceptuel ? Ou bien, les enfants ne sont-ils pas certains de leur sens ? Ou connaissent-ils le concept et leur sens, mais ne savent-ils pas encore dans quels contextes leur utilisation est appropriée ? Ces questions sont ouvertes.

Résumé des principaux résultats

Quand les enfants déterminent-ils la force des modaux ?

- Le « *Retard des Nécessités* » (Dieuleveut 2021) : Il semble y avoir une asymétrie dans la maîtrise des modaux de possibilité et de nécessité, avec un « retard » pour les modaux de nécessité. À l'âge de 2 ans, les enfants utilisent les modaux de possibilité fréquemment, de manière productive et à la manière des adultes. Mais ils utilisent les modaux de nécessité plus tard, moins fréquemment, et dans des contextes différents des adultes. Ce résultat, que nous avons d'abord obtenu pour l'anglais, a ensuite été confirmé en français, malgré la différence de « quantité » d'input.
- Ce résultat pourrait permettre d'expliquer les résultats des expériences comportementales de compréhension qui montrent que des enfants plus âgés, jusqu'à au moins 5 ans, ne traitent pas les modaux de nécessité comme des adultes.

Comment les enfants apprennent-ils la force des modaux ?

- Il est peu probable qu'ils utilisent l'interaction avec la négation.
- Une hypothèse est qu'ils pourraient en revanche utiliser des indices contextuels : par exemple, la désirabilité. Nous montrons que ces indices sont disponibles dans l'input.

Remerciements

Les études sur le français ont été financées grâce au support de la bourse postdoctorale de la Fondation Fyssen et de la Chaire d'Excellence Université de Paris Cité. Les études sur l'anglais avaient été financées grâce au support de NSF grant #BCS-1551628. Je tiens à remercier chaleureusement la Fondation Fyssen pour sa générosité et son soutien, ainsi que mon laboratoire d'accueil à Paris, le *Laboratoire de Linguistique Formelle*. Je remercie également sincèrement mon mentor, Ira Noveck, qui m'a accueillie au sein de son groupe de recherche, le GRISP, et

accompagnée dans ces recherches. Je remercie les différents membres du *Laboratoire de Linguistique Formelle*, notamment son directeur, Olivier Bonami. Je remercie également mes anciennes collaboratrices et amies pour les études sur l'anglais, Valentine Hacquard, Annemarie van Dooren, et Ailís Cournane, et les assistant-es de recherche qui nous ont aidé à différents stades du projet, et enfin, Isabelle Charnavel, Keny Chatain, Dominique Juffin, et Morgan Moyer, dont le soutien, l'intérêt, l'estime et l'enthousiasme ont été (et sont toujours) immensément porteurs et précieux.

Bibliographie

- Acredolo, Curt, and Karen Horobin. « Development of relational reasoning and avoidance of premature closure. » *Developmental Psychology* 23.1 (1987): 13.
- Berwick, Robert C. *The acquisition of syntactic knowledge*. Vol. 16. MIT press, 1985.
- Cournane, Ailís, Chiara Repetti-Ludlow, Anouk Dieuleveut, and Valentine Hacquard. « Against premature closure as an explanation for non-adult possibility comprehension. » *Accepted*.
- Cournane, Ailís. « Revisiting the epistemic gap : Evidence for a grammatical source. » In *Proceedings of the 39th annual BUCLD*. 2015.
- Demuth, Katherine, and Annie Tremblay. « Prosodically-conditioned variability in children's production of French determiners. » *Journal of child language* 35.1 (2008): 99-127.
- Dieuleveut, Anouk, Annemarie van Dooren, Ailís Cournane & Valentine Hacquard. 2019a. Learning modal force : Evidence from children's production and input. In *Proceedings of the 2019 Amsterdam Colloquium*, 111–122.
- Dieuleveut, Anouk, Annemarie van Dooren, Ailís Cournane, and Valentine Hacquard. « Finding the force: How children discern possibility and necessity modals. » *Natural Language Semantics* (2022): 1-42.
- Dieuleveut, Anouk. 2021. *Finding modal force*, PhD dissertation, University of Maryland.
- Dieuleveut, Anouk. 2023. Je peux, ou je dois ? Faudrait savoir ! Acquiring Modal Force: Evidence from French. In *Proceedings of the 47rd Annual to the Boston University Conference on Language Development (BUCLD47)*.

- Gillette, Jane, Henry Gleitman, Lila Gleitman & Anne Lederer. 1999. Human simulations of vocabulary learning. *Cognition* 73(2) : 135–176.
- Gleitman, Lila R., Kimberly Cassidy, Rebecca Nappa, Anna Papafragou & Trueswell, John C. 2005. Hard words. *Language learning and development*, 1(1), 23-64.
- Gualmini, Andrea, and Bernhard Schwarz. « Solving learnability problems in the acquisition of semantics. » *Journal of Semantics* 26, no. 2 (2009): 185-215.
- Hacquard, Valentine. « Modality. » *Language* 86.3 (2010): 739-741.
- Kratzer, Angelika. « What “must” and “can” must and can mean. » *Linguistics and philosophy* 1 (1977): 337-355.
- Larreya, Paul. « L’expression de la modalité en français et en anglais (domaine verbal). » *Revue belge de philologie et d’histoire* 82.3 (2004): 733-762.
- Leahy, Brian, and Eimantas Zalnierunas. « Might and might not : Children’s conceptual development and the acquisition of modal verbs. » In *Semantics and Linguistic Theory*, vol. 31, pp. 426-445. 2022.
- MacWhinney, Brian. The CHILDES project: Tools for analyzing talk, Volume I: Transcription format and programs. Psychology Press, 2014.
- Morgenstern, Aliyah, and Christophe Parisse. « The Paris Corpus. » *Journal of French language studies* 22.1 (2012): 7-12.
- Noveck, Ira A. « When children are more logical than adults : Experimental investigations of scalar implicature. » *Cognition* 78.2 (2001): 165-188.
- Ozturk, Ozge, and Anna Papafragou. « The acquisition of epistemic modality : From semantic meaning to pragmatic interpretation. » *Language Learning and Development* 11.3 (2015): 191-214.
- Papafragou, Anna. 1998. The acquisition of modality : Implications for theories of semantic representation. *Mind & Language* 13(3): 370–399. <https://doi.org/10.1111/1468-0017.00082>.
- Piantadosi, Steven T. 2011. *Learning and the language of thought*, PhD dissertation, MIT.
- Rasin, Ezer & Athulya Aravind. 2020. The nature of the semantic stimulus: The acquisition of every as a case study. *Natural Language Semantics* 29: 339–375.
- Theakston, Anna L., Elena VM Lieven, Julian M. Pine, and Caroline F. Rowland. « The role of performance limitations in the acquisition of verb-argument structure: An alternative account. » *Journal of child language* 28, no. 1 (2001): 127-152.
- van Dooren, Annemarie, Anouk Dieuleveut, Ailís Cournane & Valentine Hacquard. 2022. Figuring out root and epistemic uses of modals: The role of the input. *Journal of Semantics*.
- Xu, Fei & Joshua B. Tenenbaum. 2007. Word learning as Bayesian inference. *Psychological Review* 114(2): 245–272.

Learning the meaning of modals

Human languages have a fascinating property: they allow us to refer to events and situations that are not actual, and may or may not ever become real. We can talk about what we would do if we won the lottery tomorrow, what would happen if the sun stopped shining, if humans could fly, or if bees went extinct. Some words, such as *pouvoir* or *devoir* in French, or *can* or *must* in English, are specifically dedicated to expressing this form of *displacement* from the *here and now*. In linguistics, they are called *modals*. **When and how do children acquire the meaning of modals?** This is the question underlying the research presented in this paper.³

Imagine a baby. One of their tasks, and not the least, is to establish a correspondence between the words they hear used by people around them and their meanings. Establishing this correspondence, between an acoustic signal and a meaning, is a very general problem: it arises for any word, such as *cat*, *dog*, *fox*, *rabbit*. But modals, such as *can*, *must*, *have to*, have particularly abstract meanings. They allow the introduction of possible worlds: linking them to a concrete, systematic and regular physical object hardly seems possible (Gleitman et al., 2005). Modals therefore pose a real challenge when taking the perspective of a child: how can one determine if *can* means necessary or simply possible? How can one deter-

³ The studies were first conducted on English (see Dieuleveut 2021, Dieuleveut et al. 2022). Thanks to the support from the Fyssen Foundation, we have been able to investigate French, building and improving on this work.

mine if *must* means possible, or if it has a logically stronger meaning, necessary? What clues does a child have in their environment to determine the meaning of words like *can* and *must*? The first goal of our research is to answer this question. From sentences like «we *sig* go down this path», or «we *gleeb* come now», how can one determine the *force* of the modals, i.e., whether *siger/faler* expresses possibility or necessity?

Our second goal is to precisely determine when children truly master the force of modals. This question can be approached both through the study of their comprehension and their production of modal utterances.

In the selected works here, we focused on their modal productions, using a combination of corpus data and corpus-based experiments, and systematically comparing the language development of children learning English and of those learning French. Various experiments aimed at testing children's comprehension of modal sentences (e.g., Noveck, 2001; Ozturk & Papafragou, 2013; Leahy & Zalnieriunas, 2022; Cournane et al., accepted) report that relatively old children, aged 4 to 5 years, tend to over-accept (compared to adults in the same situation) sentences expressing simple possibility, such as «There *can* be a bear in the box,» in necessity situations, where it is certain that there is a bear in the box. The sentence is logically true, but adults would tend to prefer a more informative sentence, «There *must* be a bear in the box.» These studies also report that children tend to accept sentences with necessity modals, like «There *must* be a bear in the box,» in situations expressing simple possibility, i.e., where the location of the bear is uncertain. This second result is more surprising from an adult perspective: indeed, while possibility modals are logically true in necessity situations, necessity modals are not logically true in possibility situations. The source of this non-adult behavior in comprehension remains a matter of debate.

The study we conducted on the first modal productions by children, starting at age 2, and those of their parents, is a rich source of insight and has allowed us to shed new light on these findings. As described in the rest of this paper, we show that both in English and in French, children master possibility modals like *can* and *pouvoir* at a very young age: they start using

them before age 2, use them frequently, and in various contexts (in affirmative, negative, or interrogative sentences). Moreover, we experimentally show that they use them in the same situations as adults. In contrast, they have difficulties with necessity modals like *devoir* or *falloir*: they are older when they begin using them, with a delay of about four months compared to possibility modals; they use them less frequently, and in less varied syntactic contexts. When they do use them, they do not do so in the way adults do: through the study of the conversational contexts in which they use them, we show that they tend to employ them in situations where adult speakers would use possibility modals.

How can we explain this «Necessity Gap»? One extreme hypothesis would be conceptual in nature: at this stage of development, children might not yet distinguish between the concepts of necessity and possibility, obligation and permission, certainty and uncertainty. No researcher today supports such a radical idea, but there is no consensus on the nature and origin of the observed difficulties: they remain poorly understood. Our work allows us to consider another explanatory hypothesis. The hypothesis we develop is that the issue does not lie at the conceptual level, but rather in the very process of word meanings learning itself—the challenge of mapping words to their meanings. As mentioned above, modals pose a particularly complex challenge for learners. On the one hand, they express abstract notions, difficult to consistently associate with a concrete physical reference. On the other hand, the entailment relationship between necessity and possibility creates a logical problem, sometimes referred to as the *subset problem*, which arises specifically for necessity modals.

Another important conclusion from our work, made possible by the direct comparison between English and French, is that this «Necessity Gap» does not result from a problem of «quantity» of exposure. Indeed, when comparing the modal productions of French and English parents, we find that French parents use necessity modals more, while English parents use possibility modals more frequently. Nevertheless, children face the same specific difficulties with necessity modals in both languages.

Glossary

Modals: Words like *must*, *can*, *devoir*, *pouvoir*, etc., are called modals. They allow us to talk about possibilities and necessities, possible worlds (Lewis 1975). Linguists generally characterize their meaning according to two dimensions: force and flavor. *Force* refers to whether the modal characterizes an event as possible (e.g., «I can come») or necessary (e.g., «I must work»). *Flavor* refers to the type of modality expressed: a possibility/necessity based on rules, sometimes called *deontic* (e.g., «you must wash your hands»), or based on what we know, the information we have, called *epistemic* (e.g., «Ira must be tired after the marathon»). Most existing corpus studies on the acquisition of modals focus on the flavor dimension (see Papafragou, 1998; Cournane 2020; van Dooren et al. 2022, among others). Our work is the first to examine the acquisition of force in children based on production data.

Displacement: The property of *displacement* refers to the ability of human language to evoke events or objects that are not present in the immediate environment: distant locations (spatial displacement), past or future events (temporal displacement), or possibilities (modal displacement). It is considered one of the hallmarks of human language (Hockett, 1960).

Input: In the context of language acquisition, the term *input* refers to the set of linguistic data to which a child is exposed.

Subset Problem: Determining the force of modals raises what is known as a *subset problem* for learners (Berwick, 1985). The problem arises from the logical implication between possibilities and necessities: just as «all cats are gray» entails that *some* are, every necessary event is also possible. In other words, necessity situations are a subset of possibility situations – thus, the name of the problem. In a simplified model of word meaning acquisition, a child could entertain two hypotheses for a new modal (such as *sig* in «we *sig* take this path»): that it means possible, or that it means necessary. If *sig* means possible, and the child starts with the wrong hypothesis, their experience may allow them to rectify it: they only need to hear *sig* in non-necessity situations. However, if *sig* means necessary, and the child starts with the wrong hypothesis that it means possible, a challenge arises: no situation makes necessity true while making possibility false,

meaning that, in principle, the learner has no direct opportunity to revise their hypothesis.

The **Subset Problem** has been discussed in other cases of word learning. It arises whenever two words have set/subset relationships: for instance, being a *dog* entails being an *animal*, *all* implies *some* (Xu & Tenenbaum, 2007; Piantadosi, 2011; Rasin & Aravind, 2021). **How can this problem be solved?** There is, in fact, a «logical» solution proposed in the theoretical literature: using negative sentences (Gualmini & Schwarz, 2009). By hearing words like *must*, *dog*, and *all* – those with stronger logical meanings – in negative environments (e.g., «this is not a dog»), it is possible to infer that *dog* does not mean *animal*: in the case where this sentence is used to refer to an animal that is not a dog – a cat, for example. Similarly, hearing «you don't have to stay» used in a situation of non-necessity can help infer that *have to* cannot mean possible: if it meant possible, it could not be used in a situation where it is not forbidden to stay. This is one of the reasons why, in our research, we studied in detail the interaction of modals with negation and the proportion of negative sentences in the input. Our results lead us to conclude that using negative sentences is not a viable solution to solve the problem: informative cases are extremely rare, and there are also issues related to scope: it is common for necessity modals to be interpreted above negation (which means that for example, in English, *mustn't* and *can't*, both express impossibility). However, our work led us to propose an alternative solution: we show that the conversational context contains informative cues about force, which children could potentially use.

Methods

When and how do children figure out that words like *can* or *pouvoir* express possibility, while words like *must* and *devoir* express necessity? To answer these questions, our work combines quantitative data from corpus studies of the modal productions of parents and their children, both English and French, and experiments based on these corpora, which allow us to evaluate different properties more precisely.⁴

⁴ The works on English, which we based our research on, are reported in Dieuleveut et al., 2019; Dieuleveut, 2021, Dieuleveut et al., 2022. The works on French are reported in

We employed the same methods for both English and French. For English, our data come from the Manchester corpus (Theakston et al., 2001), which includes 12 mother-child dyads (6 girls and 6 boys, aged 2 and 3 years), recorded at home during play sessions, every two weeks. For French, we used the Lyon corpus (Demuth & Tremblay, 2008) (5 children) and the Paris corpus (Morgenstern & Parisse, 2007) (6 children), aged between 2 and 5 years. These transcriptions are available on CHILDES, a database that gathers corpora in many languages (Mac Whinney, 2000). We extracted all utterances containing modals from both adults' and children's productions, and coded them for various properties: modal force, type of interpretation, syntactic subject, tense, presence of negation, declarative or interrogative sentences, etc.

Why compare French and English? The interest in comparing these two languages lies in the fact that, as shown in **Figure 1**, French parents use necessity modals far more frequently than possibility modals, while in English, the reverse relationship holds. This difference allows

Dieuleveut, 2023; Dieuleveut & Noveck, 2025, Dieuleveut & Noveck, in preparation.

us to directly evaluate the impact of the quantity of exposure on children's acquisition of modals.

Study 1: Study of parent productions

What modals do children hear in their input? Quantitative Results

In total, modal utterances represent approximately 6% of all parental utterances in English, and 4% in French. **Figure 1** summarizes the modal productions in both languages (**1a**: English; **1b**: French), specifying the frequency of occurrence with negation markers (yellow: possibility modals; red: necessity modals; black: proportion in negative sentences). We see that in the English input, necessity modals are less frequent (28% of all modal utterances, compared to 72% of possibility). In French, the opposite is observed: necessity modals are more frequent than possibility modals (62% compared to 38% of all modal utterances). Thus, French and English inputs differ in the relative frequency of possibility and necessity modals: French parents use more necessity modals than English parents. Why? Our analyses show that this is mainly linked to the fact that *falloir* is very frequent in French, whereas *can* is extremely frequent

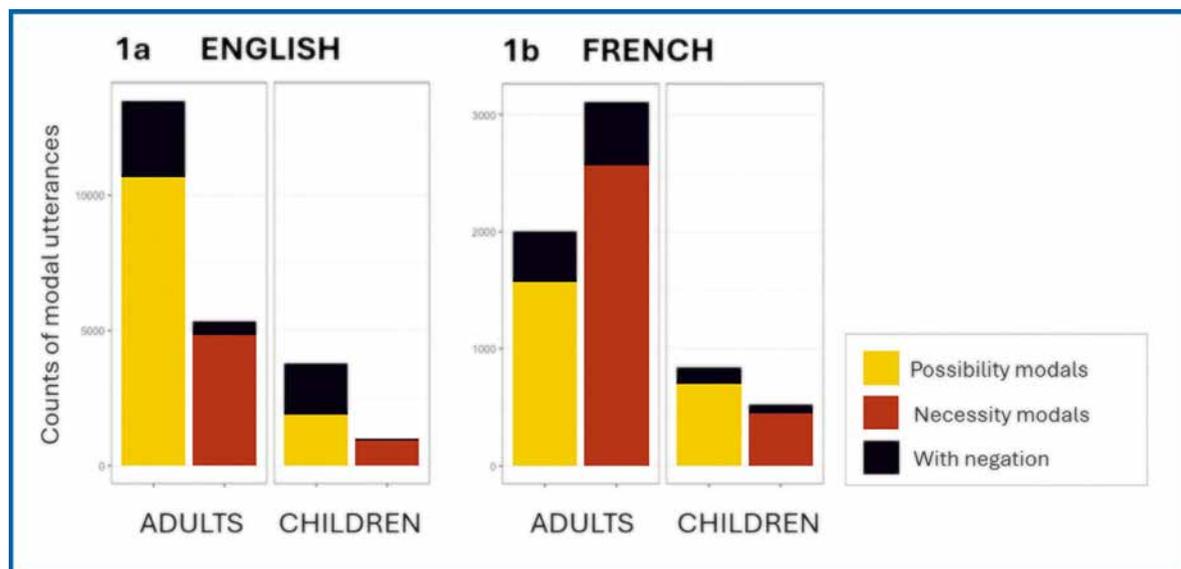


Figure 1: Quantitative differences between English and French: count of possibility modals (yellow) and necessity (red) with and without negation (black) (1a: English; 1b: French) (English: adult: 18,853 utterances; child: 4,800; French: adult: 5,114; child: 1,379). Modals included in English: Possibility: *can, could, might, may, able to*; Necessity: *must, should, need, have to, got to, supposed to, ought to, need to*; In French: Possibility: *pouvoir*; Necessity: *falloir, devoir, avoir à*.

1a: English (12 child/mother pairs); **1b:** French (11 child/mother pairs)

in English: it represents 3.3% of all mother utterances, which is twice as much as *pouvoir* (1.6%).

Experiment: Evaluating the informativity of the input about modal force

To assess the informativity of the conversational context regarding modality force, we implemented a variant of a well-known paradigm called the *Human Simulation Paradigm* (Gillette et al., 1999). In the experiment, we present (adult) participants with excerpts from dialogues between mother and child (from a list previously extracted randomly from the corpus data), with a blank space in the last sentence of the dialogue in place of the modal. **Figure 2a** provides an example of one trial. Participants must indicate the word that seems most natural to them by choosing between two options, which either correspond to a possibility modal (*can/pouvoir*) or a necessity modal (*must/have to/devoir/falloir*). Their ability to recover the original word gives us a measure of the informativeness of the conversational context: how easy is it to guess the force of the modal simply from these conversation excerpts? We compare performance in the conversational context to a control experiment, illustrated by **Figure 2b**, where content words (like *good*) are replaced by «Jabberwocky» words (i.e., words that resemble language but have no meaning, such as *gumbly*). In the version of the

experiment, participants only have syntactic information to make their choice. Our results show that the conversational context is both necessary and sufficient to correctly guess the modal's force. This means that if child learners are sensitive to the same cues as the adult participants in the experiment, they can use them to determine the force of their modals (rather than a strategy based on negative sentences). Complementary experiments allowed us to propose a more precise hypothesis regarding the nature of these conversational cues: notably, the desirability/undesirability of the event described by the complement of the modal. For example, performance is particularly high for necessity modals in «he ___ go to the hospital,» while possibility modals are often associated with desirable events («you ___ go play outside»).

Study 2: Study of children's productions

From what age do children master modals? Quantitative Results

Sentences containing modal auxiliaries account for 2.4% of all child utterances in English and 1.9% in French. In both French and English, children start using possibility modals at a very young age (even before the age of two). They use them frequently and productively (in declarative, interrogative and negative sentences). They

Figure 2 consists of two panels, (a) and (b), illustrating the experimental paradigm. Panel (a) shows a dialogue context where the mother's last sentence is "MOTHER : she ___ have had a good night last night wherever she went." Below this sentence are two buttons labeled "must" and "might". Panel (b) shows a control context where the mother's last sentence is "MOTHER : she ___ have had a gumbly sest last night wherever she went." Below this sentence are two buttons labeled "must" and "might".

Figure 2: Experimental paradigm for evaluating the informativity of conversational input

begin to use necessity modals with an average delay of nearly 4 months: the average age of the first production of *pouvoir* and *can* is 1 year and 11 months, *falloir* and *have to* at 2 years and 3 months, *devoir* and *must* at 2 years and 11 months. Children also use necessity modals overall less frequently, and more rarely in interrogative and negative sentences. For negated possibility modals, we find an interesting difference between English and French: English children produce possibility modals much more frequently with negation (51% of their possibility modals are found in negative sentences).

The quantity of modals produced by children offers an indirect indicator as to their mastery. Various factors may contribute to explaining the differences between children and adults in their productions: among other things, the fact that children are less likely to give orders or express certainty compared to adults, which could explain why they use necessity modals less often. This is why we developed a new experimental paradigm to evaluate their productions in more detail, testing whether they use modals in conversational contexts similar to those of adults.

“This new paradigm allows us to test the natural production of very young children in a simple and informative manner.”

A novel experimental paradigm to evaluate children’s modal mastery

To further analyze children’s productions, we developed a new experimental paradigm, also inspired by the *Human Simulation Paradigm* (previously used to evaluate parents’ productions), with the aim of measuring whether children use their modals in conversational contexts similar to adults. In the experiment (illustrated by **Figure 3a**), we present, still to (adult) participants, diverse excerpts from conversations from the corpus, and ask them to choose between a possibility modal and a necessity modal according to what sounds most natural. The only difference from the first experiment is that the sentences were produced by children. The ability of partici-

pants to select the child’s modal indicates how closely the children’s use of modals resembles that of adults, in other words, whether

children are using their modals in the same contexts as adults. This new paradigm allows us to test the natural production of very young children in a simple and informative manner. The advantage is that we have access to entirely spontaneous production data (and reduce the strangeness of a more artificial experimental situation, if we had asked young children to do the task).

Figure 3 consists of two panels, 3a and 3b, each containing a dialogue and two choice boxes for 'doit' and 'peut'.

Panel 3a (Experiment on children's productions):

ENFANT : ... t'en laisses un petit coup.
MAMAN : merci.
ENFANT : voilà.
MAMAN : merci.
ENFANT : arrête d'aller là avec le p'tit chevaux
ENFANT : vous arrêtez d'aller là.
ENFANT : parce que c'est après.
ENFANT : qu'on _____ aller après.

Panel 3b (Control experiment with rôle reversal):

MAMAN : ... t'en laisses un petit coup.
ENFANT : merci.
MAMAN : voilà.
ENFANT : merci.
MAMAN : arrête d'aller là avec le p'tit chevaux
MAMAN : vous arrêtez d'aller là.
MAMAN : parce que c'est après.
MAMAN : qu'on _____ aller après.

Figure 3: Experimental paradigm to evaluate children’s productions

3a: Experiment on children’s productions (original utterance from Child)

3b: Control experiment with rôle reversal (utterance from Child, attributed to Mother)

The results of the experiment are extremely revealing and interesting. Participants' performance for possibility modals used by children is very high, indicating that in the same contexts, they would make the same choice. However, their performance on necessity modals is significantly lower (which is reflected in **Figure 4** by lower accuracy for necessity contexts, 60% vs. 80% for possibility contexts): this shows that children tend to use necessity modals (*must*, *have to*, *devoir*, *falloir*) in situations where adults would use possibility modals.

In French, we were also able to test the productions of older children (between 4 and 5 years old) (the English corpus data did not include this age group). We found that while performance increased slightly, even at this age, children still do not use their necessity modals in an adult-like way.

How can we explain this result? One hypothesis to consider is that it is an artifact of the experiment: some participants might expect *children* to use more possibility modals. To control for this, we conducted (in French) another version of the experiment, testing the same dialogues but

reversing the roles of the child and the mother (Dieuleveut & Noveck, 2025). The manipulation is illustrated by the contrast between **Figures 3a** and **3b**. This allowed us to demonstrate that the participants' choice does not depend on the speaker's age and status (child/parent) but rather on the content of the conversation.

Perspectives

The conclusions drawn from this in-depth study of the modal productions of children and their parents are extremely interesting and open up exciting avenues for future research. In particular, our work allows us to shed new light on the difficulties reported in the comprehension experiments with 4-year-old children mentioned at the beginning (Noveck, 2001; Ozturk & Papafragou, 2013; Leahy & Zalnieriunas, 2022; Cournane et al., accepted). One hypothesis is that children have difficulty determining the very meaning of necessity modals, difficulties that could stem from the *subset problem* they raise. Moreover, the direct and systematic comparison between French and English allowed us to show that the «delay» for necessity modals is not linked

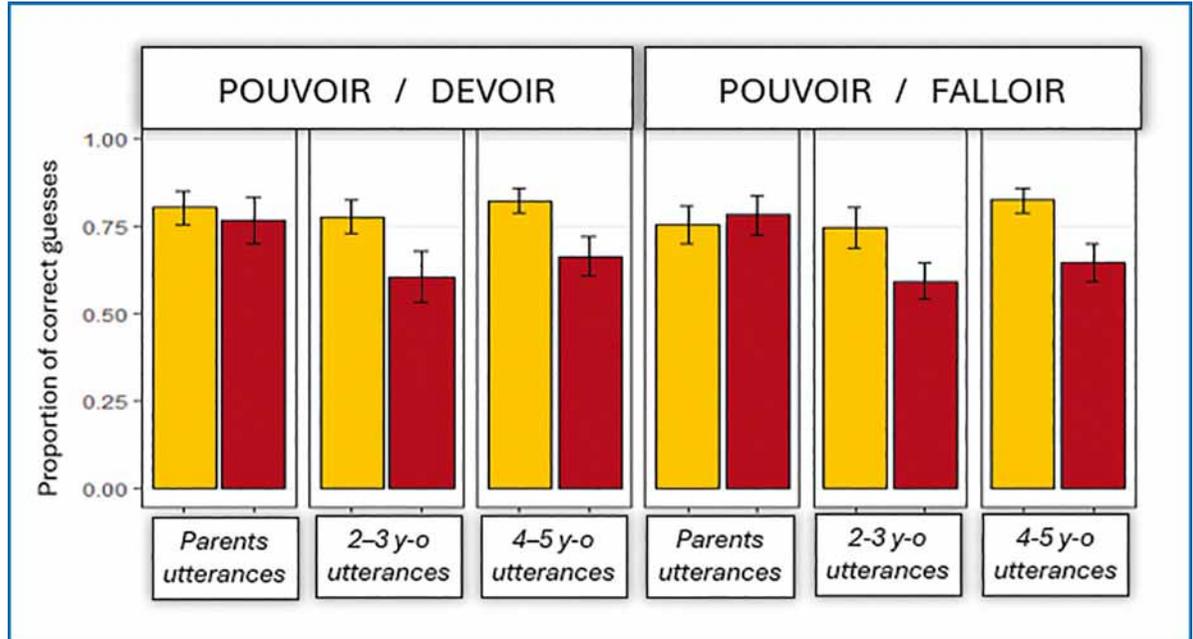


Figure 4: Average Performance in the 'Guess the Modal' Experiments on (i) Productions of Children Aged 2 to 3, (ii) Aged 4 to 5, and (iii) Adults. (Participants in the experiments are always adults). We set up several versions of the experiment to test various contrasts of modals (in French: *pouvoir* vs. *devoir*; *pouvoir* vs. *falloir*; in English: *might* vs. *must*, *can* vs. *must*, *can* vs. *have to*). The results for English (which are identical) are available in Dieuleveut et al., 2022.

to their low frequency in the input: it is not a problem of «quantity» of exposure.

Do children's non adult-like behaviors with necessity modals stem from a conceptual issue? Or, are children uncertain about their meaning? Or do they know the concept and their meaning, but remain unsure when it comes to determining the appropriate contexts for their use? These questions remain open.

Summary of key findings

When do children understand the force of modals?

- The «*Necessity Gap*» (Dieuleveut, 2021): There seems to be an asymmetry in children's mastery of possibility and necessity modals, with a «delay» for necessity modals. By age 2, children use possibility modals frequently and productively, and in an adult-like way. But they start using necessity modals later, use them less frequently, and not in an adult-like way. This delay, initially observed in English, has since been confirmed in French, despite the difference in input «quantity».
- This result could help explain the findings of behavioral comprehension experiments, which show that older children, up to at least 5 years old, do not treat necessity modals like adults.

How do children learn the force of modals?

- It is unlikely that they rely on interaction with negation.

- One hypothesis is that they might instead use contextual cues: for example, desirability. We show that these cues are available in the input.

Acknowledgements

The studies on French were funded through the support of the Fyssen Foundation postdoctoral fellowship and the Chaire d'Excellence at Université Paris Cité. The studies on English were funded with support from NSF grant #BCS-1551628. I would like to warmly thank the Fyssen Foundation for its generosity and support, as well as to my host institution in Paris, the *Laboratoire de Linguistique Formelle*. I am also sincerely grateful to my mentor, Ira Noveck, who welcomed me into his research group, the GRISP, and accompanied throughout this research. I am also grateful to the various members of the *Laboratoire de Linguistique Formelle*, particularly its director, Olivier Bonami. I would also like to thank my former collaborators and friends for the English studies, Valentine Hacquard, Annemarie van Dooren, and Ailís Cournane, as well as the research assistants who assisted us at various stages of the project. Finally, I would like to thank Isabelle Charnavel, Keny Chatain, Dominique Juffin, and Morgan Moyer, whose support, interest, esteem, and enthusiasm have been (and still are) invaluable.



Les pratiques familiales jouent un rôle dans l'acquisition des compétences mathématiques chez les jeunes enfants

Cléa GIRARD

Chargée de recherche, CNRS, Laboratoire de Psychologie et Neurocognition (LPNC), Université Grenoble Alpes (UGA).

Résumé

Comment les pratiques familiales peuvent-elles participer à façonner les compétences précoces en mathématiques chez le jeune enfant ? Cet article explore l'impact d'une intervention familiale sur le développement des compétences mathématiques précoces. Nous avons recruté plus d'une centaine d'enfants âgés de 4 à 5 ans et leurs parents. Après six semaines d'activités, nous avons constaté une amélioration significative des compétences des enfants en numératie (notamment en ordinalité). Nos résultats mettent en avant l'effet substantiel des activités familiales avec du contenu mathématique, simples et ludiques, sur l'apprentissage des enfants. Nous proposons que de tels résultats doivent soutenir l'intégration des pratiques familiales mathématiques dans les politiques éducatives et les programmes de soutien à l'apprentissage précoce.

Mots-clés

Compétences mathématiques précoces, inégalités, intervention familiale, vidéos, validité écologique

Home activities and their role in the development of early mathematical skills in young children

Abstract

How can family activities help to shape early mathematical skills in young children? This article explores the impact of a home intervention on the development of early numeracy skills. We recruited over a hundred children aged 4 to 5 and their parents. After six weeks of activities, we observed a significant improvement in children's numeracy skills, notably in ordinality.

Our results highlight the substantial effect of simple and playful home activities with mathematical content on children's learning. We propose that such findings should support the integration of mathematical home practices into educational policies and early learning support programmes.

Keywords

Early numeracy skills, inequalities, family intervention, videos, ecological validity

Introduction

Les inégalités dans l'acquisition des compétences en mathématiques se manifestent dès le début de la scolarisation, révélant un apprentissage à la fois complexe et socialement déterminé. Ce phénomène est régulièrement mis en

lumière dans l'espace médiatique à l'occasion des publications des enquêtes du Programme International pour le Suivi des Acquis (PISA). Ces enquêtes montrent notamment que, dans les pays de l'OCDE, les caractéristiques socio-économiques familiales expliqueraient environ 15% de la variation des performances en mathématiques des enfants (OCDE, 2023).

Faisant suite à la théorie socio-culturelle de Vygotski (1978) et à une riche tradition de recherche en sociologie (Bourdieu & Passeron, 1970 ; Lahire, 1993), de nombreuses études cherchent désormais à déterminer le rôle spécifique des interactions du jeune enfant au sein de son environnement familial sur son développement cognitif. Ces travaux se sont largement concentrés sur les pratiques langagières ou de lecture, créant un contraste saisissant avec le domaine mathématique, qui a longtemps été peu étudié sous cet angle (Girard & Prado, 2022).

Cependant, depuis une quinzaine d'années, le modèle du Home Numeracy Environment (HNE), ou environnement familial d'apprentissage en numératie, constitue un véritable cadre de recherche nouveau (LeFevre et al., 2009 ; Mutaf-Yıldız et al., 2020). Un nombre croissant d'études ont permis d'établir une association entre la fréquence des activités avec du contenu mathématique auxquelles sont exposés les enfants à leur domicile et leurs compétences en mathématiques précoces (comme l'a montré une méta-analyse récente réalisée sur plus de 60 études, Daucourt et al., 2021). De telles activités peuvent revêtir aussi bien un caractère formel (comme réciter la suite des nombres) qu'informel (comme jouer à un jeu de société ou faire la cuisine). Ces travaux ont aussi contribué à souligner l'importance des représentations parentales sur cet apprentissage. Dans nos études précédentes, nous avons confirmé ces résultats au sein de la population française (Girard et al., 2021, 2023). Nous avons également montré que ces relations pouvaient s'expliquer par des mécanismes neurocognitifs spécifiques au domaine de la cognition mathématique (Girard et al., 2022).

Toutefois, la principale limite de ce corpus d'études est qu'il ne suffit pas pour établir un lien de cause à effet. Les relations observées pourraient être expliquées par d'autres facteurs confondants (notamment génétiques ; Hart et al., 2021) ou par le fait que les enfants les plus compétents soient ceux qui présentent un plus grand intérêt à s'engager dans des d'activités liées aux mathématiques au sein de leur famille (Ciping et al., 2015 ; Silinskas et al., 2020). Seules des études interventionnelles peuvent permettre d'évaluer la causalité de ces activités familiales sur le développement des compétences mathématiques chez l'enfant.

À ce jour, un nombre limité d'études interventionnelles ont visé à enrichir les activités familiales avec du contenu mathématique, montrant des résultats prometteurs mais mitigés (Liberus, 2024). Ces interventions ont tenté de transposer, dans un contexte familial, des interventions initialement conçues pour l'école ou le laboratoire (c'est-à-dire des contextes très « formels » ; Purpura et al., 2017 ; Ramani & Siegler, 2008). En d'autres termes, ces interventions ont principalement consisté à mettre en œuvre un contenu unique et répétitif. Par exemple, il a été demandé aux familles de jouer pendant plusieurs semaines à un seul jeu de société avec des nombres ou de lire un album pour enfant conçu pour promouvoir le langage mathématique (Liberus, 2024). Ces transpositions ont parfois échoué, faute d'adhésion des familles au protocole (Sonnenschein et al., 2016), ou ont montré des bénéfices uniquement dans des conditions très étroitement supervisées et encadrées. Dans ce second cas de figure, les parents recevaient une formation approfondie sur la manière de pratiquer l'activité avec leur enfant, et chaque séance de jeu était monitorée, par des visites à domicile ou des enregistrements (Dulay et al., 2019 ; Scalise et al., 2022). Bien que cette approche puisse s'avérer efficace pour former les parents, la validité écologique de ces interventions, c'est-à-dire la mesure dans laquelle les résultats reflètent les conditions réelles de vie, est incertaine. En effet, il est possible que ces interventions ne reproduisent que faiblement les activités familiales usuelles telles que capturées dans les études corrélationnelles.

Face à ces limites, l'objectif principal de notre étude pré-enregistrée était d'évaluer l'effet causal d'une intervention familiale conçue pour présenter une validité écologique optimale, c'est-à-dire refléter au mieux les pratiques réelles des familles. Pour cela, nous avons créé un contenu d'activités diversifiées, permettant aux familles de s'en saisir de manière autonome et spontanée, tout en capturant un minimum d'informations sur l'implémentation de ce contenu. En outre, le dispositif a été conçu pour transiter uniquement par le canal de communication existant entre écoles et familles, sans nécessiter de rencontres entre l'équipe de chercheurs et les parents. Pour isoler l'effet de la composante spécifiquement

mathématique de cette intervention familiale, nous avons également créé une deuxième condition d'intervention (groupe contrôle), aussi similaire que possible, mais sans contenu ni incitation mathématique (ciblant plutôt du contenu langagier).

Nous avons réalisé cette étude chez des enfants scolarisés en deuxième année de maternelle (âgés de 4 à 5 ans). L'objectif était de comparer les scores en numératie des enfants inclus dans une intervention familiale mathématique (c-à-d un groupe expérimental exposé à une intervention familiale avec du contenu mathématique) à ceux inclus dans un groupe contrôle actif (recevant une intervention avec autant de contenu, mais sans référence mathématique). Notre hypothèse principale était que les enfants du groupe expérimental présenteraient une progression plus importante de leurs scores par rapport à ceux du groupe contrôle.

Méthode

Cette étude a été réalisée avec le soutien d'une bourse postdoctorale de la Fondation Fyssen accordée à CG. Des détails supplémentaires sont disponibles dans l'article de Girard et al., actuellement en révision dans la revue *Child Development*.

Nous avons recruté 117 enfants âgés de 4 à 5 ans ($M = 4,68$ ans, $SD = 0,29$, 47 % de filles) scolarisés en deuxième année de maternelle, ainsi que leurs parents, à travers 26 écoles de la région flamande en Belgique. Dans un premier temps, les parents ont complété un questionnaire en ligne sur leurs habitudes familiales et sur leurs représentations de l'apprentissage des mathématiques. Ensuite, les compétences précoces de numératie des enfants ont été évaluées, pendant le temps scolaire, à l'aide de cinq tests ciblant : le langage mathématique (compréhension d'expressions telles que « plus que » ou



Figure 1. A : Matériel distribué aux familles des deux conditions : expérimentale (numératie) à gauche et contrôle (langage) à droite. Dans la condition expérimentale, le matériel incluait des jeux de plateau, de dominos, des jeux de cartes et un livre imagé contenant du langage mathématique. Les activités proposées aux familles dans la condition expérimentale étaient conçues à partir d'activités ayant déjà montré, séparément, des bénéfices dans les apprentissages mathématiques dans un contexte formel d'intervention (Purpura et al., 2017 ; Ramani & Siegler, 2008). Dans la condition langage, le matériel était construit pour être le plus similaire, mais sans inclure de contenu mathématique : jeux de mémoire verbale, bingos (de lettres, de sons et d'images), jeux de cartes et un livre imagé sans langage mathématique. Dans les deux conditions étaient également remis un livret imprimé et une feuille représentant les 6 semaines avec des stickers à coller par l'enfant.

B. Haut. Capture d'écran d'une vidéo envoyée aux parents de chaque condition pour souligner les opportunités quotidiennes de soutenir l'apprentissage de leur enfant (soit mathématique, soit langagier, selon la condition) (ici dans la condition expérimentale). Les vidéos ont été créées à partir du logiciel d'animation Powtoon. **Bas** Capture d'écran du court questionnaire envoyé par SMS aux parents de façon hebdomadaire (ici dans la condition expérimentale).

« moins que »), le dénombrement (comptage d'objets), la lecture de chiffres arabes, la compréhension de l'ordinalité (capacité à identifier quel nombre vient avant ou après un autre) et l'arithmétique (additions et soustractions). Ces évaluations ont ré-administrées, dans un second temps, après la période d'intervention familiale.

Les enfants et leurs parents ont été répartis aléatoirement dans l'une des deux conditions d'intervention (expérimentale, $n = 59$ et contrôle, $n = 58$) pour une durée totale de 6 semaines. Dans chaque condition, était remis aux familles un livret imprimé contenant les règles des différents jeux, des recommandations d'activités à réaliser et des suggestions d'adaptations (trois activités différentes étaient suggérées par semaine). Les familles ont également reçu un coffret de matériels divers pour chaque activité, conçu pour susciter des interactions avec du contenu mathématique dans la condition expérimentale, et sans contenu mathématique dans la condition contrôle (pour plus de détails, voir **Figure 1.A**). Trois vidéos animées ont été envoyées aux familles de chaque groupe, mettant en avant les nombreuses opportunités quotidiennes d'aborder du contenu mathématique ou langagier, selon la condition (voir **Figure 1.B**). Enfin, des courts SMS hebdomadaires ont été envoyés aux parents pour qu'ils indiquent le type d'activités réalisées chaque semaine et leur appréciation de celles-ci (voir **Figure 1.B**). Cela nous a permis de

calculer les taux d'adhésion des familles (nombre total de SMS ayant obtenu une réponse) ainsi que leur taux de participation (durée moyenne et nombre d'activités sur la période d'intervention).

Résultats

Nous avons d'abord vérifié l'efficacité de la répartition aléatoire des participants entre les deux conditions. Pour ce faire, des analyses bayésiennes ont été utilisées afin de quantifier les preuves en faveur de l'absence de différence entre les groupes. Ces analyses ont montré que les enfants des deux conditions étaient comparables en ce qui concerne leurs compétences en numératie au moment du pré-test, leur âge et leur sexe. De même, nous avons vérifié que l'adhésion des parents à l'intervention était similaire, quelle que soit la condition. En moyenne, les familles ont répondu à 4 SMS sur les 6 semaines (**Figure 2**), avec une moyenne de 27 activités d'une durée de 8 minutes chacune. Sur l'ensemble des paramètres, l'adhésion des parents à l'intervention était similaire dans les deux groupes.

Nous avons ensuite évalué notre hypothèse principale, à savoir si les scores en numératie des enfants dans la condition expérimentale progressaient davantage entre le pré-test et le post-test par rapport à ceux de la condition de contrôle actif. Pour cela, nous avons réalisé des ANOVA à mesures répétées, avec le temps de l'évaluation (pré- ou post-test) comme facteur intra-sujet, et la

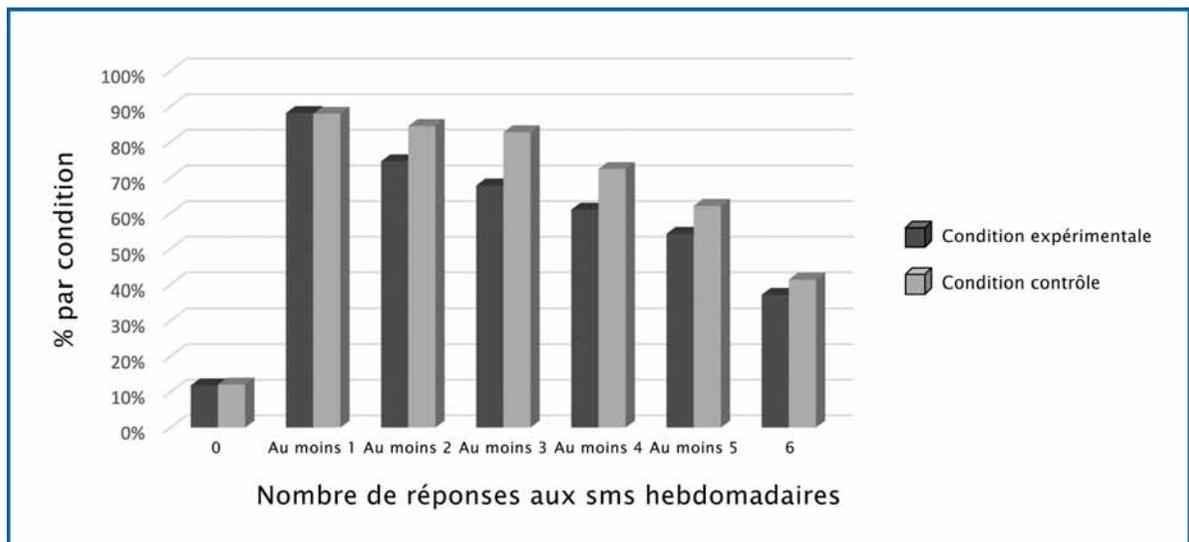


Figure 2 : Adhésion des parents à l'intervention. Pourcentage de réponses aux questionnaires hebdomadaires (sur un maximum de 6) par les familles, selon la condition d'intervention.

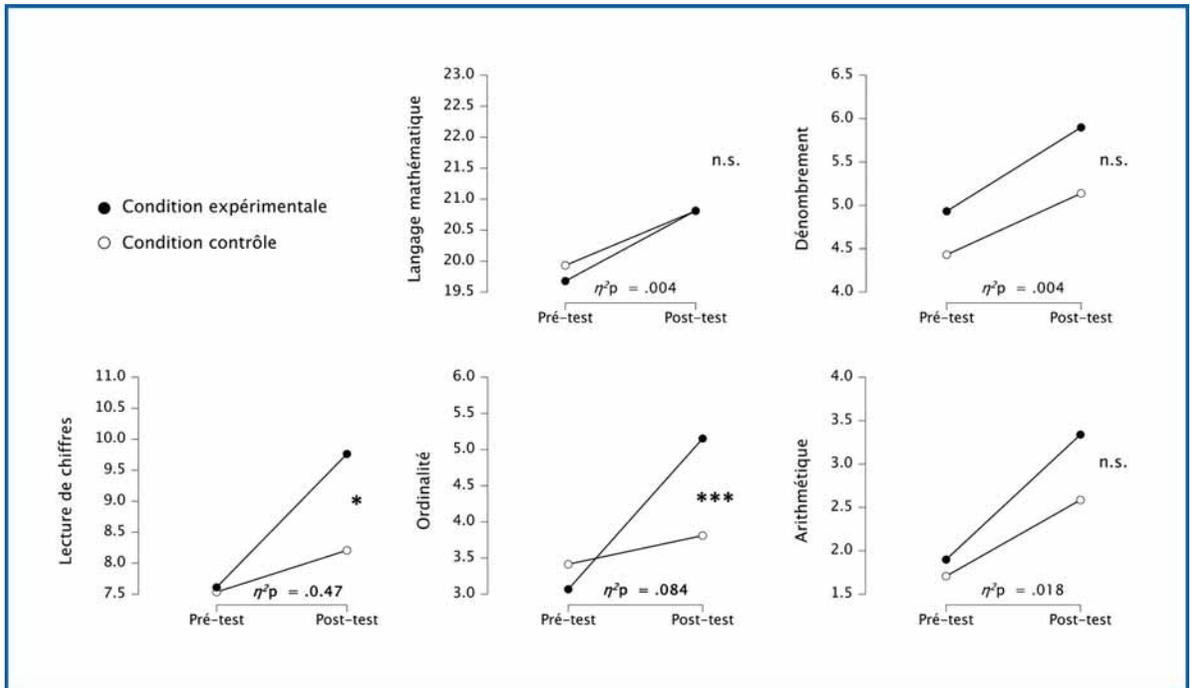


Figure 3 : Scores des enfants dans la condition expérimentale (mathématique) ou la condition de contrôle (langue) au pré-test et au post-test. * $p < .05$, ** $p \leq .01$, *** $p \leq .001$.

condition de l'intervention (expérimental ou contrôle) comme facteur inter-sujet. Ces analyses ont montré que tous les enfants, indépendamment de leur condition, ont progressé entre le pré-test et le post-test. Plus important encore, elles ont révélé que les enfants de la condition expérimentale ont significativement plus progressé que ceux de la condition contrôle dans leurs compétences de lecture de nombres ($F(1, 115)=5.666, p=.019, \eta^2= 0.006$) et d'ordinalité ($F(1, 115)=10.599, p=.001, \eta^2= 0.013$) (voir **Figure 3**).

Pour contextualiser ces résultats, nous avons comparé les scores de lecture de nombre et d'ordinalité obtenus dans notre étude avec ceux d'un échantillon représentatif d'enfants scolarisés en deuxième ou troisième année de maternelle en Belgique flamande (Bakker et al., 2023). Après normalisation des scores sur la base de ce large échantillon, nous avons constaté que les scores en pré-test des enfants étaient équivalents à ceux d'enfants scolarisés en deuxième année de maternelle (âgés de 4 à 5 ans). De façon frappante, en post-test, les scores d'ordinalité pour les enfants dans la condition expérimentale étaient équivalents, cette fois, à ceux d'enfants

scolarisés en troisième année de maternelle (âgés de 5 à 6 ans), tandis que les scores des enfants de la condition contrôle restaient équivalents à ceux des enfants en deuxième année de maternelle. Ces résultats suggèrent que l'effet de notre intervention sur ces compétences pourrait correspondre à un gain d'une année de scolarisation en maternelle.

Enfin nos analyses de modération ont montré que l'intervention semblait bénéficier de manière équivalente à tous les enfants, indépendamment de leur niveau initial de compétences, du degré d'adhésion de leur famille à l'intervention ou de la fréquence habituelle des activités familiales avec du contenu mathématique déclarée par les parents avant le début de l'intervention ($F_s < 2.306, p_s > .132$).

Discussion

En validant notre hypothèse principale, le premier apport de notre étude est d'abord fondamental, en démontrant le mécanisme de causalité qui lie les activités familiales avec du contenu mathématique à l'apprentissage précoce chez le jeune enfant. Plutôt que d'évaluer la capacité des familles à se conformer à un protocole très formel

(et de fait très éloigné de leurs pratiques usuelles), nous avons opté pour une intervention offrant une grande autonomie, ce qui nous a permis d'appréhender les effets d'activités mathématiques adoptées avec davantage de flexibilité dans le quotidien des familles.

Cette intervention a montré un gain particulièrement significatif des compétences d'ordinalité chez les jeunes enfants. Cela pourrait s'expliquer par le fait que ces compétences sont moins spontanément investies pendant les échanges survenant habituellement au cours des activités familiales. Dans une précédente étude, l'observation des échanges langagiers spontanés en famille avait en effet indiqué que l'accent était davantage mis par les parents sur les aspects de cardinalité du nombre (Susperreguy & Davis-Kean, 2016). L'absence d'effet de l'intervention sur certaines compétences précoces (comme le langage mathématique ou le dénombrement) pourrait s'expliquer par un défaut de sensibilité des mesures employées ou par l'effet prépondérant de la fréquentation de l'école maternelle qui cible déjà ces compétences. De futures études, incluant des mesures post-test à plus long terme, devraient permettre de mieux comprendre les effets de l'intervention sur ces différents domaines de compétences.

De manière générale, nos résultats corroborent les observations antérieures (Daucourt et al., 2021 ; Libertus, 2024) et vont plus loin en démontrant l'efficacité d'une intervention conçue pour présenter une bonne validité écologique. Cette approche a non seulement entraîné un faible taux d'attrition (13,7 % contre 50 % dans certaines études antérieures ; Sonnenschein et al., 2016), mais a également permis d'établir qu'un engagement court mais régulier dans des activités ludiques avec du contenu mathématique pouvait faire une réelle différence dans l'apprentissage des enfants. En outre, puisque toute intervention présente le risque d'exacerber les inégalités visées (Lorenc et al., 2012), il est important de souligner que nos données suggèrent un bénéfice égal de l'intervention, quelles que soient les caractéristiques individuelles.

Nos résultats soulignent l'importance de concevoir des interventions familiales en numératie qui soient à la fois adaptées aux situations de la vie quotidienne et accessibles aux familles. Sur le plan sociétal, il est essentiel de sensibiliser les familles aux opportunités mathématiques présentes dans leur quotidien. À cet égard, des initiatives comme l'expérimentation italienne "Nati per contare" (*Nés pour compter*, Tomasetto et al., 2022) offrent

“Nos résultats soulignent l'importance de concevoir des interventions familiales en numératie qui soient à la fois adaptées aux situations de la vie quotidienne et accessibles aux familles.”

un modèle inspirant. Ce programme, déployé en Italie via les pédiatres lors de la visite médicale des 5 ans, se déroule en deux étapes : une évaluation succincte

des compétences précoces en numératie de l'enfant et des activités familiales impliquant du contenu mathématique ; suivie d'une communication ciblée aux parents. Cette communication porte sur les compétences mathématiques précoces de l'enfant et propose des activités adaptées à réaliser en famille, telles que des suggestions de livres ou de jeux de société incluant du contenu mathématique. Ces informations pourraient également être diffusées de manière plus large dans l'espace public, notamment par le biais de campagnes publicitaires, à l'image de celles visant à encourager les pratiques de lecture en famille (comme la campagne récente "Mi-temps lecture"). Par ailleurs, les dispositifs co-éducatifs entre école et familles pourraient contribuer à renforcer la promotion des mathématiques, par exemple en fournissant du matériel pédagogique via des structures comme les ludothèques, ou en adaptant des initiatives existantes à l'apprentissage des mathématiques (telles que "Un livre pour les vacances »).

Sur le plan théorique, notre étude apporte une contribution significative à la compréhension du développement des processus cognitifs chez l'enfant, ainsi qu'au déterminisme des comportements au cours de l'ontogenèse. En démontrant l'influence causale des activités familiales sur l'apprentissage des compétences mathématiques, nous soulignons le rôle crucial de l'environnement familial dans le façonnement précoce des compétences en numératie, ce qui contribue à enrichir le cadre théorique sur l'interaction entre facteurs environnementaux et développement cognitif.

En conclusion, bien que l'apprentissage des mathématiques soit principalement formel et scolaire, les pratiques familiales jouent un rôle significatif dans les apprentissages précoces. Il est donc justifié d'adopter une approche holistique, combinant des initiatives éducatives, des politiques publiques et des ressources accessibles, pour soutenir les familles dans l'accompagnement de l'apprentissage mathématique de leurs enfants.

Remerciements

Un grand merci aux enfants, aux familles et aux collaborateurs ayant participé à cette recherche, notamment à B. De Smedt, A. De Lamper, S. Callens et D. Van den Broek. Cette étude a été financée grâce à une subvention post-doctorale de la Fondation Fyssen à C.G. et a été réalisée sous la supervision de B. De Smedt. Cet article rend compte d'une publication originale actuellement en révision (Girard, C., De Lamper, A., Callens, S., Van den Broek, D. & De Smedt, B. (under revision). Effects of an ecologically valid home numeracy intervention on preschoolers numeracy skills. *Child Development*).

