Revue de primatologie

12 | 2021
Varia

Un babouin se déplaçant sur un tapis roulant : utilisation des techniques de renforcement positif pour l'étude de la marche bipède chez les primates non-humains

A baboon walking on a treadmill: the use of positive reinforcement techniques to study bipedal walking in non-human primates

François Druelle et Pablo Molina-Vila

Édition électronique
URL : https://journals.openedition.org/primatologie/11939
ISSN : 2077-3757

Éditeur
Société francophone de primatologie

Ce document a été généré automatiquement le 8 avril 2022.

Un babouin se déplaçant sur un tapis roulant : utilisation des techniques de renforcement positif pour l'étude de la marche bipède chez les primates non-humains

A baboon walking on a treadmill: the use of positive reinforcement techniques to study bipedal walking in non-human primates

François Druelle et Pablo Molina-Vila

NOTE DE L'ÉDITEUR

Ce document est une version, traduite en français, de l'article original rédigé en anglais et disponible en ligne. Cette traduction a été faite par le premier auteur.

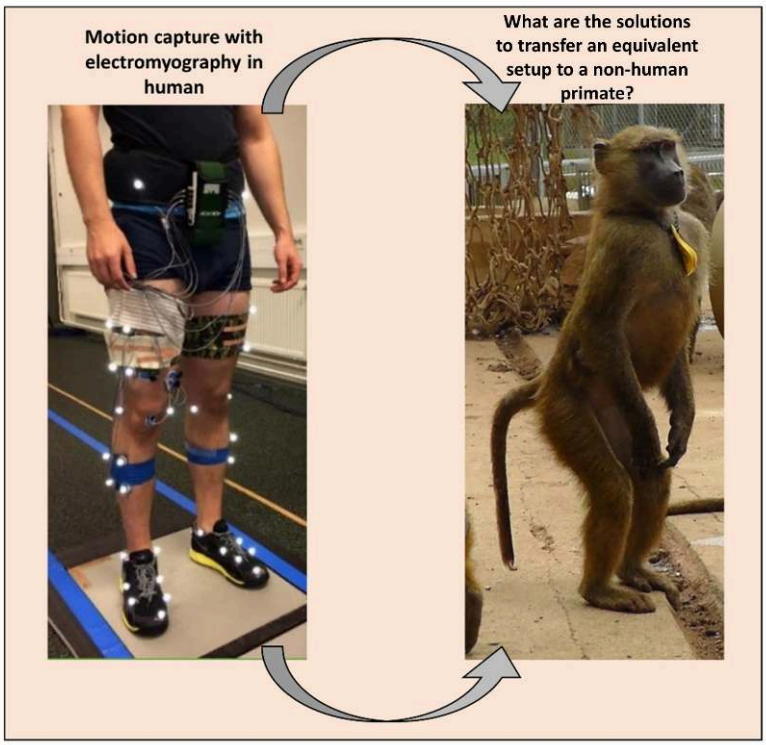
1 Introduction

1 La façon dont les humains marchent et courent en bipédie est unique et cette adaptation représente une étape clé de l'évolution de notre lignée (Alexander, 2004 ; Crompton et al. 2008 ; Pontzer, 2017). Aujourd'hui, la marche et la course bipèdes peuvent être étudiées avec une extrême précision grâce à de nombreux développements technologiques [par exemple : accéléromètres, plaques de force, électrodes pour l'électromyographie (EMG), systèmes d'imagerie opto-électroniques]. En conséquence, la bipédie est bien décrite chez l'homme actuel sur le plan biomécanique, neurologique et physiologique (Kirtley, 2006 ; Winter, 2009) et ces domaines continuent de fournir des résultats fondamentaux particulièrement détaillés (par exemple, Charles et al. 2021 ; Esrafilian et al. 2020 ; Wu et al. 2019). Cependant,

comprendre l'origine de la locomotion bipède habituelle nécessite de travailler sur des modèles comparatifs qui sont liés, phylogénétiquement, à l'homme moderne (voir par exemple, O'Neill et al. 2018). L'étude des primates non humains et de la nature de leur locomotion bipède (occasionnelle) représente une belle opportunité pour mettre en évidence les contraintes liées à ce mode chez des espèces non adaptées à la bipédie. Cependant, étudier la locomotion bipède chez les primates non humains en utilisant la même méthodologie que chez l'être humain représente un grand défi. Amener un primate non humain dans un laboratoire pour le faire marcher sur une plate-forme technique d'analyse biomécanique du mouvement et l'équiper de capteurs et de marqueurs représentent des contraintes importantes, qui sont bien évidemment beaucoup plus complexes que lorsqu'on étudie l'être humain de cette manière (Fig. 1). Par exemple, essayer de faire porter à un primate non humain un ensemble de petits marqueurs réfléchissants positionnés sur un ensemble de repères anatomiques reste extrêmement difficile et il y a toujours un risque élevé que le système, particulièrement coûteux, soit détruit par l'animal.