Bibliographie

- Bakker, M., Torbeyns, J., Verschaffel, L., & De Smedt, B. (2023). Longitudinal pathways of numerical abilities in preschool : Cognitive and environmental correlates and relation to primary school mathematics achievement. *Developmental Psychology*, 59(3), 442-459. <https://doi.org/10.1037/dev0001491>
- Bourdieu, P., & Passeron, J.-C. (1970). *La Reproduction : Éléments pour une théorie du système d'enseignement*. Minuit.
- Ciping, D., Silinskas, G., Wei, W., & Georgiou, G. K. (2015). Cross-lagged relationships between home learning environment and academic achievement in Chinese. *Early Childhood Research Quarterly*, 33, 12-20. <https://doi.org/10.1016/j.ecresq.2015.05.001>
- Daucourt, M. C., Napoli, A. R., Quinn, J. M., Wood, S. G., & Hart, S. A. (2021). The home math environment and math achievement : A meta-analysis. *Psychological Bulletin*, 147(6), 565-596. <https://doi.org/10.1037/bul0000330>
- Dulay, K. M., Cheung, S. K., Reyes, P., & McBride, C. (2019). Effects of parent coaching on

Filipino children's numeracy, language, and literacy skills. *Journal of Educational Psychology*, 111(4), 641-662. <https://doi.org/10.1037/edu0000315>

- Girard, C., Bastelica, T., Léone, J., Epinat-Duclos, J., Longo, L., & Prado, J. (2021). The relation between home numeracy practices and a variety of math skills in elementary school children. *PLOS ONE*, 16(9), e0255400. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0255400>
- Girard, C., Bastelica, T., Léone, J., Epinat-Duclos, J., Longo, L., & Prado, J. (2022). Nurturing the Mathematical Brain : Home Numeracy Practices Are Associated With Children's Neural Responses to Arabic Numerals : *Psychological Science*, 33(2), 196-211. <https://doi.org/10.1177/095679762111034498>
- Girard, C., Longo, L., Chesnokova, H., Epinat-Duclos, J., & Prado, J. (2023). To what extent do home numeracy practices and parental number talk relate to children's math skills ? A pre-registered study in 5-year-old children. *Learning and Individual Differences*, 106, 102328. <https://doi.org/10.1016/j.lindif.2023.102328>
- Girard, C., & Prado, J. (2022). Quels sont les liens entre les compétences en mathématiques des enfants et leur environnement familial d'apprentissage ? Une revue de la littérature. *ANAE-Approche Neuropsychologique des Apprentissages de l'Enfant*, 34(180), 563-575.
- Hart, S. A., Little, C., & Bergen, E. van. (2021). Nurture might be nature : Cautionary tales and proposed solutions. *Npj Science of Learning*, 6(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41539-020-00079-z>
- Lahire, B. (1993). *Culture écrite et inégalités scolaires*. Presses Universitaires de Lyon.
- LeFevre, J.-A., Skwarchuk, S.-L., Smith-Chant, B., Fast, L., Kamawar, D., & Bisanz, J. (2009). Home Numeracy Experiences and Children's Math Performance in the Early School Years. *Canadian Journal of Behavioural Science/Revue canadienne des sciences du comportement*, 41, 55-66. <https://doi.org/10.1037/a0014532>
- Libertus, M. E. (2024). Parent-Focused Interventions to Support Children's Early Math Learning. *Current Directions in Psychological Science*, 33(1), 3-9. <https://doi.org/10.1177/09637214231212806>

• Lorenc, T., Petticrew, M., Welch, V., & Tugwell, P. (2012). What types of interventions generate inequalities? Evidence from systematic reviews. *J Epidemiol Community Health*.

• Mutaf-Yıldız, B., Sasanguie, D., De Smedt, B., & Reynvoet, B. (2020). Probing the Relationship Between Home Numeracy and Children's Mathematical Skills: A Systematic Review. *Frontiers in Psychology*, 11, 2074. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.02074>

• Purpura, D. J., Napoli, A. R., Wehrspann, E. A., & Gold, Z. S. (2017). Causal Connections Between Mathematical Language and Mathematical Knowledge: A Dialogic Reading Intervention. *Journal of Research on Educational Effectiveness*, 10(1), 116-137. <https://doi.org/10.1080/19345747.2016.1204639>

• Ramani, G. B., & Siegler, R. S. (2008). Promoting broad and stable improvements in low-income children's numerical knowledge through playing number board games. *Child Development*, 79(2), 375-394. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8624.2007.01131.x>

• Scalise, N. R., DePascale, M., Tavassolie, N., McCown, C., & Ramani, G. B. (2022). Deal Me in: Playing Cards in the Home to Learn Math. *Education Sciences*, 12(3), 190. <https://doi.org/10.3390/educsci12030190>

• Silinskas, G., Sénéchal, M., Torppa, M., & Lerkkanen, M.-K. (2020). Home Literacy Activities and Children's Reading Skills, Independent Reading, and Interest in Literacy Activities From Kindergarten to Grade 2. *Frontiers in Psychology*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.01508>

• Sonnenschein, S., Metzger, S. R., Dowling, R., Gay, B., & Simons, C. L. (2016). Extending an Effective Classroom-Based Math Board Game Intervention to Preschoolers' Homes. *Journal of Applied Research on Children*, 7(2). <https://doi.org/10.58464/2155-5834.1304>

• Susperreguy, M. I., & Davis-Kean, P. E. (2016). Maternal Math Talk in the Home and Math Skills in Preschool Children. *Early Education and Development*, 27(6), 841-857. <https://doi.org/10.1080/10409289.2016.1148480>

• Tomasetto, C., LeFevre, J.-A., Passolunghi, M. C., De Vita, C., Guardabassi, V., Brunelli, A., Ciotti, F., & Biasini, G. (2022). With a little help from our pediatrician: An intervention to promote mathematics-related home activities

through regular well-child visits. *Frontiers in Psychology*, 13. <https://www.frontiersin.org/journals/psychology/articles/10.3389/fpsyg.2022.1051822>

• Vygotsky, L. S., & Cole, M. (1978). *Mind in Society: Development of Higher Psychological Processes*. Harvard University Press.

Introduction

Disparities in the acquisition of mathematical skills emerge as early as the beginning of schooling, revealing a learning process that is both complex and socially determined. This phenomenon is frequently emphasized in media discourse following the publication of reports from the Programme for International Student Assessment (PISA). These studies reveal that, within OECD countries, familial socio-economic characteristics account for approximately 15% of the variance in children's mathematics performance (OCDE, 2023).

Following Vygotsky's socio-cultural theory (1978) and a long tradition of sociological research (Bourdieu & Passeron, 1970; Lahire, 1993), numerous studies have explored the specific role of early childhood interactions within their family environment on cognitive development. These studies have largely focused on language and literacy practices, creating a stark contrast with the mathematical domain, which has long been understudied from this perspective (Girard & Prado, 2022).

However, over the past fifteen years, the Home Numeracy Environment (HNE) model has emerged as a new research framework (LeFevre et al., 2009; Mutaf-Yıldız et al., 2020). A growing number of studies have found an association between the frequency of math-related activities children are exposed to at home and their early mathematical skills (as demonstrated by a recent meta-analysis of over 60 studies, Daucourt et al., 2021). Such activities can be formal (such as reciting number sequences) or informal (such as playing board games or cooking). These studies have also emphasized the importance of parental beliefs on this learning process. Our previous studies have confirmed these findings within the French population (Girard et al., 2021, 2023). We have also

demonstrated that these relations may be explained by specific neurocognitive mechanisms underlying mathematical cognition (Girard et al., 2022).

However, the main limitation of this body of research is that it does not establish a causal mechanism. The observed correlations could be explained by other confounding factors (including genetic factors; Hart et al., 2021) or by the fact that the most competent children might also be those who show greater interest in engaging in mathematics-related activities within their families (Ciping et al., 2015; Silinskas et al., 2020). Only intervention studies can assess the causality of these family activities on the development of children's mathematical skills.

To date, only a limited number of intervention studies have aimed to enrich family activities with mathematical content, with promising but mixed results (Libertus, 2024). These interventions have attempted to transfer interventions originally designed for schools or laboratories (i.e., very «formal» settings; Purpura et al., 2017; Ramani & Siegler, 2008) into a family context. In other words, these interventions primarily involved implementing a single, repetitive activity. For example, families were asked to play a single board game with numbers for several weeks, or to read a children's storybook designed to promote mathematical language (Libertus, 2024). Such adaptations sometimes failed due to families' lack of adherence to the protocol (Sonnenschein et al., 2016), or showed benefits only under very closely monitored and supervised conditions, where parents received extensive training on how to conduct the activity (Dulay et al., 2019; Scalise et al., 2022). Although this approach may prove effective in training parents, the ecological validity of these interventions - the extent to which the results reflect real-life conditions - is unclear. These interventions may not accurately replicate typical family activities as captured in correlational studies.

Given these limitations, the main aim of our pre-registered study was to assess the causal effect of a home intervention designed to have optimal ecological validity, i.e. to reflect families' actual practices as closely as possible. To this end, that families could adopt autonomously and spontaneously, while collecting a minimum of

information about the implementation of this content. In addition, the intervention was designed to be delivered solely through the existing communication between schools and families, without the need for meetings between the research team and parents. In order to isolate the effect of the specifically mathematical component of this home intervention, we also included a second intervention condition (control group) that was as similar as possible, but without mathematical content or incentives (instead targeting language content).

We ran the study in children that were in their second year of preschool (aged 4-5-years). The aim of our study was to compare the numeracy scores of children in an home numeracy intervention (i.e., in an experimental group exposed to a home intervention with mathematical content) with those in an active control group (receiving an intervention with a similar amount of content, but without a mathematical reference). Our main hypothesis was that the children in the experimental group would show a greater improvement in their scores than those in the control group.

Method

This study was supported by a postdoctoral fellowship from the Fyssen Foundation awarded to CG. Additional details are available in the article by Girard et al., currently under revision in the journal *Child Development*.

We recruited 117 children aged 4 to 5 years ($M = 4.68$ years, $SD = 0.29$, 47% girls) enrolled in the second year of preschool, along with their parents, from 26 schools in the Flemish region of Belgium. First, parents completed an online questionnaire about their family habits and their perceptions of children's mathematical learning. Then, children's early numeracy skills were assessed during school hours using five tests targeting: mathematical language (understanding expressions such as "more than" or "less than"), counting (object counting), transcoding (arabic numeral reading), ordinality understanding (identifying which number comes before or after another), and arithmetic (addition and subtraction). These assessments were re-administered a second time after the home intervention period.

Children and their parents were randomly assigned to one of two intervention conditions (experimental, $n = 59$, and control, $n = 58$) for a

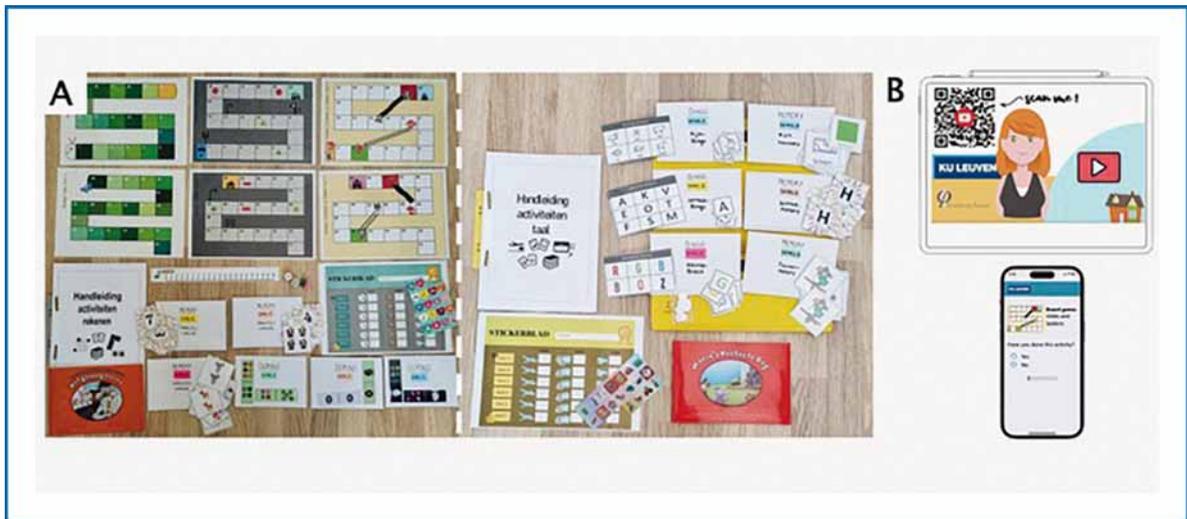


Figure 1. A: Materials distributed to families in the two conditions: experimental (numeracy) on the left and control (language) on the right. In the experimental condition, the materials included board games, dominoes, card games and a picture book with mathematical language. These activities were based on activities that had already been shown to benefit mathematical learning in a formal intervention context (Purpura et al., 2017; Ramani & Siegler, 2008). In the language condition, the materials were constructed to be as similar as possible, but without mathematical content: verbal memory games, bingos (of letters, sounds and pictures), card games and a picture book without mathematical language. In both conditions, a printed booklet and a sheet representing the 6 weeks with stickers to be applied by the child were also given.

B. Top. Screenshot of a video sent to parents in each condition to highlight the daily opportunities to support their child's learning (either mathematics or language, depending on the condition) (here in the experimental condition). Videos were created using *Powtoon* animation software. **Down.** Screenshot of the short questionnaire sent to parents via text message on a weekly basis (here in the experimental condition).

total duration of six weeks. Each family received a printed booklet containing instructions for different games, recommended activities, and adaptation suggestions (three different activities were suggested per week). Families also received a kit with various materials for each activity, designed to encourage interactions involving mathematical content in the experimental condition and language content (without mathematical content) in the control condition (see **Figure 1.A** for more details). Three animated videos were sent to the families in each group, highlighting the many daily opportunities to discuss mathematical or language content, depending on the condition (see **Figure 1.B**). Finally, short weekly text messages were sent to parents, asking them to report the types of activities they had completed each week and their appreciation of them (see **Figure 1.B**). This allowed us to measure family adherence rates (total number of text messages replied to) and participation rates (average duration and number of activities completed during the intervention period).

Results

We first tested the effectiveness of the random assignment of participants between the two conditions. Bayesian analyses were used to quantify evidence supporting the absence of differences between groups. These analyses showed that the children in the two conditions were comparable in terms of their numeracy skills at pre-test, age and gender. Similarly, we confirmed that parental adherence to the intervention was similar across conditions. On average, families responded to 4 out of 6 weekly text messages (**Figure 2**), with an average of 27 activities lasting 8 minutes each. On all parameters, parental adherence to the intervention was similar between groups.

Our primary hypothesis was that children in the experimental condition would show greater improvements in their numeracy scores between pre-test and post-test compared to those in the control condition. We conducted repeated measures ANOVAs, with time of assessment

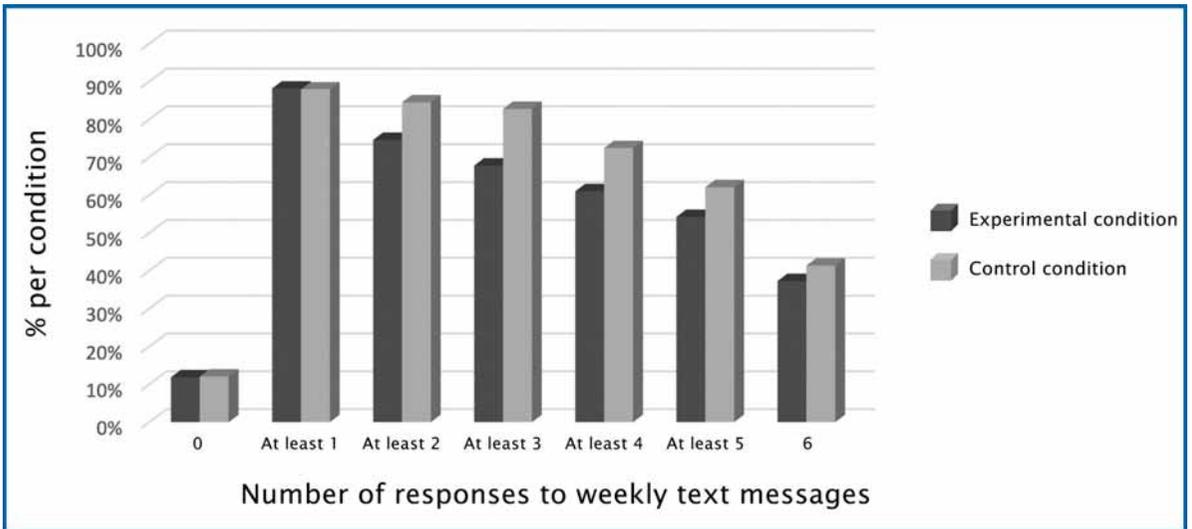


Figure 2: Parental adherence to the intervention. Percentage of responses to weekly questionnaires (out of a maximum of 6) by families, depending on intervention condition.

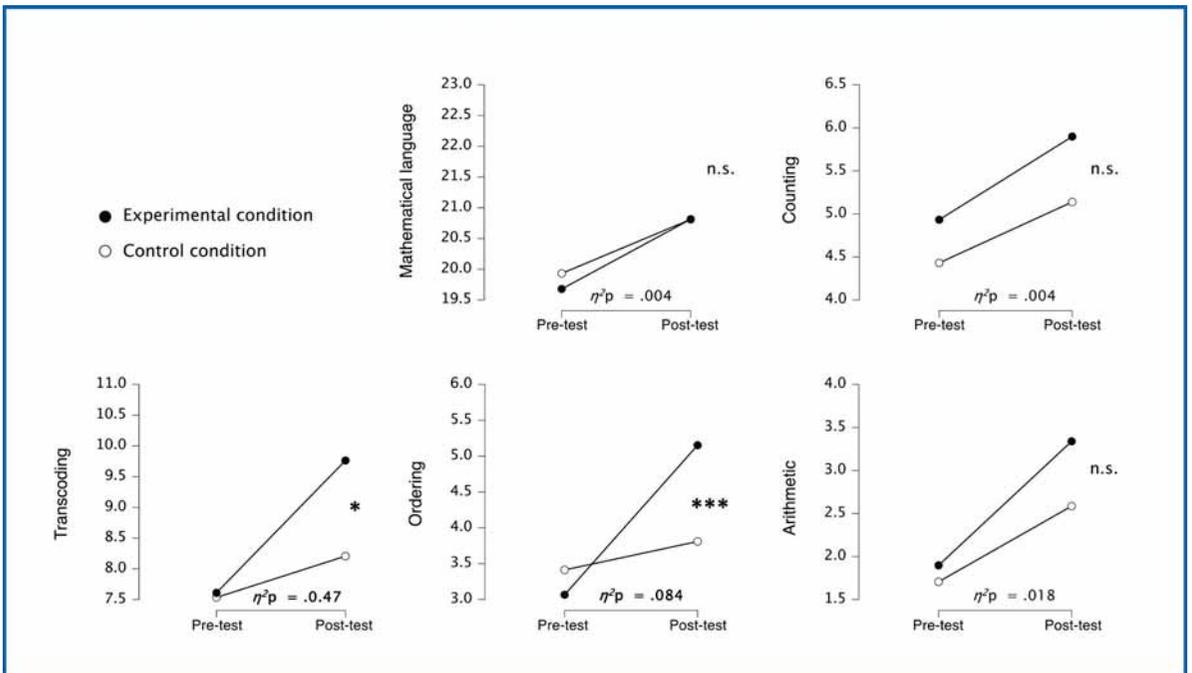


Figure 3: Pre-test and post-test scores of children in the experimental (mathematics) or control (language) condition. * $p < .05$, ** $p \leq .01$, *** $p \leq .00$.

(pre- or post-test) as a within-subject factor and intervention condition (experimental or control) as a between-subjects factor. These analyses confirmed our hypothesis, revealing that all children progressed between pre-test and post-

test. More importantly, children in the experimental condition showed significantly greater improvements in transcoding ($F(1, 115)=5.666$, $p=.019$, $\eta^2= 0.006$) and ordinality skills ($F(1, 115)=10.599$, $p=.001$, $\eta^2= 0.013$) (see **Figure 3**).

In order to put these results into context, we compared the transcoding and ordinality scores obtained in our study with those of a representative sample of children in the second or third year of preschool in Flanders, Belgium (Bakker et al., 2023). After normalizing the scores based on this large sample, we found that the pre-test scores of the children in our study were equivalent to those of children enrolled in the second year of preschool (age 4-5-years). Strikingly, the post-test ordinality scores of children in the experimental condition were equivalent to those of children in their third year of preschool (age 5-6-years), while the scores of children in the control condition remained comparable to those of second-year kindergarteners. These results suggest that the effect of our intervention on these skills may correspond to a gain equivalent to one year of preschool education.

Finally, our moderation analyses revealed that the intervention appeared to benefit all children equally, regardless of their initial skill level, their family's level of adherence to the intervention, or the frequency of family activities involving mathematical content as reported by parents before the intervention began ($F_s < 2.306$, $ps > .132$).

Discussion

By confirming our main hypothesis, the first contribution of our study is fundamentally theoretical, as it demonstrates the causal mechanism linking family activities involving mathematical content to early learning in young children. Rather than evaluating families' ability to comply with a highly formal protocol (which would be far removed from their usual practices), we adopted an intervention that allowed for greater autonomy, enabling us to assess the effects of mathematical activities integrated more flexibly into family life.

This intervention showed a particularly significant improvement in young children's ordinality skills. This may be explained by the fact that these skills are less spontaneously engaged in typical family interactions. In a previous study, observations of spontaneous family language exchanges indicated that parents tended to

emphasize the cardinality aspect of numbers (Susperreguy & Davis-Kean, 2016). The lack of intervention effect on certain early mathematical skills (such as mathematical language or counting) could be attributed to the limited sensitivity of the measures used or to the dominant influence of preschool education, which already targets these skills. Future studies incorporating longer-term post-test assessments should provide a better understanding of the effects of the intervention on these different skill domains.

More broadly, our findings align with previous research (Daucourt et al., 2021; Libertus, 2024) and extend them by demonstrating the effectiveness of an intervention designed to maintain high ecological validity. This approach not only resulted in a low attrition rate (13.7 % compared to 50 % in some previous studies; Sonnenschein et al., 2016) but also established that brief yet regular engagement in playful activities incorporating mathematical content can make a real difference in children's learning. Moreover, since any intervention carries the risk of exacerbating the very inequalities it aims to reduce (Lorenc et al., 2012), it is particularly important to highlight that our data suggest an equal benefit from the intervention, regardless of individual characteristics.

Our results underscore the importance of designing home numeracy interventions that are both relevant to real-life situations and accessible to families. From a societal perspective, raising awareness among families about everyday opportunities for mathematical learning is essential. In this regard, initiatives such as the Italian program *Nati per contare* («Born to count», Tomasetto et al., 2022) offer an inspiring model. This program, implemented in Italy through pediatricians during the five-year-old medical visit, takes place in two stages: a brief assessment of children's early numeracy skills and family activities involving mathematical content, followed by targeted communication with parents. This communication provides insights into the child's early math skills and offers suggestions for home activities, such as suggestions for books or board games with mathematical content. These types of

“Our results underscore the importance of designing home numeracy interventions that are both relevant to real-life situations and accessible to families.”

information could also be disseminated more widely in public spaces, including through awareness campaigns similar to those promoting family reading practices (such as the recent *Mi-temps lecture* campaign). Additionally, co-educational programs between schools and families could help further promote early mathematics learning, for instance, by providing educational materials through structures such as games libraries, or by adapting existing initiatives to numeracy education (such as the *Un livre pour les vacances* program).

From a theoretical standpoint, our study makes a significant contribution to understanding the development of children's cognitive processes and the role of environmental factors in shaping behavior throughout ontogeny. By demonstrating the causal influence of family activities on the learning of mathematical skills, we highlight the crucial role of the home environment in the early development of numeracy, enriching theoretical frameworks on the interaction between environmental factors and cognitive development.

In conclusion although mathematics learning is primarily formal and school-based, family practices play an important role in early learning. There is therefore a strong case for a holistic approach that combines educational initiatives, public policies, and accessible resources to support families in fostering their children's mathematical development.

Acknowledgments

We sincerely thank the children, families, and collaborators who participated in this research, particularly B. De Smedt, A. De Lamper, S. Callens et D. Van den Broek. This study was funded by a postdoctoral grant from the Fyssen Foundation awarded to C.G. and was conducted under the supervision of B. De Smedt. This article reports on an original study currently under revision (Girard, C., De Lamper, A., Callens, S., Van den Broek, D. & De Smedt, B. (under revision). Effects of an ecologically valid home numeracy intervention on preschoolers numeracy skills. *Child Development*).



Le rang et le contexte social influencent le sommeil des chimpanzés sauvages

Clara HOZER

*Chercheuse post-doctorale, Laboratoire de Cognition Comparée,
Université de Neuchâtel*

Le sommeil est essentiel à la santé et la valeur adaptative des animaux, mais son impact est modulé par le contexte environnant, notamment social qui peut l'améliorer ou le dégrader. Cependant, la prédominance des recherches menées en captivité, loin des milieux naturels, limite notre compréhension de cet équilibre coûts/bénéfices. Grâce à des mesures directes du sommeil par caméra trap, nous avons étudié l'impact du rang et du contexte social sur le sommeil de chimpanzés sauvages en Ouganda. Les mâles dominants se couchaient plus tard et avaient un sommeil plus court et plus fragmenté que les subordonnés. Par ailleurs, un plus grand nombre de mâles adultes retardait l'heure de coucher, et la présence de femelles sexuellement actives réduisait la durée du sommeil. Ces résultats montrent l'intérêt d'étudier le sommeil en contexte écologique pour en mieux comprendre les compromis dictés par les facteurs sociaux.

Mots-clés

Sommeil, chimpanzés, facteurs sociaux, rang social, caméra trap, conditions naturelles

Rank and social context influence sleep in wild chimpanzees

Sleep is essential for the health and fitness of all animals and its physiological impact is influenced by the surrounding context, including social factors that can either enhance or disrupt sleep. Most research, however, has focused on captive settings, detached from natural environments that can modify the balance between benefits and drawbacks of sleeping in group. Using direct recording of sleep with camera traps, we examined the impact of social rank and context on sleep in wild chimpanzees in Uganda. Dominant males nested later and experienced shorter, more fragmented sleep than subordinates. Party composition also influenced sleep : more adult males delayed nesting time, and sexually active females reduced sleep duration. These findings emphasize the need to study sleep in ecological contexts to gain a deeper understanding of the trade-offs shaped by social dynamics in sleep patterns.

Keywords

Sleep, chimpanzees, social factors, social rank, camera trap, natural conditions

Introduction

Présent chez les animaux allant du ver à l'humain, le sommeil remplit des fonctions vitales à l'organisme, telles que le renforcement de la fonction immunitaire, le développement des fonctions cognitives, ou la conservation de l'énergie (Siegel, 2009, Zielinski et al., 2016 ; Zielinski and

Krueger, 2011) mais présente aussi les désavantages d'être un état immobile et vulnérable et d'entrer en conflit avec d'autres fonctions biologiques (recherche de nourriture, accouplement...). Il peut alors être considéré comme un compromis adaptatif, l'évolution ayant favorisé des profils de sommeil variés selon les espèces et les individus, équilibrant coûts et bénéfices selon

les contextes internes et externes (Roth et al., 2010). Chez les espèces grégaires, le contexte social peut moduler cet équilibre. Dormir en groupe peut en effet apporter certains bénéfices pour le sommeil comme la réduction du risque de prédation, la conservation d'énergie par thermorégulation sociale, ou l'échange d'informations (Chakravarty et al., 2024). Chez les femelles sarcelles (*Anas crecca crecca*) par exemple, la vigilance pendant le sommeil diminue avec l'augmentation du nombre de congénères (Gauthier-Clerc et al., 1998). Mais les dynamiques sociales peuvent aussi réduire la quantité ou la qualité du sommeil, sacrifié pour passer davantage de temps avec les congénères, perturbé par la proximité de voisins éveillés ou, chez les individus subordonnés, par une exclusion sociale des emplacements favorables du site de sommeil (Chakravarty et al., 2024). Par exemple, les bécasseaux mâles (*Calidris melanotos*) réduisent drastiquement leur sommeil pendant la saison de reproduction (Lesku et al., 2012) et les babouins olive (*Papio anubis*) dorment moins lorsque le nombre de congénères proches augmente (Loftus et al., 2022). En captivité, il a été montré chez certains primates que la qualité du sommeil du bébé était positivement corrélée au rang de dominance de la mère chez les macaques (*Macaca*) (Hediger, 1961), mais que les mâles géladas (*Theropithecus gelada*) de haut rang avaient un sommeil moins détendu que les mâles subordonnés (Noser et al., 2003).

Cependant, l'influence des facteurs sociaux sur le sommeil ne peut être rigoureusement étudiée que dans des conditions naturelles, où l'évolution a façonné les patterns de sommeil en fonction de pressions de sélection écologiques absentes en captivité, telles que les conditions météorologiques, la pression de prédation ou la disponibilité alimentaire, qui peuvent interagir avec les variables sociales et modifier les caractéristiques du sommeil des individus (Rattenborg et al., 2017 ; Reinhardt, 2020). En effet, en conditions naturelles, la signification du sommeil va bien au-delà du simple impact physiologique et investir dans le sommeil lorsque la vigilance et l'activité sont particulièrement importantes peut entraîner des coûts non négligeables. Les animaux passent par exemple plus de temps à chercher de la nourriture en nature qu'en captivité, réduisant *de facto* leur temps de sommeil, comme cela a été démontré chez le loris lent (*Nycticebus*

javanicus) (Reinhardt et al., 2019). En milieu naturel, il est prévisible que les individus produisent une plus grande variabilité intra-spécifique des comportements de sommeil qu'en captivité, en réponse aux pressions écologiques, individuelles et sociales. Cependant, les recherches en milieu naturel, notamment chez les primates, sont rares, et des questions aussi fondamentales que : « le contexte social facilite-t-il ou restreint-il le sommeil ? » restent largement inexplorées (Karamihalev et al., 2019).

Mon étude a eu pour but de pallier le manque de connaissance sur l'influence du contexte social en conditions naturelles en étudiant le sommeil des chimpanzés, une espèce de primates sociaux à la hiérarchie bien établie. Grâce à un set-up expérimental innovant, nous avons pour la première fois obtenu des vidéos et des mesures directes du sommeil de chimpanzés sauvages.

Matériel & Méthodes

a. Collecte de données

La collecte de données a eu lieu de janvier à octobre 2023 et de janvier à août 2024 dans la communauté de chimpanzés de Sonso (*Pan troglodytes schweinfurthii*) de la forêt de Budongo en Ouganda, comprenant 76 individus (10 mâles et 33 femelles adultes). Les chimpanzés vivent en société multi mâles multi femelles marquée par une dynamique de fission-fusion (ils se déplacent en petits groupes, se scindant et se réunissant pendant la journée (Chapman et al., 1993)) et construisent chaque soir un nid individuel pour dormir, toujours différent de celui de la veille (Anderson et al., 2019). Quarante-huit individus (20 mâles et 28 femelles ; 10 juvéniles, 4 subadultes et 34 adultes) ont fait l'objet de suivis focaux de 7 :00 jusqu'à l'heure de nesting (la construction du nid) pour un total de 706 nestings observés. Chez 31 individus (12 mâles et 19 femelles ; 3 juvéniles, 3 subadultes et 15 adultes), et pour un total de 94 nuits, nous avons mesuré le sommeil comme suit (**Figure 1**) : après avoir attendu l'obscurité totale, nous avons déployé une perche télescopique, montée sur un trépied. La perche pouvant atteindre 16.5m, la plupart des nids étaient atteignables, les chimpanzés de Budongo nichant relativement bas (Brownlow et al., 2001). Au sommet de la perche, nous avons installé une tête orientable télécommandable, elle-même surmontée de deux camé-

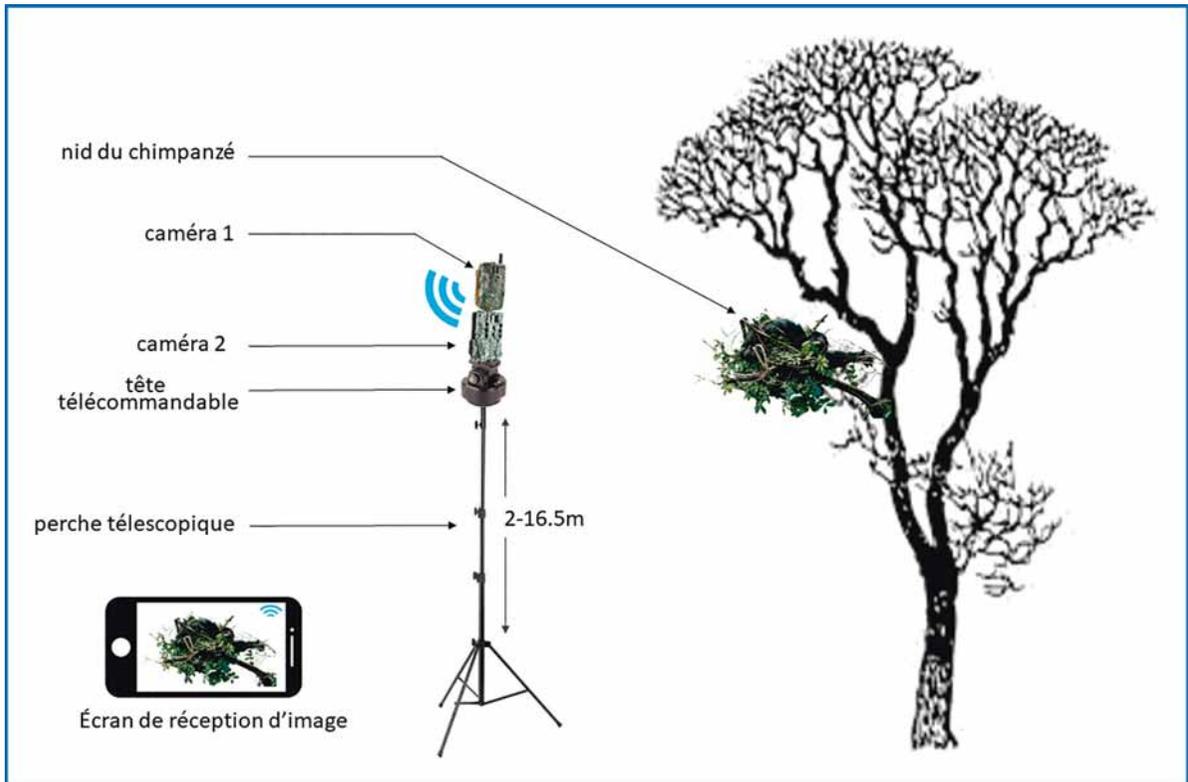


Figure 1 : Schéma de la mise en place des caméras. Une tête orientable télécommandable est placée sur une perche télescopique. Sur la tête sont placées une caméra trap (caméra 1) connectée par WIFI à un smartphone et une caméra trap (caméra 2) enregistrant des vidéos de 1 minute toutes les 5 minutes en plus des vidéos enclenchées par mouvement.

ras traps infrarouges. La première caméra (Ereagle E3H) était connectée par WIFI à un téléphone portable, permettant de visualiser l'orientation correcte des caméras par rapport au nid. La seconde caméra (Bushnell 4k No-glow) enregistrait des vidéos de 1 min toutes les 5 min, en plus des vidéos déclenchées par mouvement. Pour chaque nuit filmée, nous avons mesuré : la durée totale du sommeil et le nombre de réveils nocturnes. Un individu a été considéré comme endormi s'il ne bougeait pas, les yeux fermés, en position allongée, pendant au moins 5 minutes (exemple **Figure 2**).

Afin de contrôler pour différents facteurs abiotiques, nous avons mesuré la température toutes les 15 minutes grâce à un thermomètre digital (Elitech RC51). Les précipitations ont été mesurées toutes les heures grâce à un pluviomètre installé au milieu de la station. Les heures de lever et de coucher de soleil, ainsi que la phase de la lune ont été mesurées en utilisant le site

internet mooncalc.org. L'âge et le sexe de chaque individu, ainsi que le nombre de bébés et de juvéniles de chaque femelle étaient connus. L'état sexuel de chaque femelle a été déterminé par l'observation morphologique de la vulve et classé de 0 (activité sexuelle nulle) à 4 (activité sexuelle maximale). Le rang social a été déterminé en calculant le Elo-rank, qui combine trois types d'agressions (agressions sévères, poursuites et menaces) ainsi que les *pant-grunts*, une vocalisation de soumission unidirectionnelle, ces données faisant partie des données de long-terme collectées en routine. Nous avons ensuite classé les individus en trois groupes en fonction de leur rang : haut, moyen et bas. Cela nous a permis de séparer les individus en groupes de taille équivalente, mais aussi de pouvoir classer les femelles plus facilement, le Elo-rank étant plus complexe à calculer en raison de leur nature moins grégaire que celle des mâles. Chaque nuit, nous avons également mesuré le nombre d'individus dans le



Figure 2 : Exemple d'une image issue d'une vidéo d'un chimpanzé mâle de 31 ans (Hawa) endormi sur le dos dans son nid.

groupe de sommeil, le nombre de mâles adultes, ainsi que le nombre de femelles sexuellement actives (états sexuels classés 3 et 4) dans le groupe.

b. Analyses statistiques

Toutes les analyses ont été faites sur R version 2.14.2 (R Development Core Team, 2001). Pour chaque paramètre étudié (heure de nesting, durée totale du sommeil, nombre de réveils nocturnes), nous avons utilisé des modèles linéaires mixtes (LMMs) à l'aide de la fonction 'lmer' du package 'lmer4' avec l'identité des individus comme facteur aléatoire. Les effets fixes incorporés dans les modèles étaient les suivants : température moyenne de jour, température moyenne de nuit, présence ou absence de pluie pendant la journée, présence ou absence de pluie pendant la nuit, précipitations de jour, précipitations de nuit, phase de la lune, heure de coucher de soleil, heure de lever de soleil, âge, sexe, rang social, état sexuel des femelles, nombre d'individus dans le groupe de sommeil, nombre de mâles adultes présents, présence ou absence d'une ou plusieurs femelles actives sexuellement. Afin de sélectionner les variables à inclure dans chaque modèle,

nous avons mesuré l'AIC (Akaike Information Criterion) et avons conservé uniquement les modèles ayant l'AIC le plus bas. Nous avons ensuite vérifié la distribution des résidus de chaque modèle avec la fonction 'qqplot' du package 'car' et des tests de Shapiro. Lorsque c'était nécessaire, nous avons utilisé des tests post hoc avec la fonction 'emmeans' du package 'emmeans' avec une correction de Tukey, afin de déterminer quels groupes différaient spécifiquement les uns des autres.

Résultats

a. Influence du rang social sur l'heure de nesting, la durée de sommeil et la fragmentation du sommeil chez les mâles

Outre un effet très significatif de l'heure de coucher de soleil, ainsi que la présence de pluie pendant la journée sur l'heure de nesting des chimpanzés, nous avons trouvé une interaction significative entre le sexe et le rang social sur l'heure de nesting, la durée de sommeil et le nombre de réveils nocturnes (**Table 1**). Chez les mâles, les individus dominants se couchaient légèrement plus tard (à $18h41 \pm 30min$ en

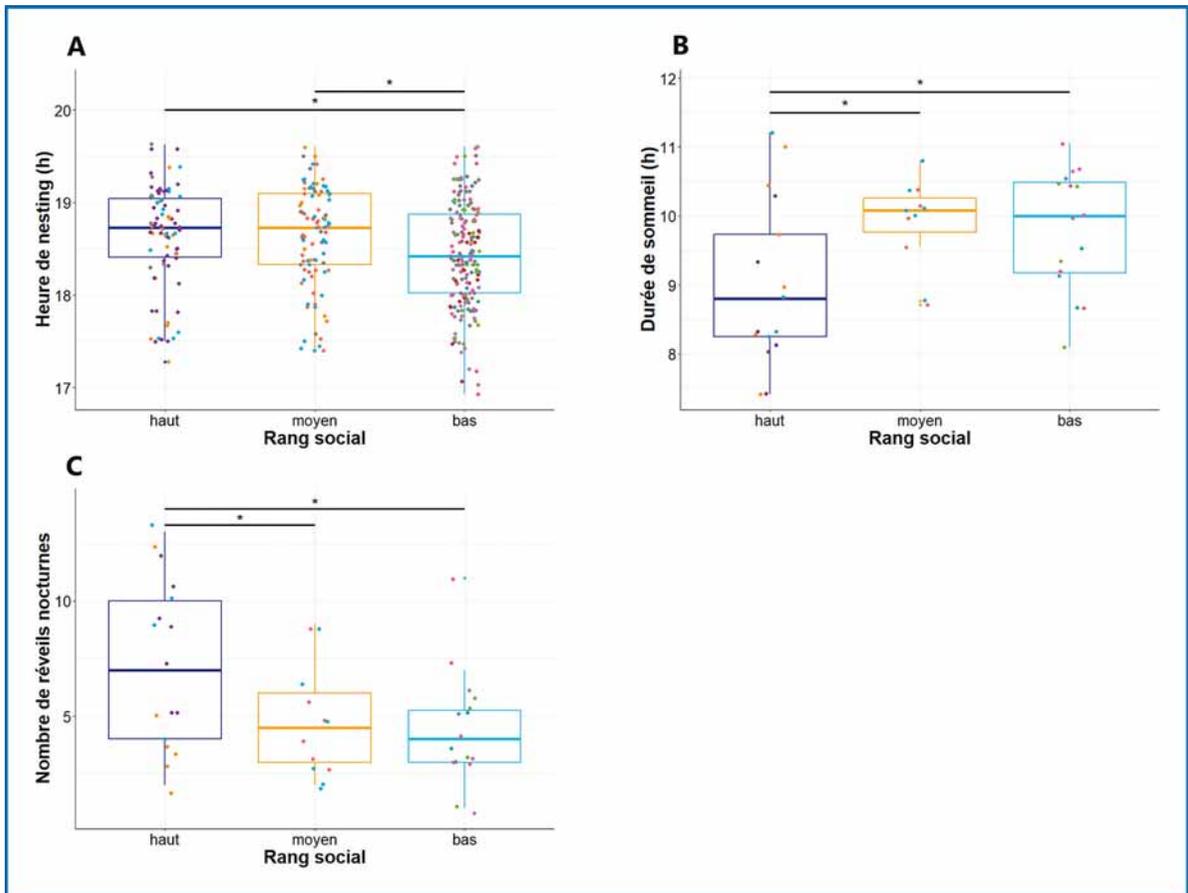


Figure 3 : Impact du rang social des chimpanzés mâles sur l'heure de nesting (A), la durée totale de sommeil par nuit (B), le nombre de réveils par nuit (C). Les points sont colorés par individu. Les boxplot représentent la médiane et les premier et troisième quartiles.

moyenne) que les individus subordonnés (à $18\text{h}25 \pm 37\text{min}$ en moyenne) (**Figure 3**). Les mâles dominants étaient également ceux qui dormaient le moins ($8.99 \pm 1.09\text{h}$ en moyenne contre

$9.80 \pm 0.88\text{h}$ pour les plus subordonnés), dû au fait qu'ils se réveillaient davantage (7.2 ± 3.6 fois par nuit en moyenne, contre 4.4 ± 2.5 chez les plus subordonnés) (**Table 1 et Figure 3**).

Table 1 : Effets fixes pour les modèles prédisant l'heure de nesting, la durée de sommeil et le nombre de réveils nocturnes.

	Heure de nesting			Durée de sommeil			Nombre de réveils nocturnes		
	X ²	DF	p	X ²	DF	p	X ²	DF	p
Rang	0.13	2	0.94	0.42	2	0.92	2.56	2	0.28
Sexe	1.80	1	0.18	2.01	1	0.61	0.11	1	0.74
Hauteur du nid	-	-	-	0.93	1	0.40	1.15	1	0.28
Heure de coucher de soleil	87.64	1	<0.001	-	-	-	-	-	-
Pluie pendant la journée	13.71	1	<0.001	-	-	-	-	-	-

	Heure de nesting			Durée de sommeil			Nombre de réveils nocturnes		
	X ²	DF	p	X ²	DF	p	X ²	DF	p
Pluie pendant la nuit	-	-	-	1.5	1	0.22	4.12	1	0.04
Température moyenne de jour	0.80	1	0.37	-	-	-	-	-	-
Température moyenne de nuit	-	-	-	0.14	1	0.70	0.01	1	0.93
Phase de la lune	-	-	-	0.02	1	0.90	0.13	1	0.72
Rang x Sexe	5.63	2	0.04	5.59	2	0.04	5.04	2	0.03
Etat sexuel de la femelle	0.001	1	0.97	2.46	1	0.12	7.20	1	0.007
Présence d'un bébé avec la femelle	1.92	1	0.17	0.12	1	0.72	0.86	1	0.35
Présence d'un juvénile avec la femelle	2.02	1	0.15	0.01	1	0.92	0.05	1	0.82
Nombre de mâles adultes	5.47	1	0.02	0.05	1	0.77	0.14	1	0.71
Présence du mâle alpha	2.93	1	0.09	2.02	1	0.34	-	-	-
Présence d'une femelle active sexuellement	0.31	1	0.58	11.88	1	0.005	1.80	1	0.18

b. Influence de l'environnement social sur l'heure de nesting et sur la durée de sommeil

Nous avons observé que plus le nombre de mâles adultes au sein du groupe était élevé, plus l'heure de nesting était tardive (**Table 1 et Figure 4**). Nous n'avons cependant pas trouvé d'influence de ce paramètre sur la durée de som-

meil ou le nombre de réveils nocturnes. Par ailleurs, la présence d'une ou plusieurs femelles actives sexuellement dans le groupe de sommeil a réduit significativement la durée de sommeil, indépendamment du sexe et du rang (9.9 ± 0.8 h en moyenne en l'absence de femelles sexuellement actives contre 9.0 ± 1.5 h en moyenne en leur présence) (**Table 1 et Figure 4**).

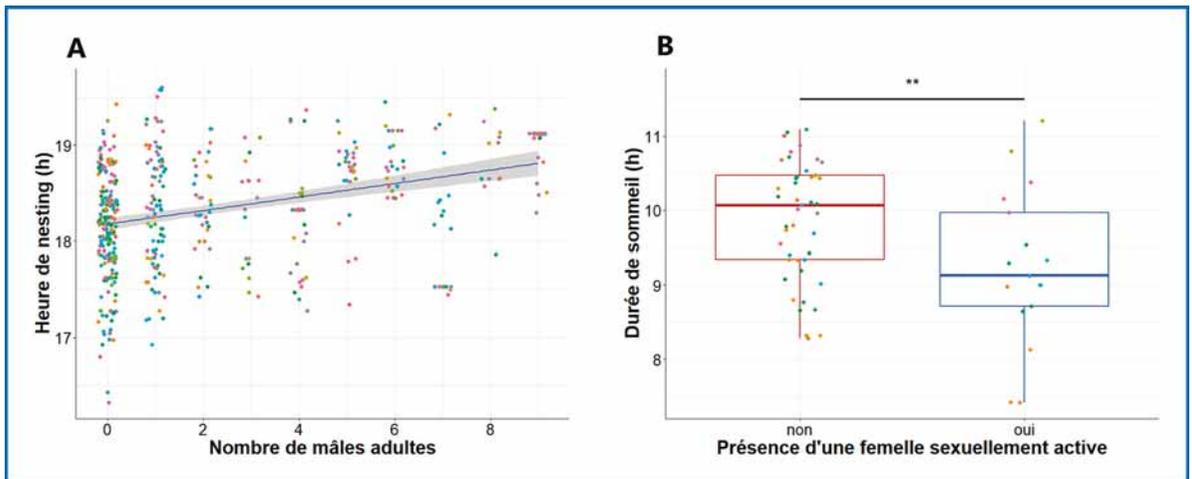


Figure 4 : Influences de l'environnement social sur le sommeil des chimpanzés A : Heure de nesting en fonction du nombre de mâles adultes présents dans le groupe. La ligne bleue est la droite de régression linéaire ajustée aux données, et l'ombre grise représente l'intervalle de confiance de 95% de cette régression. B : Durée totale du sommeil en fonction de la présence d'une femelle sexuellement active dans le groupe de sommeil. Les boxplots représentent la médiane et les premier et troisième quartiles.

Discussion

Notre étude a décrit pour la première fois de manière directe le sommeil d'une population de chimpanzés sauvages et a démontré que le contexte social impactait significativement leur sommeil, que ce soit

en terme de timing, de durée ou de fragmentation. Nous avons d'abord montré un effet d'un paramètre social individuel, le rang, sur le sommeil des mâles. Les mâles dominants se

couchent légèrement plus tard, dorment moins et ont un sommeil plus fragmenté que les mâles subordonnés. Ces résultats sont les premiers à suggérer l'existence d'un chronotype (propension à être du matin ou du soir) chez une espèce de primate sauvage, ce paramètre ayant été jusqu'à exclusivement étudié chez l'homme et en nature, chez les oiseaux (Randler, 2014). Chez l'homme, l'existence de chronotypes très variés (Luca et al., 2015) est sous-tendue par l'hypothèse « sentinelle » : un échelonnage des heures de coucher et de réveil aurait permis aux premiers humains une meilleure surveillance du groupe, les individus endossant le rôle de sentinelle à tour de rôle (Samson et al., 2017). Cependant, il était encore inconnu si cette variabilité s'étendait à tous les primates sociaux ou était spécifique à l'espèce humaine. Nos observations suggèrent que la même variabilité existe aussi chez les chimpanzés mâles et qu'elle est corrélée à leur rang social. Les individus dominants semblent se coucher plus tard, possiblement pour assumer un rôle de vigilance et de protection du groupe, généralement dévolu aux mâles dominants (de Waal, 1984 ; Williams et al., 2004). Il faut toutefois noter que la différence d'heure de coucher entre dominants et subordonnés est de l'ordre de 20 minutes, ce qui indique un échelonnage plutôt faible. Est-ce dû au fait que nichant dans les arbres, les chimpanzés sont moins soumis à la prédation qu'au sol, et ont donc moins besoin de surveillance nocturne ? Une autre hypothèse serait que les mâles dominants retardent leur coucher pour avoir un accès prolongé aux femelles réceptives sexuellement et ainsi augmenter leurs chances de s'accoupler. Pour la tester, il serait pertinent

“Notre étude a décrit pour la première fois de manière directe le sommeil d'une population de chimpanzés sauvages et a démontré que le contexte social impactait significativement leur sommeil, que ce soit en terme de timing, de durée ou de fragmentation.”

de comparer les activités sociales (grooming, tentatives d'accouplement) entre mâles et femelles pendant les dernières minutes avant la construction du nid. De manière intéressante, il a été démontré chez l'humain qu'un chronotype tardif

était associé à une personnalité extravertie et prône à la prise de risque, ainsi qu'à un meilleur succès reproducteur, des traits que l'on retrouve chez les chimpanzés mâles dominants (Randler,

2014 ; Randler et al., 2012). Nous avons également montré que les individus mâles dominants dormaient moins, à cause d'un sommeil plus fragmenté. Ces résultats font écho à une étude conduite en captivité chez les géoladas, chez qui les mâles dominants avaient un sommeil moins « relâché » (c'est-à-dire une posture de sommeil moins détendue), suggérant de nouveau un rôle de vigilance du groupe (Noser et al., 2003). Une question émergente de ces observations est : comment les mâles dominants parviennent-ils à maintenir un niveau de performances (cognitives, sociales, reproductrices) si élevé le jour avec un sommeil si réduit la nuit ? Plusieurs hypothèses non-exclusives peuvent l'expliquer. Il est possible que ces mâles compensent ce sommeil plus court par un sommeil plus profond, palliant la dette de sommeil engendrée, comme cela a été suggéré chez les humains primitifs (Samson and Nunn, 2015). Pour tester cela, il faudrait avoir une mesure fiable de l'architecture du sommeil, ce qui est impossible avec les outils technologiques disponibles à l'heure actuelle. En revanche, le fait que les mâles dominants aient un sommeil plus fragmenté que les mâles subordonnés va à l'encontre de cette hypothèse : il est en effet plus difficile d'avoir un sommeil profond si le sommeil est régulièrement interrompu et segmenté en plusieurs blocs (Samson and Shumaker, 2015). Il est également possible que ces mâles présentent des « séquelles » du manque de sommeil le jour suivant, qu'elles soient sociales ou cognitives, et qui, à terme, pourraient impacter leur survie, leur reproduction, ou simplement leur rang social. Dans cette perspective, un suivi à long-terme du sommeil en lien avec les performances cognitives

et reproductives serait pertinent. Enfin, une dernière hypothèse suggérerait que, même s'ils dorment moins, les petits dormeurs dominants n'engendrent pas de dette de sommeil. Pourquoi ? Car le fait de dormir moins ne veut pas dire ne pas dormir assez. Les gros dormeurs subordonnés dormiraient donc davantage simplement parce qu'ils n'auraient rien d'autre à faire. En effet, chez les babouins olive, il a été observé que les individus dormant peu une nuit donnée, ne compensent pas en dormant davantage la nuit suivante, suggérant qu'ils n'auraient pas de dette de sommeil, ce qui pourrait être le cas chez les chimpanzés de notre étude (Loftus et al., 2022).

Par ailleurs, nous avons trouvé un effet de traits sociaux à l'échelle du groupe sur le sommeil, et en premier lieu le nombre de mâles adultes présents au moment du coucher. Il est intéressant de noter que, bien que les deux paramètres soient fortement corrélés, c'est le nombre de mâles adultes qui influence significativement l'heure de coucher et non la taille du groupe totale. Cela suggère que les mâles chimpanzés ayant tendance à être plus actifs socialement, surtout en présence d'autres mâles, les interactions sociales, comme le grooming, les jeux et les démonstrations de force, pourraient retarder l'heure de nesting (Lonsdorf et al., 2014). La présence de nombreux mâles pourrait également engendrer un stress au sein du groupe, modifier les niveaux hormonaux de cortisol (Wittig et al., 2015), ce qui pourrait en conséquence perturber légèrement les cycles de sommeil et pousser les individus à se coucher plus tard. En second lieu, la présence d'une femelle sexuellement active réduit significativement la durée du sommeil des individus, mâles et femelles confondus. Il est difficile d'établir la cause de cette réduction de temps de sommeil, car ni l'heure de nesting, ni le nombre de réveils nocturnes, ni l'heure de réveil (non montré ici) ne sont significativement impactés par la présence d'une femelle sexuellement active, ce qui suggère probablement un effet réparti sur tous ces différents paramètres à la fois. La raison d'une réduction du temps de sommeil en présence d'une femelle sexuellement active paraît assez logique, du moins chez les mâles : maximiser ses chances d'accouplement. Il faut cependant noter que nous n'avons observé qu'une tentative d'accouplement nocturne, et ce de la part d'une femelle s'introduisant dans le nid d'un mâle, un matin vers 5h. La réduction du

temps de sommeil pourrait être alors davantage interprétée comme une lutte de pouvoir nocturne entre mâles pour l'accès aux femelles pendant la journée suivante. Il serait pertinent de comparer les activités des chimpanzés mâles lors des réveils nocturnes (vocalisent-ils ? font-ils des démonstrations de force ? ont-ils un simple comportement de vigilance ?) afin de comprendre si la présence ou l'absence de femelles sexuellement actives module les raisons de leurs réveils. Le sommeil réduit des femelles du groupe serait un « dommage collatéral », perturbé par les réveils nocturnes des mâles.

Conclusion

Les puissants de ce monde se targuent de dormir très peu, à l'instar de Margaret Thatcher qui affirmait « dormir, c'est pour les faibles ». Notre étude montre une relation similaire entre rang social et sommeil chez les chimpanzés : les mâles dominants se couchent plus tard, dorment moins et se réveillent davantage pendant la nuit que les subordonnés. Comme les humains, les chimpanzés dominants auraient la responsabilité de veiller sur le groupe, ou profiteraient simplement de ce temps sans sommeil pour se garantir l'accès aux femelles. Nous avons également observé que l'environnement social comme la taille du groupe ou la présence de femelles sexuellement actives dans le groupe pouvaient repousser l'heure de coucher ou réduire la durée du sommeil, démontrant, comme chez l'humain, le rôle prépondérant des relations sociales dans le façonnage du sommeil chez les chimpanzés. Mais à quel prix ? Nos ancêtres humains primitifs ont réussi à drastiquement réduire leur temps de sommeil afin, entre autres, de développer une vie sociale riche, sans pour autant que cela impacte leur santé et leur reproduction. Pour l'instant, nul ne sait si les chimpanzés sont également capables d'une telle prouesse...

Remerciements

Je remercie chaudement la Fondation Fyssen d'avoir participé au financement de ce projet très périlleux. Je remercie également l'Université de Neuchâtel, la Leakey Foundation et la Société Francophone de Primatologie pour leur soutien financier additionnel. Je remercie ensuite mes superviseurs Klaus Zuberbühler et David Samson pour leur encadrement et leur enthousiasme. Enfin, un grand merci à mes deux assistants de

terrain, Bosco Chandia et Monday Mbotella, sans qui rien n'aurait été possible, ainsi que tous mes autres assistants de recherche, Echoni, Raymon, Noémie Freymond, Francis Ahabwe et Mathilde Cirulnikow, qui ont sué tout autant que moi pour la collecte des données.

Références

- Anderson, J. R., Ang, M. Y. L., Lock, L. C., and Weiche, I. (2019). Nesting, sleeping, and nighttime behaviors in wild and captive great apes. *Primates* 60, 321–332. doi:10.1007/s10329-019-00723-2.
- Brownlow, A. R., Plumptre, A. J., Reynolds, V., and Ward, R. (2001). Sources of variation in the nesting behavior of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo Forest, Uganda. *Am. J. Primatol.* 55, 49–55. doi:10.1002/ajp.1038.
- Chakravarty, P., Ashbury, A. M., Strandburg-Peshkin, A., Ifelsberger, J., Goldshtein, A., Schuppli, C., et al. (2024). The sociality of sleep in animal groups. *Trends Ecol. Evol.* doi:10.1016/j.tree.2024.07.011.
- Chapman, C., White, F., and Wrangham, R. (1993). Defining Subgroup Size in Fission-Fusion Societies. *Folia Primatol.* 61, 31–34.
- de Waal, F. B. M. (1984). Sex differences in the formation of coalitions among chimpanzees. *Ethol. Sociobiol.* 5, 239–255. doi:10.1016/0162-3095(84)90004-9.
- Gauthier-Clerc, M., Tamisier, A., and Cezilly, F. (1998). Sleep-vigilance trade-off in Green-winged Teals (*Anas crecca crecca*). *Can. J. Zool.* 76, 2214–2218. doi:10.1139/cjz-76-12-2214.
- Hediger, H. (1961). « The evolution of territorial behavior, » in Washburn SL (ed). *Social Life of Early Man*. Chicago: Aldine, 34–57.
- Karamihalev, S., Flachskamm, C., Eren, N., Kimura, M., and Chen, A. (2019). Social context and dominance status contribute to sleep patterns and quality in groups of freely-moving mice. *Sci. Rep.* 9, 1–8. doi:10.1038/s41598-019-51375-7.
- Lesku, J. A., Rattenborg, N. C., Valcu, M., Vyssotski, A. L., Kuhn, S., Kuemmeth, F., et al. (2012). Adaptive sleep loss in polygynous pectoral sandpipers. *Science (80-)*. 337, 1654–1658. doi:10.1126/science.1220939.
- Loftus, J. C., Harel, R., Núñez, C. L., and Crofoot, M. C. (2022). Ecological and social pressures interfere with homeostatic sleep regulation in the wild. *Elife* 11, 1–26. doi:10.7554/eLife.73695.
- Lonsdorf, E. V., Anderson, K. E., Stanton, M. A., Shender, M., Heintz, M. R., Goodall, J., et al. (2014). Boys will be boys : Sex differences in wild infant chimpanzee social interactions. *Anim. Behav.* 88, 79–83. doi:10.1016/j.anbehav.2013.11.015.
- Luca, G., Haba Rubio, J., Andries, D., Tobback, N., Vollenweider, P., Waeber, G., et al. (2015). Age and gender variations of sleep in subjects without sleep disorders. *Ann. Med.* 47, 482–491. doi:10.3109/07853890.2015.1074271.
- Noser, R., Gygax, L., and Tobler, I. (2003). Sleep and social status in captive gelada baboons (*Theropithecus gelada*). *Behav. Brain Res.* 147, 9–15. doi:10.1016/S0166-4328(03)00111-6.
- Randler, C. (2014). Sleep, sleep timing and chronotype in animal behaviour. *Anim. Behav.* 94, 161–166. doi:10.1016/j.anbehav.2014.05.001.
- Randler, C., Ebenhöf, N., Fischer, A., Höchel, S., Schroff, C., Stoll, J. C., et al. (2012). Eveningness is related to men's mating success. *Pers. Individ. Dif.* 53, 263–267. doi:10.1016/j.paid.2012.03.025.
- Rattenborg, N. C., De La Iglesia, H. O., Kempnaers, B., Lesku, J. A., Meerlo, P., and Scriba, M. F. (2017). Sleep research goes wild : New methods and approaches to investigate the ecology, evolution and functions of sleep. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 372. doi:10.1098/rstb.2016.0251.
- Reinhardt, K. D. (2020). Wild primate sleep : understanding sleep in an ecological context. *Curr. Opin. Physiol.* 15, 238–244. doi:10.1016/j.cophys.2020.04.002.
- Reinhardt, K. D., Vyazovskiy, V. V., Hernandez-Aguilar, R. A., Imron, M. A., and Nekaris, K. A. I. (2019). Environment shapes sleep patterns in a wild nocturnal primate. *Sci. Rep.* 9, 1–13. doi:10.1038/s41598-019-45852-2.
- Roth, T. C., Rattenborg, N. C., and Pravosudov, V. V. (2010). The ecological relevance of sleep : The trade-off between sleep, memory and energy conservation. *Philos. Trans. R. Soc. B* 365, 945–959. doi:10.1098/rstb.2009.0209.

- Samson, D. R., Crittenden, A. N., Mabulla, I. A., Mabulla, A. Z. P., and Nunn, C. L. (2017). Chronotype variation drives night-time sentinel-like behaviour in hunter – gatherers. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284. doi:10.1098/rspb.2017.0967.
- Samson, D. R., and Nunn, C. L. (2015). Sleep intensity and the evolution of human cognition. *Evol. Anthropol.* 24, 225–237. doi:10.1002/evan.21464.
- Samson, D. R., and Shumaker, R. W. (2015). Orangutans (*Pongo* spp.) have deeper, more efficient sleep than baboons (*Papio papio*) in captivity. *Am. J. Phys. Anthropol.* 157, 421–427. doi:10.1002/ajpa.22733.
- Siegel, J. M. (2009). Sleep viewed as a state of adaptive inactivity. *Nat. Rev. Neurosci.* 10, 747–753. doi:10.1038/nrn2697.
- Williams, J. M., Oehlert, G. W., Carlis, J. V., and Pusey, A. E. (2004). Why do male chimpanzees defend a group range? *Anim. Behav.* 68, 523–532. doi:10.1016/j.anbehav.2003.09.015.
- Wittig, R. M., Crockford, C., Weltring, A., Deschner, T., and Zuberbühler, K. (2015). Single aggressive interactions increase urinary glucocorticoid levels in wild male chimpanzees. *PLoS One* 10, 1–13. doi:10.1371/journal.pone.0118695.
- Zielinski, M. R., and Krueger, J. M. (2011). Sleep and innate immunity. *Front. Biosci. - Sch.* 3 S, 632–642. doi:10.2741/s176.
- Zielinski, M. R., McKenna, J. T., and McCarley, R. W. (2016). Functions and mechanisms of sleep. *AIMS Neurosci.* 3, 67–104. doi:10.3934/Neuroscience.2016.1.67.

Introduction

Found in animals ranging from worms to humans, sleep fulfils key functions for the organism, such as reinforcing the immune system, enhancing cognitive abilities, and conserving energy (Siegel, 2009, Zielinski et al., 2016; Zielinski and Krueger, 2011), but also has the disadvantages of being an immobile and vulnerable state and of conflicting with other biological functions (foraging, mating...). It can then be considered as an adaptive trade-off, evolution having favoured varied sleep profiles depending on species and individuals, balancing costs and benefits according to internal and external contexts (Roth et al.,

2010). In gregarious species, the social context can modulate this balance. Sleeping in a group may indeed bring certain benefits for sleep, such as reducing the risk of predation, conserving energy through social thermoregulation, or exchanging information (Chakravarty et al., 2024). In female teal (*Anas crecca crecca*), for example, vigilance during sleep decreases as the number of conspecifics increases (Gauthier-Clerc et al., 1998). But social dynamics can also reduce the quantity or quality of sleep, sacrificed to spend more time with conspecifics, disrupted by the proximity of awake neighbours or, in subordinate individuals, by social exclusion from favorable sleeping site locations (Chakravarty et al., 2024). For example, male sandpipers (*Calidris melanotos*) drastically reduce their sleep during the breeding season (Lesku et al., 2012) and olive baboons (*Papio anubis*) sleep less when the number of close conspecifics increases (Loftus et al., 2022). In captivity, it has been shown that infant sleep quality was positively correlated with maternal dominance rank in macaques (*Macaca*) (Hediger, 1961), but that high-ranking gelada males (*Theropithecus gelada*) had less relaxed sleep than subordinate males (Noser et al., 2003).

However, the influence of social factors on sleep can only be rigorously studied under natural conditions, where evolution has shaped sleep patterns according to ecological selection pressures absent in captivity, such as weather conditions, predation pressure or food availability, which can interact with social variables and alter the sleep characteristics of individuals (Rattenborg et al., 2017; Reinhardt, 2020). Indeed, in natural conditions, the significance of sleep goes far beyond its simple physiological impact, and investing in sleep when alertness and activity are particularly high can entail considerable costs. For example, animals spend more time foraging for food in the wild than in captivity, reducing their sleep duration *de facto*, as demonstrated in the slow loris (*Nycticebus javanicus*) (Reinhardt et al., 2019). In the wild, individuals can be expected to produce greater intra-specific variability in sleep behaviour than in captivity, in response to ecological, individual and social pressures. However, research in the wild, particularly in primates, is scarce, and questions as fundamental as «does the social context facilitate or restrict sleep?» remain largely unexplored (Karamihalev et al., 2019).

The aim of my study was to overcome the lack of knowledge about the influence of social context in natural conditions by studying the sleep of chimpanzees, a social primate species with a well-established hierarchy. Thanks to an innovative experimental set-up, we were able for the first time to obtain videos and direct measurements of sleep in wild chimpanzees.

Material & Methods

a. Data collection

Data collection took place from January to October 2023 and from January to August 2024 in the Sonso chimpanzee community (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in Uganda's Budongo forest, comprising 76 individuals (10 adult males and 33 adult females). The chimpanzees live in a multi-male, multi-female society marked by fission-fusion dynamics (they move around in small groups, splitting up and reuniting during the day (Chapman et al., 1993)) and build an individual nest to sleep in each evening, always different from the

previous day's (Anderson et al., 2019). Forty-eight individuals (20 males and 28 females; 10 juveniles, 4 subadults and 34 adults) were monitored from 7:00 a.m. to nesting time, for a total of 706 nestings observed. In 31 individuals (12 males and 19 females; 3 juveniles, 3 subadults and 15 adults), and for a total of 94 nights, we measured sleep as follows (**Figure 1**): after waiting for total darkness, we deployed a telescopic pole, mounted on a tripod. As the pole could reach 16.5m, most nests were within reach, as Budongo chimpanzees nest relatively low (Brownlow et al., 2001). At the top of the pole, we installed a remote-controlled pan/tilt head, itself topped by two infrared camera-traps. The first camera (Ereagle E3H) was connected via WIFI to a cell phone, enabling us to visualize the correct orientation of the cameras in relation to the nest. The second camera (Bushnell 4k No-glow) recorded 1 min videos every 5 min, in addition to motion-triggered videos. For each night filmed, we measured: the total sleep duration, the number of nocturnal awakenings and the time of

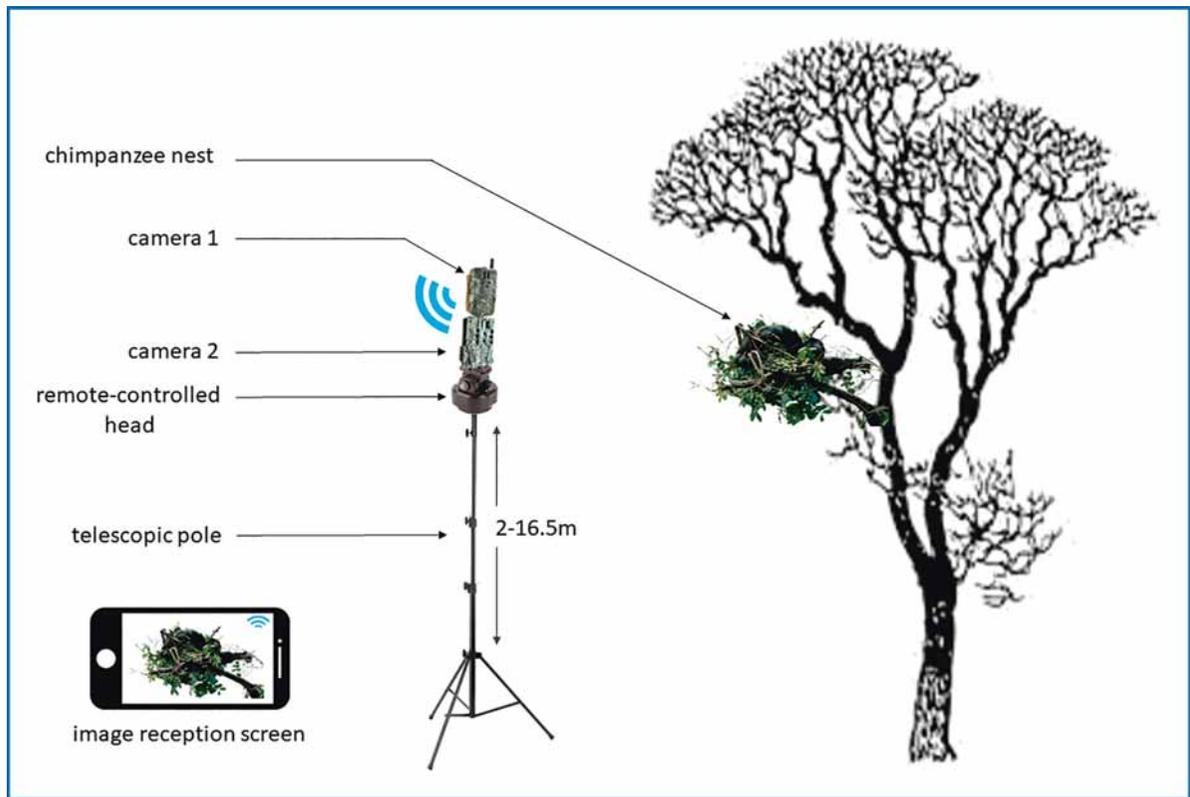


Figure 1: Schema of camera set-up. A remote-controlled pan/tilt head is mounted on a telescopic pole. A camera-trap (camera 1) connected by WIFI to a smartphone and a camera-trap (camera 2) recording 1-minute videos every 5 minutes in addition to motion-activated videos are placed on the head.



Figure 2: Example of a video image of a 31-year-old male chimpanzee (Hawa) asleep on his back in his nest.

awakening. An individual was considered asleep if he/she did not move, with eyes closed, in a lying position, for at least 5 minutes (example **Figure 2**).

To monitor various abiotic factors, we measured temperature every 15 minutes using a digital thermometer (Elitech RC51). Precipitation was measured every hour using a rain gauge installed in the middle of the station. Sunrise, sunset and moon phase were measured using the mooncalc.org website. The age and sex of each individual, as well as the number of babies and juveniles of each female, were known. The sexual status of each female was determined by morphological observation of the vulva and ranked from 0 (no sexual activity) to 4 (maximum sexual activity). Social rank was determined by calculating the Elo-rank, which combines three types of aggression (severe aggression, chases and threats) as well as pant-grunts, a unidirectional submission vocalization, these data being part of the long-term data routinely collected. We then classified the individuals into three groups according to their rank: high, mid and low. This enabled us to separate individuals into groups of equivalent size, but also to classify females more easily, the Elo-rank being more complex to calculate due to their less gregarious nature than that of males. Each night,

we also measured the number of individuals in the sleeping group, the number of adult males, and the number of sexually active females (sexual states ranked 3 and 4) in the group.

b. Statistical analysis

All analyses were performed on R version 2.14.2 (R Development Core Team, 2001). For each parameter studied (nesting time, total sleep duration, number of nocturnal awakenings), we used linear mixed models (LMMs) using the 'lmer' function from the 'lmer4' package, with individual identity as a random factor. The fixed effects incorporated in the models were: mean daytime temperature, mean night-time temperature, presence or absence of rain during the day, presence or absence of rain during the night, daytime rainfalls, night-time rainfalls, moon phase, sunset time, sunrise time, age, sex, social rank, sexual status of females, number of individuals in the sleeping group, number of adult males in the sleeping group, presence or absence of one or more sexually active females. To select the variables to be included in each model, we measured the AIC (Akaike Information Criterion) and retained only those models with the lowest AIC. We then checked the distribution of residuals for each model using the 'qqplot' func-

tion in the 'car' package and Shapiro tests. Where necessary, we used post hoc tests with the 'emmeans' function from the 'emmeans' package, with Tukey correction, to determine which groups differed specifically from each other.

Results

a. Influence of social rank on nesting time, sleep duration and sleep fragmentation in males

In addition to a highly significant effect of sunset time and the presence of rain during the day on

chimpanzee nesting time, we found a significant interaction between sex and social rank on nesting time, sleep duration and the number of nocturnal awakenings (**Table 1**). In males, dominant individuals went to bed slightly later (at $18\text{h}41 \pm 30\text{min}$ on average) than subordinate individuals (at $18\text{h}25 \pm 37\text{min}$ on average) (**Figure 3**). Dominant males also slept the least ($8.99 \pm 1.09\text{h}$ on average vs. $9.80 \pm 0.88\text{h}$ for subordinates), due to the fact that they woke up more often (7.2 ± 3.6 times per night on average, vs. 4.4 ± 2.5 for subordinates) (**Table 1 and Figure 3**).

Table 1: Fixed effects for models predicting nesting time, sleep duration and number of nocturnal awakenings.

	Nesting time			Sleep duration			Number of nocturnal awakenings		
	X ²	DF	p	X ²	DF	p	X ²	DF	p
Rank	0.13	2	0.94	0.42	2	0.92	2.56	2	0.28
Sex	1.80	1	0.18	2.01	1	0.61	0.11	1	0.74
Nest height	-	-	-	0.93	1	0.40	1.15	1	0.28
Sunset time	87.64	1	< 0.001	-	-	-	-	-	-
Rain during the day	13.71	1	< 0.001	-	-	-	-	-	-
Rain during the night	-	-	-	1.5	1	0.22	4.12	1	0.04
Mean daily temperature	0.80	1	0.37	-	-	-	-	-	-
Mean night temperature	-	-	-	0.14	1	0.70	0.01	1	0.93
Moon phase	-	-	-	0.02	1	0.90	0.13	1	0.72
Rank x Sex	5.63	2	0.04	5.59	2	0.04	5.04	2	0.03
Female sexual state	0.001	1	0.97	2.46	1	0.12	7.20	1	0.007
Presence of a baby with the female	1.92	1	0.17	0.12	1	0.72	0.86	1	0.35
Presence of a juvenile with the female	2.02	1	0.15	0.01	1	0.92	0.05	1	0.82
Number of adult males	5.47	1	0.02	0.05	1	0.77	0.14	1	0.71
Presence of alpha male	2.93	1	0.09	2.02	1	0.34	-	-	-
Presence of a sexually active female	0.31	1	0.58	11.88	1	0.005	1.80	1	0.18

b. Influence of social environment on nesting time and sleep duration

We observed that the higher the number of adult males in the group, the later the nesting time (**Table 1 and Figure 4**). However, we found no influence of this parameter on sleep duration or the number of nocturnal awakenings. On the other hand, the presence of one or more sexually active females in the sleeping group significantly

reduced sleep duration, irrespective of sex and rank ($9.9 \pm 0.8\text{h}$ on average in the absence of sexually active females versus $9.0 \pm 1.5\text{h}$ on average in their presence) (**Table 1 and Figure 4**).

Discussion

Our study provided the first direct description of sleep in a population of wild chimpanzees, and demonstrated that the social context had a signi-

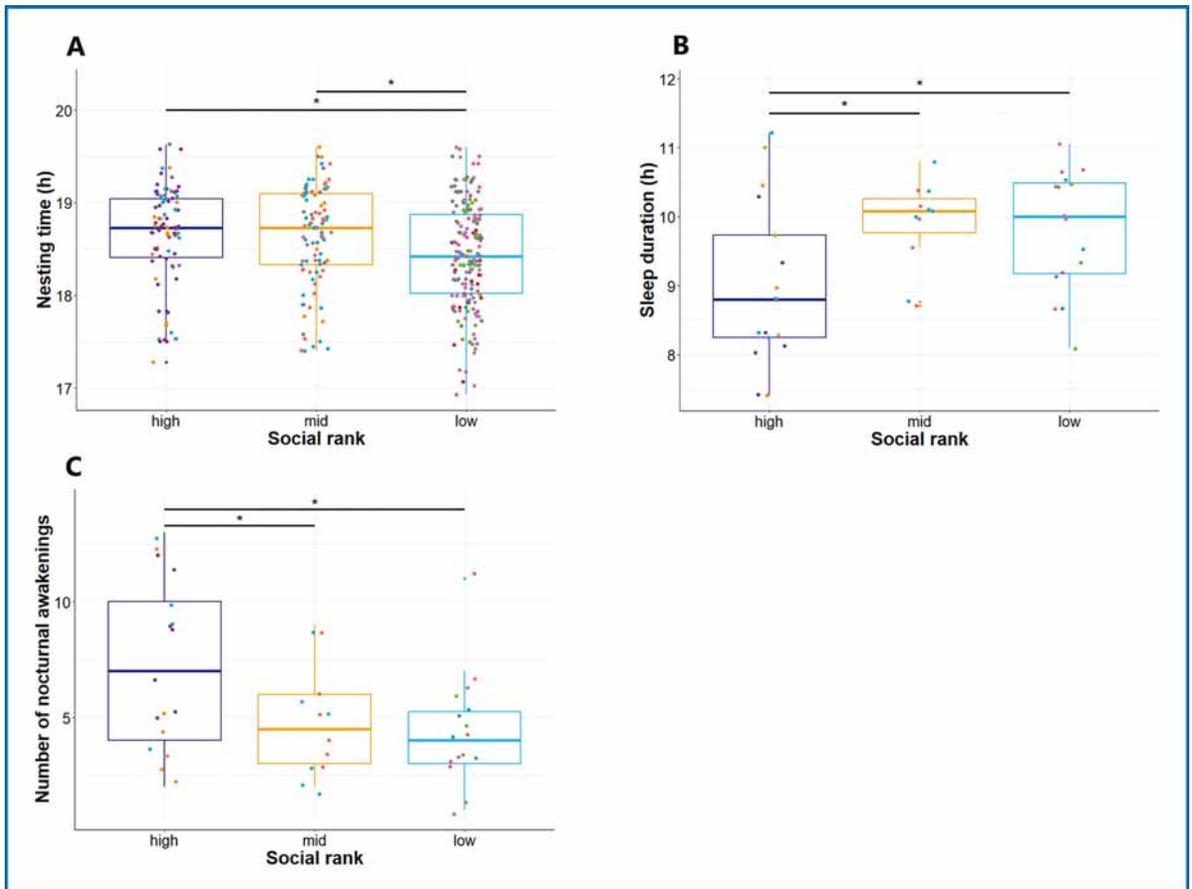


Figure 3: Impact of male chimpanzees' social rank on nesting time (A), sleep duration per night (B), number of awakenings per night (C). Points are colored per individual. Boxplots represent median and first and third quartiles.

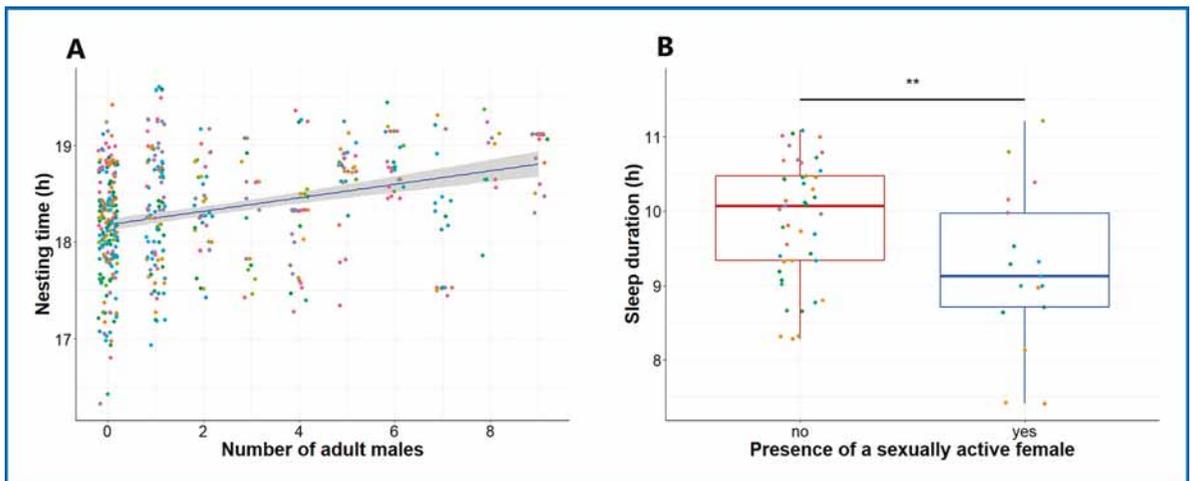


Figure 4: Influences of the social environment on chimpanzee sleep. A: Nesting time depending on the number of adult males in the group. The blue line is the linear regression line fitted to the data, and the grey shading represents the 95% confidence interval of this regression. B: Sleep duration depending on the presence of a sexually active female in the sleeping group. Boxplots represent median and first and third quartiles.

ficant impact on their sleep, whether in terms of timing, duration or fragmentation. We first demonstrated the effect of an individual social parameter, rank, on male sleep. Dominant males went to bed slightly later, slept less and had more fragmented sleep than subordinate males. These results are the first to suggest the existence of a chronotype (propensity to morningness or eveningness) in a wild primate species, this parameter having previously been studied exclusively in humans and in the wild, in birds (Randler, 2014). In humans, the existence of highly varied chronotypes (Luca et al., 2015) is underpinned by the «sentinel» hypothesis: a staggering of bedtime and wake-up times would have enabled early humans to better monitor the group, with individuals taking it in turns to assume the role of sentinel (Samson et al., 2017). However, it was still unknown whether this variability extended to all social primates or was specific to the human species. Our observations suggest that the same variability also exists in male chimpanzees, and that it is correlated with their social rank. Dominant individuals seem to nest later, possibly to assume a role of vigilance and protection of the group, generally assigned to dominant males (de Waal, 1984; Williams et al., 2004). It should be noted, though, that the difference in nesting time between dominant and subordinate chimpanzees is of the order of 20 minutes, indicating a rather low level of staggering. Could this be due to the fact that chimpanzees nesting in trees are less subject to predation than on the ground, and therefore require less nocturnal surveillance? Another hypothesis could be that dominant males delay their nesting time to gain prolonged access to sexually receptive females and thus increase their chances of mating. To test this, it would be relevant to compare social activities (grooming, mating attempts) between males and females during the last minutes before nest building. Interestingly, it has been shown in humans that a late chronotype is associated with an extroverted, risk-taking personality, as well as better reproductive success, traits that are found in dominant male chimpanzees (Randler, 2014; Rand-

“Our study provided the first direct description of sleep in a population of wild chimpanzees, and demonstrated that the social context had a significant impact on their sleep, whether in terms of timing, duration or fragmentation.”

ler et al., 2012). We also showed that dominant males slept less, due to a more fragmented sleep pattern. These results echo a study conducted in captivity on geladas, in which dominant males have a less «relaxed» sleep (i.e. a less relaxed sleeping posture), again suggesting a role for group vigilance (Noser et al., 2003). One question that emerges from these observations is: how do dominant males manage to maintain such a high level of performance (cognitive, social, reproductive) during the day, with so little sleep at night? Several non-exclusive hypotheses may explain this. It's possible that these males compensate for this shorter sleep by sleeping more deeply, to make up for the resulting sleep debt, as has been suggested in primitive humans (Samson and Nunn, 2015). To test this, we would need a reliable measure of sleep architecture, which is impossible with the technological tools currently available. On the other hand, the fact that dominant males have a more fragmented sleep than subordinate males goes against this hypothesis: it is indeed more difficult to get deep sleep if sleep is regularly interrupted and segmented into several blocks (Samson and Shumaker, 2015). It's also possible that these males will show «after-effects» of sleep deprivation the following day, whether social or cognitive, which could ultimately impact their survival, reproduction, or simply their social rank. From this perspective, long-term monitoring of sleep in relation to cognitive and reproductive performances would be relevant. A final hypothesis suggests that, even if they sleep less, dominant short sleepers do not generate sleep debt. Why? Because sleeping less doesn't mean not sleeping enough. Subordinates would sleep more simply because they have nothing else to do. Indeed, in olive baboons, it has been observed that individuals who sleep little on a given night do not compensate by sleeping more the following night, suggesting that they do not have a sleep debt, which could be the case for the chimpanzees in our study (Loftus et al., 2022).

In addition, we found a group-level effect of social traits on sleep, primarily the number of

adult males present at nesting time. Interestingly, although the two parameters were highly correlated, it was the number of adult males that significantly influenced nesting time, rather than total group size. This suggests that, as chimpanzee males tend to be more socially active, especially in the presence of other males, social interactions such as grooming, games and displays of strength could delay nesting time (Lonsdorf et al., 2014). The presence of many males could also generate stress within the group, altering cortisol hormone levels (Wittig et al., 2015), which could consequently slightly disrupt sleep cycles and cause individuals to nest later. Secondly, the presence of one or several sexually active females significantly reduced the sleep duration of both males and females. It is difficult to establish the cause of this reduction in sleep duration, as neither the nesting time, nor the number of nocturnal awakenings, nor the waking time (not shown here) were significantly impacted by the presence of a sexually active female, which probably suggests a distributed effect on all these different parameters. The reason for reducing sleep duration in the presence of a sexually active female seems quite logical, at least in males: to maximize their chances of mating. It should be noted, however, that we only observed one nocturnal mating attempt, and that was a female entering a male's nest at around 5am. The reduction in sleep duration could therefore be interpreted more as a nocturnal power struggle between males for access to females during the following day. It would be relevant to compare the activities of male chimpanzees during nocturnal awakenings (do they vocalize? do they demonstrate strength? are they simply vigilant?) in order to understand whether the presence or absence of sexually active females modulates the reasons for their awakenings. The reduced sleep of the females in the group would be a «collateral damage»,

disrupted by the nocturnal awakenings of the males.

Conclusion

The world's powerful pride themselves on getting very little sleep, as Margaret Thatcher once said: «Sleep is for the weak». Our study shows a similar relationship between social rank and sleep in chimpanzees: dominant males nest later, sleep less and wake up more during the night than subordinates. Like humans, dominant chimpanzees would be responsible for looking after the group, or would simply take advantage of this time without sleep to guarantee themselves access to females. We also observed that the social environment, such as group size or the presence of sexually active females in the group, could postpone nesting time or reduce sleep duration, demonstrating, as in humans, the preponderant role of social relationships in shaping sleep in chimpanzees. But at what cost? Our primitive human ancestors managed to drastically reduce their sleep duration in order, among other things, to develop a rich social life, without this impacting on their health and reproduction. Whether chimpanzees are also capable of such a feat remains to be seen...

Acknowledgements

My warmest thanks to the Fyssen Foundation for helping to fund this very challenging project. I would also like to thank the University of Neuchâtel, the Leakey Foundation and the Société Francophone de Primatologie for their additional financial support. I would also like to thank my supervisors Klaus Zuberbühler and David Samson for their guidance and enthusiasm. Finally, a big thank you to my two field assistants, Bosco Chandia and Monday Mbotella, without whom nothing would have been possible, as well as all my other research assistants, Echoni, Raymon, Noémie Freymond, Francis Ahabwe and Mathilde Cirulnikow, who sweated just as hard as I did collecting the data.



Odeurs et préjugés - Les circuits neuronaux à la base du contrôle olfactif des émotions et du comportement

Evan HARRELL

Chargé de recherche, IINS Bordeaux, Équipe Neurophysiology of Natural Behaviors

Résumé

Les odeurs sont au cœur de nos désirs les plus fondamentaux. Il n'est donc pas surprenant que de toutes les modalités sensorielles, l'olfaction ait une relation privilégiée avec les zones du cerveau impliquées dans le traitement de la récompense et des émotions. La voie sensorielle olfactive contourne le thalamus et projette directement sur l'amygdale et le striatum ventral, régions clés dans la régulation des émotions et du comportement. Au-delà de cette organisation anatomique, l'architecture des circuits neuronaux qui permettent aux odeurs de guider nos choix n'est pas bien comprise, qu'il s'agisse de nourriture, des personnes que l'on fréquente ou bien de la décision de s'éloigner ou de s'approcher d'un objet. La cartographie de ces circuits, depuis l'entrée sensorielle jusqu'à la sortie comportementale, est maintenant possible grâce aux progrès technologiques récents qui permettent de suivre avec précision les comportements des animaux, tout en enregistrant ou en manipulant des populations ciblées de neurones. En raison de sa compacité, la voie olfactive, est un modèle idéal pour comprendre comment les stimuli sensoriels façonnent les émotions et guident les actions qui en découlent.

Mots-clés

Olfaction, émotions, valence, neuroanatomie, neurophysiologie

Scents and Sensibility - The neuronal circuit basis for olfactory control over emotions and behavior

Abstract

Scents vitally inform our most fundamental desires, so it is no surprise that of all the sensory modalities, olfaction has the most exclusive relationship with the brain's reward and emotional centers. The olfactory sensory pathway bypasses the thalamus, projecting directly into the amygdala and ventral striatum, key regions in the regulation of emotions and behavior. Beyond this anatomical configuration, the precise neuronal circuit architectures allowing scents to guide choices of what to eat, who to associate with, and when to flee are not well understood. Recent advances in techniques to monitor odor-driven behaviors while recording or manipulating targeted populations of neurons have opened the possibilities to map these circuits from sensory input all the way to behavioral output. The compactness of the olfactory pathway makes it an ideal model system to understand how sensory stimuli shape emotions and guide action.

Key words

Olfaction, emotions, valence, neuroanatomy, neurophysiology

Introduction

Tout au long de l'histoire de l'humanité, les odeurs ont été exploitées pour leur extraordinaire pouvoir sur nos émotions, nos préférences et nos désirs. Dans l'espoir de plaire à leurs dieux, les Égyptiens de l'Antiquité allumaient déjà de l'encens odorant lors des rituels funéraires. Selon *Le Livre des morts*, les fumées ascendantes transmettaient les prières funéraires directement à Osiris, qui était plus enclin à accorder sa bénédiction si l'arôme porteur du message était agréable¹. Qu'on l'utilise pour s'attirer les faveurs divines, rendre la nourriture appétissante ou séduire ses semblables, l'odeur joue un rôle essentiel pour déterminer la valence d'une entité, autrement dit son caractère agréable ou désagréable. Lorsqu'elles sont présentées à faible intensité, des odeurs comme celles du bois de santal, de la menthe poivrée et du citron sont agréables pour l'homme^{2,3}, ce qui indique une valence positive, alors que des odeurs comme celles des œufs pourris ou de la chair en décomposition sont désagréables⁴, ce qui leur confère une valence négative. Les valences olfactives peuvent être innées et reposer sur des mécanismes neuronaux codés génétiquement qui induisent des comportements instinctifs même en l'absence d'expérience préalable. Mais les valences peuvent aussi être apprises, et dépendre ainsi des capacités cérébrales à former et récupérer des souvenirs⁵. Étant donné que les perturbations des capacités olfactives causées par le vieillissement⁶, les infections aiguës⁷ ou les troubles neurologiques⁸ ont été associées à la dépression et à l'anhédonie⁹, les circuits cérébraux qui associent les odeurs aux émotions pourraient jouer un rôle clé dans un grand nombre de maladies mentales.

Pour commencer à comprendre pourquoi les odeurs sont si fortement liées à la notion de valence, il faut regarder l'anatomie du système olfactif des mammifères. Molécules volatiles présentes dans l'air, les odeurs pénètrent dans la cavité nasale où elles rentrent en contact avec l'épithélium olfactif qui abrite les neurones sensoriels olfactifs. Chez la souris, il existe environ 1000 classes différentes de neurones sensoriels, chaque classe exprimant un récepteur à la configuration unique qui attache un ensemble d'odeurs¹⁰⁻¹². Les neurones sensoriels expri-

mant le même récepteur sont dispersés dans l'épithélium nasal, mais leurs axones convergent vers deux glomérules précis et stéréotypés dans le bulbe olfactif¹³. Comme les odeurs activent généralement plus d'une classe de neurones sensoriels, une carte topographique des odeurs est présente au niveau du bulbe qui comprend l'ensemble des glomérules activés par l'odeur présentée. Dans le bulbe, les neurones principaux, appelés cellules mitrales et cellules touffues, envoient leurs dendrites apicales dans un seul glomérule. Leurs axones, en revanche, se projettent sur de nombreuses régions du cerveau central, notamment l'amygdale, le tubercule olfactif (OT, qui fait partie du striatum ventral) et le cortex piriforme (PC)^{14,15}. Le PC est souvent considéré comme le principal cortex sensoriel de l'olfaction et, comme le bulbe, il est directement relié à l'amygdale et à l'OT¹⁶⁻¹⁹. Les zones sensorielles olfactives, le bulbe et le PC, sont donc directement connectées aux centres émotionnels et à des régions impliquées dans le codage de la valence²⁰, comme l'amygdale et l'OT^{21,22}, et ceci sans la présence d'un relais thalamique. Cette organisation anatomique confère aux odeurs un lien unique avec les émotions et bien que plus marquée chez la souris, elle est conservée aussi chez l'homme (**Figure 1**).

L'objectif de cette mini-revue est de mettre en lien des données de physiologie et d'anatomie afin d'éclairer la façon dont le traitement précoce des odeurs détermine leur valence mais peut également être façonné, en retour, par l'apprentissage. Ce travail permettra de mieux appréhender les mécanismes et les circuits neuronaux qui lient les odeurs aux émotions et au comportement.

Comment mesurer la valence d'une odeur

Pour mieux comprendre les circuits impliqués dans le contrôle olfactif des émotions et du comportement, il est nécessaire de disposer de paradigmes permettant de mesurer la valence des odeurs tout en observant/manipulant précisément l'activité neuronale. Alors que les humains utilisent le langage pour décrire la qualité d'une odeur, les animaux ont recours à des formes d'expression non linguistiques. Chez les rongeurs, l'indicateur comportemental le plus courant de la valeur d'une odeur est le temps d'investigation²³⁻²⁵. En général, un rongeur est habitué à un environnement familier, puis une

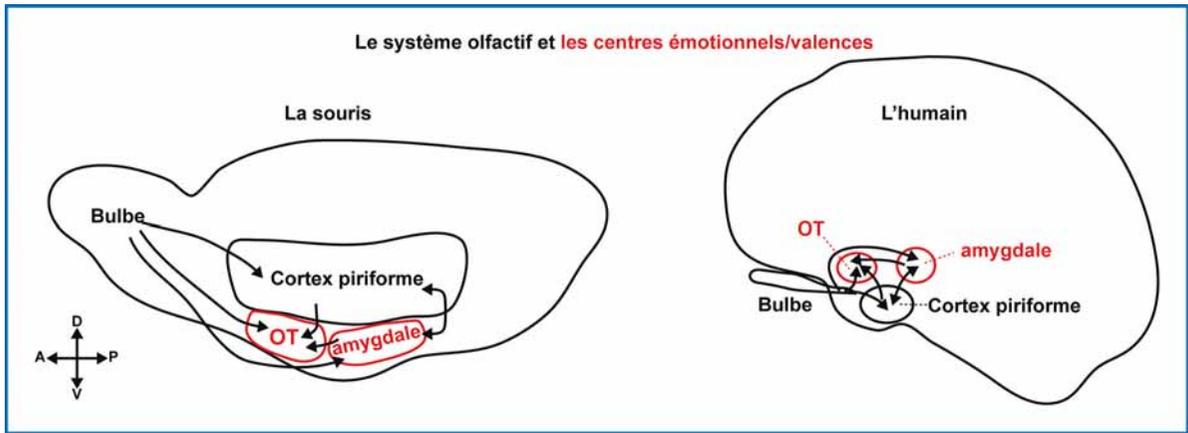


Figure 1 : Schémas des circuits anatomiques des systèmes olfactifs de la souris (à gauche) et de l'humain (à droite), y compris le bulbe olfactif, le cortex piriforme, le tubercule olfactif (OT) et l'amygdale. Les flèches indiquent la direction des connexions

source odorante est introduite à un endroit fixe de cet environnement (**Figure 2A**). Le temps passé à proximité de la source est ensuite normalisé par rapport au temps passé dans d'autres régions de l'environnement afin de déterminer si l'odeur est attirante (agréable), aversive (désagréable) ou neutre. Bien que cette mesure ait été utilisée pour quantifier les valences olfactives innées et apprises, elle présente deux limites très importantes. Tout d'abord, dans des conditions naturelles, les odeurs émanent d'une source et finissent par atteindre le nez, mais il est difficile de recréer ce phénomène dans un contexte de laboratoire. L'espace est limité, et ni le moment précis où l'odeur arrive au nez ni la diffusion de l'odeur dans l'environnement du laboratoire ne sont contrôlés, ce qui complique l'alignement de l'activité neuronale enregistrée simultanément ainsi que les fenêtres temporelles permettant de cibler de potentielles manipulations des circuits. Deuxièmement, le temps d'investigation ne reflète qu'un seul comportement parmi l'ensemble des comportements qui se déroulent lors du test (plusieurs minutes en général). Cette mesure unique calculée sur une échelle de temps aussi longue ne tient pas compte de mesures comportementales plus fines telles que les changements de cap, la vitesse de course, le reniflement ou les expressions faciales. Ces comportements instantanés peuvent potentiellement fournir des indications sur la valence de l'odeur qui sont tout aussi précises, sinon meilleures, que le temps d'investigation. Elles ont aussi l'avantage supplémentaire de pouvoir être

alignées sur l'activité neuronale à l'échelle de la milliseconde, ce qui est nécessaire pour déchiffrer les subtilités du fonctionnement des circuits neuronaux.

Le développement récent du *terrier virtuel* (**Figure 2B**)²⁶ répond à ces deux limitations. Dans ce système de réalité virtuelle, les souris sont placées lors d'essais successifs à l'entrée d'un terrier, puis elles ont la possibilité de s'approcher d'un stimulus attirant (sortir du terrier) ou, au contraire, de se retirer dans le terrier et ainsi d'éviter un stimulus désagréable (comme une odeur) ; c'est une décision qu'elles prennent souvent dans la nature. En enregistrant le moment exact où un rongeur décide si une odeur est agréable ou désagréable, le terrier permet d'aligner précisément l'activité neuronale avec les mouvements d'approche ou d'évitement, le comportement de reniflage et les expressions faciales. Lors d'expériences pilotes, nos résultats indiquent que lorsqu'on leur présente une odeur de nourriture avariée, les souris se retirent rapidement dans le terrier et plissent les yeux (**Figure 2C**, rouge). Lorsqu'on leur présente une odeur neutre qui a été conditionnée pour être désagréable en l'associant à de faibles stimulations électriques au niveau des pattes (à l'extérieur du terrier), les souris sont souvent d'abord immobiles et tremblent, puis se retirent dans le terrier virtuel²⁷. Pour les odeurs alimentaires intrinsèquement attractives, nos résultats suggèrent que les souris restent calmes à l'entrée du terrier, qu'elles ne montrent aucun changement dans l'ouverture des yeux, et qu'elles ne sortent

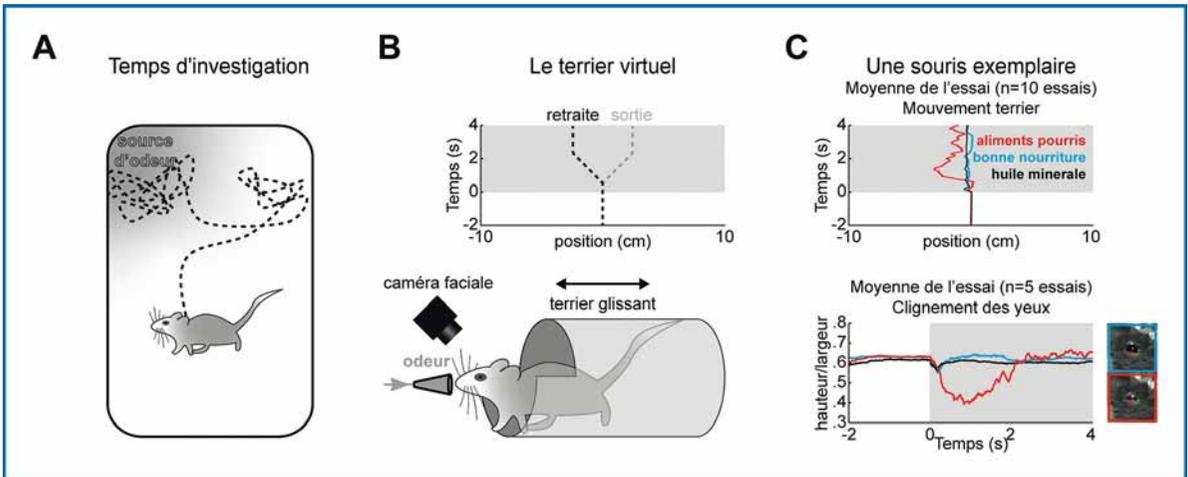


Figure 2 : Paradigmes comportementaux pour mesurer la valence des odeurs. A. La méthode la plus courante consiste à mesurer le temps d'investigation d'une source d'odeur dans un environnement. B. Le terrier virtuel. En haut : Comportements théoriques de retraite (entrée dans le terrier) et de sortie (sortie du terrier). En bas : Une souris dans le terrier, qui est un tube coulissant suspendu à des paliers à air. C. Données préliminaires dans le terrier. En haut : Exemple de souris : la position centrale du terrier (axe x) en fonction du temps (axe y) lorsqu'on lui présente des odeurs avec des valences innées (selon des études antérieures²⁴ utilisant des essais de temps d'investigation). L'odeur d'aliment pourri est l'hexanal (1 % en volume dans de l'huile minérale), l'odeur d'aliment bon est l'huile de cacahuètes (1 % en volume dans de l'huile minérale). En bas : Clignement des yeux à l'apparition de l'odeur, quantifié par le rapport entre l'axe vertical et l'axe horizontal de l'œil (exemples d'images à droite). 0 correspond à un œil fermé et $\sim 0,9$ à une ouverture maximale.

pas systématiquement (**Figure 2C**, bleu). Dans d'autres conditions, elles peuvent être incitées à sortir si la source odorante est couplée au terrier de telle sorte qu'une sortie est nécessaire pour recevoir l'odeur, ou *via* un conditionnement par la récompense²⁶. Le terrier virtuel est donc un outil puissant pour déchiffrer les circuits neuronaux à la base du contrôle olfactif des émotions et du comportement.

La voie sensorielle olfactive : les lignes étiquetées et l'apprentissage

Depuis l'épithélium olfactif, en passant par le bulbe et le PC, les informations olfactives arrivent rapidement dans les régions cérébrales sièges des émotions et du codage de la valence (comme l'amygdale et l'OT). En accord avec de nombreuses études psychophysiques²⁸⁻³¹, les principes d'organisation, à chaque étape du traitement, suggèrent que la valence (agréable ou désagréable) est une dimension perceptive majeure de l'odorat. Ces principes sont décrits ci-dessous pour les régions cérébrales constitutives de la voie olfactive principale et ses cibles directes dans les centres impliqués dans les émotions et dans la valence.

Épithélium olfactif

L'épithélium olfactif murin, divisé en zones dorsale et ventrale sur la base de marqueurs d'expression génétique²⁴, contient les neurones sensoriels qui constituent la porte d'entrée des odeurs dans le cerveau. Comme mentionné dans l'introduction, chaque neurone sensoriel exprime 1 des ~ 1000 classes de récepteurs possibles³². Tous les neurones sensoriels qui expriment le même récepteur sont globalement confinés dans la même zone de l'épithélium³³, mais dans une même zone, les neurones sensoriels voisins peuvent exprimer des récepteurs sensibles à des molécules odorantes radicalement différentes (au niveau de leur structure chimique)³⁴. L'ablation génétique de l'ensemble de la zone dorsale abolit l'évitement inné de nombreuses odeurs, notamment l'acide 2-méthylbutyrique, l'hexanal (odeurs d'aliments pourris) et l'urine de prédateur, mais les souris ayant subi l'ablation peuvent encore détecter ces odeurs et être conditionnées à les éviter²⁴. Cela suggère que la zone dorsale de l'épithélium abrite des neurones sensoriels qui sont génétiquement prédéterminés pour conduire à l'évitement de certaines odeurs intrinsèquement aversives, mais que les molécules odo-

rantes impliquées dans les odeurs aversives interagissent également avec d'autres récepteurs en dehors de la zone dorsale qui eux n'ont pas cette prédétermination. Dans le cas particulier de l'urine de prédateur, il a été démontré que l'évitement inné dépendait d'une seule catégorie de neurones sensoriels (exprimant des récepteurs de type Taar4) résidant dans la zone dorsale de l'épithélium³⁵. L'ablation de cette seule classe de neurones sensoriels abolit l'évitement de l'urine de prédateur, effaçant ainsi sa qualité aversive³⁵.

Au-delà des comportements innés, il a également été démontré que les neurones sensoriels de l'épithélium olfactif jouent un rôle dans l'apprentissage olfactif. Pour les odeurs neutres, l'association avec des récompenses hydriques (chez des souris légèrement assoiffées) modifie le schéma d'activation des neurones sensoriels de l'épithélium dorsal, augmentant l'ampleur de leurs réponses et le nombre de classes de neurones sensoriels activés avec l'entraînement³⁶. D'autre part, l'association d'odeurs neutres avec des stimuli électriques aversifs délivrés au niveau de la patte augmente les sorties axonales des neurones sensoriels dans la zone dorsale, mais uniquement pour les classes de neurones sensoriels qui répondaient à l'odeur avant l'association³⁷.

Dans l'ensemble, ces études suggèrent que dès la première étape périphérique de la voie sensorielle olfactive, les valences innées et apprises sont réparties sur différents canaux. Il semble exister des voies spécifiques dont la valence est déterminée génétiquement ainsi que des canaux plus flexibles qui peuvent être modifiés par l'expérience. Bien que l'on en sache moins sur l'épithélium olfactif chez l'homme, des études dans lesquelles des sujets humains ont évalué subjectivement le caractère agréable de différentes odeurs au cours d'enregistrements simultanés en électroolfactogrammes, ont révélé que de petites parcelles de l'épithélium qui répondent à une odeur agréable sont susceptibles de répondre à d'autres odeurs agréables, même lorsque les structures chimiques des molécules odorantes sont très différentes³⁸. Ceci suggère que la valence est peut-être également organisée topographiquement dans les voies nasales humaines.

Bulbe Olfactif

Chez les rongeurs, les neurones sensoriels qui résident dans la zone dorsale de l'épithélium olfactif projettent principalement vers le bulbe

olfactif dorsal, tandis que les neurones sensoriels de la zone ventrale projettent plutôt vers le bulbe ventral³⁹. Ainsi, la topographie dorso-ventrale de l'épithélium est globalement maintenue au niveau du bulbe. En conséquence, des glomérules du bulbe dorsal sont activés pour signaler les qualités intrinsèquement désagréables de l'urine de prédateur et des odeurs liées à la nourriture pourrie, discutées dans la section précédente²⁴. À l'inverse, le bulbe ventral jouerait un rôle important dans le traitement des odeurs sociales intrinsèquement attractives chez le rongeur, comme l'urine de conspécifiques qui est généralement plus attractive si elle provient d'individus du sexe opposé^{40,41}. D'autres odeurs considérées comme agréables de manière innée, décrites par les humains comme ayant un caractère boisé ou floral, activent également le bulbe ventral chez les rongeurs⁵, ce qui suggère la présence d'un gradient de valence dorso-ventral dans le bulbe. Superposé à cette topographie dorso-ventrale, il existe également un gradient de valence antéro-postérieur dans le bulbe ventral, dans lequel la sous-région antérieure est plus activée par les odeurs agréables innées et la sous-région postérieure par les odeurs désagréables²³. Ces cartes dans le bulbe peuvent acheminer des informations sur la valence vers des centres cérébraux supérieurs spécifiques. Par exemple, les projections du bulbe vers l'amygdale, connue pour son rôle dans la peur et le conditionnement associatif, proviennent principalement du bulbe dorsal. Une expérience qui consiste à faire taire ces axones bulbaires abolit l'attraction et l'évitement innés envers de nombreuses odeurs²⁵. Les projections du bulbe vers l'OT sont également topographiquement organisées, et l'inhibition des entrées du bulbe postéro-ventral vers l'OT médian augmente le temps d'investigation des odeurs normalement considérées comme désagréables de manière innée⁴².

Comme décrit pour l'épithélium olfactif, le bulbe subit également des modifications de ces circuits au cours de l'apprentissage olfactif. Après le conditionnement à la peur, il n'y a pas de changement dans l'identité des glomérules du bulbe activés, mais les activations glomérulaires sont augmentées⁴³, ce qui est cohérent avec ce qui a été rapporté dans les neurones sensoriels présynaptiques. En outre, dans le cadre d'un conditionnement appétitif, deux mélanges

d'odeurs binaires (avec les mêmes composants mais dans des proportions différentes, c'est-à-dire 100/0 et 20/80 pourcentages de volume) qui sont tous deux associés à une récompense évoquent des patrons d'activité plus corrélés dans le bulbe qu'un mélange non récompensé qui est chimiquement plus proche (c'est-à-dire 90/10)⁴⁴. Ces observations suggèrent que la valence apprise est au moins aussi importante que la composition chimique pour le codage de l'information au niveau du bulbe. En résumé, les valences olfactives innées et apprises ont un impact significatif sur la localisation et le degré d'activation des régions du bulbe, et cette information est rapidement diffusée dans les régions en aval liées aux émotions et au comportement.

Cortex piriforme

Alors que l'épithélium olfactif et le bulbe ont des rôles bien documentés dans les comportements innés induits par les odeurs, le PC est considéré comme le centre principal de l'apprentissage et de la mémoire olfactive¹⁷. Il ne présente pas les gradients topographiques présents dans le bulbe car, contrairement à d'autres cibles de projection du bulbe¹⁵, les afférences du bulbe dans le PC sont distribuées de manière aléatoire^{14,15}. Malgré cette absence de topographie, la majorité des neurones du PC pré-

“Ce n'est que dans le cas particulier de l'olfaction que les neurones sensoriels périphériques sont déjà spécialisés dans le traitement de stimuli associés à une valence innée. Dans aucune autre modalité sensorielle, des éléments issus du monde extérieur n'affectent de manière aussi directe nos états émotionnels.”

sentent des réponses modifiées lorsque la valence d'une odeur évolue avec l'expérience^{45,46}. Conformément à ce rôle présumé dans la mémoire olfactive flexible, des stimulations optogénétiques de petits sous-groupes de neurones dans le PC (qui miment les patrons d'activité évoqués par des odeurs), sont suffisantes pour former et récupérer des souvenirs agréables ou désagréables (marqués par l'approche ou l'évitement), lorsqu'elles sont associées à des récompenses ou à des punitions⁴⁸. L'inactivation générale du PC à l'aide d'outils chémo-génétiques abolit partiellement les souvenirs d'odeurs aversives provoqués par l'association d'odeurs et de stimuli aversifs⁴⁹. Dans les circuits du PC, de nombreux

systèmes neuromodulateurs sont actifs, et il a été récemment démontré que le système endocannabinoïde en particulier soutient le rappel de souvenirs olfactifs à valence positive⁵⁰. La récupération d'une préférence conditionnée après avoir associé une odeur à une solution sucrée est abolie lorsque les récepteurs cannabinoïdes de type 1 (CB1-R) sont spécifiquement inhibés dans le PC. Dans un article récent, nous avons montré qu'un blocage similaire de la signalisation CB1-R dans le PC décorrèle les réponses olfactives, améliore la détection des odeurs et nuit à la discrimination⁵¹. Malgré les progrès considérables réalisés dans notre compréhension de la physiologie et de la fonctionnalité du PC, il reste encore beaucoup à découvrir sur la façon dont les valences olfactives sont apprises, modifiées et traitées dans les circuits du PC pour entraîner des comportements appropriés.