2 Dans cette note, nous proposons de documenter une démarche expérimentale visant à atteindre les standards de l'étude du mouvement humain chez un primate non humain, le babouin olive, *Papio anubis*, grâce à l'utilisation de techniques de renforcement positif. Nous appliquons ce protocole dans le cadre de nos travaux de recherche en cours, portant sur l'ontogenèse de la locomotion bipède chez les babouins.

Figure 1



Illustrations montrant un individu humain équipé d'un système de capture de mouvement avec EMG pour étudier la mise en charge de l'articulation du genou et un babouin adoptant une posture bipède fléchie. L'illustration de l'individu humain a été extraite de Esrafilian et al. (2020). L'illustration de droite a été prise par FD et montre un babouin élevé en captivité à la station de primatologie du CNRS.

2 Quelques éléments historiques de l'étude de la marche bipède chez les primates non-humains

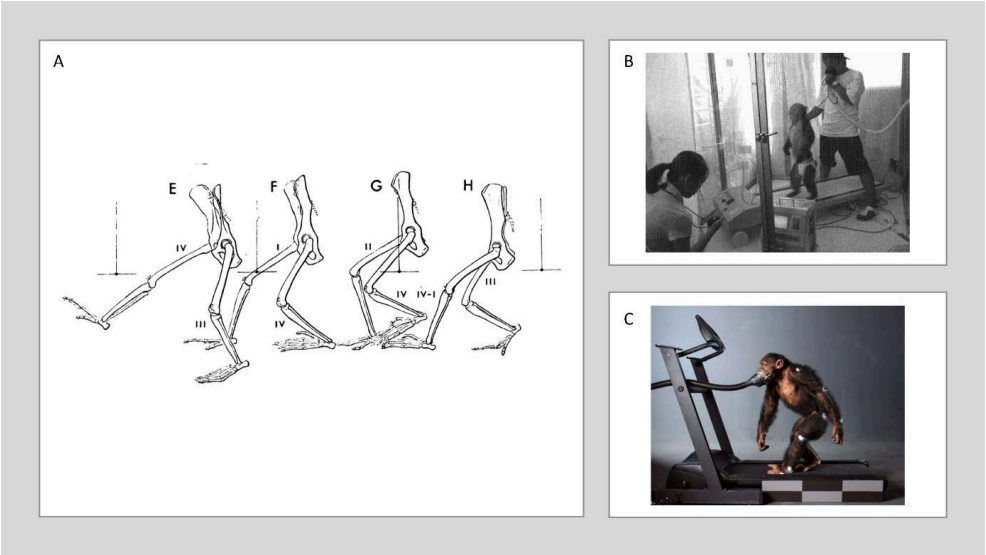
3 L'étude des ressemblances et des différences locomotrices entre les primates humains et non humains est d'un grand intérêt dans le domaine de la paléoanthropologie. Les premières études comparatives et quantitatives de la bipédie humaine *versus* la bipédie d'un primate non humain se trouvent dans les travaux pionniers d'Elftman et Manter (1944 ; 1935). Dans ces études, ils ont utilisé une méthode permettant de quantifier la répartition des pressions sous le pied chez un chimpanzé et un humain marchant en bipédie. Quarante ans plus tard, d'autres travaux expérimentaux ont ouvert de nouvelles voies pour explorer la locomotion bipède des primates non humains, jetant ainsi les bases de l'étude comparative moderne de la marche bipède humaine (par exemple, Ishida et al. 1974 ; Jenkins, 1972 ; Kimura et al. 1979 ; Prost, 1967 ; Stern & Susman, 1981 ; Taylor & Rowntree, 1973 ; Tuttle et al. 1979). Ces études ont permis de mettre en évidence des différences et des similitudes entre la bipédie des primates humains et celle des primates non humains. Par exemple, l'hyperextension de la hanche au moment du décollement du talon et l'extension du genou au début de la phase d'appui sont des caractéristiques typiques de la bipédie érigée humaine qui ne sont pas présentes chez les primates non humains (Ishida et al. 1974). Jenkins (1972) a montré que, chez le chimpanzé, le fémur est en abduction et maintenu dans une position fléchie (comme lors de la marche quadrupède sur les articulations des phalanges des mains) et que le mouvement du bassin est différent de celui des humains car celui-ci s'élève sur le côté de la jambe oscillante (par exemple, Thompson et al. 2021). Il existe également des déplacements médio-latéraux plus importants du centre de masse chez les primates non humains marchant de manière bipède par rapport aux humains. En revanche, Stern et Susman (1981) ont montré que le rôle du muscle *gluteus medius* est le même chez l'homme actuel et chez les grands singes marchant en bipédie. Son rôle est d'équilibrer le mouvement latéral du tronc au niveau de la hanche lors de la locomotion bipède. De plus, Ishida et al. (1974) ont montré que les humains et les chimpanzés présentent une extension de l'articulation du genou, une activité importante du muscle gastrocnémien et un pic élevé de la force de réaction verticale au sol pendant la deuxième période de la phase d'appui.