L'amygdale

Le fait qu'il n'y ait que deux relais synaptiques (de l'épithélium au bulbe et du bulbe à l'amygdale) entre la périphérie sensorielle et les circuits amygdaliens est propre à l'olfaction, mais le rôle vital de l'amygdale dans la peur et les associations entre stimuli sensoriels et états émotionnels, lui, ne l'est pas. De nombreuses recherches ont en effet établi que l'amygdale est le

principal centre émotionnel et associatif pour différents types de stimuli²², mais ces études ne rentrent pas dans le cadre de cette mini-revue. Si l'on s'en tient aux aspects olfacto-émotionnels, le noyau cortical postéro-latéral de l'amygdale reçoit des entrées directes à la fois du bulbe et du PC, et le fait de mettre sous silence les entrées du bulbe abolit les différences de temps d'investigation d'odeurs dotées d'une valence innée²⁵. La présentation d'une odeur associée à la photoactivation d'ensembles de neurones de l'amygdale baso-latérale marqués par *c-fos* suffit à entraîner de l'attrait (marqué par *c-fos* lors d'injections de nicotine) ou de l'aversion (marquée par *c-fos* lors de chocs avec les pieds)⁵². Ces résultats

montrent l'implication de l'amygdale dans l'expression de comportements innés guidés par les odeurs et dans la formation de souvenirs liés aux odeurs. C'est en effet un centre essentiel lorsqu'il s'agit de la valeur émotionnelle des odeurs et des comportements qui en découlent, de la géométrie de l'encodage du caractère agréable des odeurs et des paramètres comportementaux associés. Aussi l'amygdale fait-elle actuellement l'objet d'une recherche active²⁷.

Tubercule olfactif

Dans l'OT, convergent les entrées sensorielles provenant du bulbe et du PC, les projections dopaminergiques de l'aire tegmentale ventrale et les entrées glutamatergiques de l'amygdale⁵³, ce qui fait de l'OT un lieu unique d'intégration des informations sensorielles et des informations liées à la valence. La libération de dopamine dans les circuits de l'OT est très récompensante, comme le montre la facilité avec laquelle l'auto-administration de cocaïne dans l'OT renforce l'action de presser sur un levier chez les rongeurs⁵⁴. En effet, la cocaïne ralentit la recapture de la dopamine⁵⁴, ce qui signifie que les concentrations de dopamine s'accumulent dans l'espace extracellulaire à la suite de l'auto-administration. De plus, la libération de dopamine par optogénétique dans l'OT médian est suffisante pour induire une préférence de place conditionnée et un renforcement positif de l'odeur associée⁵⁵. Après un conditionnement appétitif, les neurones de l'OT qui expriment des récepteurs dopaminergiques de type D1 codent de manière robuste le caractère agréable des odeurs²¹ et, contrairement au PC, le caractère agréable peut être facilement décodé à partir de l'activité des populations neuronales de l'OT⁴⁷. Une forme de topographie peut être trouvée dans l'OT : les odeurs associées à une récompense activent des sous-régions antéro-médianes tandis que les odeurs associées à une punition activent des domaines plus postéro-latéraux⁵⁶, ce qui correspond approximativement aux entrées topographiques des domaines antéro- et postéro-ventraux des bulbes mentionnés précédemment. En résumé, l'OT est une région qui intègre les informations sensorielles (bulbe et PC) et liées à la valence (dopamine et amygdale). Sur la base de ses projections sortantes vers les centres moteurs (pallidum, tenia tecta et thalamus médiodorsal⁵³), l'OT pourrait être une région clé pour la

transformation des entrées sensorielles et émotionnelles en sorties comportementales.

Conclusion et perspectives

Les photorécepteurs de l'œil encodent fidèlement les motifs lumineux incidents, tout comme les cellules ciliées de l'oreille interne transduisent authentiquement les sons en activité électrique. Ce n'est que dans le cas particulier de l'olfaction que les neurones sensoriels périphériques sont déjà spécialisés dans le traitement de stimuli associés à une valence innée. Dans aucune autre modalité sensorielle, des éléments issus du monde extérieur n'affectent de manière aussi directe nos états émotionnels. Le fait que les informations sensorielles parviennent rapidement aux aires du cerveau associées aux émotions et à la valence est aussi propre à l'olfaction. Pour ces raisons, le système olfactif est un modèle extraordinaire pour étudier comment le monde qui nous entoure peut avoir un impact sur nos goûts, nos préférences et nos états émotionnels.

Ce tour d'horizon des voies sensorielles olfactives a permis d'élucider deux types de traitement co-existants : les lignes étiquetées et l'apprentissage. Les lignes étiquetées font référence à des circuits qui dépendent de l'expression des gènes et qui s'assemblent automatiquement sur la base d'une logique génétique et développementale, sans qu'il soit nécessaire de faire appel à l'expérience. Les circuits olfactifs murins qui détectent l'urine des prédateurs, les aliments avariés et l'urine des congénères sont des exemples de ce type de traitement. Les signaux olfactifs sont acheminés des neurones sensoriels du nez vers des ensembles spécifiques de glomérules dans le bulbe, à partir duquel ils sont ensuite acheminés dans l'amygdale, engendrant ainsi des états affectifs qui commandent des comportements d'approche ou d'évitement. D'autre part, à tous les niveaux de la voie olfactive, ont été observés des effets de l'apprentissage, par lesquels l'expérience attribue une valeur émotionnelle aux substances odorantes. Des formes de plasticité liées à l'apprentissage olfactif ont notamment été observées dans l'épithélium olfactif, le bulbe, le PC et l'OT. Toutes ces régions sont largement interconnectées, avec des connexions bidirectionnelles particulièrement fortes entre le PC et le bulbe qui facilitent la plasticité du bulbe⁵⁷. Il reste à déterminer si ces modifications dépendantes de l'expérience se

produisent indépendamment dans plusieurs régions par le biais de différents mécanismes ou si elles sont orchestrées par une région maîtresse et se propagent ensuite en amont et en aval des circuits impliqués. Le développement du terrier virtuel qui améliore le suivi comportemental et le nombre d'investigations olfactives, ainsi que les techniques de pointe qui permettent de suivre et manipuler l'activité dans des populations définies de neurones, seront essentiels pour répondre à cette question complexe.

Remerciements

Je tiens à remercier la fondation FYSSSEN pour son soutien, Lisa Roux, Camille Mazo et Mario Carta pour leurs suggestions sur le manuscrit, ainsi que Lisa Roux et Lise Forment pour leur aide à la traduction.

References

- Doty, R. L. *Handbook of Olfaction and Gustation: Third Edition. Handbook of Olfaction and Gustation: Third Edition* (2015). doi:10.1002/9781118971758.
- Sowndhararajan, K. & Kim, S. Influence of fragrances on human psychophysiological activity: With special reference to human electroencephalographic response. *Scientia Pharmaceutica* vol. 84 (2016).
- Klemm, W. R., Lutes, S. D., Hendrix, D. V. & Warrenburg, S. Topographical EEG maps of human responses to odors. *Chem Senses* **17**, (1992).
- Carlson, H., Leitão, J., *et al.* Sustained effects of pleasant and unpleasant smells on resting state brain activity. *Cortex* **132**, (2020).
- Kermen, F., Mandairon, N. & Chalençon, L. Odor hedonics coding in the vertebrate olfactory bulb. *Cell and Tissue Research* vol. 383 (2021).
- Joussain, P., Thevenet, M., Rouby, C. & Bensafi, M. Effect of Aging on Hedonic Appreciation of Pleasant and Unpleasant Odors. *PLoS One* **8**, (2013).
- Alqahtani, A. S., Aldhahi, M. I., Alqahtani, F., Altamimi, M. & Alshehri, M. M. Impact of the loss of smell on the sleep quality and fatigue level in COVID-19 survivors. *European Archives of Otorhino-Laryngology* **279**, (2022).
- Joussain, P., Bessy, M., *et al.* Altered affective evaluations of smells in Alzheimer's disease. *Journal of Alzheimer's Disease* **49**, (2015).
- Clepce, M., Gossler, A., Reich, K., Kornhuber, J. & Thuerauf, N. The relation between depression, anhedonia and olfactory hedonic estimates-A pilot study in major depression. *Neurosci Lett* **471**, (2010).
- Ressler, K. J., Sullivan, S. L. & Buck, L. B. Information coding in the olfactory system: Evidence for a stereotyped and highly organized epitope map in the olfactory bulb. *Cell* (1994) doi:10.1016/0092-8674(94)90015-9.
- Mombaerts, P., Wang, F., *et al.* Visualizing an olfactory sensory map. *Cell* (1996) doi:10.1016/S0092-8674(00)81387-2.
- Buck, L. & Axel, R. A novel multigene family may encode odorant receptors: A molecular basis for odor recognition. *Cell* (1991) doi:10.1016/0092-8674(91)90418-X.
- Vassar, R., Chao, S. K., *et al.* Topographic organization of sensory projections to the olfactory bulb. *Cell* (1994) doi:10.1016/0092-8674(94)90029-9.
- Sosulski, D. L., Lissitsyna Bloom, M., Cutforth, T., Axel, R. & Datta, S. R. Distinct representations of olfactory information in different cortical centres. *Nature* (2011) doi:10.1038/nature09868.
- Miyamichi, K., Amat, F., *et al.* Cortical representations of olfactory input by trans-synaptic tracing. *Nature* **472**, 191–196 (2011).
- Barnes, D. C. & Wilson, D. A. Sleep and olfactory cortical plasticity. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* (2014) doi:10.3389/fnbeh.2014.00134.
- Wilson, D. A. & Sullivan, R. M. Cortical processing of odor objects. *Neuron* (2011) doi:10.1016/j.neuron.2011.10.027.
- Johnson, D. M. G., Illig, K. R., Behan, M. & Haberly, L. B. New features of connectivity in piriform cortex visualized by intracellular injection of pyramidal cells suggest that 'primary' olfactory cortex functions like 'association' cortex in other sensory systems. *Journal of Neuroscience* (2000) doi:10.1523/jneurosci.20-18-06974.2000.
- Haberly, L. B. & Price, J. L. Association and commissural fiber systems of the olfactory cortex of the rat. I. Systems originating in the piriform cortex and adjacent areas. *Journal of Comparative Neurology* (1978) doi:10.1002/cne.901780408.

- Wilson, D. A. & East, B. S. Good scents: A short road from olfaction to satisfaction. *Current Biology* **31**, (2021).
- Martiros, N., Kapoor, V., Kim, S. E. & Murthy, V. N. Distinct representation of cue-outcome association by D1 and D2 neurons in the ventral striatum's olfactory tubercle. *Elife* **11**, (2022).
- Pignatelli, M. & Beyeler, A. Valence coding in amygdala circuits. *Current Opinion in Behavioral Sciences* vol. 26 (2019).
- Kermen, F., Midroit, M., *et al.* Topographical representation of odor hedonics in the olfactory bulb. *Nat Neurosci* **19**, (2016).
- Kobayakawa, K., Kobayakawa, R., *et al.* Innate versus learned odour processing in the mouse olfactory bulb. *Nature* (2007) doi:10.1038/nature06281.
- Root, C. M., Denny, C. A., Hen, R. & Axel, R. The participation of cortical amygdala in innate, odour-driven behaviour. *Nature* (2014) doi:10.1038/nature13897.
- Fink, A. J., Axel, R. & Schoonover, C. E. A virtual burrow assay for head-fixed mice measures habituation, discrimination, exploration and avoidance without training. *Elife* (2019) doi:10.7554/eLife.45658.
- O'Neill, P.-K., Posani, L., *et al.* The representational geometry of emotional states in basolateral amygdala. *bioRxiv* 2023.09.23.558668 (2024) doi:10.1101/2023.09.23.558668.
- Yeshurun, Y. & Sobel, N. An odor is not worth a thousand words: From multidimensional odors to unidimensional odor objects. *Annu Rev Psychol* **61**, (2010).
- Zarzo, M. Psychologic dimensions in the perception of everyday odors: Pleasantness and edibility. *J Sens Stud* **23**, (2008).
- Moskowitz, H. R. & Barbe, C. D. Profiling of odor components and their mixtures. *Sens Processes* **1**, (1977).
- Khan, R. M., Luk, C. H., *et al.* Predicting odor pleasantness from odorant structure: Pleasantness as a reflection of the physical world. *Journal of Neuroscience* **27**, (2007).
- Wachowiak, M. & Cohen, L. B. Representation of odorants by receptor neuron input to the mouse olfactory bulb. *Neuron* (2001) doi:10.1016/S0896-6273(01)00506-2.
- Miyamichi, K., Serizawa, S., Kimura, H. M. & Sakano, H. Continuous and overlapping expression domains of odorant receptor genes in the olfactory epithelium determine the dorsal/ventral positioning of glomeruli in the olfactory bulb. *Journal of Neuroscience* **25**, (2005).
- Mori, K. & Sakano, H. How is the olfactory map formed and interpreted in the mammalian brain? *Annu Rev Neurosci* **34**, (2011).
- Dewan, A., Pacifico, R., Zhan, R., Rinberg, D. & Bozza, T. Non-redundant coding of aversive odours in the main olfactory pathway. *Nature* **497**, (2013).
- Abraham, N. M., Vincis, R., Lagier, S., Rodriguez, I. & Carleton, A. Long term functional plasticity of sensory inputs mediated by olfactory learning. *Elife* **2014**, (2014).
- Kass, M. D., Rosenthal, M. C., Pottackal, J. & McGann, J. P. Fear learning enhances neural responses to threat-predictive sensory stimuli. *Science (1979)* **342**, (2013).
- Lapid, H., Shushan, S., *et al.* Neural activity at the human olfactory epithelium reflects olfactory perception. *Nat Neurosci* **14**, 1455–1461 (2011).
- Mori, K., Takahashi, Y. K., Igarashi, K. M. & Yamaguchi, M. Maps of odorant molecular features in the mammalian olfactory bulb. *Physiological Reviews* vol. 86 (2006).
- Kang, N., Baum, M. J. & Cherry, J. A. A direct main olfactory bulb projection to the 'vomeronasal' amygdala in female mice selectively responds to volatile pheromones from males. *European Journal of Neuroscience* **29**, (2009).
- Xu, F., Schaefer, M., *et al.* Simultaneous activation of mouse main and accessory olfactory bulbs by odors or pheromones. *Journal of Comparative Neurology* **489**, (2005).
- Midroit, M., Chalençon, L., *et al.* Neural processing of the reward value of pleasant odors. *Current Biology* **31**, 1592-1605.e9 (2021).
- Fletcher, M. L. Olfactory aversive conditioning alters olfactory bulb mitral/tufted cell glomerular odor responses. *Front Syst Neurosci* (2012) doi:10.3389/fnsys.2012.00016.
- Kudryavitskaya, E., Marom, E., Shani-Narkiss, H., Pash, D. & Mizrahi, A. Flexible categorization in the mouse olfactory bulb. *Current Biology* **31**, (2021).

- Roesch, M. R., Stalnaker, T. A. & Schoenbaum, G. Associative encoding in anterior piriform cortex versus orbitofrontal cortex during odor discrimination and reversal learning. *Cerebral Cortex* (2007) doi:10.1093/cercor/bhk009.

- Calu, D. J., Roesch, M. R., Stalnaker, T. A. & Schoenbaum, G. Associative encoding in posterior piriform cortex during odor discrimination and reversal learning. *Cerebral Cortex* (2007) doi:10.1093/cercor/bhl045.

- Millman, D. J. & Murthy, V. N. Rapid learning of odor-value association in the olfactory striatum. *Journal of Neuroscience* (2020) doi:10.1523/JNEUROSCI.2604-19.2020.

- Choi, G. B., Stettler, D. D., *et al.* Driving opposing behaviors with ensembles of piriform neurons. *Cell* (2011) doi:10.1016/j.cell.2011.07.041.

- Meissner-Bernard, C., Dembitskaya, Y., Venance, L. & Fleischmann, A. Encoding of Odor Fear Memories in the Mouse Olfactory Cortex. *Current Biology* (2019) doi:10.1016/j.cub.2018.12.003.

- Terral, G., Busquets-Garcia, A., *et al.* CB1 Receptors in the Anterior Piriform Cortex Control Odor Preference Memory. *Current Biology* **29**, (2019).

- Terral, G., Harrell, E., *et al.* Endogenous cannabinoids in the piriform cortex tune olfactory perception. *Nat Commun* **15**, 1230 (2024).

- Gore, F., Schwartz, E. C., *et al.* Neural Representations of Unconditioned Stimuli in Basolateral Amygdala Mediate Innate and Learned Responses. *Cell* **162**, (2015).

- Zhang, Z., Zhang, H., *et al.* Whole-brain mapping of the inputs and outputs of the medial part of the olfactory tubercle. *Front Neural Circuits* (2017) doi:10.3389/fncir.2017.00052.

- Ikemoto, S. Involvement of the Olfactory Tubercle in Cocaine Reward: Intracranial Self-Administration Studies. *Journal of Neuroscience* **23**, (2003).

- Zhang, Z., Liu, Q., *et al.* Activation of the dopaminergic pathway from VTA to the medial olfactory tubercle generates odor-preference and reward. *Elife* **6**, e25423 (2017).

- Murata, K., Kanno, M., Ieki, N., Mori, K. & Yamaguchi, M. Mapping of learned odor-induced

motivated behaviors in the mouse olfactory tubercle. *Journal of Neuroscience* (2015) doi:10.1523/JNEUROSCI.0073-15.2015.

- Mazo, C., Nissant, A., *et al.* Long-range GABAergic projections contribute to cortical feedback control of sensory processing. *Nat Commun* **13**, 6879 (2022).

Introduction

Throughout human history, scents have been exploited for their extraordinary power over our emotions, preferences, and desires. Already onto this, the ancient Egyptians, hoping to please their gods, lit sweet-smelling incense during burial rituals. According to *The Book of the Dead*, the ascending fumes carried funeral prayers directly to Osiris, who was more likely to grant divine blessing if the message-bearing aroma was pleasant¹. Whether tailored to curry divine favor, to make food appetizing, or to appeal to social partners, scent plays a pivotal role in determining an entity's fundamental pleasant- or unpleasant-ness, a property known as **valence**. When presented at low intensities, scents like sandalwood, peppermint, and lemon are pleasant to humans^{2,3}, indicative of positive valence, whereas smells like rotten eggs or decaying flesh are unpleasant⁴, and thus ascribed a negative valence. Odor valences can be *innate*, resulting from genetically hard-coded, *labelled line* neural circuits that drive instinctive behaviors even in the absence of experience, or they can be *learned*, and depend on the brains' faculties for forming and retrieving memories⁵. As disturbances in olfactory processing caused by aging⁶, acute infections⁷, or neurological disorders⁸ have been linked with depression and anhedonia⁹, the brain circuits associating odors with emotions and valences might play a key role in debilitating mental illness.

To begin to understand why scents and olfaction are so powerful for setting valences, one needs to look no further than the anatomy of the mammalian olfactory system. Volatile molecules in the air, *odorants*, enter the nasal cavity where they bombard the olfactory epithelium, which houses the olfactory sensory neurons. In mice, there are ~1000 different classes of sensory neurons, with each class expressing a unique receptor that binds different sets of

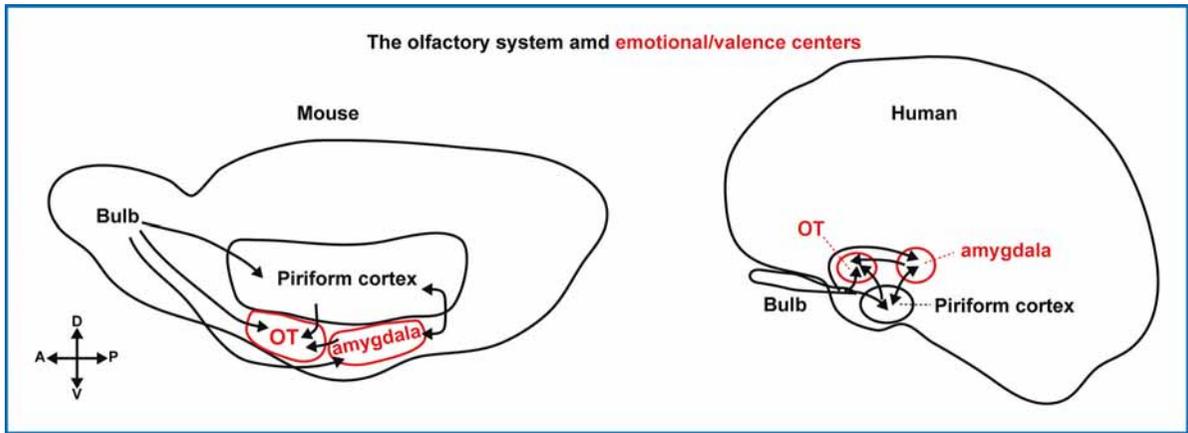


Figure 1: Anatomical circuit diagrams for mouse (left) and human (right) olfactory systems including the olfactory bulb, piriform cortex, olfactory tubercle (OT), and amygdala. Arrows indicate directionality of connections.

odorants^{10–12}. Sensory neurons expressing the same receptor are dispersed in the nasal epithelium, but their axons converge to two precise, stereotypical glomeruli in the olfactory bulb¹³. As odorants typically activate more than a single sensory neuron class, a topographical odor map is present in the bulb that is comprised of an odorant's full complement of activated glomeruli. Within the bulb, principal neurons called mitral and tufted cells send dendrites into a single glomerulus and axons into many regions in the central brain, including the amygdala, olfactory tubercle (OT, part of the ventral striatum), and the piriform cortex (PC)^{14,15}. The PC is considered the principal sensory cortex for olfaction, and like the bulb, is directly connected with the amygdala and the OT^{16–19}. Olfactory sensory areas, the bulb and PC, are thus directly plugged into emotional and valence centers²⁰, the amygdala and OT^{21,22}, with no thalamic relay, granting scents unique emotional access. This anatomical layout, although more prominent in mice, is conserved in humans (**Figure 1**).

The goal of this mini-review is to superimpose physiology onto this anatomy and detail how early olfactory processing both *determines* and *is shaped by* valence. This will shed light on the neuronal circuit mechanisms that make scents vital for emotions and behavior.

Measuring Odor Valence

To better understand the circuit basis for olfactory control of emotions and behavior, we must have a paradigm to measure odor valence while precisely observing/manipulating neuro-

nal activity. While humans use language to describe the quality of a scent, animals must rely on non-linguistic forms of expression. In rodents, the most common behavioral readout for odor valence is investigation time^{23–25}. Typically, a rodent is habituated to a clean environment and subsequently, an odorant source is introduced at a fixed location in that environment (**Figure 2A**). The amount of time spent near the source location is then normalized to the time spent in other regions of the environment to determine if a scent is attractive (pleasant), aversive (unpleasant), or neutral. While this metric has been used to quantify both innate and learned odor valences, it has two very important limitations. First, in expansive natural conditions odorants emanate from sources to eventually reach the nose, but to recreate this in a laboratory context is problematic. Space is limited, and neither the precise time that the scent arrives to the nose nor the spread of the odorant in the lab environment are controlled, complicating the alignment of simultaneously recorded neuronal activity as well as the time windows to target potential circuit manipulations. Second, investigation time reflects behavior taking place over many minutes. A readout computed on such a long timescale glosses over more granular behavioral measures such as changes in heading, running speed, sniffing, or facial expressions. These instantaneous behaviors can potentially provide odor valence readouts that are just as precise if not better than investigation times, with the added benefit that they can be aligned with neuronal activity on

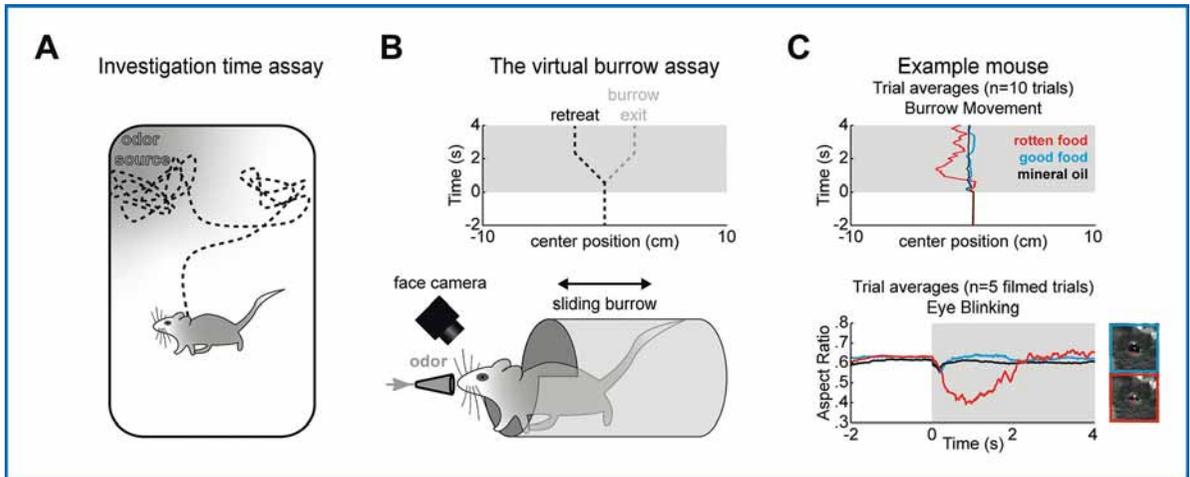


Figure 2: Behavioral paradigms for measuring odor valence. **A.** The most common method is to measure the investigation time of an odor source in an environment. **B.** The virtual burrow assay. Top: Theoretical retreat (burrow entry) and egress (burrow exit) behaviors. Bottom: A mouse in the the burrow, which is a sliding tube suspended on air bearings. **C.** Preliminary data in the burrow. Top: Example mouse: the center position of the burrow (x-axis) across time (y-axis) when presented odors with innate valences (according to prior studies²⁴ using investigation time assays). Rotten food odor is Hexanal (1% by volume in mineral oil), good food odor is peanut oil (1% by volume in mineral oil). Bottom: Eye blinking at odor onset quantified by the ratio of the vertical to the horizontal axis of the eye (example images to the right). 0 is a closed eye and ~ 0.9 is maximally open.

millisecond timescales, a requirement for deciphering the intricacies of neuronal circuit function.

The recent development of the virtual burrow (Figure 2B)²⁶ addresses both of these limitations. This virtual reality system repeatedly places mice at the threshold of safety in the entrance to a burrow, and asks them to decide whether to exit and approach an attractive opportunity or to retreat and avoid an aversive one, a decision they often make in nature. By capturing the exact moment in time that a rodent decides whether an odor is attractive or aversive, the burrow allows precise alignment of neuronal activity with approach or avoidance movements, sniffing behavior, and facial expressions. In pilot experiments, our findings indicate that when presented an innately aversive rotten food odor, mice rapidly retreat into the burrow and squint their eyes (Figure 2C, red). In other studies, when presented a neutral odor that has been conditioned to be aversive by pairing it with foot shocks (outside of the burrow), mice often tremble, which is believed to be akin to freezing, and then retreat into the virtual burrow²⁷. For innately attractive food odors, our findings suggest that mice remain calm in the burrow, showing no change in their eye opening, and they

do not systematically exit (Figure 2C, blue). We are now working to determine under what conditions mice can be coaxed out of the burrow, either by coupling the odorant source to the burrow in such a way that makes exit required to receive an odor, or through reward conditioning²⁶. The virtual burrow is thus a key advance that we are exploiting to decipher the neuronal circuit basis for olfactory control over emotions and behavior.

The olfactory sensory pathway – Labelled lines and learning

From the olfactory epithelium in the nose through the bulb and PC, scent information rapidly arrives into emotional and valence centers (amygdala and OT). In agreement with many psychophysical studies^{28–31}, the organizational principles at every processing stage suggest valence is a major perceptual dimension in the sense of smell. These principles will be described for the brain regions making up the main olfactory pathway and its direct targets in emotional and valence centers.

Olfactory Epithelium

The murine olfactory epithelium, which is divided into dorsal and ventral zones based on gene expression markers²⁴, contains the sensory neurons that act as the gateway for scents into

the brain. As mentioned in the introduction, individual sensory neurons express 1 out of ~1000 different odorant receptors³². All sensory neurons that express the same receptor are confined to the same zone of the epithelium³³, but within a zone, neighboring sensory neurons can express receptors that are sensitive to drastically different odorants (at the chemical structure level)³⁴. Genetic ablation of the entire dorsal zone abolishes innate avoidance of many odorants, including 2-methylbutyric acid, hexanal (rotten food odors), and predator urine, but the same mice can still detect and be conditioned to avoid these odorants²⁴. This suggests that the dorsal zone of the epithelium is home to sensory neurons that are genetically pre-determined to drive avoidance of certain innately aversive odorants, but that those odorants also interact with other receptors outside of the dorsal zone that lack this pre-determination. For the special case of predator urine, innate avoidance has further been shown to hinge on a single class of sensory neuron (Taar4-expressing) residing in the dorsal zone³⁵. Ablation of this single class of sensory neurons abolishes avoidance of predator urine, thus erasing its innately aversive quality³⁵.

Sensory neurons in the olfactory epithelium have also been shown to play a role in olfactory learning. For neutral odors, association with water rewards (in thirsty mice) changes the pattern of activated sensory neurons in the dorsal epithelium, increasing the magnitude and number of activated sensory neuron classes with training³⁶. On the other hand, pairing neutral odors with foot shocks also increases sensory neuron axonal outputs in the dorsal zone, but only for sensory neuron classes that responded to the odor before shock pairing³⁷.

Overall, these studies affirm that in the peripheral stage of the olfactory sensory pathway, innate and learned valences are distributed across different channels. There are labelled lines that have genetically fixed valence as well as more flexible channels that can be modified through experience. Although less is known about the human olfactory epithelium, studies in which human subjects subjectively rated odor pleasantness during simultaneous electro-olfactogram recordings found that small patches of the epithelium that respond to a pleasant odorant are likely to respond to other pleasant

odorants, even when the chemical structures of the odorants are very different³⁸, suggesting that valence is topographically mapped in the human nasal passage.

Olfactory Bulb

In rodents, sensory neurons that reside in the dorsal zone of the olfactory epithelium project mainly to the dorsal olfactory bulb, whereas ventral zone sensory neurons project to the ventral bulb³⁹, meaning that the dorso-ventral topography of the epithelium is maintained in the bulb. Accordingly, dorsal bulb glomeruli are activated to signal the innately aversive qualities of predator urine and rotten food-related odorants that were discussed in the previous section²⁴. Conversely, the ventral bulb plays an important role in processing innately attractive social odors like con-specific urine, which is most attractive if it comes from rodents of the opposite sex^{40,41}. Other innately attractive scents that are described by humans to have woody or floral character also activate the ventral bulb in rodents⁵, suggesting the presence of a dorso-ventral valence gradient in the bulb. Superimposed on this dorso-ventral topography, there is also an antero-posterior valence gradient in the ventral bulb in which the anterior sub-region is more activated by innately attractive odors and posterior sub-region by aversive ones²³. These valence maps in the bulb can route valence information to specific higher brain centers. For example, projections from the bulb to the amygdala, known for its roles in fear and associative conditioning, are mostly of dorsal bulb origin, and silencing these axons during odor investigation abolishes innate attraction and avoidance of many different odorants²⁵. The bulb projections to the OT are also topographic, and inhibiting the postero-ventral bulb inputs to the medial OT increases investigation time of innately aversive odorants⁴².

As described for the olfactory epithelium, the bulb also undergoes plasticity during olfactory learning. After fear conditioning, there is no change in the identity of activated bulb glomeruli, but the glomerular activations are augmented⁴³, consistent with what has been reported in the presynaptic sensory neurons. Further, for appetitive conditioning, binary odor cocktails with the same components but different proportions that are both associated with reward (i.e. 100/0 and 20/80 volume percentages) evoke

more correlated bulb activity patterns than a non-rewarded mixture that is chemically in between (i.e. 90/10)⁴⁴, suggesting that learned valences are at least as important as chemistry in the bulb. In summary, both innate and learned odor valences have a significant impact on what regions of the bulb are activated and to what extent, and this information is rapidly broadcast to downstream regions directly linked with emotions and behavior.

Piriform Cortex

While the olfactory epithelium and bulb have well-documented roles in innate odorant-driven behaviors, the PC is considered the primary hub for olfactory learning and memory¹⁷. It lacks the topographical valence maps that are present in the bulb because unlike other bulb projection targets¹⁵, bulb inputs to PC are randomly distributed^{14,15}. Despite this lack of input topography, the majority of PC

neurons have altered responses when an odor's valence changes with experience^{45,46}.⁴⁷ Consistent with its role as a flexible olfactory memory center, optogenetic mimicry of odorant-like activity patterns in PC, when paired with rewards or punishments, are sufficient to form and retrieve either attractive or aversive memories (marked by approach or avoidance)⁴⁸. Broadly inactivating the PC with chemogenetic tools partially abolishes aversive odor memories brought about by pairing odorants with foot shocks⁴⁹. Within PC circuits, many neuromodulatory systems are active, and it has recently been shown that the endocannabinoid system in particular supports the recall of attractive olfactory memories⁵⁰. The retrieval of conditioned preference after pairing an odorant with sugar is abolished when cannabinoid type-1 receptors are specifically deleted from the PC. In a recent paper, we have shown that blockade of CB1-R signaling in the PC decorrelates odor responses, enhances odor detection, and impairs

“It is only in olfaction that peripheral sensory neurons are already specialized for processing emotionally charged stimuli. In no other sense do the raw phenomena of the outside world so directly shape fundamental pleasures and emotions, and in no other sense does this information arrive so quickly to emotional and valence centers in the brain.”

discrimination⁵¹. Despite big advancements in our understanding of PC physiology and functionality, there is still much to be discovered about *how* odor valences are learned, modified and read out of PC circuits to drive appropriate behaviors.

Amygdala

Having merely two synapses between the periphery and amygdalar circuits (epithelium to bulb and bulb to amygdala) is unique to olfaction, but the vital role of the amygdala in fear and emotional associations with sensory stimuli is not. An extensive body of research has established the amygdala as the primary emotional and associative center for all different types of stimuli²² and is out of the scope of this mini-review. Sticking to the olfacto-emotional aspects, the postero-lateral cortical nucleus of the amygdala receives direct inputs from both the bulb and PC, and silencing the bulb inputs abolishes innate odor valences²⁵. Odorant presentation paired with photo-

activation of *Fos*-tagged ensembles of baso-lateral amygdala neurons is sufficient to drive learning of odor attraction (by activating neurons that were *Fos*-tagged after nicotine injections) or aversion (same but here it is cells *Fos*-tagged after foot shocks)⁵². These results implic-

ate the amygdala in the expression of innate odorant-driven behaviors and the formation of odorant-related memories. It is therefore a vital hub for the emotional implications of odorants and subsequent behaviors, and currently the geometry of the encoding of odor valence and related behavioral parameters are under active inquiry²⁷.

Olfactory Tubercle

In the OT, sensory inputs from the bulb and PC converge with dopaminergic projections from the ventral tegmental area and glutamatergic inputs from the amygdala⁵³, placing it as a unique locus for the integration of sensory and valence-related information. Dopamine release into OT circuits is highly rewarding, indicated by the ease with which lever pressing is reinforced by OT cocaine

self-administration in rodents⁵⁴. Cocaine is known to slow dopamine reuptake⁵⁴, meaning that dopamine concentrations build up in the extracellular space after self-administration. In addition, optogenetically driven dopamine release in the medial OT is sufficient for conditioned place preference and positive odor reinforcement⁵⁵. After appetitive odor conditioning, OT neurons that express D1-type dopamine receptors robustly encode the valence of an odor²¹, and unlike PC, valence can be easily decoded from OT population activity⁴⁷. Topographical maps of valence can be found across the OT, with reward-associated odors activating antero-medial sub-regions while punishment-associated odors activate more postero-lateral domains⁵⁶, roughly corresponding to the topographical bulb inputs from the antero- and postero-ventral domains mentioned earlier. In summary, the OT is a region that integrates sensory (bulb and PC) and valence-related (dopamine and amygdala) information and based on its outputs to motor centers (pallidum, tenia tecta, and mediodorsal thalamus⁵³), could be a key region for transforming sensory and emotional inputs into behavioral outputs.

Conclusion and Perspectives

Photoreceptors in the eye faithfully encode incident patterns of light just like hair cells in the inner ear authentically transduce sounds into electrical activity, but it is only in olfaction that peripheral sensory neurons are already specialized for processing emotionally charged stimuli. In no other sense do the raw phenomena of the outside world so directly shape fundamental pleasures and emotions, and in no other sense does this information arrive so quickly to emotional and valence centers in the brain. For these reasons, the olfactory system is an extraordinary model for studying how the world around us can impact our emotional states, preferences, and desires.

This whirlwind tour of the olfactory sensory pathway has elucidated two coexisting types of processing, labelled line and input pattern learning. Labelled lines refer to circuits that are etched into the genes and auto-assemble themselves based on genetic and developmental logic without a need for experience. The murine olfactory channels that detect predator urine, spoiled foods, and conspecific urine are examples of this kind of processing. Odorant signals are routed from the sensory neurons in the nose to specific sets of glomeruli in the bulb where they are fast-tracked into the amygdala to produce affective states that command approach or avoidance behaviors. On the other hand, reflections of input pattern learning, which requires experience to assign emotional value to odorants, have been observed across all levels of the olfactory pathway. Plasticity during olfactory learning has been observed in the olfactory epithelium, bulb, PC, and OT. All of these regions are extensively interconnected, with particularly strong feedback connections between PC and the bulb that facilitate bulb plasticity⁵⁷. Whether these experience-dependent modifications independently occur across multiple regions via different mechanisms or they are orchestrated by one master region and then propagated up or down the hierarchy remains to be seen. Our development of the virtual burrow to improve on investigation time assays, along with cutting edge techniques to track and manipulate activity in defined populations of neurons will be vital to answering this challenging question.

Acknowledgements

I would like to thank the FYSSSEN foundation for their support, Lisa Roux, Camille Mazo and Mario Carta for giving suggestions on the manuscript, and Lisa Roux and Lise Forment for helping with the translation.



La topographie corticale des champs oculomoteurs humains révélée par des tâches visuelles et oculomotrices

Martin SZINTE

*Chargé de Recherche Classe Normale, CNRS
Institut de Neurosciences de la Timone, CNRS,
Aix-Marseille Université, Marseille, France*

Résumé

Les recherches menées sur les animaux ont permis d'élucider le rôle des champs oculomoteur dans le contrôle des mouvements des yeux. Cependant, la topographie de leurs homologues humains reste mal comprise. Nous avons utilisé des techniques avancées de neuro-imagerie et de modélisation pour cartographier la topographie des champs oculomoteurs humains. En combinant des tâches oculomotrices et visuelles, nous avons identifié des groupes visuomoteurs dans les cortex pariétaux et frontaux qui présentent des caractéristiques d'organisation rétinotopique. En particulier, nous avons trouvé des différences dans les schémas de magnification corticale entre les groupes, ce qui suggère des rôles fonctionnels spécialisés. Dans l'ensemble, nos résultats révèlent une architecture topographiquement organisée des champs oculomoteurs humains qui sous-tend le contrôle sophistiqué des mouvements oculaires rapides (saccade) et de poursuite lente.

Mots-clés

Saccade, poursuite lente, champs récepteurs, rétinotopie, modélisation

Human eye fields cortical topography unraveled by visual and oculomotor tasks

Abstract

Research in animals has elucidated the roles of the eye fields in controlling eye movements. However, the topography of their human homologues remains poorly understood. We used advanced neuroimaging and modeling to map the topography of the human eye fields. By combining oculomotor and visual tasks, we identified visuomotor clusters within the parietal and frontal cortices that exhibited hallmarks of retinotopic organization. Interestingly, we found differences in cortical magnification patterns between clusters, suggesting specialized functional roles. Altogether, our findings reveal a topographically organized architecture of the human eye fields underlying the sophisticated control of saccade and smooth pursuit eye movements.

Keywords

Saccade, smooth pursuit, receptive field, retinotopy, modeling

Introduction

Les mouvements oculaires sont fondamentaux pour la perception visuelle, les deux principaux types de mouvement étant les saccades et les poursuites lentes. Les saccades se caractérisent par leur rapidité, permettant aux yeux de passer rapidement d'un point à un autre, tandis que les poursuites lentes permettent aux yeux de suivre des objets en mouvement. Ces mouvements oculaires sont essentiels pour maintenir une vision stable de l'environnement et acquérir des informations visuelles détaillées. Le contrôle de ces mouvements est notamment régi par deux structures corticales principales : les champs oculomoteurs frontaux (COF) et les champs oculomoteurs pariétaux (COP), largement étudiés par l'électrophysiologie chez les primates non humains (Andersen, 1989 ; Schall, 2015). L'aire corticale appelée « champs oculomoteurs frontaux » a été la première aire découverte du lobe frontal, située à la jonction du sillon précentral et du sillon frontal supérieur, elle est particulièrement connue pour son rôle dans la génération des mouvements oculaires saccadiques. Des recherches ont notamment montré que sa stimulation peut évoquer des saccades avec une direction et une amplitude précise. D'autre part, les champs oculomoteurs frontaux et pariétaux, situés autour du sillon intrapariétal, jouent tous deux un rôle important dans le contrôle des mouvements oculaires de poursuite. Les champs oculomoteurs pariétaux, en particulier l'aire intrapariétale latérale (LIP), jouent un rôle crucial dans l'intégration des informations sur les mouvements visuels nécessaires aux poursuites lentes (Andersen & Buneo, 2002 ; Bremmer et al., 1997). Aussi notons que des études animales ont démontré que les champs oculomoteurs frontaux et les zones intrapariétales latérales présentent une topographie rétinotopique, c'est-à-dire une organisation reflétant la structure de la surface située à l'arrière de nos globes oculaires, la rétine. En effet, une organisation utilisant la cartographie rétinotopique peut être considérée comme vitale pour traiter avec précision notre environnement visuel et coordonner nos mouvements oculaires (Duhamel et al., 1992 ; Patel et al., 2010 ; Schall, 2002 ; Thompson et al., 2005).

Chez l'homme, des études d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle ont permis de

mieux comprendre la localisation des aires homologues des champs oculomoteurs frontaux et pariétaux dans le contexte des saccades (Amiez & Petrides, 2009 ; Grosbras, 2016 ; Grosbras et al., 2005 ; Lobel et al., 2001) et des poursuites lentes (Berman et al., 1999 ; Lencer & Trillenber, 2008). Ces études ont systématiquement fait état d'une augmentation des signaux dépendant du niveau d'oxygène dans le sang (BOLD) dans les champs oculomoteurs frontaux lors de tâches nécessitant des saccades, ce qui indique un engagement actif de ces champs dans ces processus. En outre, la zone du sillon intrapariétal, contrepartie anatomique humaine de la zone intrapariétale latérale animale, a été largement étudiée à l'aide de l'IRM fonctionnelle, révélant son rôle dans l'attention spatiale et la planification des mouvements oculaires. En particulier, des études portant sur des tâches de saccades et de mouvements oculaires de poursuites lentes ont révélé une activation forte et systématique du sillon intrapariétale, soulignant son implication dans la coordination de la poursuite visuelle et des réponses saccadiques (Astafiev et al., 2003 ; Medendorp et al., 2003). Enfin, des études d'IRM fonctionnelle à l'état de repos ont montré que les champs oculomoteurs frontaux et pariétaux présentent des schémas d'activité synchronisés, ce qui suggère l'existence d'un réseau fonctionnel robuste soutenant ces deux types de mouvements (Hutchison et al., 2012).

Pour approfondir l'étude de l'interaction entre les champs oculomoteurs humains, nous avons émis l'hypothèse que les homologues humains de ces régions s'appuient sur des cartes visuelles organisées de manière rétinotopique. Pour tester notre hypothèse, nous avons d'abord évalué l'implication des régions cérébrales correspondant anatomiquement aux champs oculomoteurs pariétaux et frontaux pendant les tâches de saccades et de poursuites lentes. Ensuite, nous avons modélisé leur topographie en utilisant la méthode des champs récepteurs de population (Dumoulin & Wandell, 2008 ; Szinte & Knapen, 2020). Cette méthode a déjà permis de comprendre comment l'information visuelle est traitée dans le cortex (Mackey et al., 2017 ; Silver & Kastner, 2009). Elle a notamment permis de déterminer les paramètres visuels spatiaux des différentes parties du cortex visuel humain ainsi que leurs interactions. Nos résultats permettent de révéler l'organisation rétinotopique complexe

des homologues humains des champs oculomoteurs frontaux et pariétaux.

Méthode et résultats

Notre premier objectif était d'identifier les régions corticales du cerveau correspondant aux homologues humains des champs oculomoteurs pariétaux et frontaux. Avec le soutien de la Fondation Fyssen, nous avons recruté 20 participants (âgés de 19 à 54 ans, dont 10 femmes) pour leur faire passer une série d'exams IRM à l'aide d'un scanner Siemens Prisma 3T. Le protocole comprenait des exams structuraux avec une résolution de 0,8 mm isotropique pour les images pondérées en T1 et en T2, ainsi que des exams fonctionnels avec une résolution de 2 mm isotropique en 2D-EPI, un temps de répétition de 1,2 seconde, un facteur d'accélération multi-bande de quatre, un champ de vue de 62 degrés et des exams de correction de susceptibilité à la distorsion du champ magnétique utilisant des directions d'encodage de phase opposées.

Les participants ont d'abord effectué deux blocs d'une tâche de saccade (**Figure 1A**), suivie de deux blocs d'une tâche de poursuite (**Figure 1B**), pour une durée totale d'environ 40 minutes. Au cours de la tâche de saccade, les participants devaient maintenir leur regard sur une cible blanche (0,06 degré d'angle visuel) affichée sur un fond noir (20 × 20 degrés d'angle visuel). Chaque bloc commençait par une période de fixation (19,2 secondes), au cours de laquelle les participants maintenaient leur regard sur la cible au centre de l'écran. Cette période était suivie d'une alternance de périodes de saccades (38,4 secondes) et de fixation, répétées quatre fois. Pendant les périodes de saccades, la cible sautait du centre de l'écran à l'une des 16 positions présentées séquentiellement, en suivant une trajectoire dans le sens inverse des aiguilles d'une montre (**Figure 1C**). L'amplitude des mouvements oculaires requis variait d'une période à l'autre, allant de 2,5 à 10 degrés d'angle visuel par incréments de 2,5 degrés. La tâche de poursuite était en grande partie similaire, à la différence près que pendant les périodes de poursuite, la cible était continuellement déplacée pour faciliter les mouvements oculaires de poursuite lente. L'amplitude et la vitesse des mouvements oculaires de poursuite variaient d'une période à l'autre, allant de 2,5 à 10 degrés d'angle visuel par seconde, par incréments de 2,5 degrés par

seconde. Nous avons utilisé un atlas surfacique à la pointe de la technologie (Glasser et al., 2016) pour définir anatomiquement les régions d'intérêt correspondant aux homologues humains supposés des champs oculomoteurs. Pour le groupe des champs oculomoteurs pariétaux, nous avons combiné plusieurs parcellations de surface de l'atlas pour créer deux régions d'intérêt distinctes (voir **Figure 1D**) : le sillon intrapariétal inférieur (iIPS) et supérieur (sIPS). Le groupe des champs oculomoteurs frontaux a été délimité en créant trois régions d'intérêt (voir **Figure 1D**) : le sillon précentral supérieur (sPCS), inférieur (iPCS) et médian (mPCS).

Détermination des aires corticales visuomotrices humaines.

Nous avons utilisé une approche par modélisation linéaire générale pour prédire les séries temporelles BOLD associées aux mouvements oculaires pendant les périodes de saccades et de poursuites lentes. Après avoir corrigé les tests statistiques multiples, nous avons évalué si les éléments individuels de la surface corticale, appelés « vertex », présentaient une régression significative entre les séries temporelles prédites et observées au sein de chaque groupe. Pour quantifier ces effets, nous avons calculé le pourcentage médian de vertex significatifs, ainsi que pour chaque région d'intérêt l'intervalle de confiance à 95 % à travers les participants (**Figure 1E-F**).

Notre analyse a révélé qu'une majorité des vertex des champs oculomoteurs pariétaux étaient activés de manière significative pendant les saccades (voir « Saccade » dans la **Figure 1E**, iIPS : 58,8 %, [43,5 ; 67,3] ; sIPS : 62,3 %, [49,5 ; 72,9]) et la poursuite lente (voir « Poursuite » dans la **Figure 1E**, iIPS : 50,2 %, [33,7 ; 65,8] ; sIPS : 59,1 %, [45,6 ; 69,3]). Des schémas similaires ont été observés dans les groupes de champs oculomoteurs frontaux, où une proportion substantielle de vertex dans les sillons précentraux inférieurs et supérieurs ont été sélectivement activés par les saccades (voir « Saccade » dans la **Figure 1F**, iPCS : 47,7 %, [29,3 ; 58,4] ; sPCS : 49,8 %, [30,6 ; 61,1]), avec toutefois une activation légèrement plus faible dans le sillon précentral médian (mPCS : 29,9 %, [13,9 ; 39,2]). La tâche de poursuite a également induit des activations significatives dans le sillon précentral inférieur et supérieur (voir « Poursuite » dans la **Figure 1F**, iPCS : 41,4 %, [25,2 ; 55,3] ; sPCS : 44,8 %, [35,2 ; 49,4]),

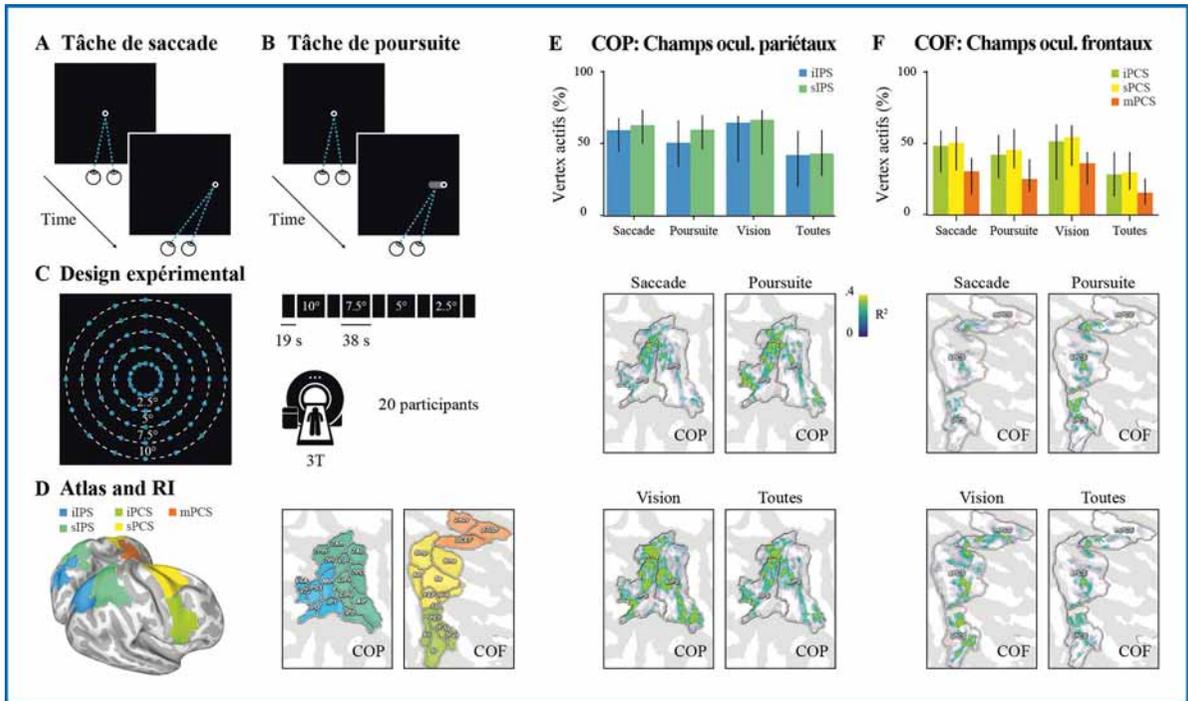


Figure 1. **A.** Tâche de saccade. Les participants fixent une cible blanche et saccadent pour suivre son déplacement. **B.** Tâche de poursuite. Les participants poursuivent le déplacement régulier de la cible blanche. **C.** Design expérimental. La cible pouvait se déplacer dans 16 directions et quatre amplitudes présentées dans des périodes alternées de mouvement (~38 s) et de fixation (~19 s). **D.** Atlas et régions d'intérêt (RI). En combinant les parcellations de la surface de l'atlas, nous avons défini anatomiquement deux champs oculomoteurs pariétaux (iIPS : V6A, V7, IPS1, IP0, 7PI, MIP, IP1 ; et sIPS : 7 Pm, VIP, LIPv, LIPd, IP2, 7 Am, 7AL, 7PC, AIP) et trois régions d'intérêt des champs oculomoteurs frontaux (iPCS : 55b, PEF, 6v, 6r, IFJp, IFJa ; sPCS : 6mp, 6d, FEF, i6ma, 6a, i6-8 et mPCS : SEF, 24db, p32pr). Les panneaux de droite présentent une carte plane des parcellations de l'atlas et des régions d'intérêt des champs oculomoteurs pariétaux et frontaux. **E-F.** Les panneaux supérieurs montrent le pourcentage médian de vertex significatifs inclus dans les régions d'intérêt des champs oculomoteurs pariétaux (à gauche) et frontaux (à droite) pour les différentes tâches (Saccade, Poursuite et Vision) et la conjonction des trois tâches (Toutes). Les barres d'erreur indiquent les intervalles de confiance à 95 % à travers les participants. Les panneaux du bas montrent les cartes d'activations (R^2 des vertex significatifs) d'un participant représentatif (sub-03) dans les trois tâches (Saccade, Poursuite et Vision) ainsi que leur conjonction (Toutes) pour les champs oculomoteurs pariétaux (panneaux de gauche) et frontaux (panneaux de droite), respectivement.

avec néanmoins un peu moins d'activation dans le sillon précentral médian (24,6 %, [15,9 ; 38,4]). Collectivement, ces résultats indiquent que notre méthode combinant les régions d'intérêt définies par un atlas et l'activité modélisée permet une localisation précise des champs oculomoteurs pariétaux et frontaux.

Par la suite, nous avons cherché à savoir si les groupes oculomoteurs définis fonctionnellement étaient également activés au cours d'une tâche visuelle. Les mêmes participants ont pris part à une session d'examen séparé consistant en cinq blocs d'une tâche visuelle, d'une durée totale d'environ une heure (**Figure 2A**). Dans cette

tâche, les participants devaient maintenir la fixation sur une cible blanche affichée au centre de l'écran. Il leur était demandé de concentrer leur attention sur le bruit visuel contenu dans une barre mobile traversant l'écran. Chaque bloc comprenait neuf périodes, alternant la présentation de la barre en mouvement et des périodes sans barre, la barre se déplaçant séquentiellement dans les quatre directions cardinales (voir **Figure 2B, panneau supérieur**). Pour évaluer l'attention visuelle, nous avons filtré l'orientation du bruit visuel pour créer des textures de signaux orientés dans le sens des aiguilles d'une montre et dans le sens inverse. Les participants

devaient indiquer l'orientation du bruit filtré, et la difficulté de la tâche était ajustée de manière à solliciter au mieux leur attention. En suivant les mêmes étapes de prétraitement que celles décrites précédemment, nous avons quantifié les emplacements de l'écran où un stimulus suscitait une réponse visuelle en estimant les propriétés des champs récepteurs de population. Plus précisément, nous avons appliqué un modèle de champ récepteur de population à la pointe de la technologie (Kay et al., 2013) pour déterminer notamment l'emplacement optimal et la taille caractérisant la réponse spatiale de la population neuronale projetée sur chaque vertex.

La **Figure 2B** illustre un exemple de série temporelle d'un vertex avec son modèle et ses paramètres les mieux ajustés. Nous avons ensuite évalué dans quelle mesure les régions des champs oculomoteurs pariétaux et frontaux définies par l'atlas étaient activées de manière significative par notre tâche visuelle. Pour ce faire, nous avons évalué la significativité statistiquement corrigée de la régression entre chaque série temporelle des vertex et les prédictions du modèle de champ récepteur de population ajusté au mieux. Nous avons constaté qu'une proportion substantielle des vertex des champs oculomoteurs pariétaux était activée de manière significative pendant la tâche visuelle (voir « Vision » dans la **Figure 1E**, iIPS : 64,0 %, [36,7 ; 68,8] ; sIPS : 66,1 %, [42,0 ; 72,7]). Des résultats comparables ont été observés pour les groupes des sillons précentraux inférieurs et supérieurs (voir « Vision » dans la **Figure 1F**, iPCS : 50,8 %, [24,2 ; 62,6] ; sPCS : 53,6 %, [33,7 ; 61,9]), tandis que l'activation dans le sillon précentral médian est quelque peu réduite (35,6 %, [20,9 ; 43,4]).

Avec nos trois tâches, nous avons ainsi pu identifier des clusters visuomoteurs, correspondant à des régions corticales significativement activées à la fois par les mouvements oculaires et les tâches visuelles. Cette analyse a révélé que plus de 40 % des vertex du cluster des champs oculomoteurs pariétaux étaient significativement activés par toutes les tâches (voir « Toutes » dans la **Figure 1E**, iIPS : 41,7 %, [19,8 ; 58,3] ; sIPS : 42,8 %, [27,2 ; 59,0]) ainsi que 20 % des vertex du groupe des champs oculomoteurs frontaux (voir « Toute » dans la **Figure 1F**, iPCS : 27,8 %, [12,6 ; 43,2] ; sPCS : 29,2 %, [17,3 ; 43,5] ; mPCS : 15,2 %, [7,0 ; 24,9]).

Évaluation de la topographie des champs oculomoteurs humains.

Pour déterminer si les groupes visuomoteurs précédemment identifiés sont topographiquement organisés, nous avons d'abord examiné la relation entre la taille et l'excentricité des champs récepteurs de population. Conformément à la surreprésentation des photorécepteurs en vision centrale (Packer et al., 1989), la taille des champs récepteurs visuels dans le système visuel cortical primaire est connue pour varier linéairement avec l'excentricité, présentant des champs récepteurs plus petits en vision centrale (faible excentricité) et des champs récepteurs plus grands en périphérie (forte excentricité). Notre analyse a révélé que la taille des champs récepteurs de population des vertex visuomoteurs présentait une corrélation significative avec l'excentricité pour tous (voir le panneau de gauche de la **Figure 2C**) dans le sillon intrapariétal inférieur (19/20 participants, $0,21 > r > 0,68$ —corrélation entre les participants—, tous les $ps < 0,05$), à l'exception d'un participant (1/20 participant, $r = 0,01$, $p = 0,25$) et pour tous dans le sillon intrapariétal supérieur (19/20 participants, $0,30 > r > 0,70$, tous les $ps < 0,001$), à l'exception d'un participant (1/20 participant, $r = 0,04$, $p = 0,20$). Une relation linéaire significative similaire a été observée pour le groupe des champs oculomoteurs frontaux (voir le panneau de droite de la **Figure 2C**) avec un effet significatif pour tous les participants dans le sillon précentral inférieur et médian (20/20 participants, iPCS : $0,25 > r > 0,75$, toutes $ps < 0,001$; mPCS : $0,33 > r > 0,73$, tous les $ps < 0,001$), et dans le sillon précentral supérieur pour tous (19/20 participants, $0,26 > r > 0,71$, tous les $ps < 0,001$) sauf un participant (1/20 participant, $r = -0,01$, $p = 0,54$). Cette première analyse indique que les groupes visuomoteurs définis dans les champs oculomoteurs humains reposent sur des cartes rétinotopiques.

Nous avons ensuite examiné la magnification corticale de ces régions d'intérêt. En électrophysiologie animale, le facteur de magnification corticale est défini comme le rapport entre la distance physique entre deux neurones visuels (en millimètres) et la distance entre leurs champs récepteurs respectifs (en degré d'angle visuel). Étant donné la surreprésentation des photorécepteurs fovéaux, les structures corticales réti-

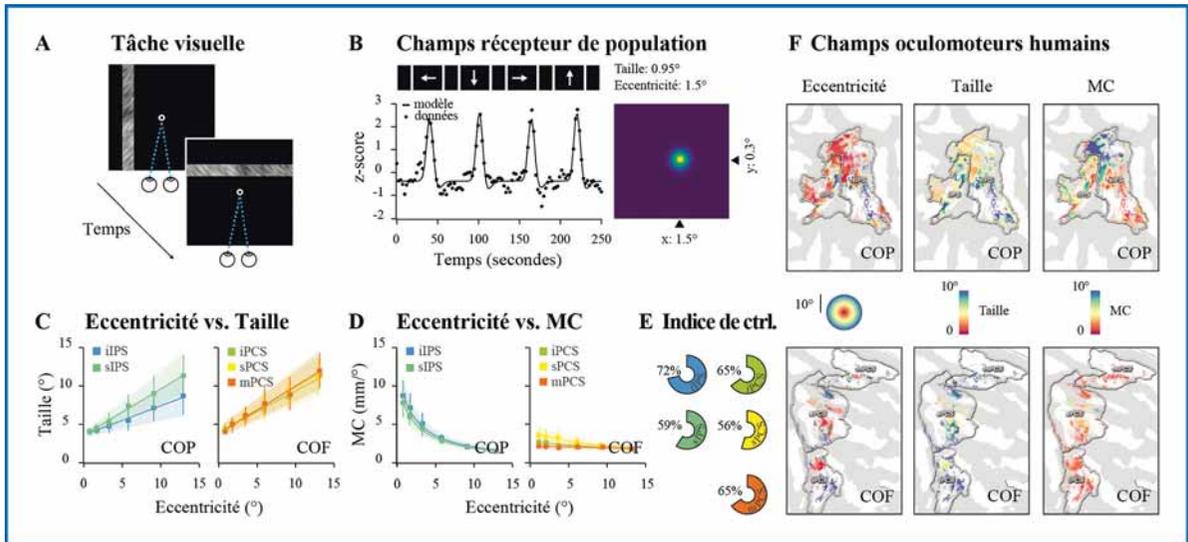


Figure 2. **A.** Tâche visuelle. Les participants fixent une cible blanche et rapportent l'orientation du bruit visuel contenu dans une barre se déplaçant dans les quatre directions cardinales. **B.** Champ récepteur de population. Exemple de série temporelle, de son modèle et des paramètres d'un champ récepteur de population expliquant au mieux les données. **C.** Excentricité vs. taille. Taille du champ récepteur de population en fonction de l'excentricité des vertex visuomoteurs dans les champs oculomoteurs pariétaux (à gauche) et frontaux (à droite). Les points représentent la médiane des participants pour six tranches d'excentricité. Toutes les barres et régions d'erreur indiquent l'intervalle de confiance à 95 % à travers les participants. **D.** Excentricité vs. magnification corticale (MC). Magnification corticale (MC) en fonction de l'excentricité des champs récepteurs de population, avec les mêmes conventions qu'en C. **E.** Indice de contralatéralité (ctrl). Les diagrammes circulaires montrent les indices de contralatéralité des vertex visuomoteurs dans les champs oculomoteurs pariétaux (à gauche) et frontaux (à droite). **F.** Champs oculomoteurs humains. Les panneaux montrent des cartes planes des champs oculomoteurs pariétaux (en haut) et frontaux (en bas) des champs récepteurs de population en termes d'excentricité (à gauche), de taille (au centre) et de magnification corticale (à droite) pour l'hémisphère droit d'un participant représentatif (le même participant qu'à la Figure 1).

notopiques affectent généralement davantage de neurones à la vision centrale, ce qui se traduit par des valeurs de magnification corticale plus importantes en vision centrale diminuant rapidement au fur et à mesure que l'on se déplace vers la périphérie. Pour adapter cette mesure à l'IRM fonctionnelle humaine, nous avons calculé le rapport entre les distances corticales médianes entre les vertex et la distance visuelle médiane des champs récepteurs de population correspondante. Nos résultats indiquent que la magnification corticale des champs récepteurs de population au sein du cluster visuomoteur des champs oculomoteurs pariétaux est significativement liée à leur excentricité (voir le panneau gauche de la **Figure 2D**), suivant une relation exponentielle négative significative chez tous les participants dans le sillon intrapariétal inférieur (participants 20/20, $0,14 > r > 0,85$, tous les $ps < 0,001$) et tous les participants dans le sillon intrapariétal supérieur (18/20 participants, $0,47 > r$

$> 0,84$, tous les $ps < 0,01$), à l'exception de deux participants (2/20 participants, $sIPS : -0,14 > r > 0,01$, tous les $ps > 0,05$). Les résultats diffèrent pour les vertex du groupe des champs oculomoteurs frontaux, avec une surreprésentation moins prononcée de l'excentricité fovéale (voir le panneau de droite de la **Figure 2D**). Néanmoins, une relation significative a été observée chez la majorité des participants dans le sillon précentral inférieur (15/20 participants, $0,09 > r > 0,73$, tous les $ps < 0,001$; 5/20 participants, $-0,38 > r > 0,04$, tous les $ps > 0,05$), le sillon précentral supérieur (18/20 participants, $0,24 > r > 0,84$, tous les $ps < 0,001$; 2/20 participants, $-0,21 > r > -0,05$, tous les $ps > 0,05$) et le sillon précentral médian (13/20 participants, $0,08 > r > 0,8$, tous les $ps < 0,01$; 7/20 participants, $-0,39 > r > 0,09$, tous les $ps > 0,05$). La surreprésentation de la vision centrale est largement réduite si l'on compare les champs oculomoteurs pariétaux et frontaux, ce qui suggère

une distinction fonctionnelle potentielle. Néanmoins, nous avons observé une relation exponentielle négative significative entre la magnification corticale et l'excentricité dans les deux groupes, une deuxième signature d'une topographie rétinotopique.

Enfin, nous avons étudié une troisième signature de la rétinotopie liée au phénomène de décussation des yeux. Au niveau du chiasma optique, les nerfs optiques se croisent partiellement, ce qui donne lieu à des projections contralatérales vers le cortex visuel. Cette disposition permet à l'hémisphère gauche de traiter les informations visuelles provenant du champ visuel droit et inversement. Dans les aires visuelles de bas niveau, telles que le cortex visuel primaire (V1), les neurones présentent principalement des champs récepteurs contralatéraux, répondant aux stimuli provenant du champ visuel opposé (Hubel & Wiesel, 1962). Nous avons défini un indice de contralatéralité basé sur le ratio des vertex dont le champ récepteur de population sont centrés dans les hémisphères visuels contralatéraux, allant de 0 % à 100 % de contralatéralité. Parmi les participants, nous avons observé un niveau élevé de contralatéralité du groupe de champs oculomoteurs pariétaux (voir les panneaux de gauche de la **Figure 2E**, iIPS : 71,8 %, [47,3 ; 96,3] ; sIPS : 59,2 %, [43,2 ; 81,8]), quelque peu réduite, mais toujours prédominante dans le groupe des champs oculomoteurs frontaux (voir les panneaux de droite de la **Figure 2E**, iPCS : 65,1 %, [44,8 ; 87,8] ; sPCS : 54,6 %, [35,1 ; 79,5] ; mPCS : 65,3 %, [44,5 ; 91,9]). Ces résultats suggèrent que les groupes de champs oculomoteurs pariétaux et frontaux dépendent d'une cascade de connexions intra-hémisphériques prenant naissance dans les cartes rétinotopiques de bas niveau.

Discussion

Nous avons étudié la topographie visuelle des champs oculomoteurs humains. Pour ce faire, nous avons identifié les régions corticales cor-

respondant aux homologues humains supposés des champs oculomoteurs pariétaux et frontaux définis comme fonctionnellement activés pendant des tâches de mouvements oculaires. Il est intéressant de noter qu'une proportion substantielle de ces régions était activée lors d'une tâche visuelle, ce qui nous a permis de définir des groupes visuomoteurs. Afin d'étudier leur topographie visuelle, nous avons évalué l'interaction des paramètres de leur champ récepteurs de population. Les résultats ont révélé une corrélation linéaire entre leur taille et l'excentricité de leurs champs récepteurs de population, ainsi qu'une relation exponentielle négative entre leur magnification corticale et l'excentricité dans les deux groupes. Enfin, nous avons quantifié la contralatéralité des champs récepteurs de population dans les groupes visuomoteurs, en constatant un fort biais vers les représentations du champ visuel contralatéral. Ces différents effets sont considérés comme des caractéristiques de l'organisation rétinotopique et suggèrent ainsi fortement que les champs oculomoteurs humains héritent d'une topographie rétinotopique.

Les mécanismes neuronaux qui sous-tendent les saccades et la poursuite lente ont fait l'objet d'études intensives dans les neurosciences contemporaines. Les cartes visuelles des cortex pariétaux et frontaux jouent un rôle crucial dans le traitement des informations spatiales et de guidage des mouvements oculaires. Des travaux antérieurs de Silver et al. suggèrent que les zones situées dans le sillon intrapariétal rem-

plissent des fonctions analogues à celles de l'aire intrapariétale latérale des primates non humains. Cette dernière étant impliquée dans le contrôle des mouvements des yeux (Silver & Kastner, 2009). La

conservation de l'organisation topographique des aires de traitement visuel et oculomoteur d'une espèce à l'autre suggère l'existence d'un mécanisme évolutionnaire sous-jacent à cette caractéristique fondamentale de l'architecture neuronale. Il est important de noter que le développement de ces cartes visuelles com-

“La conservation de l'organisation topographique des aires de traitement visuel et oculomoteur d'une espèce à l'autre suggère l'existence d'un mécanisme évolutionnaire sous-jacent à cette caractéristique fondamentale de l'architecture neuronale.”

mence tôt dans la vie, comme en témoignent les recherches démontrant que les macaques nouveau-nés possèdent déjà un système visuel entièrement organisé comprenant des représentations topographiques (Arcaro & Livingstone, 2024). Cette organisation est cruciale pour le développement ultérieur de fonctions visuomotrices complexes. Dans le contexte des mouvements oculaires, les travaux fondamentaux de Sereno et al. ont démontré que des populations neuronales distinctes au sein de ces aires corticales sont spécialisées dans le contrôle de différents types de saccades, certains voxels répondant préférentiellement aux grandes saccades tandis que d'autres sont adaptés aux petites saccades (Sereno et al., 2001). Cette topographie fonctionnelle au sein du système des saccades permet une réponse nuancée aux différentes demandes visuelles. En outre, il a été démontré que l'organisation des cartes du champ visuel dans le cortex frontal est influencée à la fois par les représentations en fonction de l'angle polaire et de l'excentricité (Kastner et al., 2007 ; Konen & Kastner, 2008). Cette double organisation topographique, qui reflète à la fois la composante directionnelle et la composante distance des stimuli visuels, facilite le traitement efficace des informations visuelles nécessaires pour guider les mouvements oculaires dans des contextes variés. La représentation de l'angle polaire permet d'encoder la directionnalité des stimuli visuels, tandis que la cartographie de l'excentricité fournit des informations sur la distance des stimuli par rapport au centre du regard. Un tel système rétinotopique complet, englobant à la fois les dimensions angulaires et radiales, est essentiel pour l'exécution précise des mouvements oculaires saccadiques et de poursuite lente.

Dans ce travail, nous avons cherché à révéler la topographie des clusters visuomoteurs en modélisant leur contrepartie visuelle à l'aide de méthodes des champs récepteurs de population (Dumoulin & Wandell, 2008 ; Kay et al., 2013). S'appuyant sur une précédente analyse complète des clusters de cartes de champ visuel dans les cortex pariétaux et frontaux humains par Mackey et al. (2017), notre étude étend ces résultats en élucidant comment les représentations spatiales dans ces régions sont organisées et comment elles interagissent avec différents types de

mouvements oculaires. Notre premier résultat indique que ces régions ne sont pas simplement des régions passives de traitement visuel, mais qu'elles sont activement impliquées dans la planification et l'exécution des mouvements oculaires saccadiques et de poursuites lentes. En particulier, nos travaux et l'étude de Mackey et al. (2017) font état de groupes distincts dans le sillon précentral, avec au moins deux cartes rétinotopiques distinctes dans les parties supérieures du sillon précentral et deux autres cartes dans les parties postérieures et médiales du sillon précentral (voir les panneaux inférieurs de la **Figure 2F**). Ces résultats motivent une étude complémentaire, qui vise à modéliser la topographie des fonctions oculomotrices dans ces groupes. À cette fin, nous envisageons deux approches potentielles. La première devrait tirer parti du travail actuel pour soustraire l'activité visuelle prédite due à la présentation de cibles mobiles relatives aux tâches oculomotrices. Cela devrait rendre possible la modélisation de l'activité oculomotrice résiduelle. La seconde méthode consiste à annuler l'activité visuelle de ces groupes en collectant un nouvel ensemble de données de mouvements oculaires effectués dans l'obscurité totale.

Notre travail décrit en outre une nouvelle caractéristique de ces cartes rétinotopiques dans le cerveau humain. Alors que nous avons établi une relation étroite entre la taille et l'excentricité des champs récepteurs de population dans les groupes de champs oculomoteurs humains, leur mesure de la magnification corticale diffère. Plus précisément, nous avons constaté une nette sur-représentation du champ visuel central dans les champs oculomoteurs pariétaux, alors que la magnification corticale était fortement réduite dans les champs oculomoteurs frontaux. À notre connaissance, notre étude est la première à évaluer la magnification corticale à grande échelle dans ces zones. Comme nous avons pu valider notre méthode en reproduisant les effets attendus de magnification corticale observés dans les aires visuelles de bas et de moyen niveau (résultat non montré ici), nos résultats dans les champs oculomoteurs frontaux pourraient suggérer une distribution plus homogène des champs récepteurs visuels à la fois dans la périphérie centrale et dans la périphérie proche. Ce résultat pourrait soutenir la capacité humaine à

exécuter dans cette zone des mouvements oculaires précis.

Enfin, la connectivité fonctionnelle entre les champs oculomoteurs pariétaux et frontaux nous permet de mieux comprendre comment ces régions collaborent pendant des tâches de mouvements oculaires. Des travaux antérieurs de Hutchison et al. ont utilisé l'IRM fonctionnelle à l'état de repos pour démontrer de fortes corrélations entre les zones pariétales et frontales (Hutchison et al., 2012). L'intégration des informations provenant de ces groupes interconnectés est essentielle pour l'exécution des mouvements oculaires en réponse à des environnements visuels dynamiques. En plus des tâches décrites ici, nous avons également évalué la connectivité fonctionnelle à l'état de repos et la connectivité structurelle basée sur la diffusion chez les mêmes participants. De futures analyses limitant ces données de connectivité à nos groupes visuomoteurs promettent de renforcer davantage l'idée que ces deux régions clés travaillent en conjonction pour produire un comportement oculomoteur précis.

Nous avons montré que les champs oculomoteurs humains s'appuient sur une topographie rétinotopique, avec des schémas distincts de magnification corticale pouvant refléter leurs rôles spécialisés dans les mouvements oculaires saccadiques et de poursuites lentes. La connectivité fonctionnelle et structurelle entre ces groupes visuomoteurs met en évidence leur rôle collaboratif dans la production d'un comportement oculomoteur précis et adapté.

Remerciements

Nous tenons à remercier la fondation Fyssen pour le financement de cette recherche. Nous sommes par ailleurs reconnaissants envers l'équipe INVIBE de l'Institut de Neurosciences de la Timone, en particulier S. M. Kling, U. Lascombes et G. S. Masson, qui ont aidé à la préparation du manuscrit. Nous remercions d'autre part le Centre de Calcul Intensif d'Aix-Marseille pour nous avoir accordé l'accès à ses ressources de calcul haute performance. Nous sommes également profondément reconnaissants envers Alice et Clémence Szinte, ainsi qu'envers Delphine Amodeo, pour leur soutien. Cette recherche a également été soutenue par une bourse ANR JCJC.

Bibliographie

- Amiez, C., & Petrides, M. (2009). Anatomical organization of the eye fields in the human and non-human primate frontal cortex. *Progress in Neurobiology*, 89 (2), 220-230.
- Andersen, R. A. (1989). Visual and Eye Movement Functions of the Posterior Parietal Cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 12 (Volume 12, 1989), 377-403.
- Andersen, R. A., & Buneo, C. A. (2002). Intentional Maps in Posterior Parietal Cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 25 (Volume 25, 2002), 189-220.
- Arcaro, M., & Livingstone, M. (2024). A Whole-Brain Topographic Ontology. *Annual Review of Neuroscience*, 47 (1), 21-40.
- Astafiev, S. V., Shulman, G. L., Stanley, C. M., Snyder, A. Z., Van Essen, D. C., & Corbetta, M. (2003). Functional Organization of Human Intraparietal and Frontal Cortex for Attending, Looking, and Pointing. *The Journal of Neuroscience*, 23 (11), 4689-4699.
- Berman, R. A., Colby, C. L., Genovese, C. R., Voyvodic, J. T., Luna, B., Thulborn, K. R., & Sweeney, J. A. (1999). Cortical networks subserving pursuit and saccadic eye movements in humans : An fMRI study. *Human Brain Mapping*, 8 (4), 209-225.
- Bremmer, F., Distler, C., & Hoffmann, K.-P. (1997). Eye Position Effects in Monkey Cortex. II. Pursuit- and Fixation-Related Activity in Posterior Parietal Areas LIP and 7A. *Journal of Neurophysiology*, 77 (2), 962-977.
- Duhamel, J. R., Colby, C. L., & Goldberg, M. E. (1992). The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science (New York, N.Y.)*, 255 (5040), 90-92.
- Dumoulin, S. O., & Wandell, B. A. (2008). Population receptive field estimates in human visual cortex. *NeuroImage*, 39 (2), 647-660.
- Glasser, M. F., Coalson, T. S., Robinson, E. C., Hacker, C. D., Harwell, J., Yacoub, E., Ugurbil, K., Andersson, J., Beckmann, C. F., Jenkinson, M., Smith, S. M., & Van Essen, D. C. (2016). A multi-modal parcellation of human cerebral cortex. *Nature*, 536 (7615), 171-178.
- Grosbras, M.-H. (2016). Patterns of Activity in the Human Frontal and Parietal Cortex Diffe-

rentiate Large and Small Saccades. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 10.

- Grosbras, M.-H., Laird, A. R., & Paus, T. (2005). Cortical regions involved in eye movements, shifts of attention, and gaze perception. *Human Brain Mapping*, 25 (1), 140-154.

- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *The Journal of Physiology*, 160 (1), 106-154.2.

- Hutchison, R. M., Gallivan, J. P., Culham, J. C., Gati, J. S., Menon, R. S., & Everling, S. (2012). Functional connectivity of the frontal eye fields in humans and macaque monkeys investigated with resting-state fMRI. *Journal of Neurophysiology*, 107 (9), 2463-2474.

- Kastner, S., DeSimone, K., Konen, C. S., Szczepanski, S. M., Weiner, K. S., & Schneider, K. A. (2007). Topographic Maps in Human Frontal Cortex Revealed in Memory-Guided Saccade and Spatial Working-Memory Tasks. *Journal of Neurophysiology*, 97 (5), 3494-3507.

- Kay, K. N., Winawer, J., Mezer, A., & Wandell, B. A. (2013). Compressive spatial summation in human visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 110 (2), 481-494.

- Konen, C. S., & Kastner, S. (2008). Representation of Eye Movements and Stimulus Motion in Topographically Organized Areas of Human Posterior Parietal Cortex. *The Journal of Neuroscience*, 28 (33), 8361.

- Lencer, R., & Trillenber, P. (2008). Neurophysiology and neuroanatomy of smooth pursuit in humans. *Brain and Cognition*, 68 (3), 219-228.

- Lobel, E., Kahane, P., Leonards, U., Grosbras, M., Lehericy, S., Le Bihan, D., & Berthoz, A. (2001). Localization of human frontal eye fields : Anatomical and functional findings of functional magnetic resonance imaging and intracerebral electrical stimulation. *Journal of Neurosurgery*, 95 (5), 804-815.

- Mackey, W. E., Winawer, J., & Curtis, C. E. (2017). Visual field map clusters in human frontoparietal cortex. *eLife*, 6, e22974.

- Medendorp, W. P., Goltz, H. C., Vilis, T., & Crawford, J. D. (2003). Gaze-centered updating of visual space in human parietal cortex. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 23 (15), 6209-6214.

- Packer, O., Hendrickson, A. E., & Curcio, C. A. (1989). Photoreceptor topography of the retina in the adult pigtail macaque (*Macaca nemestrina*). *Journal of Comparative Neurology*, 288 (1), 165-183.

- Patel, G. H., Shulman, G. L., Baker, J. T., Akbudak, E., Snyder, A. Z., Snyder, L. H., & Corbetta, M. (2010). Topographic organization of macaque area LIP. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107 (10), 4728-4733.

- Schall, J. D. (2002). The neural selection and control of saccades by the frontal eye field. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 357 (1424), 1073-1082.

- Schall, J. D. (2015). Visuomotor Functions in the Frontal Lobe. *Annual Review of Vision Science*, 1, 469-498.

- Sereno, M. I., Pitzalis, S., & Martinez, A. (2001). Mapping of Contralateral Space in Retinotopic Coordinates by a Parietal Cortical Area in Humans. *Science*, 294 (5545), 1350-1354.

- Silver, M. A., & Kastner, S. (2009). Topographic maps in human frontal and parietal cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, 13 (11), 488-495.

- Szinte, M., & Knapen, T. (2020). Visual Organization of the Default Network. *Cerebral Cortex (New York, NY)*, 30 (6), 3518.

- Thompson, K. G., Biscoe, K. L., & Sato, T. R. (2005). Neuronal Basis of Covert Spatial Attention in the Frontal Eye Field. *The Journal of Neuroscience*, 25 (41), 9479-9487.

Introduction

Eye movements are fundamental to visual perception, with saccades and smooth pursuit being the two primary types. Saccades are characterized by their rapid nature, allowing the eyes to shift quickly from one fixation point to another, while smooth pursuit enables the eyes to track moving objects. These eye movements are crucial for maintaining a stable view of the environment and for acquiring detailed visual information. The control of these movements is notably governed by two main cortical structures: the frontal eye fields (FEFs) and parietal eye fields (PEFs), extensively studied through early non-human primate electrophysiology (Andersen, 1989; Schall, 2015). The cortical area

name «frontal eye fields» was the first discovered area of the frontal lobe, situated at the junction of the pre-central sulcus and the superior frontal sulcus, it is particularly well known for its role in generating saccadic eye movements. In particular, research has shown that its stimulation can evoke saccades with precise direction and amplitude. Both the frontal and the parietal eye fields, located around the intraparietal sulcus, play significant roles in controlling smooth pursuit eye movements. The parietal eye fields, especially the lateral intraparietal area (LIP), is crucial for integrating visual motion information necessary for smooth pursuit (Andersen & Buneo, 2002; Bremmer et al., 1997).

Interestingly, animal studies have demonstrated that both the frontal eye fields and lateral intraparietal areas exhibit a retinotopic topography, that is an organization reflecting the structure of the surface at the back of our eyes, the retina. An organization using retinotopic mapping can be seen as vital to process accurately our visual environment and later coordinate our eye movements on it (Duhamel et al., 1992; Patel et al., 2010; Schall, 2002; Thompson et al., 2005).

In human, functional magnetic resonance imaging studies have provided insights into the localization of homologues of the frontal and parietal eye fields in the context of saccadic (Amiez & Petrides, 2009; Grosbras, 2016; Grosbras et al., 2005; Lobel et al., 2001) and smooth pursuit eye movements (Berman et al., 1999; Lencer & Trillenber, 2008). These studies have consistently reported increased blood oxygen level-dependent (BOLD) signals in the frontal eye fields during tasks requiring saccades, indicating its active engagement in these processes. Furthermore, the intraparietal sulcus area, the human anatomical counterpart of the animal lateral intraparietal area, has been extensively studied using functional MRI, revealing its role in spatial attention and the planning of eye movements. Notably, studies with saccades and smooth pursuit eye movement tasks found strong and systematic intraparietal sulcus activation, underscoring its involvement in coordinating visual tracking and saccadic responses (Astafiev et al., 2003; Medendorp et al., 2003). Moreover, resting-state functional MRI studies have shown that the frontal and parietal eye fields exhibit synchronized activity patterns, sugges-

ting a robust functional network supporting both types of eye movements (Hutchison et al., 2012).

To further investigate the interaction between the human eye fields, we hypothesized that the human homologues of these regions rely on retinotopically organized visual maps. To test our hypothesis, we first assessed the involvement of brain regions anatomically corresponding to the parietal and frontal eye fields during saccadic and smooth pursuit tasks. Subsequently, we modeled their topography using the population receptive field method (Dumoulin & Wandell, 2008; Szinte & Knapen, 2020). Such method previously provided significant insights into how visual information is processed throughout the visual cortex (Mackey et al., 2017; Silver & Kastner, 2009). It notably allowed to determine parameters of the visual spatial tuning of individual parts of the human brain as well as their interaction within a region. Our results unraveled the intricate retinotopy of the human homologues of the frontal and parietal eye fields.

Method and results

Our first objective was to identify the cortical brain regions corresponding to the human homologues of the parietal and frontal eye fields. With the support of the Fyssen foundation, we recruited 20 participants (ages 19-54, including 10 females) to undergo a series of MRI scans using a Siemens Prisma 3T scanner. The scanning protocol included structural scans with 0.8 mm isotropic resolution for both T1-weighted and T2-weighted images, as well as functional scans with 2 mm isotropic 2D-EPI, a time repetition of 1.2 seconds, a multiband acceleration factor of four, a flip angle of 62 degrees, and susceptibility distortion correction scans utilizing opposite phase encoding directions.

Participants first engaged in two runs of a saccade task (**Figure 1A**), followed by two runs of a pursuit task (**Figure 1B**), totaling approximately 40 minutes. In the saccade task, participants were instructed to maintain their gaze on a white target (0.06 degrees of visual angle) displayed against a black background (20 by 20 degrees of visual angle). Each run commenced with fixation period (19.2 seconds), during which participants focused on the target at the center of the screen. This was succeeded by alternating periods of saccades (38.4 seconds) and fixation, repeated four times. During the saccade periods, the tar-

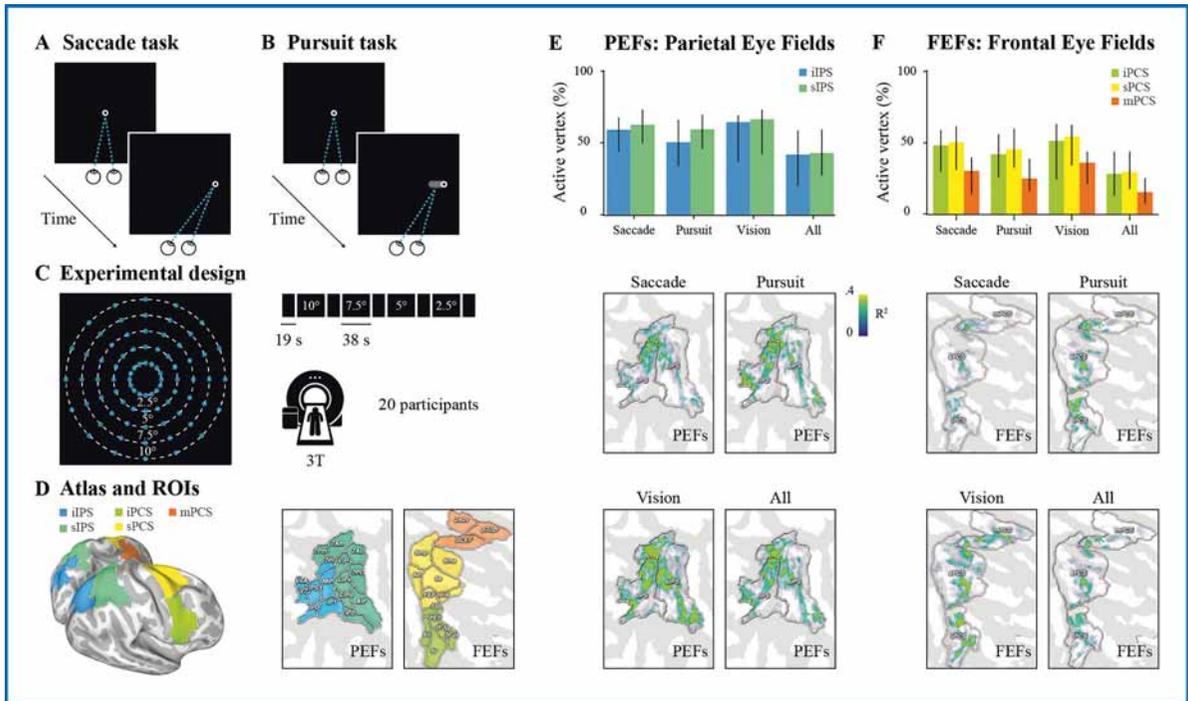


Figure 1. **A.** Saccade task. Participants fixated on a white target and saccade to follow its displacement. **B.** Pursuit task. Participants pursue the smooth displacement of the white target. **C.** Experimental design. The target moved could move at 16 directions and four amplitudes played in alternated periods of movement (~38 s) and fixation (~19 s). **D.** Atlas and regions of interest (ROIs). Combining atlas surface parcellations, we anatomically defined two parietal eye fields (iIPS: V6A, V7, IPS1, IP0, 7PI, MIP, IP1; and sIPS: 7 Pm, VIP, LIPv, LIPd, IP2, 7 Am, 7AL, 7PC, AIP) and three frontal eye fields regions of interest (iPCS: 55b, PEF, 6v, 6r, IFJp, IFJa; sPCS: 6mp, 6d, FEF, i6ma, 6a, i6-8 and mPCS: SEF, 24db, p32pr). The right panels present a flatmap of the atlas parcellations and the parietal and frontal eye fields regions of interest. **E-F.** Top panels show the median percentage of significant vertices included in the parietal (left) and frontal eye fields (right) regions of interest for the different tasks (Saccade, Pursuit and Vision) and the conjunction of the three tasks (All). Error bars show the 95% confidence intervals across participants. Bottom panels show activations maps (R^2 of significant vertices) of a representative participant (sub-03) in the three tasks (Saccade, Pursuit and Vision) as well as their conjunction (All) for the parietal (left panels) and frontal eye fields (right panels) clusters, respectively.

get jumped from the center of the screen to one of 16 sequentially presented positions, following a counterclockwise trajectory (**Figure 1C**). The amplitude of the required saccadic eye movements varied across periods, ranging from 2.5 to 10 degrees of visual angle in increments of 2.5 degrees. The pursuit task was largely similar, with the key difference being that during the pursuit periods, the target was continuously displaced to facilitate smooth pursuit eye movements. The amplitude and velocity of the smooth pursuit eye movements varied across periods, ranging from 2.5 to 10 degrees of visual angle per second in increments of 2.5 degrees per second. We utilized a state-of-the-art surface atlas (Glasser et al., 2016) to anatomically define regions of

interest corresponding to the putative human homologues of the human eye fields. For the parietal eye fields cluster, we combined multiple surface parcellations from the atlas to create two distinct regions of interest (see **Figure 1D**): the inferior (iIPS) and the superior intraparietal sulcus (sIPS). The frontal eye fields cluster was delineated by creating three regions of interest (see **Figure 1D**): the superior (sPCS), the inferior (iPCS), and the medial precentral sulcus (mPCS).

Determining human cortical visuomotor areas.

We employed a general linear modeling approach to predict the BOLD timeseries asso-

ciated with eye movements during saccadic and smooth pursuit periods. After correcting for multiple statistical tests, we assessed whether individual cortical surface elements, referred to as «vertices,» exhibited significant regression between the predicted and observed timeseries within each cluster. To quantify these effects, we calculated the median percentage of significant vertices, along with the 95% confidence interval, for each region of interest across participants (**Figure 1E-F**).

Our analysis revealed that a majority of parietal eye fields vertices were significantly activated during both saccadic (see «Saccade» in **Figure 1E**, iIPS: 58.8%, [43.5; 67.3]; sIPS: 62.3%, [49.5; 72.9]) and smooth pursuit eye movements (see «Pursuit» in **Figure 1E**, iIPS: 50.2%, [33.7; 65.8]; sIPS: 59.1%, [45.6; 69.3]). Similar patterns were observed in the frontal eye fields clusters, where a substantial proportion of vertices in the inferior and superior precentral sulcus were selectively activated during repeated saccades (see «Saccade» in **Figure 1F**, iPCS: 47.7%, [29.3; 58.4]; sPCS: 49.8%, [30.6; 61.1]), with a slightly lower activation in the medial precentral sulcus (mPCS: 29.9%, [13.9; 39.2]). The pursuit task also elicited significant activations in the inferior and superior precentral sulcus (see «Pursuit» in **Figure 1F**, iPCS: 41.4%, [25.2; 55.3]; sPCS: 44.8%, [35.2; 49.4]), with somewhat less activation in the medial precentral sulcus (24.6%, [15.9; 38.4]). Collectively, these findings indicate that our method combining atlas-defined regions of interest and modeled activity enabled precise localization of parietal and frontal eye fields oculomotor clusters.

Next, we investigated whether the functionally defined oculomotor clusters were also activated during a visual task. The same participants took part in a separate scanning session consisting of five runs of a visual task, totaling approximately an hour (**Figure 2A**). In this task, participants were instructed to maintain fixation on a white target displayed at the center of the screen. They were asked to focus on visual noise contained within a moving bar that traversed the screen. Each run comprised nine interleaved periods, alternating between the presentation of the moving bar and periods without it, with the bar moving sequentially in the four cardinal directions (see **Figure 2B** top panel). To assess visual

attention, we filtered the orientation of the visual noise to create clockwise and counterclockwise signal textures. Participants were tasked with reporting the orientation of the filtered noise, and the difficulty of the task was adjusted to optimally engage their attention. Following the same preprocessing steps outlined previously, we quantified the screen locations where a stimulus elicited a visual response by estimating its population receptive field properties. Specifically, we applied a state-of-the-art population receptive field model (Kay et al., 2013) to determine notably the optimal location, and size characterizing the spatial tuning of the neural population projected onto each vertex. **Figure 2B** illustrates an example vertex timeseries along with its best-fitting model and parameters. We then assessed the extent to which the atlas-defined parietal and frontal eye fields regions of interest were significantly activated by our visual task. To do this, we evaluated the statistically corrected significance of the regression between each vertex timeseries and the predictions from the best-fitting population receptive field model. We found that a substantial proportion of parietal eye fields vertices were significantly activated during the visual task (see «Vision» in **Figure 1E**, iIPS: 64.0%, [36.7; 68.8]; sIPS: 66.1%, [42.0; 72.7]). Comparable results were observed for the inferior and superior precentral sulcus clusters (see «Vision» in **Figure 1F**, iPCS: 50.8%, [24.2; 62.6]; sPCS: 53.6%, [33.7; 61.9]), while activation in the medial precentral sulcus was somewhat reduced (35.6%, [20.9; 43.4]).

With our three tasks, we could thus identify visuomotor clusters, corresponding to cortical regions significantly activated by both eye movement and visual tasks. This analysis revealed that more than 40% of the vertices in the parietal eye fields cluster were significantly activated by all tasks (see «All» in **Figure 1E**, iIPS: 41.7%, [19.8; 58.3]; sIPS: 42.8%, [27.2; 59.0]) as well as 20% of the vertices in the frontal eye fields cluster (see «All» in **Figure 1F**, iPCS: 27.8%, [12.6; 43.2]; sPCS: 29.2%, [17.3; 43.5]; mPCS: 15.2%, [7.0; 24.9]).

Assessing the topography of the human eye fields.

To investigate whether the previously identified visuomotor clusters are topographically

organized, we first examined the relationship between the size and the eccentricity of their population receptive field. Consistent with the over-representation of photoreceptors in central vision (Packer et al., 1989), the size of visual receptive fields in the early cortical visual system is known to vary linearly with eccentricity, exhibiting smaller receptive fields in central vision (low eccentricity) and larger receptive fields in the periphery (high eccentricity). Our analysis revealed that the population receptive fields size of the visuomotor vertices significantly correlated with eccentricity for all participants (see left panel in **Figure 2C**) in the inferior intraparietal sulcus (19/20 participants, $0.21 > r > 0.68$ – person correlation across participants –, all $ps < 0.05$), except one participant (1/20 participant, $r = 0.01$, $p = 0.25$) and for all participants in superior intraparietal sulcus (19/20 participants, $0.30 > r > 0.70$, all $ps < 0.001$), except one participant (1/20 participant, $r = 0.04$, $p = 0.20$). A similar significant linear relationship

was observed for the frontal eye fields cluster (see right panel in **Figure 2C**) with significant effect for all participants in the inferior and the medial precentral sulcus (20/20 participants, iPCS: $0.25 > r > 0.75$, all $ps < 0.001$; mPCS: $0.33 > r > 0.73$, all $ps < 0.001$), and in the superior precentral sulcus for all (19/20 participant, $0.26 > r > 0.71$, all $ps < 0.001$) but one participant (1/20 participant, $r = -0.01$, $p = 0.54$). This first analysis indicated that our defined human eye fields visuomotor clusters rely on retinotopic maps.

We then examined the cortical magnification of these regions of interest. In animal electrophysiology, the cortical magnification factor is defined as the ratio of the physical distance between two visual neurons (in millimeters) to the distance of their respective visual receptive fields (in degree of visual angle). Given the over-representation of foveal photoreceptors, retinotopic cortical structures are expected to allocate more neurons to central vision, resulting in

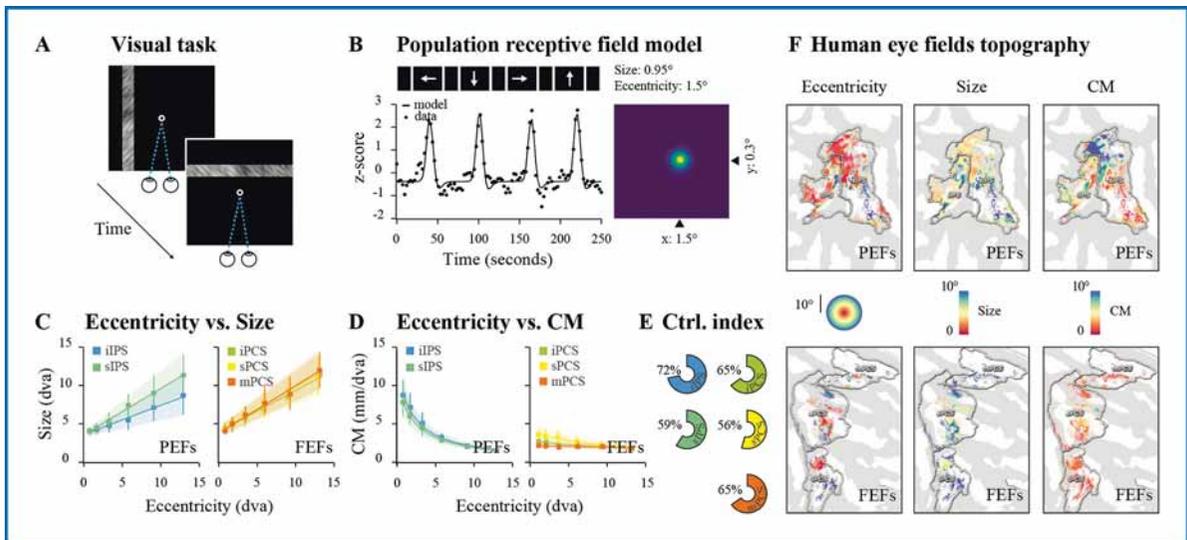


Figure 2. **A.** Visual task. Participants fixated on a white target and report the orientation of visual noise contained within a bar moving in four cardinal directions. **B.** Population receptive field. Example timeseries and its best explained population receptive field model and parameters. **C.** Eccentricity vs. size. Population receptive field size as a function of eccentricity of visuomotor vertices in the parietal (left) and frontal eye fields (right) clusters. Dots shows the median average across participants for six eccentricity bins. All error bars and shaded error regions denote fits and 95% CI across participants, respectively. **D.** Eccentricity vs. cortical magnification. Cortical magnification (CM) as a function of population receptive field eccentricity with conventions as in C. **E.** Contralaterality index. Pie charts show the contralaterality indices of visuomotor vertices in the parietal (left) and frontal eye fields (right) clusters. **F.** Human eye fields topography. Panels show flatmaps of parietal (top) and frontal eye fields (bottom) clusters of the population receptive field eccentricity (left), size (center) and cortical magnification (right) for the right hemisphere of a representative participant (same participant as in Figure 1).

larger cortical magnification values in central vision that decreases rapidly as one moves towards the visual periphery. To adapt this measure for human functional MRI, we calculated the ratio of the median cortical distances between vertices to the median visual distance of their corresponding population receptive fields. Our findings indicated that the cortical magnification of population receptive fields within the parietal eye fields visuomotor cluster was significantly related to their eccentricity (see left panel in **Figure 2D**), following a significant negative exponential relationship in all participants in the inferior intraparietal sulcus (20/20 participants, $0.14 > r > 0.85$, all $ps < 0.001$) and all participants in the superior intraparietal sulcus (18/20 participants, $0.47 > r > 0.84$, all $ps < 0.01$), except two participants (2/20 participants, sIPS: $-0.14 > r > 0.01$, all $ps > 0.05$). Results differ for vertices within the frontal eye fields cluster, with less pronounced over-representation of foveal eccentricity (see right panel in **Figure 2D**). Still, a significant relationship was observed in the majority of participants in the inferior precentral sulcus (15/20 participants, $0.09 > r > 0.73$, all $ps < 0.001$; 5/20 participants, $-0.38 > r > 0.04$, all $ps > 0.05$), the superior precentral sulcus (18/20 participants, $0.24 > r > 0.84$, all $ps < 0.001$; 2/20 participants, $-0.21 > r > -0.05$, all $ps > 0.05$) and the medial precentral sulcus (13/20 participants, $0.08 > r > 0.8$, all $ps < 0.01$; 7/20 participants, $-0.39 > r > 0.09$, all $ps > 0.05$). The over-representation of central vision was largely reduced when comparing parietal and frontal eye fields suggesting with a potential functional distinction. Nevertheless, we observed a significant negative exponential relationship between cortical magnification and eccentricity in both clusters, a second signature of a retinotopic topography.

Finally, we investigated a third signature of retinotopy related to the phenomenon of eye decussation. At the optic chiasm, the optic nerves partially cross, resulting in contralateral projections to the visual cortex. This arrangement allows the left hemisphere to process visual information from the right visual field and vice versa. In low-level visual areas, such as the primary visual cortex (V1), neurons predominantly exhibit contralateral receptive fields, responding to stimuli from the opposite

visual field (Hubel & Wiesel, 1962). We defined a contralaterality index based on the ratio of population receptive field vertices centered in the contralateral visual hemifields, ranging from 0% to 100% contralateral. Across participants, we observed a strong level of contralaterality of the parietal eye fields cluster (see left panels of **Figure 2E**, iIPS: 71.8%, [47.3; 96.3]; sIPS: 59.2%, [43.2; 81.8]), which was somewhat reduced but still predominant in the frontal eye fields cluster (see right panels of **Figure 2E**, iPCS: 65.1%, [44.8; 87.8]; sPCS: 54.6%, [35.1; 79.5]; mPCS: 65.3%, [44.5; 91.9]). These results suggest that both the parietal and frontal eye fields clusters depend on intra-hemispheric cascade of low-level retinotopic maps.

Discussion

We investigated the visual topography of the human eye fields. To do so, we identified cortical regions corresponding to the putative human homologues of the parietal and frontal eye fields defined as functionally activated during eye movement tasks. Interestingly, a substantial proportion of these regions were activated during a visual task, allowing us to define visuomotor clusters. To further investigate their visual topography, we assessed the interaction of their population receptive field parameters. The results revealed a linear correlation between their size and eccentricity, as well as a negative exponential relationship between their cortical magnification and eccentricity in both clusters. We, moreover, quantified the contralaterality of the population receptive fields in the visuomotor clusters, finding a strong bias towards contralateral visual field representations. These effects are considered hallmarks of retinotopic organization and strongly suggest that the human eye fields rely on a retinotopic topography.

The neural mechanisms underlying saccadic and smooth pursuit eye movements have been a focus of intense study in contemporary neuroscience. Visual maps in the parietal and frontal cortices play a crucial role in processing spatial information and guiding eye movements. Previous work by Silver et al. suggests that areas located within the intraparietal sulcus serve functions analogous to those of the lateral intraparietal area in non-human primates, which is known to be involved in the control of eye movements

(Silver & Kastner, 2009). The conservation of the topographic organization of visual and oculomotor processing areas across species suggests the existence of an underlying evolutionary mechanism for this fundamental aspect of neural architecture. Importantly, the development of these visual maps begins early in life, as evidenced by research demonstrating that

“The conservation of the topographic organization of visual and oculomotor processing areas across species suggests the existence of an underlying evolutionary mechanism for this fundamental aspect of neural architecture.”

newborn macaques already possess a fully organized visual system comprising topographic representations (Arcaro & Livingstone, 2024). This organization is crucial for the subsequent development of complex visuomotor functions. In the context of eye movements, seminal work by Sereno et al. provided evidence that distinct neuronal populations within these cortical areas are specialized for controlling different types of saccades, with some voxels preferentially responding to large saccades while others are tuned to smaller saccades (Sereno et al., 2001). This functional topography within the saccadic eye movement system allows for a nuanced response to varying visual demands. Moreover, the organization of visual field maps in the frontal cortex has been shown to be influenced by both polar angle and eccentricity representations (Kastner et al., 2007; Konen & Kastner, 2008). This dual topographic organization, reflecting both the directional and distance components of visual stimuli, facilitates the efficient processing of visual information necessary for guiding eye movements in varying contexts. The polar angle representation allows for the encoding of directionality in visual stimuli, while the eccentricity mapping provides information on the distance of stimuli from the center of gaze. Such a comprehensive retinotopic system, encompassing both angular and radial dimensions, is essential for the accurate execution of both saccadic and smooth pursuit eye movements.

In this work, we aimed to unravel the topography of visuomotor clusters by modeling their visual counterpart using state-of-the-art population receptive fields methods (Dumoulin & Wandell, 2008; Kay et al., 2013). Building upon a previous comprehensive analysis of visual field

map clusters in the human parietal and frontal cortices by Mackey et al. (2017), our study extends these findings by elucidating how the spatial representations in these regions are organized and how they interact with different types of eye movements.

Our first finding indicates that these areas are not merely passive visual processing regions, but are

actively involved in the planning and execution of both saccadic and smooth pursuit eye movements. In particular, both our work and the study by Mackey et al. (2017) report distinct clusters in the precentral sulcus, with at least two distinct retinotopic maps in the superior parts of the precentral sulcus and two other maps in the posterior and medial portions of the precentral sulcus (see bottom panels of **Figure 2F**). These results motivate follow-up study, which aims to model the topography of oculomotor functions in these clusters. To this end, we are considering two potential approaches. The first should take advantage of the current work to subtract the predicted visual activity due to the presentation of moving targets from the oculomotor tasks data. This should leave the residual oculomotor activity to model. The second method supposes nulling the visual activity of these clusters by collecting a new dataset of eye movement tasks performed in total darkness.

Our work, moreover, describes a new feature of these retinotopic maps in the human brain. While we established a strong relationship between population receptive field size and eccentricity in human eye field clusters, their measure of cortical magnification differs. Specifically, we found a clear over-representation of the central visual field in the parietal eye fields, but this cortical magnification was strongly reduced in the frontal eye fields. To our knowledge, our study is the first to assess large-scale cortical magnification in these areas. As we were able to validate our method by reproducing the expected cortical magnification effects observed in low- and mid-level visual areas (result not shown), our results in the frontal eye fields might suggest a more homogenous distribution of visual recep-

tive fields in both central and close periphery. This outcome might sustain the ubiquitous capacity to execute both precise saccadic and smooth pursuit eye movements within this range. Furthermore, the functional connectivity between the parietal and frontal eye fields enhances our understanding of how these regions collaborate during eye movement tasks. Previous work by Hutchison et al. utilized resting-state functional MRI to demonstrate strong correlations between the parietal and frontal areas (Hutchison et al., 2012). The integration of information from these interconnected clusters is critical for the seamless execution of eye movements in response to dynamic visual environments. In addition to the tasks described here, we also assessed resting-state and diffusion-based structural connectivity in the same participants. Future analyses restricting these connectivity data to our visuomotor defined clusters promise to further reinforce the idea that these two key regions working in conjunction to produce precise oculomotor behavior.

We showed that the human eye fields rely on a retinotopic topography, with distinct patterns of cortical magnification that may reflect their specialized roles in saccadic and smooth pursuit eye movements. The functional and structural connectivity between these visuomotor clusters further highlights their collaborative role in producing precise and adapted oculomotor behavior.

Acknowledgments

We wish to acknowledge the Fyssen foundation for funding this research. We are grateful to INVIBE team of the Institut de Neurosciences de la Timone, especially S. M. Kling, U. Lascombes and G. S. Masson who helped preparing the manuscript. Centre de Calcul Intensif d'Aix-Marseille is acknowledged for granting access to its high-performance computing resources. We are also deeply grateful to Alice and Clémence Szinte as well as to Delphine Amodeo for their support. This research was also supported an ANR JCJC grant.



Une nouvelle approche de la sédentarisation et la néolithisation au Levant Sud : dévoiler la révolution des symboles par l'analyse des traditions ornementales et symboliques de la culture natoufienne (15 000 – 11 650 ans cal. BP)

Laurent DAVIN

Post-doctorant (Académie des Sciences et Humanités d'Israël), Université Hébraïque de Jérusalem, Institut d'Archéologie

CNRS. UMR 8068 Technologie et Ethnologie des Mondes PréhistoriqueS (TEMPS)

CNRS. UAR 3132 Centre de recherche français à Jérusalem (CRFJ)

Résumé

À travers l'étude des traditions ornementales et symboliques, les travaux de post-doctorat avec la Fondation Fyssen ont permis d'ouvrir de nouvelles perspectives de recherche sur la culture natoufienne (15 000 - 11 650 ans cal. BP), charnière des processus de sédentarisation et de néolithisation en Asie du Sud-Ouest (d'un mode de vie mobile à sédentaire et d'une économie de prédation à la production). Cet éclairage original suggère que ces sociétés de primo-sédentaires forment le creuset d'une double révolution liée à la création d'identités individuelles et collectives : la révolution des pratiques ornementales et des productions symboliques. Deux processus simultanés, à large spectre et interdépendants. Dans la transition Néolithique du Levant, la culture natoufienne apparaît alors comme centrale dans la mutation des schémas cognitifs identitaires associée aux transitions vers de nouveaux modes de vie et de nouveaux concepts de relations avec les environnements sociaux et naturels.

Mots-clés

Sédentarisation, Néolithisation, Natoufien, pratiques ornementales, traditions symboliques

A new approach to Sedentarisation and Neolithisation in the Southern Levant: unveiling the revolution in symbols by analysing the ornamental and symbolic traditions of the Natufian culture (15,000 – 11,650 years cal. BP)

Abstract

Through the study of ornamental and symbolic traditions, post-doctoral work with the Fyssen Foundation has opened new research perspectives on the Natufian culture (15,000 - 11,650 cal. BP), at the crossroads of the processes of Sedentarisation and Neolithisation in the Southwest Asia (from a mobile to a sedentary lifestyle and from a predatory economy to production). This original insight suggests that these primo-sedentary societies were the crucible for a twofold revolution linked to the creation of individual and collective identities: the revolution in ornamental practices and symbolic production. Two simultaneous, broad-spectrum and interdependent processes. In the Neolithic transition of the Levant, Natufian culture appears to be central to the mutation of cognitive identity patterns associated with the transition to new lifestyles and new concepts of relationships with social and natural environments.

Keywords

Sedentarisation, Neolithisation, Natufian, ornamental practices, symbolic traditions

Introduction

Après avoir vécu pendant un million et demi d'années au sein de petits groupes de chasseurs-cueilleurs mobiles, les sociétés préhistoriques du Levant Sud se sont profondément transformées en seulement trois millénaires. Durant la culture natoufienne (15 000 – 11 650 ans cal. BP), qui marque la transition du Paléolithique au Néolithique, les derniers chasseurs-cueilleurs du Levant ont commencé à adopter un mode de vie sédentaire dans de grands hameaux. Il s'agit d'un développement extraordinaire, à la fois pour son processus relativement rapide et parce qu'il a nécessité des formes de vie sociale, économique et culturelle fondamentalement nouvelles dans une période de changements environnementaux importants et géographiquement variables. Ces transitions, vers de nouveaux modes de vie et de nouveaux concepts de relations avec les environnements sociaux et naturels, furent progressives : elles nécessitèrent et créèrent de nouveaux schémas cognitifs, dont l'un répondait à un besoin humain fondamental, à savoir la création d'identités collectives.

Des travaux récents ont visé à retracer l'évolution des identités collectives à travers les décora-

tions corporelles et les productions symboliques afin de comprendre comment les sociétés adaptèrent leurs relations dialectiques entre les humains, les choses et les environnements au cours de cette période cruciale de l'évolution humaine. Concrètement, sur 9 sites natoufiens du Levant Sud (**Fig. 1**), ces travaux ont visé à dévoiler la partie immergée de l'iceberg, à savoir les décorations corporelles et les productions symboliques natoufiennes disparues ou conservées mais jusque-là jamais identifiées. Cette approche novatrice a permis de caractériser l'exploitation symbolique des oiseaux (plumes, serres, os), identifier la plus ancienne utilisation de colorant organique rouge au monde (c. 15 000 ans cal. BP) illustrant l'exploitation des plantes à des fins ornementales et les premiers instruments sonores préhistoriques identifiés au Levant (c. 12 000 ans cal. BP) illustrant la symbolique des rapaces.

Sans ces éléments, notre perception de la diversité des répertoires ornemental et symbolique natoufiens, inchangée depuis leur découverte il y a près d'un siècle (Garrod et Bate, 1937), et la question de leur diversité sociale et culturelle seraient inexorablement biaisées. Ainsi, grâce à une approche et des collaborations interdisciplinaires et internationales, ces travaux ont

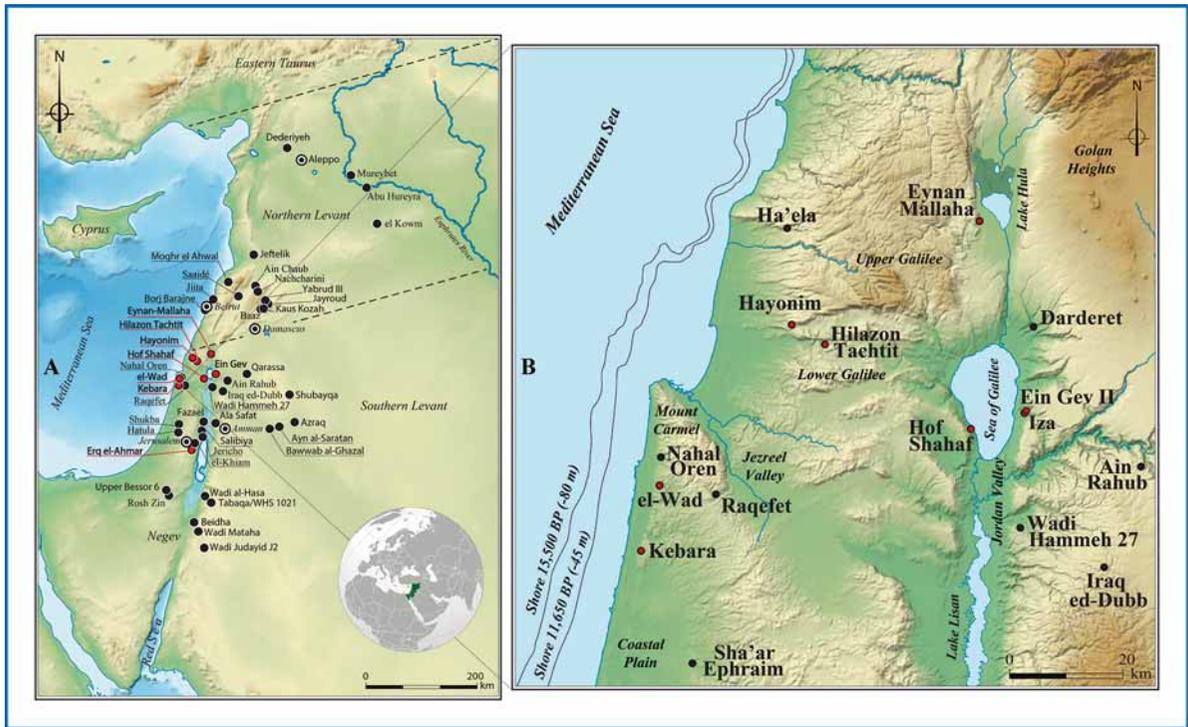


Figure 1 : A : Carte du Levant avec les principaux sites Natoufiens ; B : Détail de la région d'étude au Levant Sud avec variation de la ligne côtière au début et à la fin du Natoufien (les sites en cours d'étude sont en rouge). (DAO LD).

d'ores et déjà fourni de riches résultats qui permettent de jeter un éclairage nouveau sur les primo-sédentaires du Levant Sud et d'ouvrir de nouvelles perspectives de recherche.

De plumes, de serres et d'os : exploitation symbolique des oiseaux

L'avifaune prend une part très importante dans l'économie de subsistance à large spectre des groupes natoufiens (e.g., Munro, 2013 ; Simmons, 2013). L'intégration des oiseaux dans la sphère symbolique natoufienne a déjà été mise en évidence (Pichon, 1983) mais l'importance de ce phénomène a largement été sous-estimée jusqu'à présent étant donné que les collections d'avifaune n'ont jamais été étudiées selon cette perspective. On pensait que la présence des oiseaux dans les décorations corporelles se limitait aux perles sur tibiotarses de perdrix (*Alectoris chukar*) sur quelques sites et à de rares perles tubulaires sur os long (Pichon, 1983). On avait également suggéré, sans pour autant le démontrer, que les serres des rapaces avaient pu être utilisées comme ornement étant donné leur sur-représentation dans les profils squelettiques

(e.g., Munro, 2013). Les développements méthodologiques sur le sujet, dans des contextes extralévantins (e.g., Peresani *et al.*, 2011 ; Romandini *et al.*, 2014), ont permis de réévaluer l'exploitation symbolique des oiseaux et leur importance dans les décorations corporelles natoufiennes. Pour développer ce champ de recherche au cours du post-doctorat avec la Fondation Fyssen et grâce à un financement sur projet obtenu auprès de la Irene Levi Sala Care Archaeological Foundation, les collections d'avifaune récoltées sur les fouilles des hameaux natoufiens (ancien à final) de Hayonim et Eynan-Mallaha ont été analysées (**Fig. 1**). Les études préliminaires menées par une équipe internationale et interdisciplinaire (technologie, archéozoologie, archéométrie)¹,

¹ F. Valla (UMR 8068 Temps); A. Bridault et A. Borvon (UMR 7041 Archéologies Environnementales); H. Khalaily (Autorité des Antiquités d'Israël); A. Belfer-Cohen, L. Grosman et R. Rabinovitch (Université Hébraïque de Jérusalem); T. Simmons (Université Virginia Commonwealth); N. Munro (Université du Connecticut).

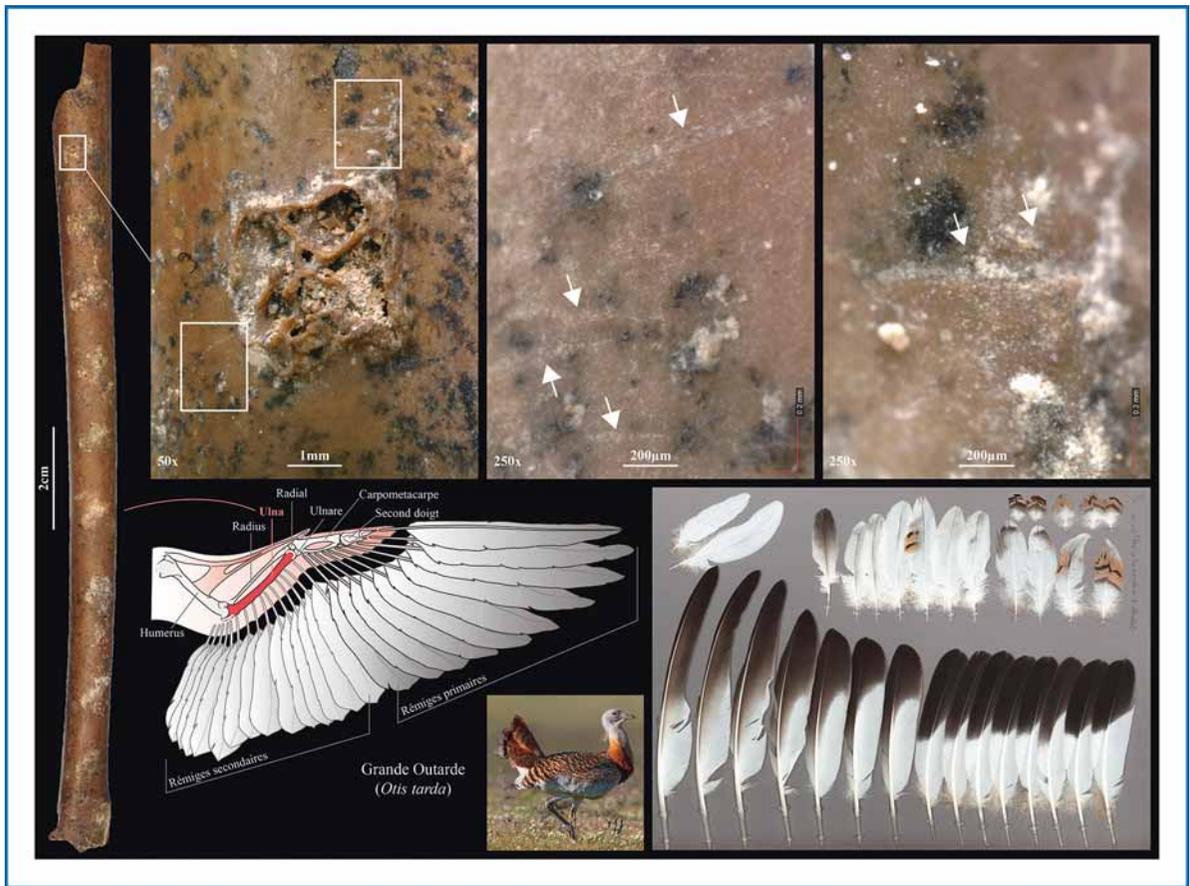


Figure 2 : Ulna d'une Grande Outarde (*Otis tarda*) du Natoufien ancien de la Grotte d'Hayonim dont toutes les papilles rémigiales (où les plumes s'attachent à l'os) sont marquées par des micro-stries de découpe transversales suggérant l'extraction des rémiges (plumes des ailes). Détail de l'une des papilles rémigiales sous une magnification à 50x et 250x et photo des rémiges d'une Grande Outarde femelle. (Photos et DAO L.D. - Plumes Featherbase).

permettent déjà d'entrevoir le potentiel informatif de l'exploitation des oiseaux dans les décorations corporelles natoufiennes.

Les plumes forment une part très importante des décorations corporelles de nombreuses sociétés humaines sub-contemporaines dans lesquelles elles remplissaient des fonctions polysémiques encodées en fonction des espèces d'oiseaux, de la taille ou la couleur des plumes (Prévoist, 2011). Pour explorer, de façon inédite, la possibilité que les natoufiens aient utilisé des plumes dans leurs décorations corporelles, les méthodologies développées pour mettre en évidence l'extraction de plumes en contexte archéologique (e.g., Peresani *et al.*, 2011) ont été suivies. Sur des centaines d'os des ailes (humerus, ulna, carpométacarpe) (Fig. 2) d'oiseaux de

toute taille et de toute origine (sédentaires ou migrateurs) des micro-stries de découpe mises en évidence ne relèvent pas des activités de boucherie documentées en expérimentation (Laroulandie, 2001). Ces traces sont systématiquement concentrées aux abords des papilles rémigiales (où les plumes s'attachent à l'os) et suggèrent l'extraction des rémiges (plumes des ailes) (Fig. 2) comme l'ont démontré les expérimentations réalisées et celles déjà publiées (Peresani *et al.*, 2011).

Le caractère quasi systématique de cette pratique, sur un large éventail d'espèces d'oiseaux, dans certains contextes de Hayonim et Eynan-Mallaha suggère l'importance des plumes aux yeux des natoufiens. Si l'empennage d'armes propulsées reste une possibilité, la diversité des

espèces d'oiseaux concernées et, par conséquent, de la taille des plumes extraites, laisse à penser que les natoufiens utilisaient ces plumes pour leurs décorations corporelles. À l'échelle d'un hameau, au Natoufien Final de Eynan-Mallaha (Davin *et al.*, 2023a), la répartition spatiale des os des ailes des oiseaux aquatiques suggère que ces éléments ont été collectés et traités différemment des portions de la carcasse riches en viande. De plus, on note une variation spatiale des ailes en fonction des espèces d'oiseaux, ce qui suggère des préférences pour certains types de plumes entre les différentes unités sociales habitant le site. Une fois cette analyse terminée, par comparaison aux collections de références, on pourra identifier l'éventail des plumes collectées par les natoufiens et suivre l'évolution spatio-temporelle

de cette pratique ornementale à l'échelle intra et inter-sites.

Les perles sur extrémités distales de tibiotarses de perdrix (*Alectoris chukar*) (Fig.3.B) étaient, jusqu'à présent, reconnues comme la composante majeure des décorations corporelles natoufiennes en avifaune (Pichon, 1983). La perdrix, plus que toute autre espèce d'oiseaux, aurait donc eu une place particulière dans la sphère symbolique natoufienne. Étant donné la surreprésentation des tibiotarses dans les profils squelettiques des perdrix, on a suggéré que les chasseurs natoufiens géraient les carcasses de cet oiseau bien différemment des autres proies. Une part importante des perdrix chassées étaient consommées en dehors du hameau et seuls les tibiotarses, matière première prisée, étaient rapportés sur le site pour

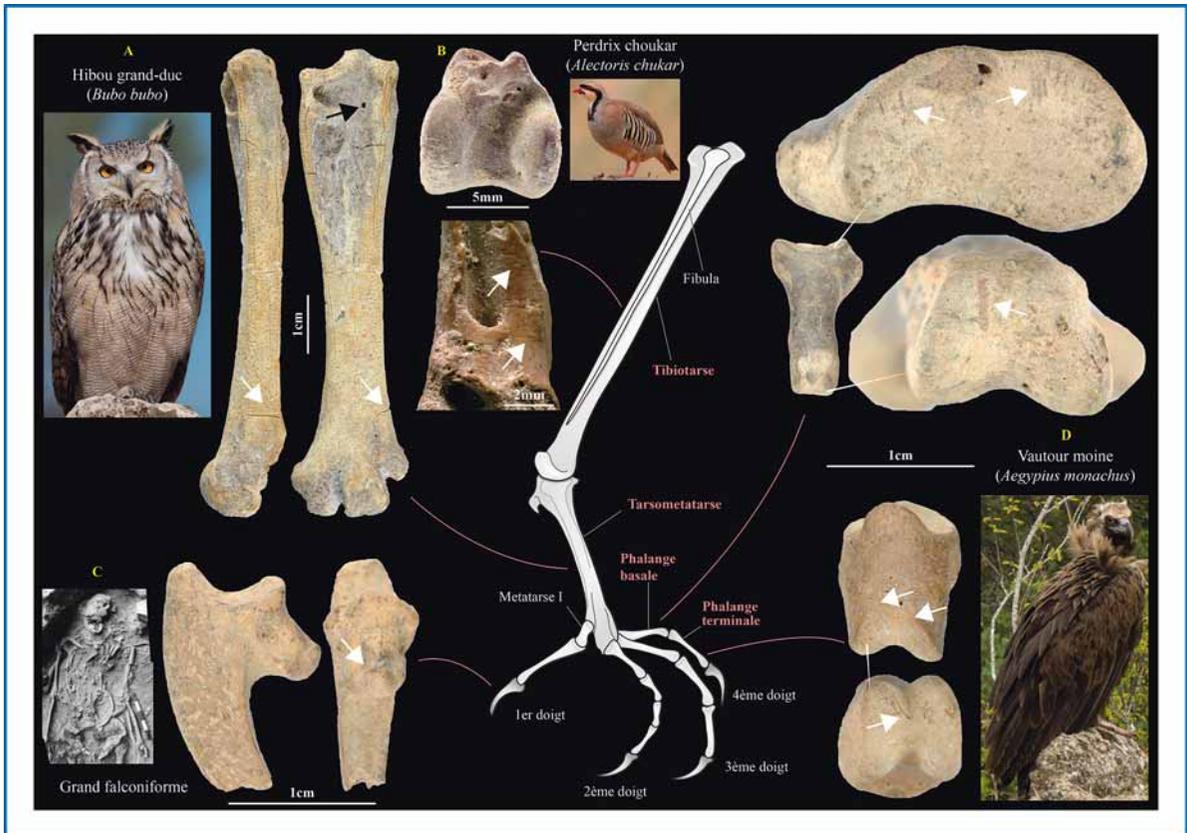


Figure 3 : Exemples de l'exploitation natoufienne des membres inférieurs de l'avifaune à des fins ornementales (les flèches blanches indiquent des stries de découpe). (A) Eynan-Mallaha (Natoufien final), tarsométatarse de Hibou grand-duc (*B. bubo*) utilisé comme pendentif et suspendu grâce à une perforation naturelle (flèche noire) ; Grotte d'Hayonim (Natoufien ancien et récent) (B) Perle et support de perle sur tibiotarse de Perdrix choukar (*A. chukar*) ; (C) Serpe de grand falconiforme découverte dans la sépulture parée de H33 ; (D) Phalanges de Vautour moine (*A. monachus*) marquées par des stries de découpe indiquant l'extraction des serres. (Photos L.D. - Oiseaux Wikipédia).

être, éventuellement, transformés en perles par un simple sciage transversal de l'extrémité distale. Cette pratique bien particulière et reconnue chez plusieurs groupes natoufiens (Munro, 2013) n'a jamais été explorée en détail. Pour dévoiler son potentiel informatif, et tenter de remettre en question ce paradigme, les centaines de tibiotarses de toutes les espèces d'oiseaux chassées par les natoufiens et collectées sur les fouilles de Hayonim et Eynan-Mallaha ont été analysés. Par comparaison aux expérimentations réalisées et à celles déjà publiées (Laroulandie, 2001), nous avons pu mettre en évidence des microtraces inédites liées aux activités de boucherie, à la préparation des supports de perles et des émoussés d'usure (Fig. 3.B). Au total, chez ces deux groupes natoufiens, nous avons identifié 130 perles et 100 supports de perles, jamais reconnus jusqu'à présent, doublant le corpus de perles et quintuplant le corpus de supports aujourd'hui connus. L'analyse de la répartition spatiale de ces artefacts, nourrie d'un corpus bien plus important, se révélera informative sur l'identification des zones d'activités liées à la concentration et à la transformation de ces os prisés par les natoufiens. Au-delà de la révision de l'importance de ces décorations corporelles, nous avons pu mettre en évidence un aspect inédit de cette pratique ornementale, à savoir l'utilisation d'un éventail d'espèces d'oiseaux d'origine et de taille bien plus large que la seule perdrix. Bien que minoritaire, ce phénomène est important puisqu'une quarantaine de perles, chez les deux groupes natoufiens, ont été fabriquées à partir de tibiotarses d'oiseaux aquatiques (Oie cendrée, Canard colvert, Foulque macroule, Sarcelle d'hiver), de plaine (Outarde canepetière, Corneille noire, Cédicnème criard, Francolin noir) et de rapaces (Buse variable, Faucon crécerelle). Nos résultats préliminaires permettent d'ores et déjà d'élargir l'éventail d'oiseaux auxquels les natoufiens accordaient une place dans leur sphère symbolique. Une fois notre analyse terminée, nous pourrons suivre l'évolution spatio-temporelle de cette pratique ornementale à l'échelle intra et inter-sites.

“Cet éclairage original suggère que ces sociétés de primo-sédentaires forment le creuset d'une double révolution liée à la création d'identités individuelles et collectives : la révolution des pratiques ornementales et des productions symboliques.”

Les pattes de rapaces et, plus particulièrement, leurs doigts (serres) (Fig. 3), sont utilisés dans les décorations corporelles de nombreuses sociétés humaines sub-contemporaines dans lesquelles ils remplissaient des fonctions polysémiques (Parmalee, 1980). En contexte préhistorique, des méthodologies associant identification de microtraces et expérimentation ont permis de mettre en évidence de telles pratiques ornementales, surtout au Paléolithique européen (e.g., Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2019). Au Natoufien, étant donné la surreprésentation des serres dans les profils squelettiques des rapaces, cette pratique a plusieurs fois été suggérée, mais jamais clairement démontrée (Simmons, 2013). Pour tenter de la démontrer, éclairer la relation des natoufiens aux rapaces et dévoiler le potentiel informatif d'une telle pratique, nous avons analysé les os des pattes de rapaces chassés par les natoufiens et collectés sur les fouilles de Hayonim et Eynan-Mallaha. Par comparaison à nos expérimentations et celles déjà publiées (Romandini *et al.*, 2014), nous avons pu mettre en évidence des microtraces inédites liées aux activités de désarticulation et à la préparation des supports suggérant l'extraction des serres (Fig. 3.D). La kératine qui recouvrait les serres ayant aujourd'hui disparu, il est difficile de mettre en évidence des émoussés d'usure sur les surfaces mais on peut en observer sur les micro-stries de désarticulation ce qui suggère que les serres ont été manipulées ou suspendues (Fig. 3.C). Un tarsométatarses de Hibou grand-duc, suspendu par une perforation naturelle et marqué d'émoussés de contact (Fig. 3.A), suggère que des pattes de rapace entières ont pu être utilisées en pendentif. À l'échelle d'un hameau, au Natoufien Final de Eynan-Mallaha (Davin *et al.*, 2023a), la répartition spatiale des serres de falconiformes suggère que ces éléments ont été principalement concentrés (déposés, oubliés ou perdus) à l'intérieur des structures d'habitation. De plus, on note une variation spatiale des os des pattes en fonction des espèces de rapaces diurnes et nocturnes, ce qui suggère des préférences pour certaines espèces entre les différentes unités sociales

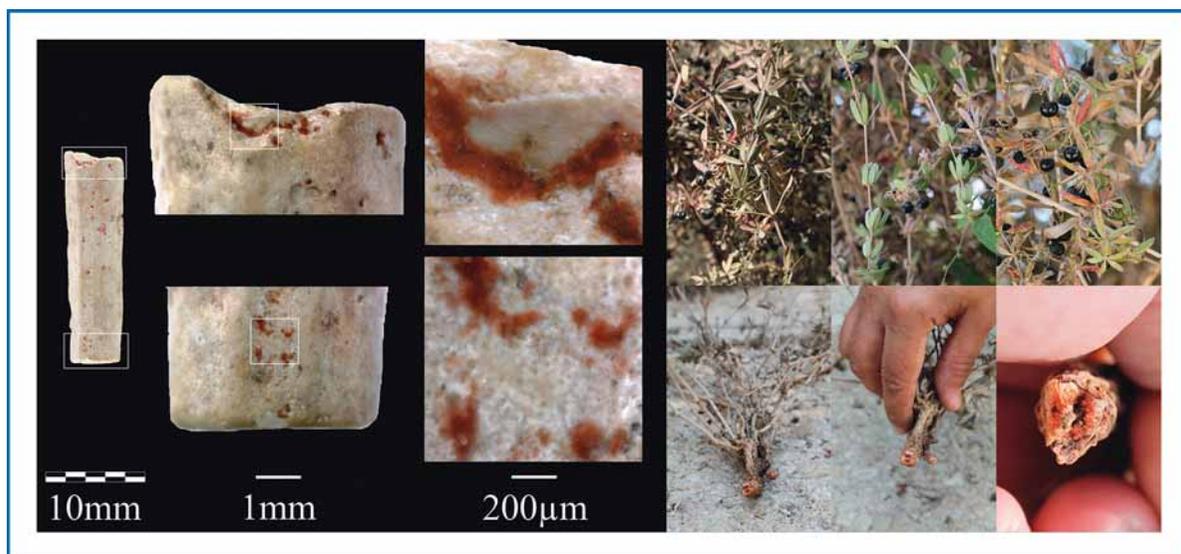


Figure 4 : Gauche : Perle en scaphopode fossile (*D. sexangulum*) du Natoufien ancien de la Grotte de Kebara avec des résidus de colorant organique rouge à base de racine de plantes Rubiaceae (*Rubia* spp., *Asperula* spp., *Gallium* spp.). Droite : Garance à feuilles minces (*Rubia tenuifolia*) et ses racines à partir desquelles le colorant Natoufien a pu être fabriqué. (Photos L.D.).

habitant le site. Nos résultats préliminaires permettent d'ores et déjà de démontrer, pour la première fois, que les serres de nombreuses espèces de rapaces diurnes et nocturnes ont été utilisées dans la parure natoufienne. Le développement de ces analyses permettra de suivre l'évolution spatio-temporelle de ces pratiques ornementales à l'échelle intra et inter-communautaires.

Révolutionner la couleur : le colorant organique rouge

Décorer l'espace de vie, les objets, le corps et les vêtements avec de la couleur est une pratique humaine très répandue. Alors que l'utilisation habituelle de pigments minéraux rouges (tels que l'oxyde de fer comme l'ocre) par les humains anatomiquement modernes a commencé en Afrique il y a environ 140 000 ans (Wolf *et al.*, 2018), la plus ancienne preuve de l'utilisation de pigments rouges organiques, à base de plantes ou d'animaux, datait d'il y a seulement 6000 ans dans la péninsule ibérique et la vallée de l'Indus (Santa Cruz del Barrio *et al.*, 2022 ; Marshall, 1931). Au Proche-Orient, la recherche sur les matériaux de pigmentation utilisés au Natoufien est peu développée malgré le potentiel informatif qu'elle recèle sur la compréhension des territoires d'acquisition, techniques et symboliques. Jusqu'à récemment, on pensait que ces groupes

utilisaient rarement des colorants dans leurs décorations corporelles. Les analyses archéométriques effectuées (Davin, 2019) ont permis de changer ce point de vue en mettant en évidence l'utilisation intensive de pigments minéraux (ocres de teintes rouge, jaune et violette) pour colorer des parures en matières biogéniques au Natoufien ancien de Eynan-Mallaha. En développant ce champ de recherche au cours du post-doctorat avec la Fondation Fyssen, nous avons analysé un éventail plus large de collections de parures couvertes de résidus de colorant, dont celles du Natoufien ancien de la Grotte Kebara (c. 15 000 ans cal BP) (**Fig. 1**) conservées au Rockefeller Museum de Jérusalem. L'étude préliminaire menée en collaboration avec une équipe interdisciplinaire (archéométrie et chimie)² (Davin *et al.*, 2023b) nous a permis d'identifier le plus ancien colorant organique rouge (**Fig. 4**).

Pour caractériser les résidus de colorant que nous avons observé sur les 16 perles en coquillage, os et dent de Kebara, nous les avons analysés par spectroscopie de rayons X à dispersion d'énergie (SEM-EDS) et spectroscopie Raman grâce à un financement sur projet obtenu auprès

² L. Bellot-Gurlet (SU-CNRS UMR 8233); J. Navas (CNAM).

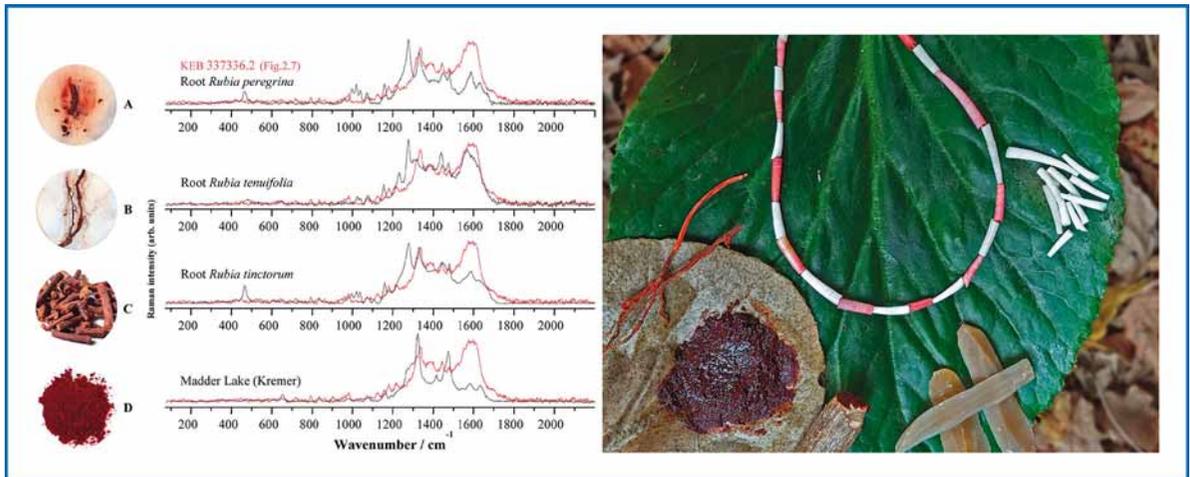


Figure 5 : Gauche : Spectroscopie Raman du colorant organique du Natoufien ancien de la Grotte de Kebara comparée à celles des racines non transformées de (A) la garance voyageuse sauvage (*Rubia peregrina*), (B) la garance à feuilles minces sauvage (*Rubia tenuifolia*), (C) la garance domestique (*Rubia tinctorum*), (D) une laque à base de garance domestique de chez Kremer Pigmente. Droite : Réplique expérimentale de perles en coquillages avec le colorant organique rouge natoufien à base de racines de plantes Rubiacées. (Photos et DAO L.D.).

de la Irene Levi Sala Care Archaeological Foundation. Six de ces perles ont été colorées avec un colorant minéral, de l'hématite (oxyde de fer - Fe_2O_3), de différentes teintes allant du rouge à l'orangé, ce qui pourrait suggérer différentes sources d'acquisition. On note également un possible mélange d'hématite et de charbon pour accentuer la profondeur du rouge, une pratique identifiée dans des contextes paléolithiques européens (Defrasne *et al.*, 2019) mais jamais au Proche-Orient. L'identification de la préparation de nuancier de couleurs par un mélange de pigments est donc une nouvelle voie de recherche au fort potentiel informatif.

Les 10 perles restantes sont toutes en coquillage, dont certaines espèces ont été collectées dans des gisements fossiles, 400 km au nord, et d'autres sur les rives de la mer Rouge, 400 km au sud, ce qui suggère l'importance de Kebara dans les réseaux d'échange entre groupes natoufiens. Les résidus de colorant observables sur cet ensemble sont très homogènes par leur teinte rouge vif, plus intense que le rouge des colorants minéraux. Les analyses SEM-EDS nous ont indiqué que ces résidus ne contenaient pas d'oxyde de fer, excluant la possibilité qu'il puisse s'agir d'hématite. À la place, ces résidus présentaient une forte concentration de carbone et d'oxygène suggérant la nature organique du pigment. La

spectroscopie Raman (Fig. 5) nous a permis d'observer que ce colorant organique a une composition identique sur les 10 perles, suggérant une chaîne opératoire et un composé organique commun. Pour l'identifier, nous avons établi la liste des plantes et des animaux présents à la fin du Pléistocène au Proche-Orient et que les natoufiens auraient pu utiliser pour produire un pigment rouge. Nous avons ensuite comparé les spectres Raman de ces potentiels matériaux aux spectres archéologiques et la correspondance la plus proche a été établie avec l'alizarine et la purpurine, les chromophores (molécules colorantes) concentrés dans les racines des plantes de la famille des Rubiaceae (*Rubia* spp., *Asperula* spp., *Gallium* spp.).

Les perles du Natoufien ancien de la grotte de Kebara, antérieures de 9 000 ans au premier cas d'utilisation de Rubiaceae comme pigment publié à ce jour, constituent donc la preuve la plus ancienne de la fabrication et de l'utilisation de pigments rouges organiques. Le schéma de fabrication du colorant natoufien n'a pas encore été identifié, car les outils de broyage en pierre de Kebara n'ont pas encore été analysés. Par analogie avec l'antiquité et les périodes historiques (Cardon, 2014) on sait que ce colorant organique n'était pas facile à obtenir. Il fallait, dans un premier temps creuser, s'emparer des racines, les sécher et les réduire en poudre qui, par la

suite, était bouillie. Puis la préparation devait macérer pendant plusieurs jours en fonction de la teinte souhaitée. Un processus long et complexe comparé à la transformation de l'ocre qui ne demande qu'à racler ou broyer un bloc pour en tirer sa couleur. En plus du temps nécessaire à sa confection, le pigment d'origine organique demande une connaissance pointue de l'environnement et surtout le développement de technologies propres à son extraction. Cela veut aussi dire que les natoufiens ont sans doute dû passer par beaucoup d'expérimentations pour parvenir à ce résultat. Ainsi, cette découverte suggère le développement de nouvelles connaissances techniques et botaniques par les natoufiens de Kebara. Cela ajoute un aspect comportemental jusqu'alors inconnu des sociétés natoufiennes, à savoir une tradition bien établie de transformation non alimentaire des plantes au début du mode de vie sédentaire. Les habitants de la Grotte de Kebara ont peut-être mis au point ce colorant pour faire paraître leurs ornements plus rouges que les autres Natoufiens qui n'utili-

saient, eux, que des colorants minéraux tels que l'ocre. En effet, cette première révolution de la couleur rouge pourrait refléter l'augmentation de l'expression des identités personnelles et collectives générée par l'avancée de la sédentarité et de la territorialité (Belfer-Cohen et Goring-Morris, 2017). Cette découverte apporte également de nouvelles données essentielles sur l'ancienneté et le développement de la variété des colorants préhistoriques, notamment en contexte Natoufien où ces problématiques sont méconnues.

Fabriquer des flûtes pour imiter le chant des rapaces

Les preuves directes de l'existence d'instruments sonores au Paléolithique sont relativement rares, seuls quelques exemples ayant été découverts dans des contextes du Paléolithique supérieur, en particulier dans les cultures européennes (e.g., Conard *et al.*, 2009). Cependant, des considérations théoriques suggèrent que de tels artefacts ont existé ailleurs dans le monde.



Figure 6 : Les sept flûtes en os d'ailes (humérus, ulna, radius) de poule d'eau (Foulque macroule et Sarcelle d'hiver) du Natoufien final de Eynan-Mallaha imitant le chant de rapaces (l'Épervier d'Europe et le Faucon crécerelle). (Photos L.D.).

Néanmoins, les preuves de la production de sons sont ténues dans les archives archéologiques préhistoriques du Levant, l'étude de la musique et de son évolution étant peu explorée. En développant les travaux visant à mettre en évidence l'exploitation symbolique des oiseaux (Cf. *supra*), au cours du post-doctorat avec la Fondation Fysen, nous avons pu ouvrir une nouvelle voie de recherche sur les instruments sonores natoufiens en analysant les os des ailes (humérus, ulna, radius) d'oiseaux du hameau Natoufien Final de Eynan-Mallaha (c. 12 000 ans cal. BP) (Fig. 1). L'étude préliminaire que nous avons menée en collaboration avec une équipe internationale et interdisciplinaire (technologie, archéozoologie, ethnomusicologie, géospatial, archéométrie) (Davin *et al.*, 2023a), nous a permis d'identifier les premiers instruments sonores préhistoriques identifiés au Levant (Fig. 6).

Ces instruments, découverts sur les sols des structures d'habitat et dans leurs environs immédiats, prennent la forme de sept aérophones en os de poules d'eau perforés (6 fragments et 1 flûte complète en os de Foulque macroule et Sarcelle d'hiver) (Fig. 6). Découverts au cours des cam-

pagnes de fouille de 1996 à 2005, ces os avaient été analysés sous une perspective archéozoologique, pour identifier les espèces d'oiseaux, et technologique, pour identifier d'éventuelles traces techniques. Ces dernières n'avaient pas été reconnues jusqu'à notre analyse. À travers la lecture de ces traces, nous avons pu mettre en évidence un schéma de transformation original, que les fabricants natoufiens semblent avoir développé spécialement pour la transformation d'os d'oiseaux en aérophones, et qui semblent liés aux chaînes opératoires identifiées sur les instruments sonores du Paléolithique Supérieur européen (d'Errico et Lawson, 2006). Pour les rapporter à des instruments que l'on connaît aujourd'hui, on pourrait qualifier les aérophones natoufiens comme des flûtes à encoche (type quena des Andes). Un type de flûte dont l'utilisation est complexe, car le joueur doit diriger son souffle sur un point bien précis de l'embouchure (Clodré-Tissot *et al.*, 2009). Sur la flûte complète, on a mis en évidence deux zones conservant des résidus d'hématite et qui suggèrent que cet instrument était originellement coloré en rouge. Des émoussés de contact sur les perforations (trous de jeu) et les embouchures suggèrent que

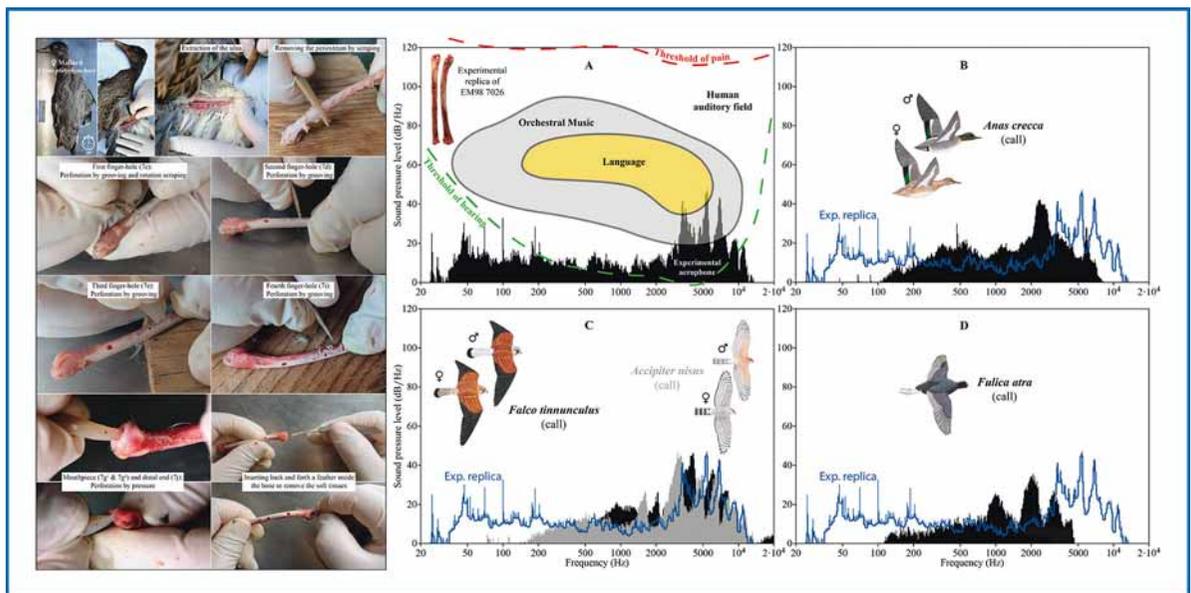


Figure 7 : Gauche : Fabrication d'une réplique expérimentale de la flûte natoufienne complète. Droite : Dans le spectre auditif humain, analyse spectrale du son produit par (A) la réplique expérimentale de la flûte natoufienne sur os frais de Canard colvert femelle ; En comparaison avec (B) le chant de la Sarcelle d'hiver (*Anas crecca*) ; (C) le chant de l'Épervier d'Europe (*Accipiter nisus*) et du Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) ; (D) le chant de la Foulque macroule (*Fulica atra*). (Photos et DAO L.D.).

ces 7 flûtes ont été utilisées à diverses intensités. Afin de confirmer nos interprétations et l'origine anthropique de ces traces, nous les avons comparées aux traces produites par la taphonomie sur les os d'oiseaux découverts sur le site et celles publiées dans la bibliographie (Fernandez-Jalvo et Andrews, 2016). De plus, nous avons reproduit le schéma de transformation natoufien en fabricant, à l'identique, 3 répliques expérimentales de la flûte complète (sur os frais et sec de Canard colvert femelle) (**Fig. 7**).

En jouant des répliques expérimentales, nous avons pu produire des sons mélodiques (diverses tonalités et fréquences) sous la forme de notes aiguës (65 dBA et trois groupes de fréquences entre 3000-4200 Hz, 4400-5600 Hz et 6050-7650 Hz) (**Fig. 7.A**). Nous avons alors émis l'hypothèse que le son produit par la flûte pouvait avoir comme objectif d'imiter le chant d'oiseaux. Pour explorer cette piste nous avons procédé aux analyses acoustiques du son produit par la flûte expérimentale et le chant des 58 espèces d'oiseaux chassées par les natoufiens et identifiées dans les niveaux Natoufien Final de Eynan-Mallaha, grâce à la sonothèque du Muséum national d'Histoire Naturelle. Le son produit par la flûte expérimentale n'est pas comparable aux chants de la Sarcelle d'hiver (**Fig. 7.B**) et la Foulque macroule (**Fig. 7.D**), dont les os ont été utilisés pour fabriquer les flûtes. Parmi ces 58 espèces d'oiseaux, les seules dont le chant est similaire au son produit par la flûte sont des falconiformes, l'Épervier d'Europe et le Faucon crécerelle (**Fig. 7.C**), suggérant ainsi que les flûtes natoufiennes ont été fabriquées pour imiter le chant de ces rapaces. Le choix des natoufiens, d'utiliser des os des ailes de petites poules d'eau (la flûte complète sur ulna mesure 63mm de long (**Fig. 6**), paraît alors significatif. En effet, les fabricants avaient à disposition des os d'oiseaux bien plus grands, qui auraient produit des instruments plus faciles à manipuler, mais, étant donné que la taille du conduit d'air (longueur et diamètre) d'un aérophone détermine la fréquence du son qu'il produit (Clodoré-Tissot *et al.*, 2009), choisir de petits os pour fabriquer ces flûtes assurait qu'elles produisent des sons aigus, similaires aux chants des falconiformes. Ce choix indique que les fabricants natoufiens connaissaient les bases du fonctionnement de l'acoustique et suggère ainsi que les flûtes du Natoufien Final de Eynan-Mallaha s'inscrivent

sans doute dans une tradition plus ancienne de fabrication d'instruments sonores.

Nous nous sommes alors demandé pourquoi les natoufiens voulaient imiter les chants de rapaces. Les deux espèces en question, l'Épervier d'Europe et le Faucon crécerelle, sont les falconiformes les plus communs et ceux qui ont le plus tendance à s'approcher de l'habitat des hommes. Selon la théorie des affinités sonores (Campos Calvo-Sotelo, 2016), qui veut que l'action des sons environnants façonne le cerveau musical humain, les chants de ces rapaces familiers auraient donc dû intégrer le cerveau acoustique des Natoufiens. À l'échelle du site, au Natoufien Final de Eynan-Mallaha, ces deux espèces sont majoritairement représentées par leurs serres (NISP=10/13), marquées par des micro-stries qui suggèrent qu'elles ont été extraites pour être utilisées comme ornements. Ces éléments représentent la majorité des serres de rapaces découvertes dans les niveaux du Natoufien final (NISP=10/17) (Davin *et al.*, 2023a) suggérant ainsi l'importance de l'Épervier d'Europe et du Faucon crécerelle dans les pratiques ornementales et la sphère symbolique des habitants de Eynan-Mallaha. Ainsi, les flûtes natoufiennes semblent être une autre pièce du puzzle qui permet d'entrevoir et évaluer le potentiel informatif de la relation des primo-sédentaires aux rapaces et, plus largement, aux oiseaux.

Archéologiquement, la fonction de ces imitations instrumentales de chants d'oiseaux reste difficile à identifier mais on peut ouvrir le champ des possibles. Les données ethnographiques et archéologiques provenant de diverses parties du monde attestent régulièrement que, dans les sociétés où les sous-produits des oiseaux (serres, plumes) sont utilisés comme décorations corporelles, les sons vocaux et instrumentaux imitant les chants d'oiseaux ont une grande valeur symbolique dans la musique et la danse traditionnelles (Both, 2006). Par exemple, lors de la danse du soleil des tribus d'Indiens des Plaines, une cérémonie religieuse communautaire majeure qui reflète leurs relations avec la nature, les danseurs imitent constamment et à l'unisson le cri de l'Aigle tacheté (*Clanga* sp.), qui a une valeur symbolique, en soufflant dans un sifflet fabriqué à partir d'un ulna d'aigle décoré de plumes et de points rouges d'ocre (Lawrence, 1993). On peut donc se demander si l'imitation des chants

d'oiseaux était intégrée dans les pratiques musicales ou dansantes des Natoufiens. Les flûtes natoufiennes auraient également pu être utilisées comme appeau pour faciliter la chasse de falconiformes ou encore pour chasser avec les rapaces selon des pratiques de fauconnerie. Quoi qu'il en soit, les objectifs pourraient être à la croisée de la communication, de l'attraction des proies et de la musique. Bien que des aérophones similaires soient attestés dans des cultures archéologiques plus récentes (Clodoré-Tissot *et al.*, 2009), de tels sons artificiels d'oiseaux n'avaient pas encore été rapportés dans un contexte paléolithique. La découverte d'Eynan-Mallaha apporte donc de nouvelles preuves de l'existence d'un type d'instrument sonore distinctif au Paléolithique. Grâce à une approche interdisciplinaire combinée, notre étude a fourni de nouvelles données importantes concernant l'ancienneté et le développement de la variété des instruments sonores au Paléolithique en général et particulièrement à l'aube du Néolithique au Levant.

Conclusion

Les travaux développés durant le post-doctorat avec la Fondation Fyssen ont permis d'explorer, à différentes échelles de lecture (de l'individu aux dynamiques intercommunautaires), la richesse et la stratification du vocabulaire ornemental et symbolique natoufien ainsi que la variabilité des techniques qu'ils ont développées pour exprimer différentes formes d'identités et d'organisations sociales. Ces comportements, sans précédent dans la préhistoire du Levant, ainsi que le développement continu des répertoires natoufiens de traditions ornementales et symboliques, tant dans leur diversité que dans leur intensité, nous entraînent à réévaluer notre perception de ces pratiques dans l'évolution chrono-culturelle du Levant. Ainsi, ces éclairages nouveaux suggèrent, pour la première fois, que les sociétés de primo-sédentaires forment le creuset d'une double révolution liée à la création d'identités individuelles et collectives : la révolution des pratiques ornementales et des productions symboliques. Deux processus simultanés, à large spectre et interdépendants. Dans les processus de Sédentarisation et de Néolithisation du Levant, la culture natoufienne apparaît alors comme centrale dans la mutation des schémas cognitifs identitaires associée aux transitions

vers de nouveaux modes de vie et de nouveaux concepts de relations avec les environnements sociaux et naturels.

Remerciements

Nous souhaitons remercier les institutions suivantes qui ont soutenu ces travaux : la Fondation Fyssen, la Fondation archéologique Irene Levi Sala CARE, le Centre de Recherche Français à Jérusalem et l'Université Hébraïque de Jérusalem ; Nous souhaitons remercier les personnes suivantes pour leur aide : Julien Navas qui a participé à l'enregistrement des expérimentations ; Claude Guintard qui nous a accueillis pour les expérimentations à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes - Oniris ; Rachel Sarig, et Shiri Ellenbogen de la Faculté de Médecine Sackler de l'Université de Tel Aviv. Pierre Allard (UMR 8068 TEMPS) qui a taillé et fourni les lames de silex utilisées dans les expérimentations. Natalia Gubenko et Alegre Savariego de l'Autorité des antiquités d'Israël (IAA), Fawzi Ibrahim du Musée archéologique Rockefeller et du Musée d'Israël. Susan Haskell et Olivia Herschensohn du Peabody Museum de l'Université d'Harvard. Nous remercions également Sylvain Bauvais, qui a contribué à la collecte de garance à feuilles minces à Jérusalem, et Vitaly Gutkin de l'Unité de nanocaractérisation de l'Université hébraïque de Jérusalem.

Bibliographie

- Belfer-Cohen A. and Goring-Morris N. (2017). « Moving Around » and the Evolution of Corporate Identities in the Late Epipalaeolithic Natufian of the Levant. In Benz M., Gebel H.G.K. and Watkins T. (eds.), *Neolithic Corporate Identities Studies in Early Near Eastern Production, Subsistence, and Environment* (20), pp.81-90. Berlin, ex oriente.
- Both, A. A. (2006). On the Context of Imitative and Associative Processes in Prehispanic Music, in : E. Hickmann - A. A. Both - R. Eichmann (Eds.), *Studien zur Musikarchäologie V*, *Orient-Archäologie* (20), pp. 352-372.
- Campos Calvo-Sotelo, J., (2016). Sonic affinity. *Psychology of Music*, 44(1), pp.95-113.
- Cardon D. (2014). *Le Monde des teintures naturelles : nouvelle édition revue et augmentée*. Belin, 783p.
- Clodoré-Tissot T., Le Gonidec M-B., Ramseier D. & Anderes C. (2009). Instruments

sonores du Néolithique à l'aube de l'Antiquité, Cahier XII (fiches de la Commission de nomenclature sur la l'industrie de l'os préhistorique, Paris, éd. de la Société préhistorique française, 87 pages, CD inclus.

- Conard, N. J., Malina, M. et Münzel, S. C. (2009). New flutes document the earliest musical tradition in southwestern Germany. *Nature*, 460(7256), pp.737-740.

- Davin L. (2019). La parure du Natoufien ancien en contexte funéraire. Reconstitution des chaînes opératoires à Mallaha (Eynan), Israël. Thèse de doctorat. Université de Paris I - Panthéon-Sorbonne, Hal-02932302

- Davin, L., Tejero, J.-M., Simmons, T., Shamm, D., Borvon, A., Tourny, O., Bridault, A., Rabinovich, R., Sindel, M., Khalaily, H., Valla, F. R. (2023a). Bone aerophones from Eynan-Mallaha (Israel) indicate imitation of raptor calls by the last hunter-gatherers in the Levant. *Scientific Reports* 13, 8709. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-35700-9> - Hal-04192476

- Davin L., Bellot-Gurlet L., Navas J. (2023b). Plant-based red colouration of shell beads 15,000 years ago in Kebara Cave, Mount Carmel (Israel). *PLoS ONE* 18(10) : e0292264. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0292264> - Hal-04263055

- Defrasne C., Chalmin E., Bellot-Gurlet L., Thirault E. et André G. (2019). From archaeological layers to

- schematic rock art ? Integrated study of the Neolithic pigments and pigmented rocks at the Rocher du Château (Western Alps, Savoie, France), *Archaeological and Anthropological Sciences*, 11, pp.6065-6091.

- d'Errico, F. et Lawson, G., (2006). The Sound Paradox. How to assess the acoustic significance of archaeological evidence ?. *Archaeoaoustics*, (Eds Scarre, C. & Lawson, G.), McDonald Institute for Archaeological Research, pp.41-57.

- Fernández-Jalvo, Y. and Andrews, P., (2016). Atlas of taphonomic identifications : 1001+ images of fossil and recent mammal bone modification. *Springer*.

- Garrod D.A.E. et Bate D.M.A. (1937). The Stone Age of Mount Carmel. Excavations at the Wadi-Mughara. Oxford : Clarendon Press.

- Laroulandie, V., (2001). Les traces liées à la boucherie, à la cuisson et à la consommation

d'oiseaux. Apport de l'expérimentation. *Préhistoire et approche expérimentale*, 5, pp.97-108.

- Lawrence, E. A. (1993). The symbolic role of animals in the Plains Indian sun dance. *Society & Animals*, 1(1), pp.17-37.

- Marshall J. (1931). Mohenjo-daro and the Indus Valley Civilisation, Volume 1, London : Arthur Probsthain.

- Munro, N.D., (2013). A faunal perspective on the relationship between the Natufian occupations of Hayonim Cave and Hayonim Terrace. In O. Bar-Yosef et F. R. Valla (dir.), *Natufian Foragers in the Levant. Terminal Pleistocene Social Changes in Western Asia*, Archaeological Series 19, Intern. Monographs in Prehistory, Ann Arbor, pp.463-477.

- Parmalee, P.W., (1980). Utilization of birds by the Archaic and Fremont cultural groups of Utah. *Contributions in Science*, Natural History Museum of Los Angeles County, 330, pp.237-250.

- Peresani, M., Fiore, I., Gala, M., Romandini, M. & Tagliacozzo, A. (2011). Late Neandertals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky BP, Italy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(10), pp.3888-3893.

- Pichon J., (1983) Parures natoufiennes en os de perdrix. *Paléorient*, 9(1), pp.91-98.

- Prévost, B., (2011). L'ars plumaria en Amazonie : Pour une esthétique minoritaire. *Civilisations*, 59(2), pp.87-108.

- Rodríguez-Hidalgo, A., Morales, J.I., Cebrià, A., Courtenay, L.A., Fernández-Marchena, J.L., García-Argudo, G., Marín, J., Saladié, P., Soto, M., Tejero, J.M. and Fullola, J.M., (2019). The Châtelperronian Neanderthals of Cova Foradada (Calafell, Spain) used imperial eagle phalanges for symbolic purposes. *Science advances*, 5(11), p.eaax1984.

- Romandini, M., Peresani, M., Laroulandie, V., Metz, L., Pastoors, A., Vaquero, M. and Sliimak, L., (2014). Convergent evidence of eagle talons used by late Neanderthals in Europe : a further assessment on symbolism. *PLoS one*, 9(7), p.e101278.

- Santa Cruz del Barrio A., Martin-Gil J., Delibes de Castro G., et Martin-Ramos P. (2022). *A Rubia spp.-*

- based red pigment on bones from the megalithic passage grave of El Moreco (Huidobro, Burgos, Spain). *Archaeometry*, 64(2), pp.438-453.

- Simmons, T., (2013). Avifauna of the final Natufian of Eynan. In O. Bar-Yosef et F. R. Valla (dir.), *Natufian Foragers in the Levant. Terminal Pleistocene Social Changes in Western Asia*, Archaeological Series 19, Intern. Monographs in Prehistory, Ann Arbor, pp.284-292.

- Wolf S., Conard N.J., Floss H., Dapschaukas R., Velliky E. et Kandel A.W. (2018). The Use of Ochre and Painting During the Upper Paleolithic of the Swabian Jura in the Context of the Development of Ochre Use in Africa and Europe. *Open Archaeology*, 4(1), pp.185-205.

Introduction

After living for a million and a half years in small groups of mobile hunter-gatherers, the prehistoric societies of the Southern Levant underwent a profound transformation in just three millennia. During the Natufian culture

(15,000 - 11,650 cal. BP), which marks the transition from the Palaeolithic to the Neolithic, the last hunter-gatherers in the Levant began to adopt a sedentary lifestyle in large hamlets. This was an extraordinary development, both because of its relatively rapid process and because it required fundamentally new forms of social, economic and cultural life in a period of significant and geographically variable environmental change. These transitions, towards new ways of life and new concepts of relationships with the social and natural environments, were gradual: they required and created new cognitive patterns, one of which responded to a fundamental human need, namely the creation of collective identities.

Recent work has sought to trace the evolution of collective identities through body decorations and symbolic productions, to understand how societies adapted their dialectical relationships between humans, things and environments during this crucial period in human evolution. Specifically, at nine Natufian sites in the sou-

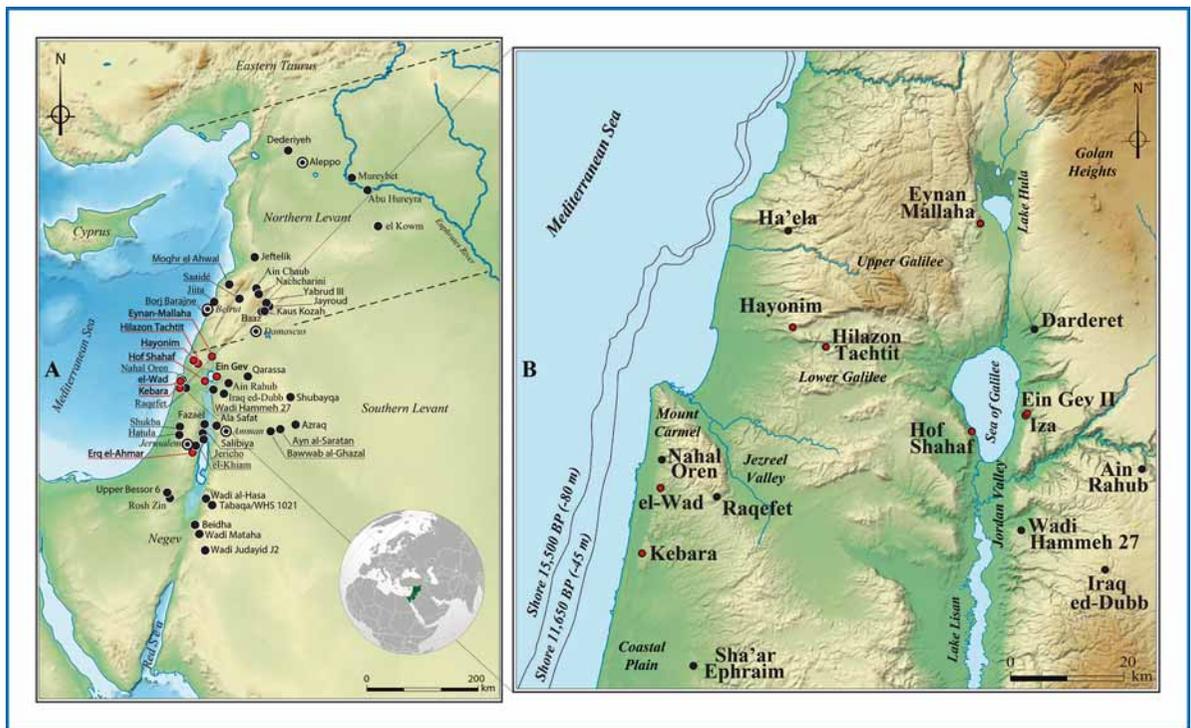


Figure 1: A: Map of the Levant with the main Natufian sites; B: Detail of the study area in the southern Levant with variations in the coastline at the beginning and end of the Natufian (sites under study are in red). (CAD LD).

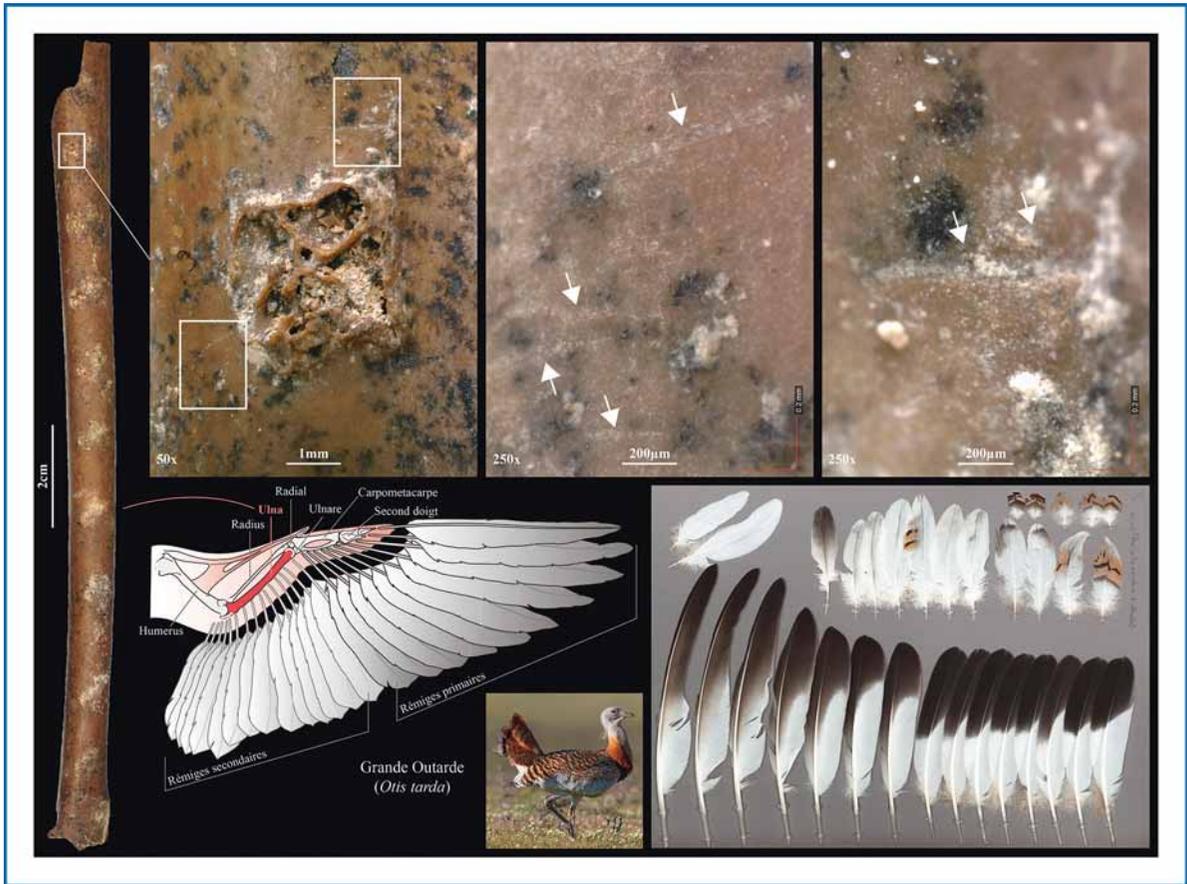


Figure 2: Ulna of a Great Bustard (*Otis tarda*) from the Early Natufian of the Hayonim Cave, in which all the remigial papillae (where the feathers attach to the bone) are marked by transverse cutting micro-striae suggesting the extraction of the remiges (wing feathers). Detail of one of the remigial papillae under magnification at 50x and 250x and photo of the remiges of a female Great Bustard. (Photos and CAD L.D. – Feathers Featherbase).

thern Levant (**Fig. 1**), the aim of this work was to uncover the sunken part of the iceberg, i.e. the Natufian body decorations and symbolic productions that had disappeared or been preserved but never identified. This innovative approach has made it possible to characterise the symbolic exploitation of birds (feathers, talons, bones), identify the oldest use of red organic dye (c. 15,000 cal. BP) illustrating the use of plants for ornamental purposes and the first prehistoric sound instruments identified in the Levant (c. 12,000 cal. BP) illustrating the symbolism of birds of prey.

Without these elements, our perception of the diversity of Natufian ornamental and symbolic repertoires, unchanged since their discovery

almost a century ago (Garrod and Bate, 1937), and the question of their social and cultural diversity would be inexorably biased. Thanks to an interdisciplinary approach and international collaborations, this work has already produced a wealth of results that shed new light on the primo-sedentary communities of the Southern Levant and open new research prospects.

Feathers, talons and bones: symbolic exploitation of birds

Avifauna plays a very important part in the broad-spectrum subsistence economy of Natufian groups (e.g., Munro, 2013; Simmons, 2013). The integration of birds into the Natufian symbolic sphere has already been highlighted (Pichon, 1983) but the importance of this pheno-

menon has been largely underestimated until now as avifaunal collections have never been studied from this perspective. It was thought that the presence of birds in body decorations was limited to beads on partridge (*Alectoris chukar*) tibiotarsi at a few sites and to rare tubular beads on long bones (Pichon, 1983). It had also been suggested, but not proven, that the talons of raptors could have been used as ornaments given their over-representation in skeletal profiles (e.g. Munro, 2013). Methodological developments on the subject, in extra-Levantine contexts (e.g., Peresani *et al.*, 2011; Romandini *et al.*, 2014), have made it possible to reassess the symbolic exploitation of birds and their importance in Natufian body decorations. To develop this field of research during the post-doctorate with the Fyssen Foundation and thanks to a funding obtained from the Irene Levi Sala Care Archaeological Foundation, the collections of avifauna gathered from the excavations of the Natufian hamlets (early to final) of Hayonim and Eynan-Mallaha were analysed (Fig. 1). Preliminary studies carried out by an international and interdisciplinary team (technology, archaeozoology, archaeometry) have already revealed the informative potential of the exploitation of birds in Natufian body decorations.

Feathers formed a very important part of the body decorations of many sub-contemporary human societies in which they fulfilled polyseamous functions encoded according to the species of bird, the size or the colour of the feathers (Prévost, 2011). To explore, in a novel way, the possibility that the Natufians used feathers in their body decorations, the methodologies developed to highlight the extraction of feathers in an archaeological context (e.g., Peresani *et al.*, 2011) were followed. On hundreds of wing bones (humerus, ulna, carpometacarpus) (Fig. 2) from birds of all sizes and origins (sedentary or migratory), micro-cutmarks, not related to butchery activities documented in experiments (Laroulandie, 2001), were found. These marks are systematically concentrated around the remigial

papillae (where the feathers attach to the bone) and suggest the extraction of the remiges (wing feathers) (Fig. 2) as demonstrated by experiments carried out and those already published (Peresani *et al.*, 2011).

The almost systematic nature of this practice, on a wide range of bird species, in certain contexts at Hayonim and Eynan-Mallaha suggests the importance of feathers to the Natufians. While the use of feathers for propelled weapons remains a possibility, the diversity of bird species involved and, consequently, of the size of the feathers extracted, suggests that the Natufians used these feathers for body decoration. On the scale of a hamlet, in the Final Natufian of Eynan-Mallaha (Davin *et al.*, 2023a), the spatial distribution of the wing bones of aquatic birds suggests that these elements were collected and processed differently from the meat-rich portions of the carcass. In addition, there is spatial variation in

“This original insight suggests that these primo-sedentary societies were the crucible for a twofold revolution linked to the creation of individual and collective identities: the revolution in ornamental practices and symbolic production.”

wingbones between bird species, suggesting preferences for certain types of feathers between the different social units inhabiting the site. Once this analysis will be completed, by comparison

with reference collections, we will be able to identify the range of feathers collected by the Natufians and follow the spatio-temporal evolution of this ornamental practice on an intra- and inter-site scale.

The beads made of distal ends of partridge (*Alectoris chukar*) tibiotarsi (Fig. 3.B) were, until now, recognised as the major component of Natufian body decoration in avifauna (Pichon, 1983). The partridge, more than any other bird species, would therefore have had a special place in the Natufian symbolic sphere. Given the over-representation of tibiotarsi in the skeletal profiles of partridges, it has been suggested that Natufian hunters handled the carcasses of this bird quite differently from other prey. A large proportion of the partridges they hunted were eaten outside the hamlet, and only the tibiotarsus, a prized raw material, was brought back to the site to be transformed into beads by simply sawing off the distal end. This very specific prac-

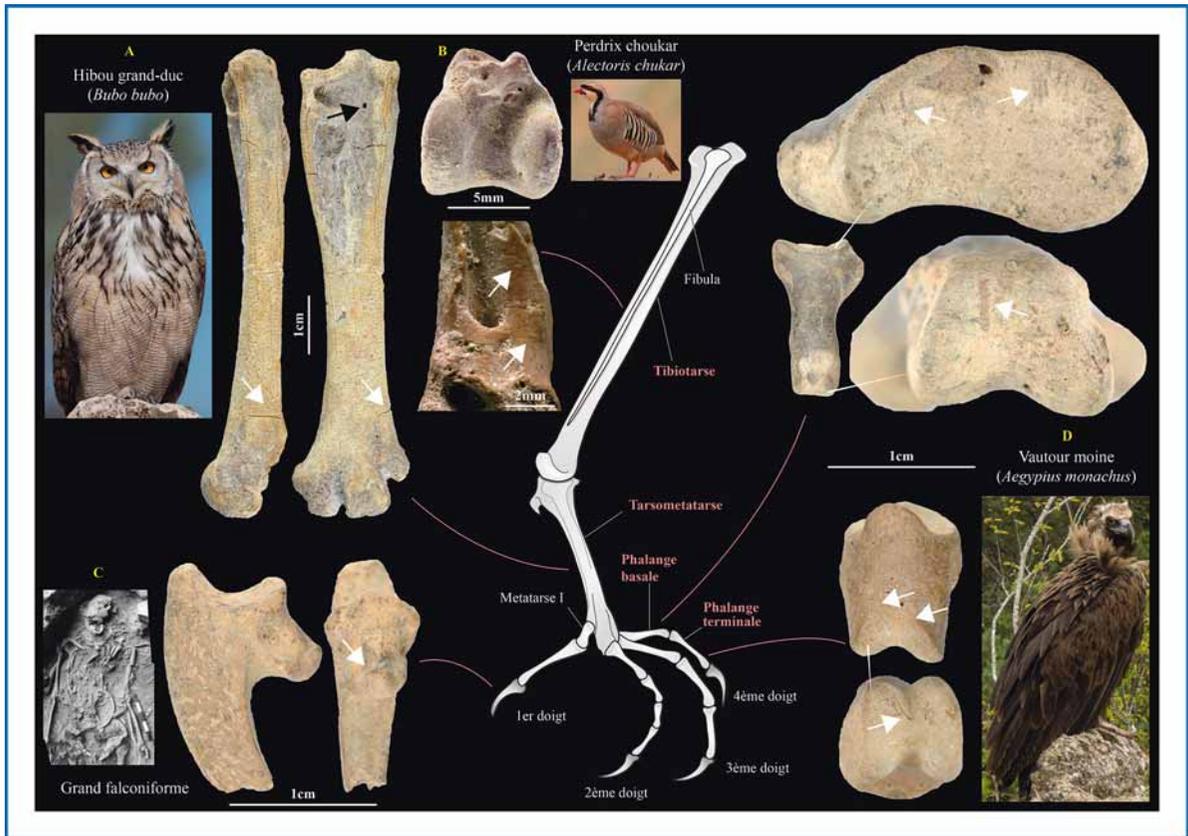


Figure 3: Examples of the Natufian exploitation of the lower limbs of avifauna for ornamental purposes (white arrows indicate cutting striations). (A) Eynan-Mallaha (Final Natufian), tarsometatarsus of a Eurasian eagle-owl (*B. bubo*) used as a pendant and suspended thanks to a natural perforation (black arrow); Hayonim Cave (Early and Late Natufian) (B) Bead and blank on tibiotarsus of Chukar Partridge (*A. chukar*); (C) Claw of a large falconiform found in the burial of H33; (D) Phalanges of a Cinereous vulture (*A. monachus*) marked by cutting striations indicating the extraction of the claws. (Photos L.D. – Birds Wikipedia).

tice, recognised in several Natufian groups (Munro, 2013), has never been explored in detail. Hundreds of tibiotarsi from all the bird species hunted by the Natufians and collected at Hayonim and Eynan-Mallaha excavations were analysed to reveal their informative potential and to challenge this paradigm.

In comparison with the experiments that we carried out and those already published (Laroulandie, 2001), we were able to highlight previously unrecognised micro-traces associated with butchery activities, the preparation of bead blanks and wear blunts (Fig. 3.B). In total, we identified 130 beads and 100 bead blanks from these two Natufian groups, never recognised before, doubling the corpus of beads and quintupling the corpus of blanks known today. Ana-

lysis of the spatial distribution of these artefacts, based on a much larger corpus, will prove informative in identifying areas of activity linked to the concentration and processing of these bones prized by the Natufians. As well as reviewing the importance of these body decorations, we have also been able to highlight a novel aspect of this ornamental practice, namely the use of a much wider range of bird species in terms of origin and size than just partridges. Although a minority, this is an important phenomenon, since around forty beads in the two Natufian groups were made from the tibiotarsi of waterfowl (Greylag Goose, Mallard, Common Coot, Green-winged Teal), lowland birds (Little Bustard, Common Crow, Common Buzzard, Black Francolin) and birds of prey (Common Buzzard, Kestrel). Our

preliminary results already allow us to broaden the range of birds to which the Natufians accorded a place in their symbolic sphere. Once our analysis is complete, we will be able to follow the spatio-temporal evolution of this ornamental practice both within and between sites.

The feet of birds of prey and, more specifically, their toes (talons) (**Fig. 3**), are used in body decoration in many sub-contemporary human societies, where they fulfil polysemous functions (Parmalee, 1980). In prehistoric contexts, methodologies combining the identification of microtraces and experimentation have revealed such ornamental practices, especially in the European Palaeolithic (e.g., Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2019). In the Natufian, given the over-representation of talons in the skeletal profiles of raptors, this practice has been suggested several times, but never clearly demonstrated (Simmons, 2013). To demonstrate this, shed light on the relationship between the Natufians and raptors and reveal the informative potential of such practices, we analysed the feet bones of raptors hunted by the Natufians and collected from Hayonim and Eynan-Mallaha excavations. By comparison with our experiments and those already published (Romandini *et al.*, 2014), we were able to highlight novel microtraces linked to

disarticulation activities and the preparation of blanks suggesting the extraction of talons (**Fig. 3.D**). As the keratin that covered the talons has now disappeared, it is difficult to identify wear blunts on the surfaces, but they can be observed on the disarticulation microstriations, suggesting that the talons have been handled or suspended. An Eurasian eagle-owl tarsometatarsus, suspended by a natural perforation and marked with contact blunts (**Fig. 3.A**), suggests that whole raptor feet may have been used as pendants. On the scale of a hamlet, in the Final Natufian of Eynan-Mallaha (Davin *et al.*, 2023a), the spatial distribution of falconiform talons suggests that these elements were mainly concentrated (deposited, forgotten or lost) inside the dwelling structures. In addition, there was spatial variation in foot bones between diurnal and nocturnal raptor species, suggesting preferences for certain species between the different social units inhabiting the site. Our preliminary results already demonstrate, for the first time, that the talons of numerous species of diurnal and nocturnal birds of prey were used in Natufian ornaments. The development of these analyses will make it possible to monitor the spatio-temporal evolution of these ornamental practices on an intra- and inter-community scale.

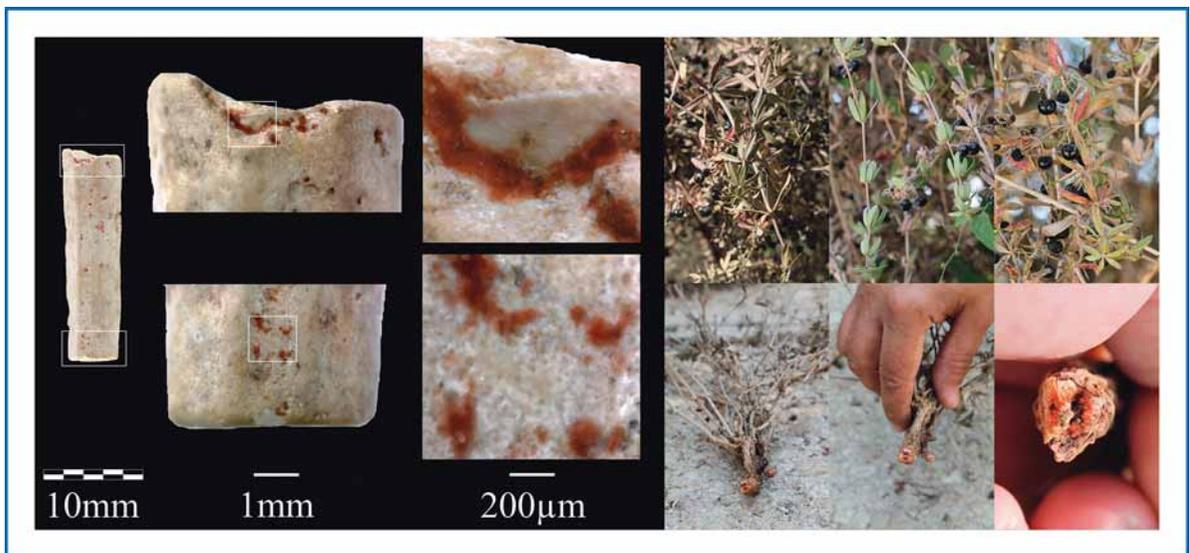


Figure 4: Left: Fossil scaphopod bead (*D. sexangulum*) from the Early Natufian of Kebara Cave with residues of red organic dye made from the roots of Rubiaceae plants (*Rubia* spp., *Asperula* spp., *Gallium* spp.). Right: Thin-leaved madder (*Rubia tenuifolia*) and its roots from which the Natufian dye was made. (Photos L.D.).

Revolutionising colour: red organic dye

Decorating living spaces, objects, the body and clothing with colour is a widespread human practice. While the routine use of red mineral pigments (such as iron oxide as ochre) by anatomically modern humans began in Africa around 140,000 years ago (Wolf *et al.*, 2018), the earliest evidence of the use of organic red pigments, based on plants or animals, dated from only 6,000 years ago in the Iberian Peninsula and the Indus Valley (Santa Cruz del Barrio *et al.*, 2022; Marshall, 1931). In the Levant, research into the pigmentation materials used in the Natufian culture is underdeveloped, despite the potential it holds for informing our understanding of the territories in which they were acquired, both technically and symbolically. Until recently, it was thought that these groups rarely used dyes in their body decorations. The archaeometric analyses recently carried out (Davin, 2019) have changed this viewpoint by highlighting the intensive use of mineral pigments (red, yellow and violet ochres) to colour ornaments made from biogenic materials in the Early Natufian of Eynan-Mallaha. In developing this field of research during the post-doctorate with the Fysen Foundation, we analysed a wider range of collections of ornaments covered with dye residues, including those from the Early Natufian of the Kebara Cave (c. 15,000 cal. BP) (Fig. 1) cur-

rated at the Rockefeller Museum in Jerusalem. The preliminary study carried out in collaboration with an interdisciplinary team (archaeometry and chemistry) (Davin *et al.*, 2023b) enabled us to identify the earliest red organic dye (Fig. 4).

To characterise the dye residues we observed on the 16 Kebara shell, bone and tooth beads, we analysed them using energy-dispersive X-ray spectroscopy (SEM-EDS) and Raman spectroscopy thanks to funding obtained from the Irene Levi Sala Care Archaeological Foundation. Six of the beads were coloured with a mineral dye, haematite (iron oxide - Fe_2O_3), in various shades ranging from red to orange, which could suggest different sources of acquisition. We also note a possible mixture of haematite and charcoal to accentuate the depth of the red, a practice identified in European Palaeolithic contexts (Defrasne *et al.*, 2019) but never in the Levant. Identifying the preparation of colour palettes using a mixture of pigments is therefore a new area of research with great informative potential.

The remaining 10 beads are all shell, some species of which were collected from fossil deposits 400 km to the north and others from the shores of the Red Sea, 400 km to the south, suggesting the importance of Kebara in the exchange networks between Natufian groups. The dye residues observed on this assemblage are

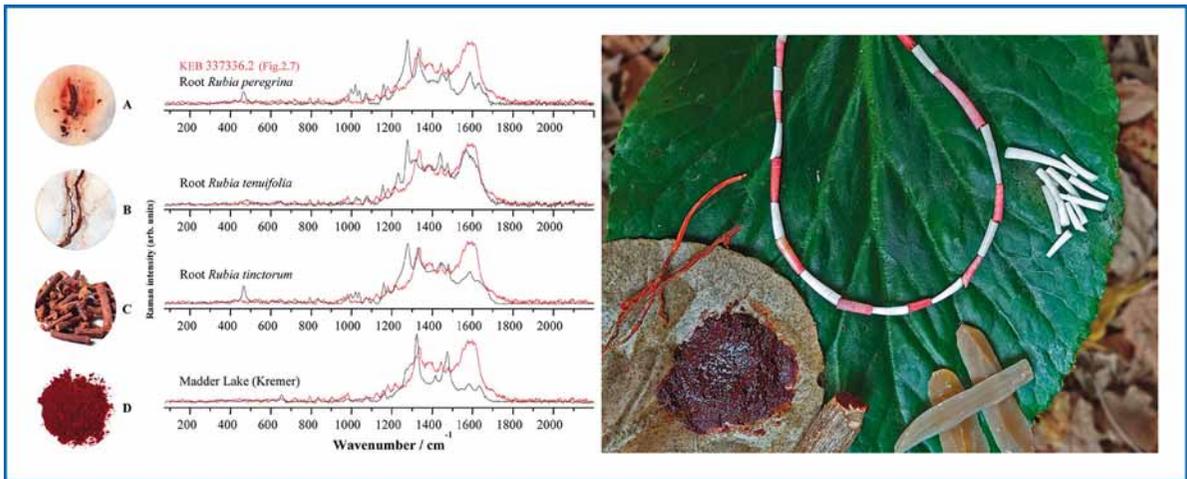


Figure 5: Left: Raman spectroscopy of the Early Natufian organic dye from Kebara Cave compared with those of the untransformed roots of (A) wild madder (*Rubia peregrina*), (B) wild thin-leaved madder (*Rubia tenuifolia*), (C) domesticated madder (*Rubia tinctorum*) and (D) a domesticated madder-based lacquer from Kremer Pigmente. Right: Experimental replica of shell beads with Natufian red organic dye made from the roots of Rubiaceae plants. (Photos & CAD L.D.).

very homogeneous in their bright red hue, more intense than the red of the mineral dyes. SEM-EDS analysis indicated that these residues contained no iron oxide, ruling out the possibility that they might be hematite. Instead, the residues contained high concentrations of carbon and oxygen, suggesting the organic nature of the pigment. Raman spectroscopy (Fig. 5) enabled us to observe that this organic dye had an identical composition on all 10 beads, suggesting a common *chaîne opératoire* and organic compound. To identify it, we drew up a list of plants and animals present in the late Pleistocene in the Levant that the Natufians might have used to produce a red pigment. We then compared the Raman spectra of these potential materials with the archaeological spectra and the closest match was established with alizarin and purpurin, the chromophores (colouring molecules) concentrated in the roots of plants in the Rubiaceae family (*Rubia* spp., *Asperula* spp., *Gallium* spp.).

The Early Natufian beads from Kebara Cave, which predate the first case of Rubiaceae as a

pigment published to date by 9,000 years, therefore constitute the earliest evidence of the manufacture and use of organic red pigments. The manufacturing scheme of the Natufian dye has not yet been identified because the stone grinding tools from Kebara have not yet been analysed. By analogy with antiquity and historical periods (Cardon, 2014), we know that this organic dye was not easy to obtain. It was first necessary to dig, seize the roots, dry them and reduce them to powder which was then boiled. Then the preparation had to macerate for several days depending on the desired shade. A long and complex process compared to the transformation of ochre which only requires scraping or grinding a block to extract its colour. In addition to the time needed to make it, the pigment of organic origin requires a detailed knowledge of the environment and especially the development of technologies specific to its extraction. This also means that the Natufians probably had to go through a lot of experimentation to achieve this result. Thus, this discovery suggests the development of



Figure 6: The seven flutes made of wing bones (humerus, ulna, radius) of moorhens (Coot and Teal) from the Final Natufian of Eynan-Mallaha imitating the calls of birds of prey (the Eurasian Sparrowhawk and the Kestrel). (Photos L.D.).

new technical and botanical knowledge by the Natufians of Kebara. This adds a previously unknown behavioural aspect of Natufian societies, namely a well-established tradition of non-food processing of plants at the beginning of the sedentary lifestyle. The inhabitants of Kebara Cave may have developed this dye to make their ornaments appear redder than other Natufians who only used mineral dyes such as ochre. Indeed, this first red colour revolution could reflect the increase in the expression of personal and collective identities generated by the advance of sedentariness and territoriality (Belfer-Cohen and Goring-Morris, 2017). This discovery also provides essential new data on the antiquity and development of the variety of prehistoric dyes, particularly in a Natufian context where these issues are poorly understood.

Making flutes to imitate raptor song

Direct evidence for the existence of sound instruments in the Palaeolithic is relatively scarce, with only a few examples having been found in Upper Palaeolithic contexts, particularly in European cultures (e.g., Conard *et al.*, 2009). However, theoretical considerations sug-

gest that such artifacts existed elsewhere in the world. Nevertheless, evidence for sound production is tenuous in the prehistoric archaeological record of the Levant, with the study of music and its evolution being scarcely explored. By developing the work aimed at highlighting the symbolic exploitation of birds (Cf. *supra*), during the post-doctorate with the Fyssen Foundation, we were able to open a new avenue of research on Natufian sound instruments by analysing the wing bones (humerus, ulna, radius) of birds from the Final Natufian hamlet of Eynan-Mallaha (c. 12,000 cal. years BP) (Fig. 1). The preliminary study that we conducted in collaboration with an international and interdisciplinary team (technology, archaeozoology, ethnomusicology, geospatial, archaeometry) (Davin *et al.*, 2023a), allowed us to identify the first prehistoric sound instruments identified in the Levant (Fig. 6).

These instruments, discovered on the floors of the settlement structures and in their immediate surroundings, take the form of seven aerophones made of perforated moorhen bones (six fragments and one complete flute made of coot and teal bones) (Fig. 6). Discovered during the excavation campaigns from 1996 to 2005, these bones had been analysed from an archaeozoological

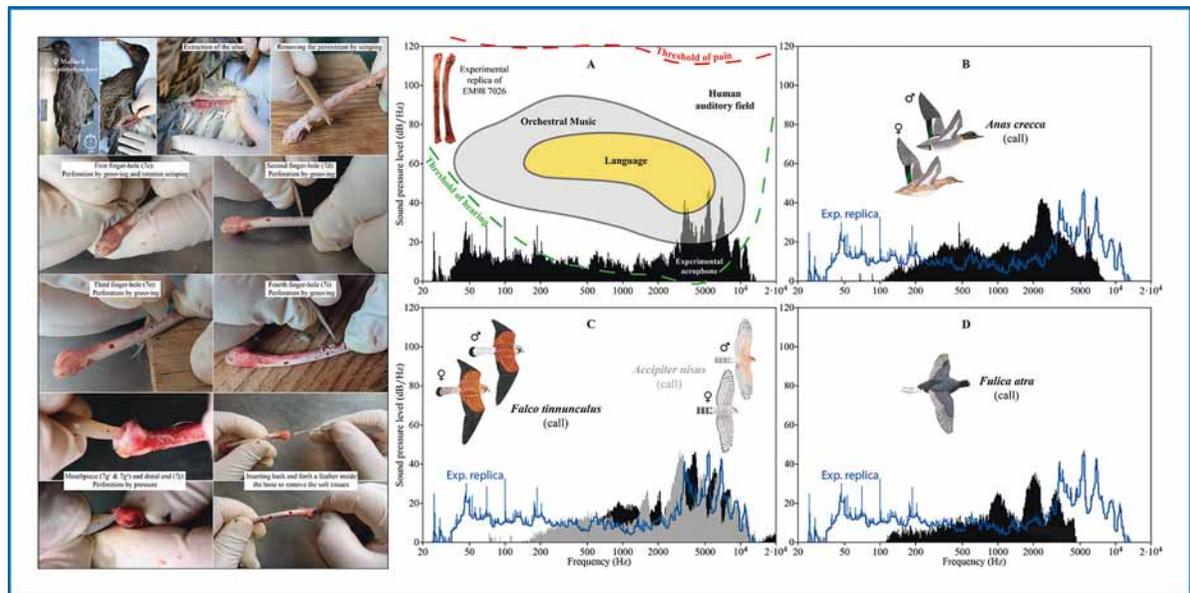


Figure 7: Left: Fabrication of an experimental replica of the complete Natufian flute. Right: In the human hearing spectrum, spectral analysis of the sound produced by (A) the experimental replica of the Natufian flute on fresh female Mallard bone; In comparison with (B) the call of the Eurasian teal (*Anas crecca*); (C) the calls of the Eurasian Sparrowhawk (*Accipiter nisus*) and the Common Kestrel (*Falco tinnunculus*); (D) the song of the Eurasian Coot (*Fulica atra*). (Photos & CAD L.D.).

perspective, to identify the bird species, and technological, to identify possible technical traces. The latter had not been recognized until our analysis. Through the reading of these traces, we were able to highlight an original transformation scheme, which the Natufian manufacturers seem to have developed especially for the transformation of bird bones into aerophones, and which seem linked to the *chaîne opératoire* identified on the sound instruments of the European Upper Palaeolithic (d'Errico and Lawson, 2006). To relate them to instruments that we know today, we could describe the Natufian aerophones as notched flutes (Andean quena type). A type of flute whose use is complex because the player must direct his breath to a very specific point of the mouthpiece (Clodoré-Tissot *et al.*, 2009). On the complete flute, two areas were highlighted that preserved hematite residues, suggesting that this instrument was originally coloured red. Blunt contact marks on the perforations (playing holes) and the mouthpieces suggest that these seven flutes were used at various intensities. To confirm our interpretations and the anthropogenic origin of these traces, we compared them to the traces produced by taphonomy on the bird bones discovered on the site and those published in the bibliography (Fernandez-Jalvo and Andrews, 2016). In addition, we reproduced the Natufian transformation scheme by manufacturing, identically, three experimental replicas of the complete flute (on fresh and dry bone of female Mallard Duck) (Fig. 7).

By playing experimental replicas, we were able to produce melodic sounds (various tones and frequencies) in the form of high notes (65 dBA and three frequency groups between 3000-4200 Hz, 4400-5600 Hz and 6050-7650 Hz) (Fig. 7.A). We then hypothesized that the sound produced by the flute could have the objective of imitating the calls of birds. To explore this avenue, we carried out acoustic analyses of the sound produced by the experimental flute and the calls of the 58 species of birds hunted by the Natufians and identified in the Final Natufian layers of Eynan-Mallaha, thanks to the sound library of the National Museum of Natural History. The sound produced by the experimental flute is not comparable to the calls of the Eurasian teal (Fig. 7.B) and the Eurasian Coot (Fig. 7.D), whose bones were used to make the flutes. Among these

58 bird species, the only ones whose calls is similar to the sound produced by the flute are the falconiformes, the Eurasian Sparrowhawk and the Common Kestrel (Fig. 7.C), thus suggesting that the Natufian flutes were made to imitate the calls of these raptors. The choice of the Natufians to use bones from the wings of small moorhens (the complete flute on ulna measures 63 mm long (Fig. 6)), then seems significant. Indeed, the makers had much larger bird bones available, which would have produced instruments that were easier to handle, but since the size of the air passage (length and diameter) of an aerophone determines the frequency of the sound it produces (Clodoré-Tissot *et al.*, 2009), choosing small bones to make these flutes ensured that they produced high-pitched sounds, similar to the calls of falconiformes. This choice indicates that the Natufian makers were familiar with the basics of how acoustics worked and thus suggests that the Final Natufian flutes from Eynan-Mallaha probably belong to an older tradition of making sound instruments.

We then wondered why the Natufians wanted to imitate the calls of raptors. The two species in question, the Eurasian Sparrowhawk and the Common Kestrel, are the most common falconiformes and those that most tend to approach human habitats. According to the theory of sound affinities (Campos Calvo-Sotelo, 2016), which states that the action of surrounding sounds shapes the human musical brain, the songs of these familiar raptors should therefore have integrated the acoustic brain of the Natufians. At the site scale, in the Final Natufian of Eynan-Mallaha, these two species are mainly represented by their talons (NISP=10/13), marked by micro-striations that suggest that they were extracted to be used as ornaments. These elements represent the majority of raptor talons discovered in the levels of the final Natufian (NISP=10/17) (Davin *et al.*, 2023a) thus suggesting the importance of the Eurasian Sparrowhawk and the Common Kestrel in the ornamental practices and the symbolic sphere of the inhabitants of Eynan-Mallaha. Thus, the Natufian flutes seem to be another piece of the puzzle that allows us to glimpse and evaluate the informative potential of the relationship of the first-sedimentary communities to raptors and, more broadly, to birds.

Archaeologically, the function of these instrumental imitations of bird calls remains difficult to identify, but the field of possibilities can be opened up. Ethnographic and archaeological data from various parts of the world consistently attest that, in societies where bird by-products (talons, feathers) are used as body decorations, vocal and instrumental sounds imitating bird calls have great symbolic value in traditional music and dance (Both, 2006). For example, during the Plains Indian Sun Dance, a major community religious ceremony that reflects their relationship with nature, dancers consistently imitate in unison the symbolic call of the Spotted Eagle (*Clanga* sp.) by blowing a whistle made from an eagle ulna decorated with feathers and red ochre dots (Lawrence, 1993). One may therefore wonder whether the imitations of bird songs were integrated into the musical or dancing practices of the Natufians. Natufian flutes could also have been used as decoys to facilitate the hunting of falconiformes or to hunt with raptors according to falconry practices. In any case, the objectives could be at the crossroads of communication, prey attraction and music. Although similar aerophones are attested in more recent archaeological cultures (Clodoré-Tissot *et al.*, 2009), such artificial bird sounds had not yet been reported in a Palaeolithic context. The discovery of Eynan-Mallaha therefore provides new evidence for the existence of a distinctive type of sound instrument in the Palaeolithic. Through a combined interdisciplinary approach, our study has provided important new data regarding the antiquity and development of the variety of sound instruments in the Palaeolithic in general and particularly in the early Neolithic in the Levant.

Conclusion

The work developed during the postdoctoral fellowship with the Fyssen Foundation has made it possible to explore, at different scales (from the individual to intercommunity dynamics), the richness and stratification of the Natufian ornamental and symbolic vocabulary as well as the variability of the techniques they developed to

express different forms of identities and social organizations. These behaviours, unprecedented in the prehistory of the Levant, as well as the continuous development of the Natufian repertoires of ornamental and symbolic traditions, both in their diversity and in their intensity, lead us to reevaluate our perception of these practices in the chrono-cultural evolution of the Levant. Thus, these new insights suggest, for the first time, that the primo-sedentary societies form the crucible of a double revolution linked to the creation of individual and collective identities: the revolution of ornamental practices and symbolic productions. Two simultaneous, broad-spectrum and interdependent processes. In the processes of Sedentarisation and Neolithization of the Levant, Natufian culture then appears as central in the mutation of cognitive identity schemas associated with transitions towards new ways of life and new concepts of relationships with social and natural environments.

Acknowledgements

We wish to thank the following institutions who supported this work: the Fyssen Foundation, the Irene Levi Sala CARE Archaeological Foundation, the Centre de Recherche Français à Jérusalem and the Hebrew University of Jerusalem; We wish to thank the following people for their help: Julien Navas who helped to record the experimentations; Claude Guintard who hosted us for the experiments at the National Veterinary School of Nantes - Oniris; Rachel Sarig, and Shiri Ellenbogen from the Sackler Faculty of Medicine, Tel Aviv University. Pierre Allard (UMR 8068 TEMPS) who knapped and supplied the flint bladelets used in the experiments. Natalia Gubenko and Alegre Savariego from the Israel Antiquities Authority (IAA), Fawzi Ibrahim from the Rockefeller Archaeological Museum and Israel Museum. Susan Haskell and Olivia Herschensohn from the Peabody Museum of Harvard University. Thanks are also due to Sylvain Bauvais, who helped to gather slender-leaved madder in Jerusalem and Vitaly Gutkin from the Unit for Nano Characterization of the Hebrew University of Jerusalem.



Analyse exploratoire du lien entre la morphologie et la génétique en Océanie : réévaluation des modèles de peuplements du Vanuatu

Wanda ZINGER

*Postdoctorante dans Archaeo- Paleogenetik Group, Eberhard Karls,
University of Tübingen, Allemagne*

*Chercheuse associée de l'UMR 7194 Histoire Naturelle de l'Homme
préhistorique, CNRS, MNHN, Université Perpignan Via Domitia,
Paris, France*

Résumé

L'histoire des peuplements d'Océanie est étudiée par la génétique et la morphométrie, qui analysent respectivement le génome et le phénotype d'individus anciens originaires de l'archipel du Vanuatu (Mélanésie, 3000-150 BP). Indépendamment, les résultats de ces deux disciplines convergent vers un même modèle décrivant trois grandes vagues migratoires d'origines distinctes. Ce modèle repose sur un petit échantillon et une vision simplifiée des migrations. Notre approche intègre et combine des données génomiques et morphométriques, issues de populations modernes et anciennes d'Océanie, afin d'explorer leurs corrélations et d'affiner les scénarii migratoires. Les résultats révèlent l'importance de certaines portions du crâne pour la préservation des signaux phylogénétiques. Cette approche croisée met en lumière des phénomènes de mobilités complexes, bousculant les consensus établis sur les premiers peuplements du Vanuatu.

Mots-clés

Océanie ; Peuplements ; Phénotype ; Génotype ; Biodistances

Exploratory analysis of the link between phenotype and genotype in Oceania: reevaluating settlement models of Vanuatu

Abstract

The peopling history of Oceania is studied through genetics and morphometrics, which analyze the genome and phenotype of ancient individuals from the Vanuatu archipelago (Melanesia, 3000-150 BP). Independently, both disciplines converge on a model describing three major migratory waves from distinct origins. However, this model is based on a small sample size and presents a simplified view of migrations. Our approach integrates and combines genomic and morphometric data from both modern and ancient Oceanian populations to explore their correlations and refine migratory scenarios. The results highlight the importance of specific cranial regions in preserving phylogenetic signals. This holistic approach sheds light on complex mobility patterns, challenging established consensus on the early settlement of Vanuatu.

Keywords

Oceania ; Settlements ; Phenotype ; Genotype ; Biodistances

Introduction :

L'étude des peuplements humains des îles du Vanuatu, situées en Mélanésie au sein de l'Océanie, repose sur deux disciplines majeures de l'anthropologie physique : la génétique et la morphométrie (Lipson et al., 2020 ; Valentin et al., 2016). La génétique analyse les variations des séquences d'ADN, tandis que la morphométrie s'intéresse aux formes anatomiques des structures crâniennes. Ces deux disciplines permettent d'identifier des caractères biologiques héréditaires, qui deviennent autant de biomarqueurs utiles pour établir des liens entre individus et/ou populations (Cramon-Taubadel, 2014 ; Reyes-Centeno et al., 2017 ; Roseman and Weaver, 2007). Ces marqueurs apportent des informations précieuses sur les affiliations biologiques, offrant ainsi des clés pour retracer les migrations humaines et les relations entre populations (Duggan et al., 2014 ; Kayser et al., 2008 ; Matsumura et al., 2019 ; Pietruszewsky and Douglas, 2016).

Bien que la génétique et la morphométrie poursuivent un objectif commun, comprendre les ori-

gines et l'évolution des peuplements humains en Océanie, elles sont souvent conduites de manière indépendante. Les individus physiquement préservés ne permettent pas toujours l'extraction de biomolécules, tout comme les biomolécules exploitables ne proviennent pas nécessairement d'individus en bon état de conservation physique. Les approches moléculaires et morphologiques, si elles sont menées indépendamment, mènent inévitablement à écarter un nombre considérable d'individus en raison de leur état de conservation, menant à une information biaisée de la biologie des populations du passé (Bedford et al., 2018).

Les approches moléculaires et morphométriques s'accordent sur un modèle des peuplements, avant le contact avec Européens, en trois étapes (**Figure 1**). La première, il y a environ 3000 ans, correspond à la colonisation initiale du Vanuatu par des groupes d'Asie du Sud-Est associés à la culture Lapita et à des caractéristiques biologiques asiatiques dominantes (Skoglund et al., 2016 ; Valentin et al., 2016). La deuxième phase Post-Lapita, il y environ 2500 ans, marque l'arrivée de groupes « papous », portant des traits

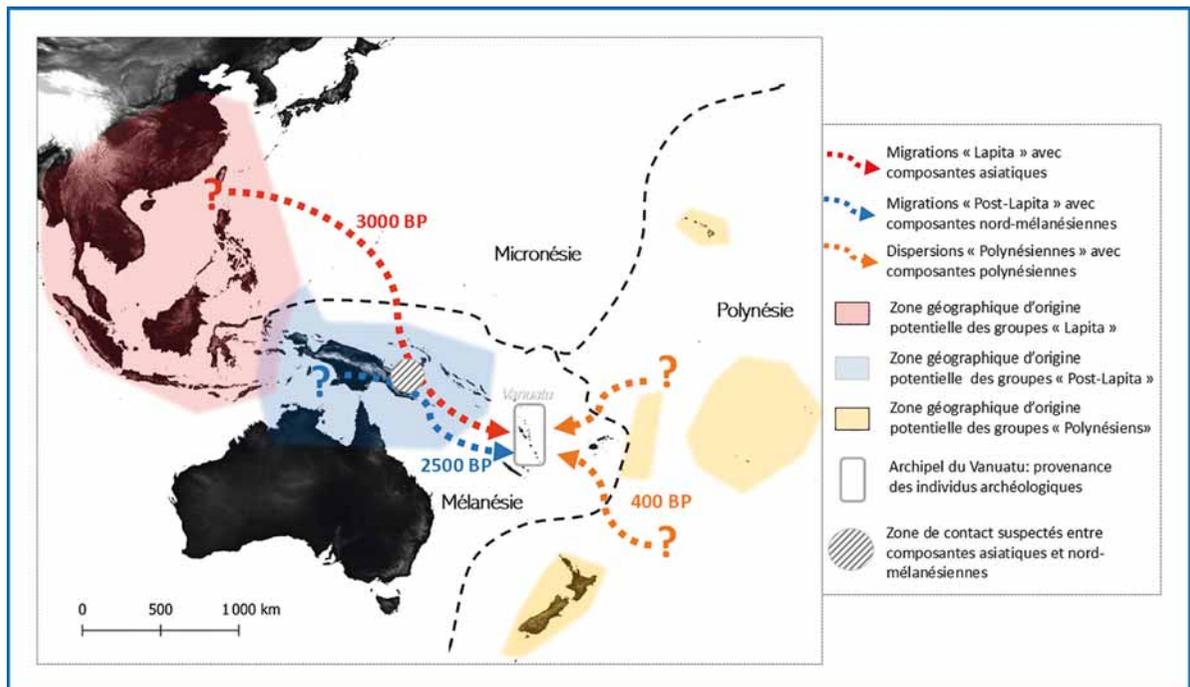


Figure 1 : Synthèse des peuplements établie à partir des analyses bio-anthropologiques des individus anciens du Vanuatu et des interrogations qu'ils suscitent : origines des groupes, orientations des trajectoires et phénomènes de rencontres.

biologiques distincts et liés aux populations mélanésiennes du Pléistocène supérieur (Lipson et al., 2018 ; Posth et al., 2018 ; Zinger et al., 2019). Enfin, la troisième phase, plus récente (400-150 BP), reflète des dispersions multiples depuis les îles polynésiennes, identifiées par des affinités biologiques avec ces populations insulaires (Lipson et al., 2020 ; Zinger et al., 2024). Cependant, ce modèle reste imprécis, limité par la rareté des échantillons aboutissant à une simplification des dynamiques migratoires.

Cette contrainte peut être surmontée en combinant les données issues des méthodes moléculaires et morphométriques, observées sur des individus distincts mais appartenant au même contexte chrono-culturel. Une telle approche permet d'augmenter le nombre d'individus étudiés et d'accéder à une représentation plus diversifiée de la population, enrichissant ainsi notre compréhension de son histoire. Dans cette optique, cet article explore le potentiel d'une approche croisée combinant données moléculaires et morphométriques où deux axes principaux structurent cette démarche. Le premier s'insère dans une thématique de biologie humaine et consiste à explorer les corrélations entre les variations génomiques et les variations morphologiques du crâne au sein des populations modernes d'Asie et d'Océanie. Le second s'insère dans une thématique des sciences humaines et sociales alimentant la connaissance des peuplements anciens d'Océanie. Ces deux axes de recherche seront développés en détail, avec une présentation des méthodes utilisées, des résultats obtenus et des discussions qu'ils suscitent.

Axe 1 : Degrés de corrélation entre la morphologie et la génomique à l'échelle du Pacifique.

Les études combinant génotype et phénotype mettent en évidence des corrélations entre des expressions génétiques neutres et les caractéristiques morphologiques de certaines structures du complexe cranio-dentaire (i.e. la face, la base du crâne, la mandibule, les dents, ...) (Cramon-Taubadel, 2014 ; Reyes-Centeno et al., 2017). Les travaux menés jusqu'à présent se concentrent sur des populations modernes à une échelle mondiale, englobant un grand nombre de groupes géographiquement éloignés et susceptibles de présenter des composantes biologiques

très différentes d'un groupe à l'autre (Harvati and Weaver, 2006 ; Rathmann et al., 2023). Ces travaux, issus de la littérature, montrent des résultats prometteurs, mais les études menées à une échelle régionale, moins nombreuses, rencontrent des difficultés pour établir des relations claires entre génotype et phénotype (Herrera et al., 2014 ; Hubbard et al., 2015 ; Martínez-Abadias et al., 2009 ; Ricaut et al., 2010). En particulier, la faible diversité biologique des populations étudiées peut limiter la détection de telles corrélations. Ainsi, la diversité entre populations semble influencer le degré de corrélation entre distances génétiques et morphométriques, ce qui constitue un facteur clé dans ces analyses.

Explorer la relation entre phénotype et génotype à l'échelle du Pacifique offre donc l'opportunité de comparer les observations mondiales sous un prisme régional. L'approche méthodologique courante consiste à utiliser des tests de corrélations (i.e. la relation entre deux variables) qui nous permettent de comparer les distances inter-populationnelles calculées à partir de différents jeux de données (**Figure 2-C et D**) (Rathmann et al., 2017 ; Rathmann and Reyes-Centeno, 2020). Ces jeux de données, constituent des « matrices de distances » inter-populationnelles (ou tableaux comparant les différences entre populations) établies, dans notre cas, à partir des données génomiques (soit 8567 SNPs neutres extraits de 804 individus) et morphométriques (soit 47 mesures linéaires sur le bloc cranio-dentaire extraites de 547 individus) (**Figure 2-B**). Chacun des deux sets sont issus des mêmes 14 populations modernes d'Asie et d'Océanie (**Figure 2-A**). Afin d'identifier la portion du crâne produisant des distances les plus corrélées aux distances génomiques, différentes matrices peuvent être produites à partir de plusieurs structures du bloc cranio-dentaire (i.e. basicrâne, face, dents, mandibule, ...).

Notons que, à l'instar des autres études dans cette thématique, ces deux sets ne sont pas appariés, les individus desquels sont extraites les informations morphométriques ne sont pas les mêmes desquels sont extraites les informations génétiques. Pour minimiser ce biais, j'ai mené des recherches archivistiques approfondies afin de vérifier la provenance géographique des phénotypes crâniens. Cela a permis d'actualiser les données de localisation pour 84 % des spécimens

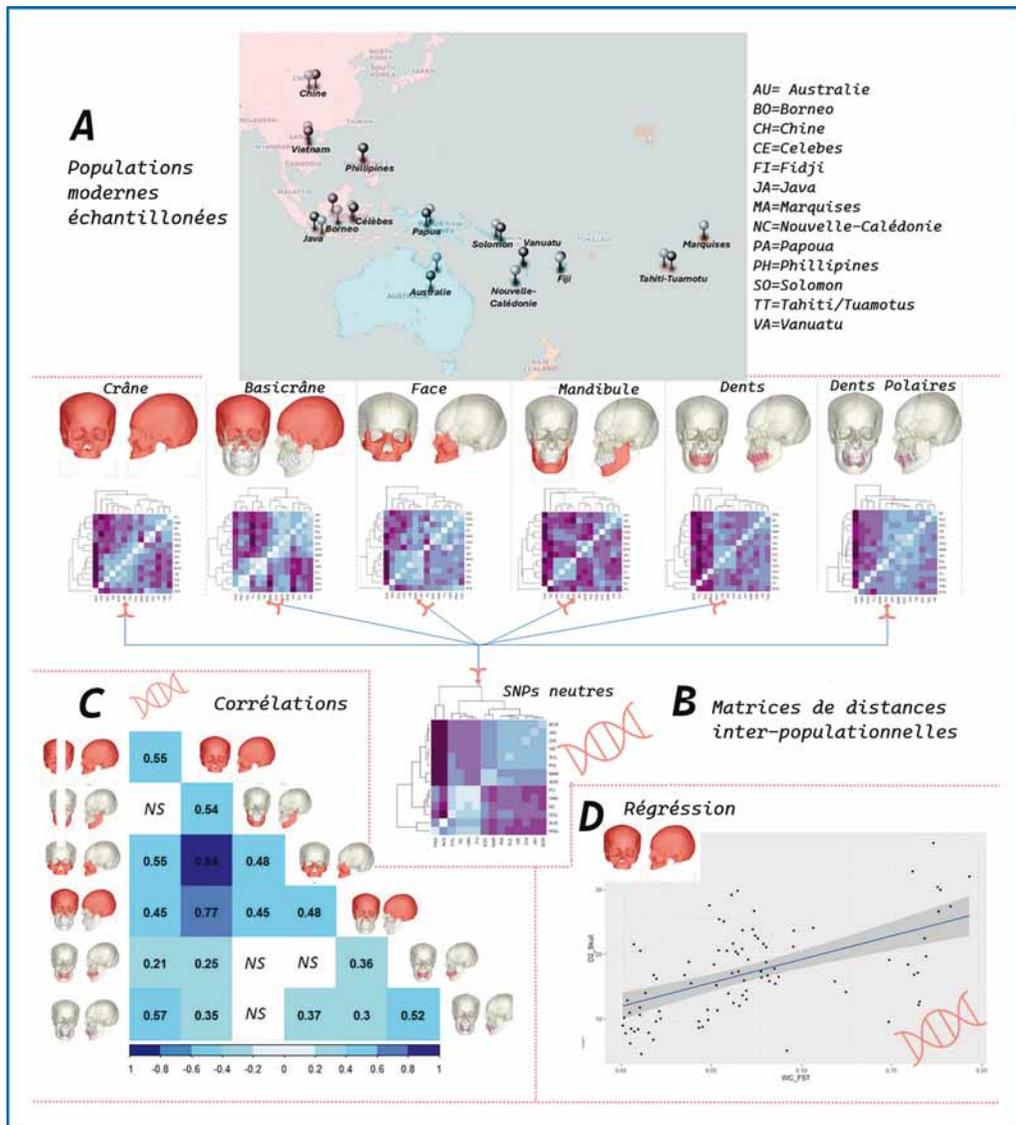


Figure 2 : (A) : Les 14 populations modernes étudiées sont représentées par deux types de données : Données morphométriques : 42 mesures prises sur le crâne et les dents de chaque individu (547 individus issus des collections anthropologiques du MNHN). Données génomiques : Séquences ADN contenant 8567 variations génétiques (SNPs) pour chaque individu (1033 génomes issus de la littérature scientifique).

(B) : Construction de six matrices de distances entre populations, basées sur différentes mesures crânio-dentaires. Ces matrices sont ensuite comparées à une matrice de distances génétiques inter-populationnelles (calculée via le coefficient F_{ST}) afin d'évaluer leur concordance.

(C) : Graphique illustrant les résultats d'un test de corrélation de Pearson. Ce test compare les distances entre populations dans deux matrices différentes pour voir si elles sont cohérentes entre elles. L'axe vertical montre les niveaux de corrélation entre la matrice génétique et les différentes matrices morphométriques. Une valeur proche de 0 indique une absence de corrélation, tandis qu'une valeur proche de +1 ou -1 signifie une relation forte entre les deux types de données. NS (Non Significatif) : Indique que la valeur obtenue n'est pas statistiquement fiable et ne doit pas être prise en compte.

(D) : Exemple de corrélation entre une matrice morphométrique (basée sur les mesures crâniennes) et une matrice génétique (variations génomiques neutres). Le coefficient $r=0.55$ indique une corrélation modérée. Chaque point du graphique représente une comparaison entre deux populations, et la ligne de régression illustre la tendance générale.

étudiés, assurant ainsi une correspondance géographique entre les échantillons génétiques et morphométriques. Ces recherches ont mis en évidence une nécessité cruciale de contextualisation des collections muséales anthropologiques par des approches interdisciplinaires, prenant en compte des sources archivistiques mais également bio-anthropologiques.

Pour les populations d'Asie et d'Océanie, des corrélations positives entre données génomiques et morphométriques ont été observées (**Figure 2-C**), indiquant que les variations morphologiques reflètent les variations génétiques à une échelle régionale, malgré la proximité biologique des populations étudiées. Cependant différents degrés de corrélations ont été observés à travers les différentes structures du bloc cranio-dentaire. Dans un ordre décroissant, ce sont les dents polaires (i.e. canines, premières prémolaires et molaires) ; le crâne entier (**Figure 2-D**) et la face qui apportent les meilleurs niveaux de corrélations (**Figure 2-C**). La mandibule et les dents, si elles sont considérées dans leur ensemble, apportent les niveaux de corrélation avec les données génomiques les plus faibles.

Ces observations contribuent aux débats actuels sur le statut et l'utilité des différentes régions du crâne pour refléter les variations génétiques. Les régions considérées comme les plus conservatrices neutres des signaux génétiques diffèrent selon les auteurs. En effet, la manière dont les caractéristiques génétiques influencent la structure des différentes régions crâniennes, développementales et/ou fonctionnelle, reste encore mal comprise (Cardini and Elton, 2008 ; Carson, 2006 ; Cole et al., 2017 ; Stojanowski et al., 2018). Des recherches ont montré que les régions du labyrinthe osseux, du basicrâne et du neurocrâne, sont plus fortement corrélées aux différences génétiques que d'autres régions (Harvati et Weaver, 2006 ; León et al., 2018 ; von Cramon-Taubadel, 2009). Par ailleurs, d'autres recherches ont montré que les dents présentent des caractéristiques génétiques intéressantes, car leurs formes et structures, souvent bien conservées en contexte archéologique, permettent de retracer l'histoire évolutive des primates, qu'ils soient humains ou non-humains (Ackermann et Cheverud, 2004 ; Cheverud et Buikstra, 1981 ; Rathmann et Reyes-Centeno,

2020). En revanche, d'autres parties du crâne, comme la face et la mandibule, sont davantage influencées par l'environnement et le mode de vie. Elles se modifient notamment en réponse aux habitudes alimentaires et aux contraintes physiologiques (Cramon-Taubadel, 2011 ; Sella-Tunis et al., 2018 ; Siebert et Swindler, 2002). Enfin, des facteurs biologiques tels que l'âge (développement individuel) et le sexe (dimorphisme sexuel) peuvent également jouer un rôle dans la forme de ces dernières structures.

Toutefois, nos résultats à l'échelle du Pacifique diffèrent légèrement des consensus établis à partir des études sur les populations mondiales. Ils soulignent l'importance de modules souvent négligés, tels que les dents polaires et la face. Les dents polaires, sous un contrôle génétique strict, présentent moins de variabilité morphogénétique que les dents voisines (deuxième prémolaires et molaires) en raison de leur importance fonctionnelle (Greene, 1967 ; Kieser, 1986 ; Paul et al., 2023). En effet, ce sont les dents polaires qui déterminent la forme et la taille des dents qui les suivent postérieurement sur l'arc dentaire. La forme des dents postérieures sont susceptibles d'être plus influencées par des facteurs épigénétiques et/ou socio-environnementaux lors de leur croissance. Concernant la face, de plus en plus d'étude ont mis en évidence une héritabilité importante de la hauteur faciale (Cole et al., 2017 ; Martínez-Abadías et al., 2009). Bien que présentant des aspects innovants, nos résultats s'intègrent également dans l'état de l'art. Une plus grande influence des adaptations fonctionnelles ou environnementales sont suggérées pour les métriques mandibulaires et dentaires générales à l'échelle du Pacifique, comme à l'échelle mondiale.

Les données acquises et les résultats extraits de cette analyse introductive nous ont permis de valider la méthodologie employée pour inférer les affinités biologiques des individus anciens à partir d'une description morphométrique, en prouvant que les variations génomiques sont bien corrélées aux variations phénotypiques à l'échelle du Pacifique. Ces observations mettent en lumière la possibilité d'utiliser des modules anatomiques d'intérêt pour reconstruire les affinités populationnelles des individus anciens d'Océanie, tel que la face et les dents polaires. Ce fait implique qu'il n'est pas nécessaire de

disposer d'un bloc crano-dentaire complet pour avoir un bon aperçu des variations génétiques neutres, et permet de palier une contrainte majeure des analyses morphométriques : celle de la conservation physique des éléments ostéologiques.

Axe 2 : Intérêt d'une approche croisée pour accéder à la diversité biologique des individus anciens.

Les distances biologiques entre les populations modernes d'Asie et d'Océanie, observées à partir de notre étude et de la littérature, révèlent que l'histoire des peuplements est le principal facteur expliquant les variations biologiques dans ces régions. Par exemple, des matrices de distances révèlent des similitudes morphologiques et génétiques entre des populations d'Asie et de Polynésie, pourtant séparées de plus d'une dizaine de milliers de kilomètres. Une situation mainte fois expliquée dans la littérature avec un exemple type, celui d'un haplogroupe partagé entre asiatiques et polynésiens (B4a1a) en raison d'ancêtres communs, originaires d'Asie du sud-est (représentés par les groupes Lapita) (Kayser et al., 2006 ; Melton et al., 1995).

La biologie des populations du Vanuatu apparaît comme la résultante d'une stratification de vagues de peuplements depuis 3000 ans, bien que les détails de ce processus restent encore largement méconnus. En effet, le modèle de peuplement actuel comporte encore de nombreuses imprécisions en étant limité par la faible représentativité des échantillons anciens et par une vision simplifiée des migrations, souvent décrites comme des vagues homogènes d'individus partageant une origine commune (Posth et al., 2019). Cette approche ne reflète pas la complexité des dynamiques migratoires, qui incluent des trajectoires variées, des temporalités distinctes et des effectifs fluctuants (Gregoricka, 2021 ; Zinger et al., 2020). Un exemple clé est la transition entre les périodes Lapita et post-Lapita, sujette à débat. Certains chercheurs soutiennent l'hypo-

thèse de vagues multiples, marquées par un remplacement abrupt des populations Lapita par des groupes papous, venus du nord de la Mélanésie (Lipson et al., 2018). D'autres privilégient une transition biologique progressive, dont l'ampleur et les modalités restent incertaines (Posth et al., 2018). La question de l'apparition des composantes « papoues » au Vanuatu, entre 3000 et 2500 BP, demeure particulièrement énigmatique.

Une approche croisée préliminaire a permis de synthétiser les proportions des composantes biologiques affiliées aux groupes nord-mélanésien de la Papouasie Nouvelle-Guinée, en utilisant à la fois des données morphologiques et des analyses d'ADN anciens (**Figure 3 A et B**). Les proportions observées à partir de la morphométrie ont été acquises par des analyses discriminantes linéaires. Celles quantifiées à partir des analyses moléculaires, ont été estimées par modèle

“L'histoire des migrations est essentielle car elle représente le récit des chemins parcourus par l'humanité, faits d'exodes, de rencontres, de découvertes et d'adaptations, révélant la richesse des liens qui unissent les peuples à travers le temps et les continents.”

de datation de l'admixture génétique (qpAdm). Ces méthodes permettent de quantifier les affinités biologiques d'un individu en comparant ses données à celles d'autres populations. Quand elles

étaient disponibles, les données issues de la morphométrie du calvarium, de la mandibule et des dents, ainsi que les données issues de l'ADN ancien ont été enregistrées pour 71 individus archéologiques du Vanuatu.

Par comparaison, les différentes publications depuis 2016, compare au maximum une quinzaine d'individus anciens (originaires du Vanuatu), menant à une information très réduite de la diversité biologique (Lipson et al., 2020, 2018 ; Posth et al., 2018 ; Skoglund et al., 2016 ; Valentin et al., 2016 ; Zinger et al., 2024, 2019). Différents ratios d'individus sont observables selon la méthode appliquée, des données morphométriques et moléculaires sont accessibles pour 17 individus, des données moléculaires seules pour 13 individus et des données morphométriques seules pour 41 individus.

L'évolution des composantes « papoues », reconstruite à partir de notre synthèse, semble

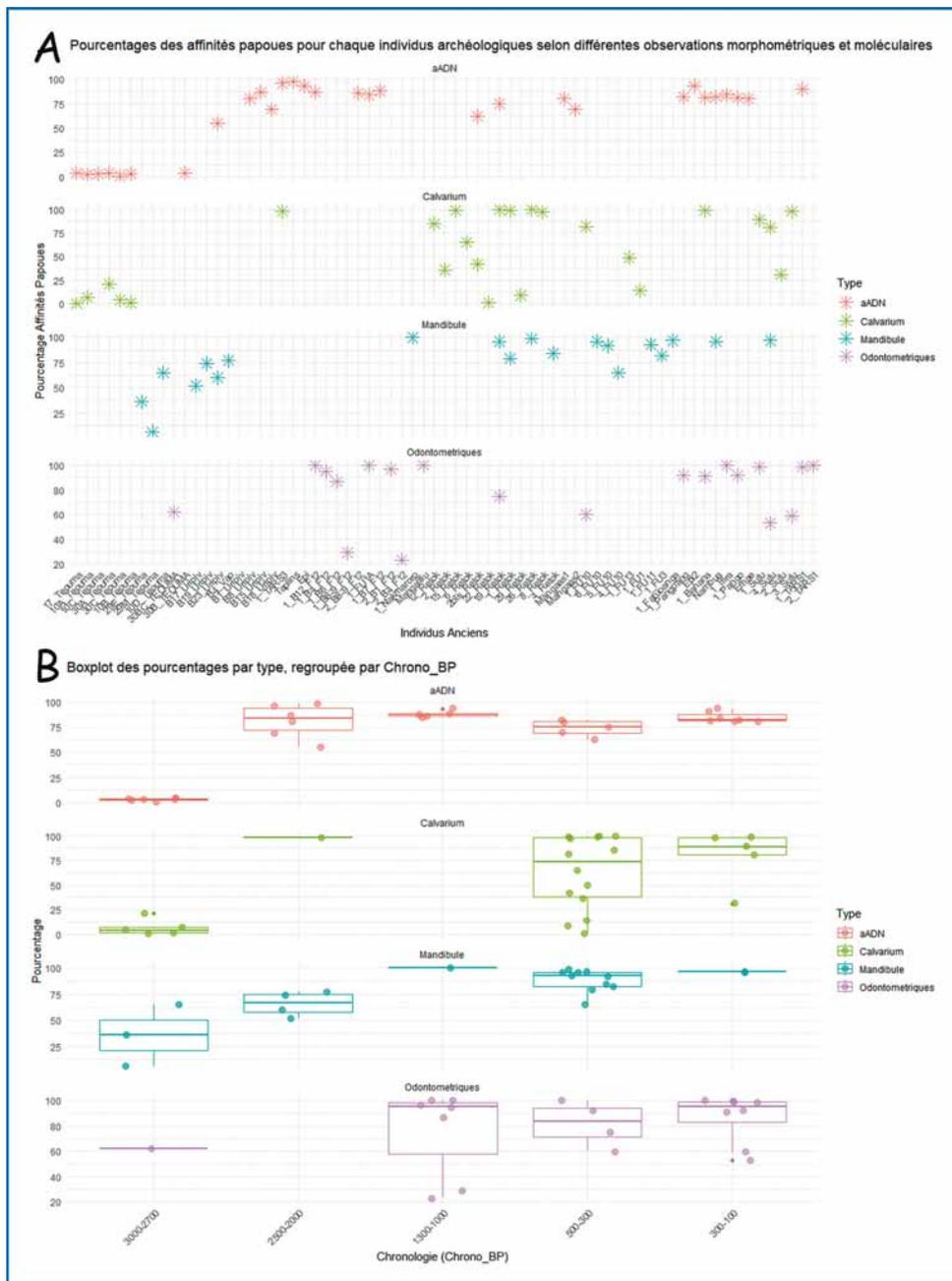


Figure 3 : (A) : Pourcentage d'affinités biologiques associées aux groupes du Nord de la Mélanésie, soit de Papouasie Nouvelle-Guinée pour différents types de données : ADN ancien (SNPs) (QpAdm) ; métriques crâniennes ; métriques mandibulaires et métriques dentaires (LDA). Chaque étoile représente le pourcentage de composants papous pour chaque individu archéologique (n=71), rangés dans un ordre chronologique, du plus ancien à droite et du plus récent à gauche.

(B) : Boite à moustache pour visualiser la distribution des pourcentages d'affinités biologiques associées aux groupes du Nord de la Mélanésie, soit de Papouasie Nouvelle-Guinée pour différents types de données : ADN ancien (SNPs) (QpAdm) ; métriques crâniennes ; métriques mandibulaires et métriques dentaires (LDA). Chaque boîte est associée à une période chronologique afin d'observer l'évolution des composants papous à travers le temps.

suivre un schéma identique d'une observation biologique à l'autre (i.e. ADN ancien ; calvarium, odontométrique ; mandibule) : des composantes très basses lors du peuplement initial (3000-2700 BP) et une hausse drastique à partir de 2500 BP. Un modèle similaire à ce qui est connu et décrit par la littérature (Lipson et al., 2018 ; Posth et al., 2018). Selon les individus inclus et les données observées, l'évolution des composantes papoues semble croître progressivement, menant à l'idée d'une évolution progressive et non d'un remplacement abrupt de la population Lapita par des groupes venus du Nord de la Mélanésie. Cette augmentation progressive est observable avec les métriques mandibulaires (**Figure 3-A et B**). Deux individus étudiés par leur mandibule (Teouma 10D et 29 E) évoque la présence de composantes papoues, dans de très grandes proportions, dès les premières périodes du peuplement (**Figure 3-A**). Ce résultat révoquerait l'idée d'une entité Lapita biologiquement homogène et exclusivement venue d'Asie (Bellwood, 2004). Néanmoins, ce résultat est à prendre avec précaution, car le premier axe de notre étude a révélé que la mandibule n'était pas le meilleur marqueur anatomique reflet des variations génétiques. Nous manquons de comparaison pour appuyer les affinités papoues de ces individus, car les données d'autres observations (moléculaires ou morphométriques) sont inexistantes ou non acquises.

L'évolution des proportions des composantes papoues depuis 3000 ans, selon différents prismes bio anthropologiques, met en valeur la sensibilité des modèles reconstruits par rapport à la diversité biologique montrée par les individus échantillonnés. C'est à dire que ce n'est pas tant le nombre d'individus analysés qui importe, mais plutôt la probabilité d'intégrer des individus présentant des phénotypes et des génomes variés. Dans notre cas, ce sont les différents jeux de données, issues d'observations biologiques et de méthodes différentes, qui nous donne accès à cette diversité.

Il est intéressant d'observer que le modèle raconté par l'ADN ancien est plus simpliste que les modèles décrits par la morphologie de trois éléments anatomiques (**Figure 3-B**). Par exemple, les modèles décrits par la morphologie du calvarium et des dents montrent la présence d'individus qui présentent des composantes

papoues dans de très faibles proportions à partir de 1300 BP (**Figure 3-A et B**). Ces individus sont peut-être associés aux migrations polynésiennes documentées par d'autres disciplines à partir de 1100 BP (Feinberg and Scaglione, 2012 ; Kirch, 1984). Ces individus de faibles proportions papoues sont inexistantes pour les modèles décrits par la mandibule et l'ADN ancien, qui inclut pourtant des individus de localité géographique et de périodes chronologiques similaires à ceux analysés par la morphométrie du calvarium et des dents. La taille de l'échantillon analysé, ou du nombre d'individus inclus, ne semble pas avoir d'effet sur la diversité observée en raison du faible écart du nombre d'individus entre les différents types de données (n=13, aADN ; n=21, mandibules ; n=24, calvarium ; n=20, odontométriques).

Ces résultats ouvrent de nouvelles perspectives sur les dynamiques migratoires au Vanuatu, remettant en cause le consensus d'une migration Lapita homogène. Ils suggèrent la possibilité d'une population intégrant des individus papous ou métissés, dès les premières phases du peuplement. Notre question est de confirmer cette présence et d'en interroger les modalités : deux mobilités distinctes (Lapita et Papoue) ou une unique mobilité Lapita hétérogène (présence d'individus asiatiques et métissés) et si oui, quel serait les lieux de l'admixture (en PNG ou au Vanuatu). L'analyse d'individus archéologiques inédits du Vanuatu, ainsi que l'extension de l'analyse à des individus issus d'autres régions d'Asie du Sud-Est et du Pacifique, permettra de tester différentes trajectoires de peuplements depuis l'Asie du Sud-Est jusqu'au Vanuatu.

Conclusion :

A travers ces différentes recherches, nous mettons en évidence l'intérêt d'une approche croisée intégrant différentes données de nature bio-anthropologiques pour répondre à des thématiques des sciences biologiques, humaines et sociales. Une réflexion prolongée sur l'origine des données utilisées (recherche de provenance archivistique), sur la manière dont elles interagissent entre elles (études de corrélation) et sur leur capacité à caractériser biologiquement les individus anciens du Vanuatu (reconstruction de l'histoire des peuplements) constitue une approche globale, aboutissant à des résultats originaux ayant un impact sur diverses thématiques de recherche.

L'étude morphologiques et génétiques des populations d'Asie et d'Océanie, permet de comprendre que l'histoire des peuplements est le principal facteur à l'origine de la diversité biologique humaine actuelle d'Océanie. Les analyses croisées permettent de caractériser des phénomènes complexes liés à l'évolution des composantes biologiques au sein des populations (admixture, remplacement, ...). Ces observations soulignent l'importance d'une approche intégrée, combinant données morphométriques, ADN ancien et recherches contextuelles, pour affiner notre compréhension des trajectoires migratoires complexes dans le Pacifique à travers l'ensemble de la diversité biologique montré par les individus anciens. L'histoire des migrations est essentielle car elle représente le récit des chemins parcourus par l'humanité, faits d'exodes, de rencontres, de découvertes et d'adaptations, révélant la richesse des liens qui unissent les peuples à travers le temps et les continents.

Remerciements :

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à la Fondation Fyssen pour le financement de mes recherches au cours des deux dernières années. Cette allocation postdoctorale m'a offert l'opportunité précieuse d'intégrer une nouvelle équipe et de progresser en tant que jeune chercheuse. Je remercie chaleureusement les membres du groupe Archaeo-Paleo-Genetik de l'Université de Tübingen pour leur accueil et les belles rencontres que j'ai pu y faire. En particulier, je suis reconnaissante envers C. Posth et L. Arauna pour leur soutien indéfectible, pour avoir pris le temps de comprendre l'approche interdisciplinaire développée dans cette étude et pour avoir effectué les distances génétiques. Toute ma reconnaissance va également à H. Rathmann, du laboratoire DFG Center for Advanced Studies "Words, Bones, Genes, Tools" de l'Université de Tübingen, dont la patience et la rigueur ont été essentielles à l'élaboration des analyses. J'exprime aussi ma gratitude à F. Valentin (UMR TEMPS, CNRS) et à l'ensemble des fieldworkers du Vanuatu Cultural Center, qui m'accordent la chance de travailler sur des individus anciens du Vanuatu. Je remercie par ailleurs M. Allasoinière de l'UMR 7206 (MNHN) pour ses précieuses aides sur R software. Enfin, je suis profondément reconnaissante envers H. Reyes-Centeno et, à

nouveau, H. Rathmann, pour leur engagement à poursuivre avec moi de futurs projets liés à cette étude.

Bibliographie

- Ackermann, R.R., Cheverud, J.M., 2004. Detecting genetic drift versus selection in human evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 17946–17951. <https://doi.org/10.1073/pnas.0405919102>
- Bedford, S., Blust, R., Burley, D.V., Cox, M., Kirch, P.V., Matisoo-Smith, E., Naess, Å., Pawley, A., Sand, C., Sheppard, P., 2018. Ancient DNA and its contribution to understanding the human history of the Pacific Islands: Ancient DNA and its contribution to understanding the human history. *Archaeol. Ocean.* 53, 205–219.
- Bellwood, P., 2004. Austronesian Prehistory in Southeast Asia: Homeland, Expansion and Transformation, in: *The Austronesians: Historical and Comparative Perspectives*. ANU ePress, pp. 103–118.
- Cardini, A., Elton, S., 2008. Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the guenons. *Biol. J. Linn. Soc.* 93, 813–834.
- Carson, E.A., 2006. Maximum likelihood estimation of human craniometric heritabilities. *Am. J. Phys. Anthropol.* 131, 169–180.
- Cheverud, J.M., Buikstra, J.E., 1981. Quantitative genetics of skeletal nonmetric traits in the rhesus macaques on Cayo Santiago. I. Single trait heritabilities. *Am. J. Phys. Anthropol.* 54, 43–49.
- Cole, J.B., Manyama, M., Larson, J.R., Liberton, D.K., Ferrara, T.M., Riccardi, S.L., Li, M., Mio, W., Klein, O.D., Santorico, S.A., Hallgrímsson, B., Spritz, R.A., 2017. Human Facial Shape and Size Heritability and Genetic Correlations. *Genetics* 205, 967–978.
- Cramon-Taubadel, N., 2014. Evolutionary insights into global patterns of human cranial diversity: population history, climatic and dietary effects. *J. Anthropol. Sci. Riv. Antropol. JASS* 92, 43–77. 0
- Cramon-Taubadel, N. von, 2011. Global human mandibular variation reflects differences in agricultural and hunter-gatherer subsistence strategies. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 19546–19551.
- Duggan, A.T., Evans, B., Friedlaender, F.R., Friedlaender, J.S., Koki, G., Merriwether, D.A., Kayser, M., Stoneking, M., 2014. Maternal His-

tory of Oceania from Complete mtDNA Genomes: Contrasting Ancient Diversity with Recent Homogenization Due to the Austronesian Expansion. *Am. J. Hum. Genet.* 94, 721–733.

- Feinberg, R., Scaglione, R., 2012. Polynesian outliers: The state of the art. University of Pittsburgh.

- Greene, D.L., 1967. Genetics, dentition and taxonomy. Graduate School, University of Wyoming.

- Gregoricka, L., 2021. Moving Forward: A Bioarchaeology of Mobility and Migration. *J. Archaeol. Res.* 1–55.

- Harvati, K., Weaver, T.D., 2006. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *Anat. Rec. A. Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.* 288A, 1225–1233.

- Herrera, B., Hanihara, T., Godde, K., 2014. Comparability of multiple data types from the bering strait region: Cranial and dental metrics and nonmetrics, mtDNA, and Y-chromosome DNA. *Am. J. Phys. Anthropol.* 154, 334–348.

- Hubbard, A.R., Guatelli-Steinberg, D., Irish, J.D., 2015. Do nuclear DNA and dental nonmetric data produce similar reconstructions of regional population history? An example from modern coastal Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol.* 157, 295–304.

- Kayser, M., Brauer, S., Cordaux, R., Casto, A., Lao, O., Zhivotovsky, L.A., Moise-Faurie, C., Rutledge, R.B., Schiefenhövel, W., Gil, D., Lin, A.A., Underhill, P.A., Oefner, P.J., Trent, R.J., Stoneking, M., 2006. Melanesian and Asian Origins of Polynesians: mtDNA and Y Chromosome Gradients Across the Pacific. *Mol. Biol. Evol.* 23, 2234–2244.

- Kayser, M., Choi, Y., van Oven, M., Mona, S., Brauer, S., Trent, R.J., Suarkia, D., Schiefenhövel, W., Stoneking, M., 2008. The Impact of the Austronesian Expansion: Evidence from mtDNA and Y Chromosome Diversity in the Admiralty Islands of Melanesia. *Mol. Biol. Evol.* 25, 1362–1374.

- Kieser, J.A., 1986. Odontogenic polarity and Butler's field theory. *Med. Hypotheses* 20, 103–107.

- Kirch, P.V., 1984. The Polynesian outliers: Continuity, change, and replacement. *J. Pac. Hist.* 19, 224–238.

- León, P., Koesbardiati, T., Weissmann, J.D., Milella, M., Reyna-Blanco, R.-B., Suwa, G., Kondo, O., Malaspinas, A., White, T., Zollikofer, C., 2018. Human bony labyrinth is an indicator of population history and dispersal from Africa. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 115, 4128–4133.

- Lipson, M., Skoglund, P., Spriggs, M., Valentin, F., Bedford, S., Shing, R., Buckley, H., Phillip, I., Ward, G.K., Mallick, S., 2018. Population turnover in Remote Oceania shortly after initial settlement. *Curr. Biol.* 28, 1157–1165.

- Lipson, M., Spriggs, M., Valentin, F., Bedford, S., Shing, R., Zinger, W., Buckley, H., Petchey, F., Matanik, R., Cheronet, O., Rohland, N., Pinhasi, R., Reich, D., 2020. Three Phases of Ancient Migration Shaped the Ancestry of Human Populations in Vanuatu. *Curr. Biol.* 30, 4846–4856.

- Martínez-Abadías, N., Esparza, M., Sjøvold, T., González-José, R., Santos, M., Hernández, M., 2009. Heritability of human cranial dimensions: comparing the evolvability of different cranial regions. *J. Anat.* 214, 19–35.

- Matsumura, H., Hung, H., Higham, C., Zhang, C., Yamagata, M., Nguyen, L.C., Li, Z., Fan, X., Simanjuntak, T., Oktaviana, A.A., He, J., Chen, C., Pan, C., He, G., Sun, G., Huang, W., Li, X., Wei, X., Domett, K., Halcrow, S., Nguyen, K.D., Trinh, H.H., Bui, C.H., Nguyen, K.T.K., Reinecke, A., 2019. Craniometrics Reveal “Two Layers” of Prehistoric Human Dispersal in Eastern Eurasia. *Sci. Rep.* 9, 1451.

- Melton, T., Peterson, R., Redd, A.J., Saha, N., Sofro, A.S., Martinson, J., Stoneking, M., 1995. Polynesian genetic affinities with Southeast Asian populations as identified by mtDNA analysis. *Am. J. Hum. Genet.* 57, 403–414.

- Paul, K.S., Feezell, R., Hughes, T., Brook, A.H., 2023. Integrating genealogy and dental variation: contributions to biological anthropology. *Am. J. Biol. Anthropol.* 181, 145–179.

- Pietruszewski, M., Douglas, M.T., 2016. Review of Polynesian and Pacific skeletal biology. *Skelet. Biol. Anc. Rapanui Easter Isl.* 72, 14.

- Posth, C., Nägele, K., Collieran, H., Valentin, F., Bedford, S., Gray, R., Krause, J., Powell, A., 2019. Response to “Ancient DNA and its contribution to understanding the human history of the Pacific Islands” (Bedford *et al.* 2018). *Archaeol. Ocean.* 54, 57–61.

- Posth, C., Nägele, K., Colleran, H., Valentin, F., Bedford, S., Kami, K.W., Shing, R., Buckley, H., Kinaston, R., Walworth, M., 2018. Language continuity despite population replacement in Remote Oceania. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 731–740.
- Rathmann, H., Perretti, S., Porcu, V., Hanihara, T., Scott, G.R., Irish, J.D., Reyes-Centeno, H., Ghirotto, S., Harvati, K., 2023. Inferring human neutral genetic variation from craniodental phenotypes. *PNAS Nexus* 2, pgad217.
- Rathmann, H., Reyes-Centeno, H., 2020. Testing the utility of dental morphological trait combinations for inferring human neutral genetic variation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117, 10769–10777.
- Rathmann, H., Reyes-Centeno, H., Ghirotto, S., Creanza, N., Hanihara, T., Harvati, K., 2017. Reconstructing human population history from dental phenotypes. *Sci. Rep.* 7, 1–9.
- Reyes-Centeno, H., Ghirotto, S., Harvati, K., 2017. Genomic validation of the differential preservation of population history in modern human cranial anatomy. *Am. J. Phys. Anthropol.* 162, 170–179. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23060>
- Ricaut, F.-X., Auriol, V., von Cramon-Taubadel, N., Keyser, C., Murail, P., Ludes, B., Crubézy, E., 2010. Comparison between morphological and genetic data to estimate biological relationship: the case of the Egyin Gol necropolis (Mongolia). *Am. J. Phys. Anthropol.* 143, 355–364.
- Roseman, C.C., Weaver, T.D., 2007. Molecules versus morphology? Not for the human cranium. *BioEssays News Rev. Mol. Cell. Dev. Biol.* 29, 1185–1188.
- Sella-Tunis, T., Pokhojaev, A., Sarig, R., O’Higgins, P., May, H., 2018. Human mandibular shape is associated with masticatory muscle force. *Sci. Rep.* 8.
- Siebert, J.R., Swindler, D.R., 2002. Evolutionary Changes in the Midface and Mandible: Establishing the Primate Form, in: *Understanding Craniofacial Anomalies*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 343–378.
- Skoglund, P., Posth, C., Sirak, K., Spriggs, M., Valentin, F., Bedford, S., Clark, G.A., Reepmeyer, C., Petchey, F., Fernandes, D., Fu, Q., Harney, E., Lipson, M., Mallick, S., Novak, M., Rohland, N., Stewardson, K., Abdullah, S., Cox, M.P., Friedlaender, F.R., Friedlaender, J.S., Kivisild, T., Koki, G., Kusuma, P., Merriwether, D.A., Ricaut, F.-X., Wee, J.T.S., Patterson, N., Krause, J., Pinhasi, R., Reich, D., 2016. Genomic insights into the peopling of the Southwest Pacific. *Nature* 538, 510–518.
- Stojanowski, C.M., Paul, K.S., Seidel, A.C., Duncan, W.N., Guatelli-Steinberg, D., 2018. Heritability and genetic integration of anterior tooth crown variants in the South Carolina Gullah. *Am. J. Phys. Anthropol.* 167, 124–143.
- Valentin, F., Détroit, F., Spriggs, M.J.T., Bedford, S., 2016. Early Lapita skeletons from Vanuatu show Polynesian craniofacial shape: Implications for Remote Oceanic settlement and Lapita origins. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 113, 292–297.
- von Cramon-Taubadel, N., 2009. Congruence of individual cranial bone morphology and neutral molecular affinity patterns in modern humans. *Am. J. Phys. Anthropol.* 140, 205–215.
- Zinger, W., Détroit, F., Valentin, F., Bedford, S., Spriggs, M., Flexner, J., Shing, R., Grimaud-Hervé, D., 2019. Ancient and recent phenotypic variation in Oceania: 3 Millennia of migrations in South Melanesia documented by linear morphometry. *UISPP J.* 2, 51–53.
- Zinger, W., Valentin, F., Flexner, J., Bedford, S., Détroit, F., Grimaud-Hervé, D., 2020. How to explain Polynesian outliers’ heterogeneity?, *Networks and Monumentality in the Pacific*. Archaeopress.
- Zinger, W., Valentin, F., Spriggs, M., Bedford, S., Flexner, J.L., Willie, E., Kuautonga, T., Détroit, F., 2024. “Feeling at home in Vanuatu”: Integration of newcomers from the East during the last millennium. *PLOS ONE* 19, e0290465.

Introduction:

The study of human settlements in the islands of Vanuatu, located in Melanesia within Oceania, relies on two major disciplines in physical anthropology: genetics and morphometrics (Lipson et al., 2020; Valentin et al., 2016). Genetics examines variations in DNA sequences, while morphometrics focuses on the anatomical shapes of cranial structures. Both disciplines help identify heritable biological traits, which serve as valuable biomarkers for establishing relationships between individuals and/or populations

(Cramon-Taubadel, 2014; Reyes-Centeno et al., 2017; Roseman and Weaver, 2007). These markers provide crucial insights into biological affiliations, offering key information to trace human migrations and population interactions (Duggan et al., 2014; Kayser et al., 2008; Matsumura et al., 2019; Pietruszewsky and Douglas, 2016).

Although genetics and morphometrics share the common goal of understanding the origins and evolution of human populations in Oceania, they are often conducted independently. Well-preserved skeletal remains do not always allow for the extraction of biomolecules, just as usable biomolecules do not necessarily come from individuals in good physical condition. When conducted separately, molecular and morphological approaches inevitably exclude a significant number of individuals due to preservation issues, leading to a potentially biased understanding of past population biology (Bedford et al., 2018).

Both molecular and morphometric approaches generally support a three-phase model of human settlement in Vanuatu before European contact (**Figure 1**). The first phase, around 3,000 years ago, corresponds to the initial colonization of

Vanuatu by groups from Southeast Asia associated with the Lapita culture, who exhibited predominantly Asian biological traits (Skoglund et al., 2016; Valentin et al., 2016). The second, Post-Lapita phase, approximately 2,500 years ago, marks the arrival of “Papuan” groups with distinct biological traits linked to late Pleistocene Melanesian populations (Lipson et al., 2018; Posth et al., 2018; Zinger et al., 2019). Finally, the most recent phase (400–150 BP) reflects multiple dispersions from Polynesian islands, identified through biological affinities with these insular populations (Lipson et al., 2020; Zinger et al., 2024). However, this model remains imprecise, as the limited availability of samples leads to an oversimplified view of migration dynamics.

This limitation can be addressed by combining data from molecular and morphometric methods, analyzed on different individuals but within the same chronological and cultural context. Such an approach increases the number of individuals studied and provides a more comprehensive representation of the population, thereby enriching our understanding of its history.

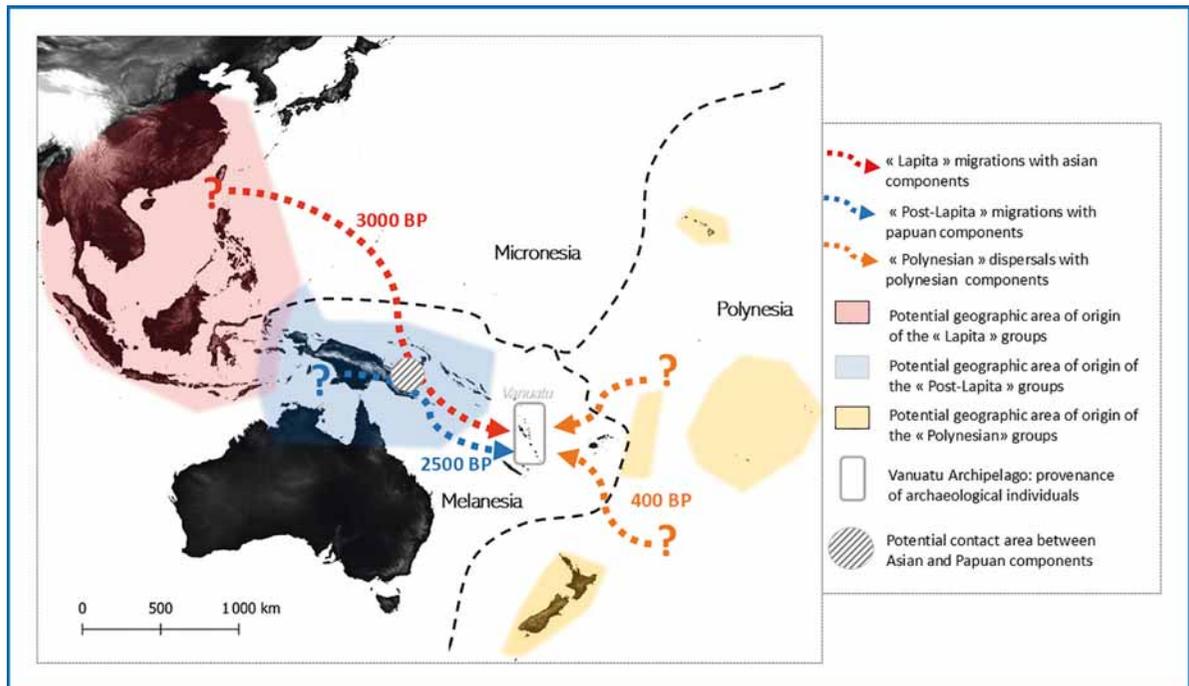


Figure 1: Summary of settlement patterns based on bioanthropological analyses of ancient individuals from Vanuatu and the questions they raise: group origins, migration trajectories, and interaction phenomena.

In this context, this article explores the potential of an interdisciplinary approach combining molecular and morphometric data, structured around two main research axes. The first focuses on human biology and examines the correlations between genomic variations and cranial morphological differences in modern populations from Asia and Oceania. The second falls within the scope of social sciences and contributes to the understanding of ancient population settlements in Oceania. These two research directions are developed in detail, with a presentation of the methods used, the results obtained, and the discussions they generate.

Axis 1: Degree of correlation between cranio-dental morphology and genomics in the Pacific region

Studies combining genotype and phenotype highlight correlations between neutral genetic expressions and the morphological characteristics of certain cranio-dental structures (e.g., the face, cranial base, mandible, and teeth) (Cramon-Taubadel, 2014; Reyes-Centeno et al., 2017). Previous research has primarily focused on modern populations at a global scale, covering a wide range of geographically distant groups that exhibit significant biological diversity (Harvati and Weaver, 2006; Rathmann et al., 2023). While these studies have yielded promising results, regional-scale analyses remain limited and often struggle to establish clear relationships between genotype and phenotype (Herrera et al., 2014; Hubbard et al., 2015; Martínez-Abadías et al., 2009; Ricaut et al., 2010). In particular, the low biological diversity of studied populations may hinder the detection of such correlations. Therefore, inter-population diversity appears to play a key role in influencing the degree of correlation between genetic and morphometric distances, making it a crucial factor in these analyses.

Exploring the relationship between phenotype and genotype at the Pacific scale provides an opportunity to compare global observations through a regional lens. The standard methodological approach involves using correlation tests (i.e., statistical measures of the relationship between two variables) to compare inter-population distances calculated from different datasets (**Figure 2-C and D**) (Rathmann et al., 2017; Rathmann and Reyes-Centeno, 2020). These datasets form “distance matrices” (or

tables comparing differences between populations) based on genomic data (8,567 neutral SNPs extracted from 804 individuals) and morphometric data (47 linear measurements of the cranio-dental complex from 547 individuals) (**Figure 2-B**). Both datasets originate from the same 14 modern populations of Asia and Oceania (**Figure 2-A**). To determine which cranial region exhibits the strongest correlation with genetic distances, multiple matrices can be generated using different cranio-dental structures (e.g., cranial base, face, teeth, mandible, etc.).

As with other studies in this field, these two datasets are not directly matched: the individuals from whom morphometric data were obtained are not the same as those from whom genetic data were extracted. To minimize this bias, I conducted in-depth archival research to verify the geographic origins of the cranio-dental elements. This effort allowed for an update in the location data for 84% of the studied specimens, ensuring a stronger geographic match between genetic and morphometric samples. These findings highlight the critical need for contextualizing anthropological museum collections through interdisciplinary approaches that integrate archival and bioanthropological data.

For populations from Asia and Oceania, positive correlations between genomic and morphometric data were observed (**Figure 2-C**), suggesting that morphological variations reflect genetic variations at a regional scale, despite the biological proximity of the studied populations. However, different degrees of correlation were found across various cranio-dental structures. In descending order, the strongest correlations were observed in polar teeth (i.e., canines, first premolars, and molars), the entire skull (**Figure 2-D**), and the face (**Figure 2-C**). The mandible and teeth, when considered as a whole, exhibited the weakest correlations with genomic data.

These findings contribute to ongoing debates regarding the role and relevance of different cranial regions in reflecting neutral genetic variations. The regions considered most reliable for preserving genetic signals vary among studies. Indeed, the way genetic characteristics influence the structure of cranial regions—whether developmental or functional—remains poorly understood (Cardini and Elton, 2008; Carson, 2006; Cole et al., 2017; Stojanowski et al., 2018).

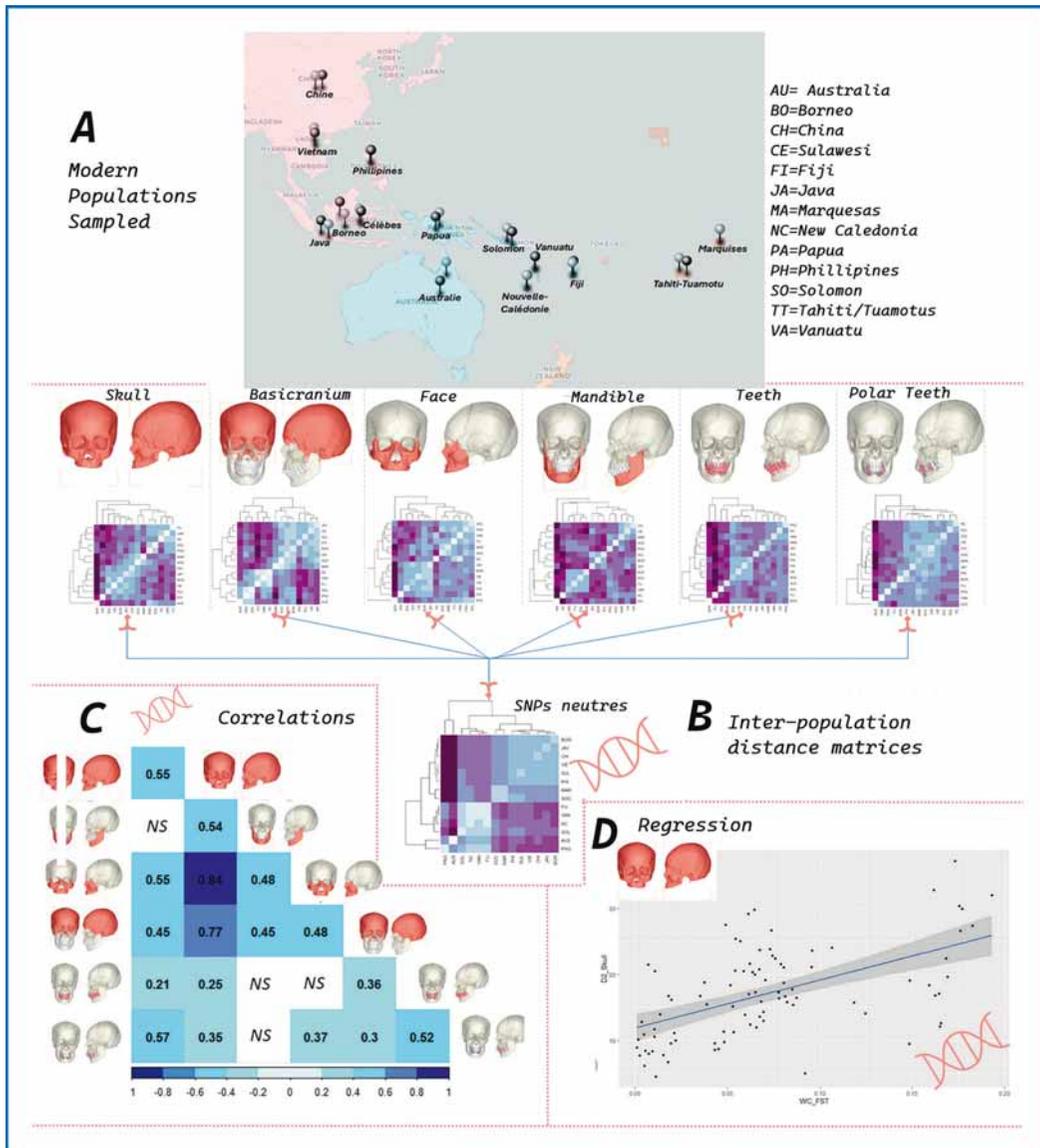


Figure 2: (A): The 14 modern populations studied are represented by two types of data: Morphometric data: 42 measurements taken on the skull and teeth of each individual (547 individuals from the MNHN anthropological collections). Genomic data: DNA sequences containing 8,567 genetic variations (SNPs) for each individual (1,033 genomes sourced from the scientific literature). **(B):** Construction of six population distance matrices based on different cranio-dental measurements. These matrices are then compared to an inter-population genetic distance matrix (calculated using the F_{ST} coefficient) to assess their consistency. **(C):** Graph illustrating the results of a Pearson correlation test. This test compares the distances between populations in two different matrices to determine their coherence. The vertical axis shows the correlation levels between the genetic distance matrix and the various morphometric matrices. A value close to 0 indicates no correlation, while a value close to +1 or -1 suggests a strong relationship between the two datasets. NS (Non-Significant): Indicates that the obtained value is not statistically reliable and should not be considered. **(D):** Example of a correlation between a morphometric distance matrix (based on cranial measurements) and a genetic distance matrix (neutral genomic variations). The coefficient $r=0.55$ indicates a moderate correlation. Each point on the graph represents a comparison between two populations, and the regression line illustrates the overall trend.

Research has shown that the bony labyrinth, cranial base, and neurocranium exhibit stronger correlations with genetic differences than other cranial regions (Harvati and Weaver, 2006; León et al., 2018; von Cramon-Taubadel, 2009). Additionally, studies have highlighted the genetic relevance of dental traits, as their shapes and structures, often well-preserved in archaeological contexts, provide valuable insights into the evolutionary history of primates, both human and non-human (Ackermann and Cheverud, 2004; Cheverud and Buikstra, 1981; Rathmann and Reyes-Centeno, 2020). In contrast, other cranial regions, such as the face and mandible, are more influenced by environmental and lifestyle factors. These areas undergo morphological changes in response to dietary habits and physiological stressors (Cramon-Taubadel, 2011; Sella-Tunis et al., 2018; Siebert and Swindler, 2002). Furthermore, biological factors such as age (ontogeny) and sex (sexual dimorphism) may also affect the shape of these structures.

However, our results at the Pacific scale differ slightly from global population studies. They highlight the importance of often-overlooked anatomical structures, such as polar teeth and the face. Polar teeth, under strict genetic control, exhibit less morphogenetic variability than neighboring teeth (second premolars and molars) due to their functional importance (Greene, 1967; Kieser, 1986; Paul et al., 2023). These teeth play a crucial role in determining the shape and size of posterior teeth along the dental arch. In contrast, the morphology of posterior teeth is more likely to be influenced by epigenetic and socio-environmental factors during growth.

Regarding the face, increasing evidence suggests that facial height has a high degree of heritability (Cole et al., 2017; Martínez-Abadías et al., 2009). While our findings introduce new perspectives, they remain consistent with the existing literature. Functional and environmental adaptations are suggested to play a greater role in mandibular and general dental metrics at both the Pacific and global scales.

The acquired data and results from this introductory analysis validate the methodology used to infer the biological affinities of ancient individuals through morphometric descriptions, demonstrating that genomic variations are indeed correlated with phenotypic variations in

the Pacific region. These findings emphasize the possibility of using specific anatomical structures, such as the face and polar teeth, to reconstruct population affinities of ancient Oceanian individuals. This suggests that a complete craniodental complex is not necessary to obtain a reliable overview of neutral genetic variations, addressing a major limitation in morphometric analyses: the physical preservation of skeletal elements.

Axis 2: The Value of an Interdisciplinary Approach in Accessing the Biological Diversity of Ancient Individuals

Biological distances among modern populations from Asia and Oceania, as observed in our study and previous literature, suggest that human settlement history is the primary factor shaping biological variation in these regions. For instance, distance matrices reveal morphological and genetic similarities between populations from Asia and Polynesia, despite their geographic separation by more than ten thousand kilometers. This pattern has been frequently discussed in the literature, often exemplified by the shared haplogroup B4a1a between Asian and Polynesian populations, which is attributed to common ancestors originating from Southeast Asia, represented by the Lapita groups (Kayser et al., 2006; Melton et al., 1995).

The biological history of Vanuatu appears to be the result of multiple waves of migration over the past 3,000 years, although many aspects of this process remain largely unknown. The current settlement model still contains significant uncertainties due to the limited representativeness of ancient samples and a simplified view of migration, often described as homogeneous waves of individuals sharing a common origin (Posth et al., 2019). This perspective does not fully capture the complexity of migration dynamics, which include varied trajectories, distinct timelines, and fluctuating population sizes (Gregoricka, 2021; Zinger et al., 2020). A key debate revolves around the transition between the Lapita and post-Lapita periods. Some researchers argue for multiple migration waves, characterized by a sudden replacement of Lapita populations by Papuan groups arriving from northern Melanesia (Lipson et al., 2018). Others propose a more gradual biological transition, the scale and mechanisms of which remain uncertain (Posth et al., 2018). The emer-

gence of Papuan genetic components in Vanuatu between 3,000 and 2,500 BP remains particularly enigmatic.

A preliminary interdisciplinary approach allowed us to synthesize the proportions of biological components linked to northern Melanesian groups from Papua New Guinea by integrating both morphological data and ancient DNA analyses (**Figure 3A and B**). The proportions derived from morphometric analysis were obtained using linear discriminant analysis, while those estimated from molecular data were inferred using genetic admixture dating models (qpAdm). These methods quantify the biological affinities of an individual by comparing their data to reference populations. When available, morphometric data from the calvarium, mandible, and teeth, along with ancient DNA data, were recorded for 71 archaeological individuals from Vanuatu.

By comparison, since 2016, most studies on ancient Vanuatu populations have analyzed a maximum of 15 individuals, leading to a highly limited understanding of biological diversity (Lipson et al., 2020, 2018; Posth et al., 2018; Skoglund et al., 2016; Valentin et al., 2016; Zinger et al., 2024, 2019). Different proportions of individuals were included depending on the method applied: combined morphometric and molecular data were available for 17 individuals, molecular data alone for 13 individuals, and morphometric data alone for 41 individuals.

The evolution of Papuan genetic components, reconstructed from our synthesis, appears consistent across different biological datasets (i.e., ancient DNA, calvarium, odontometric data, and mandible metrics). The initial settlement (3,000–2,700 BP) exhibited very low Papuan components, followed by a sharp increase around 2,500 BP—a pattern similar to that described in the literature (Lipson et al., 2018; Posth et al., 2018). Depending on the individuals included and the data observed, the increase in Papuan ancestry suggests a gradual integration rather than a sudden replacement of

the Lapita population by northern Melanesian groups. This gradual shift is particularly evident in mandibular metrics (**Figure 3A and B**).

Notably, two individuals analyzed through their mandibles (Teouma 10D and 29E) show a high proportion of Papuan ancestry from the earliest settlement phases (**Figure 3A**). This finding challenges the assumption of a biologically homogeneous Lapita population exclusively originating from Asia (Bellwood, 2004). However, this result should be interpreted with caution, as our first research axis indicated that the mandible is not the most reliable anatomical marker for reflecting genetic variations. Additionally, there is a lack of comparative data to confirm the Papuan affinities of these individuals, as corresponding molecular or morphometric data remain unavailable or uncollected.

“Migration history is essential as it represents the story of humanity’s movements—marked by exoduses, encounters, discoveries, and adaptations—revealing the deep connections that unite populations across time and continents.”

The evolution of Papuan components over the past 3,000 years, as examined through different bioanthropological approaches, highlights the sensitivity of reconstructed models to the biological diver-

sity of the sampled individuals. In other words, the key factor is not necessarily the number of individuals analyzed but rather the ability to incorporate individuals with diverse biological backgrounds. In this case, the combination of different datasets from distinct biological observations and methods allows access to this diversity.

Interestingly, the model derived from ancient DNA appears more simplistic than those based on cranial and dental morphology (**Figure 3-B**). For example, cranial and dental morphology models suggest the presence of individuals with very low proportions of Papuan components as early as 1300 BP (**Figure 3-A and B**). These individuals may be linked to Polynesian migrations, which are documented by other disciplines from 1100 BP onwards (Feinberg and Scaglione, 2012; Kirch, 1984). However, individuals with low Papuan proportions are absent in the mandibular and ancient DNA models, even though these datasets include individuals from similar

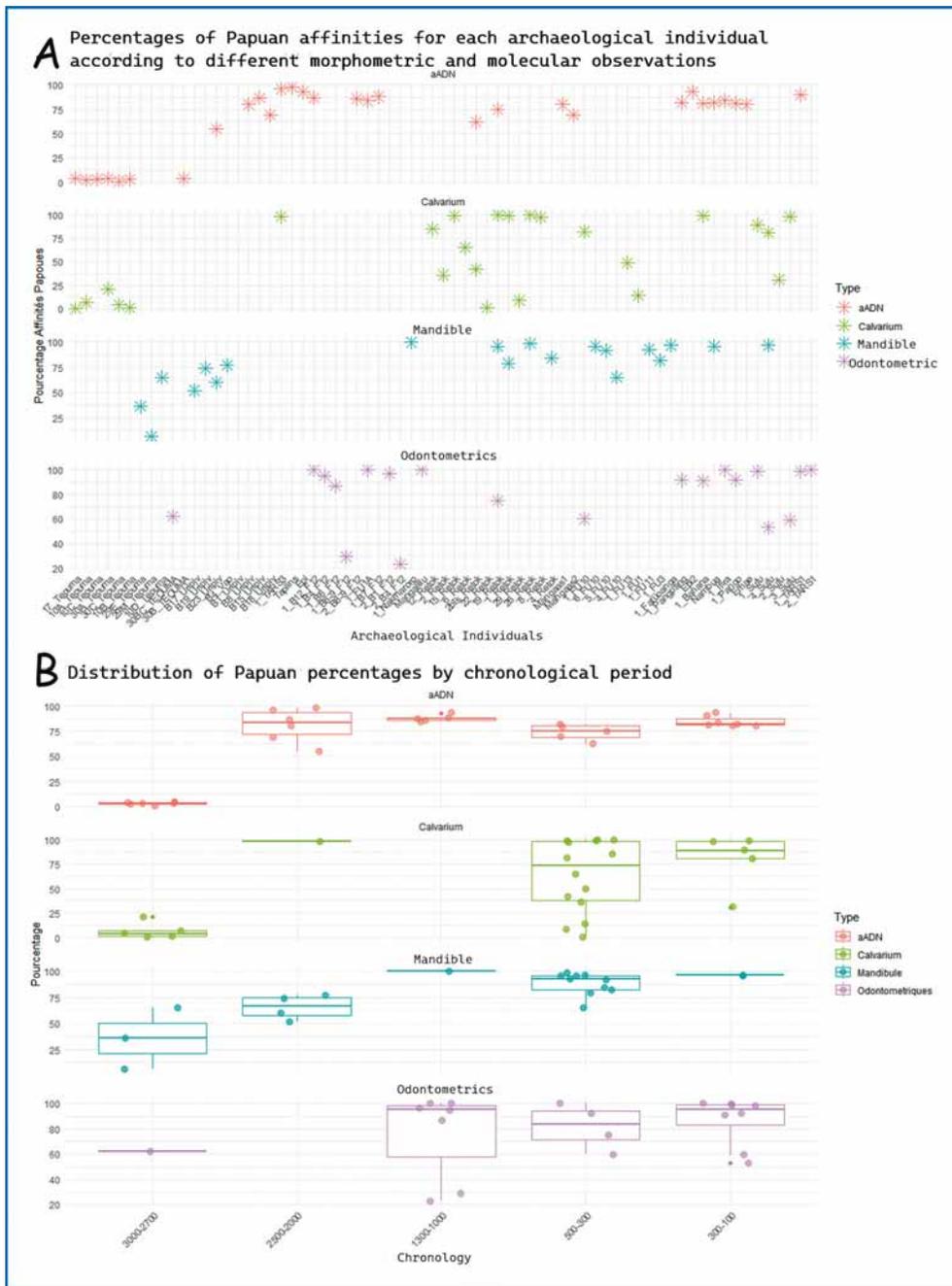


Figure 3: (A): Percentage of biological affinities associated with Northern Melanesian groups, specifically Papua New Guinea, based on different types of data: Ancient DNA (SNPs) (QpAdm); Cranial metrics; Mandibular metrics and Dental metrics (LDA). Each star represents the percentage of Papuan components for an individual archaeological sample (n=71), arranged chronologically from the oldest on the right to the most recent on the left.

(B): Box plot illustrating the distribution of biological affinity percentages linked to Northern Melanesian groups (Papua New Guinea) based on different types of data: Ancient DNA (SNPs); (QpAdm); Cranial metrics; Mandibular metrics and Dental metrics (LDA). Each box represents a chronological period, allowing us to observe the evolution of Papuan components over time.

geographic locations and chronological periods as those analyzed through cranial and dental morphometry. The sample size and the number of individuals analyzed do not seem to significantly affect the observed diversity, as the differences in sample size across data types remain relatively small (n=13, ancient DNA; n=21, mandibles; n=24, crania; n=20, dental metrics).

These findings open new perspectives on migration dynamics in Vanuatu, challenging the idea of a homogeneous Lapita migration. They suggest the possibility of early arrivals involving individuals with Papuan ancestry or mixed backgrounds. The key question is to confirm this presence and explore its nature: were there two distinct mobility waves (Lapita and Papuan), or was the Lapita migration itself heterogeneous, including both Asian and mixed individuals? Furthermore, where did admixture occur, in Papua New Guinea or Vanuatu? Future analysis of unpublished archaeological individuals from Vanuatu, along with an expanded study including populations from other regions of Southeast Asia and the Pacific, will help test different migration trajectories from Southeast Asia to Vanuatu.

Conclusion

Through these various studies, we emphasize the importance of a cross-disciplinary approach integrating multiple types of bioanthropological data to address key questions in biological, human, and social sciences. A deeper reflection on data provenance (archival research), the interactions between different datasets (correlation studies), and their capacity to characterize ancient individuals from Vanuatu (reconstructing population history) allows for a more comprehensive analysis with novel insights spanning multiple research fields. The combined study of the morphometric and genetic diversity of populations from Asia and Oceania confirms that migration history is the primary factor shaping the current biological diversity of Oceania. Cross-analysis of different datasets helps characterize complex phenomena such as admixture and

population replacement. These findings underscore the importance of an integrated approach, combining morphometric data, ancient DNA, and contextual research, to refine our understanding of complex migration trajectories in the Pacific by considering the full biological diversity observed among ancient individuals. Migration history is essential as it represents the story of humanity's movements—marked by exoduses, encounters, discoveries, and adaptations—revealing the deep connections that unite populations across time and continents.

Acknowledgments

I would like to express my sincere gratitude to the Fyssen Foundation for funding my research over the past two years. This postdoctoral fellowship provided me with the invaluable opportunity to join a new research team and grow as an early-career researcher. I warmly thank the members of the Archaeo-Paleo-Genetik group at the University of Tübingen for their hospitality and for the meaningful collaborations I have had the privilege to experience. In particular, I am deeply grateful to C. Posth and L. Arauna for their unwavering support, for taking the time to understand the interdisciplinary approach developed in this study, and for conducting the genetic distance analyses. My sincere appreciation also goes to H. Rathmann, from the DFG Center for Advanced Studies “Words, Bones, Genes, Tools” at the University of Tübingen, whose patience and methodological rigor were instrumental in shaping the analyses. I also extend my gratitude to F. Valentin (UMR TEMPS, CNRS) and the dedicated fieldworkers of the Vanuatu Cultural Center, who have given me the invaluable opportunity to work with ancient individuals from Vanuatu. Additionally, I would like to thank M. Allasonnière (UMR7206, MNHN) for their valuable assistance with R software. Finally, I am profoundly grateful to H. Reyes-Centeno and, once again, H. Rathmann, for their commitment to continuing collaborative projects related to this study.

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.

Achévé d'imprimer en juillet 2025
Sur les presses numériques