4 Depuis, divers protocoles ont été développés et ont ouvert de nouvelles perspectives sur notre compréhension de l'évolution locomotrice humaine (par exemple, Aerts et al. 2000 ; Berillon et al. 2010 ; D'Août et al. 2004 ; Hirasaki et al. 2004 ; Hirasaki et al. 2006 ; Nakatsukasa et al. 2006 ; O'Neill et al. 2018 ; Ogihara et al. 2007 ; Pontzer et al. 2014 ; Sockol et al. 2007 ; Thompson et al. 2021 ; Vereecke et al. 2006). Dans la littérature, deux approches principales peuvent être trouvées, les approches observationnelles et expérimentales. L'approche observationnelle concerne les études dans lesquelles les variables ne sont pas contrôlées. Le comportement de l'animal est enregistré où et quand il se produit et présente donc des limites inhérentes. L'approche expérimentale vise à contrôler des variables indépendantes importantes qui peuvent potentiellement influencer la variable dépendante étudiée (par exemple, la cinématique bipède, la cinétique, l'EMG) afin que les chercheurs puissent directement évaluer les causes et les effets (voir la figure 2 pour des exemples). L'approche expérimentale ouvre ainsi de nouvelles perspectives et elle peut fournir des informations importantes sur des aspects clés qui restent difficiles à étudier dans des conditions non contrôlées. Par

exemple, la diversité des postures du pied lors de la marche bipède reste peu documentée chez les primates non humains (mais voir Berillon et al. 2010 ; Holowka et al. 2017 ; Vereecke et al. 2003 ; Vereecke et al. 2005 ; Vereecke & Aerts 2008), ainsi que la façon dont ces postures sont affectées par la variation du substrat. Les mouvements du bassin, du bas du dos, des membres antérieurs, y compris le balancement et l'utilisation des bras, restent mal documentés lors de la marche bipède des primates non humains. Des études expérimentales récentes ont commencé à explorer les mouvements du tronc lors de la marche bipède et elles ont révélé plus de flexibilité que celle à laquelle on aurait pu s'attendre (Kinoshita et al. 2021 ; O'Neill et al. 2018 ; Thompson et al. 2015 ; Thompson et al. 2018). L'étude des transitions, depuis autre mode locomoteur vers la marche bipède, est également un domaine de recherche où les données expérimentales manquent (mais voir Mori et al. 2006 ; Nakajima et al. 2001). Étudier la biomécanique de la bipédie avec une approche expérimentale chez les primates non humains peut permettre d'explorer avec précision ces aspects et donc nous aider à mieux comprendre l'évolution du mode locomoteur bipède chez les primates en général, et particulièrement chez les hominines.

5 Néanmoins, par rapport aux protocoles biomécaniques expérimentaux appliqués pour l'étude de la locomotion humaine, mener une expérimentation sur la locomotion des primates non humains représente un défi de taille car cela nécessite de mettre l'animal en contact étroit avec les chercheurs et avec des équipements de mesure souvent fragiles et coûteux. Dans ce contexte, l'utilisation de techniques de renforcement positif, dans le cadre de la procédure d'étude expérimentale, peut permettre de mener des protocoles de recherche uniques. Travailler avec un animal coopératif peut permettre de se rapprocher des normes des études portant sur l'homme actuel, permettant ainsi des comparaisons directes des données recueillies entre l'être humain et le primate non humain. Ces techniques assurent également un niveau optimal de la composante "Raffinement" de la règle des "3Rs" (Russell & Burch, 1959).

Figure 2



Les trois illustrations ont été extraites d'articles scientifiques publiés précédemment. (A) Postures du squelette d'un chimpanzé marchant de manière bipède. Celles-ci ont été obtenues grâce à la cinéradiographie et proviennent de la figure 1 de l'article de Jenkins (1972). (B) Macaque japonais avec son entraîneur dans une chambre expérimentale. L'illustration provient de la figure 2 de l'article de Nakatsukasa et al. (2004). (C) Chimpanzé marchant de manière bipède sur un tapis roulant dans le cadre des recherches de l'anthropologue de l'UC Davis Michael Sockol (voir Sockol et al. 2007) ©Cary Wolinsky.

3 Utilisation des techniques de renforcement positif pour l'étude de la marche bipède chez les babouins

6 La performance du mouvement est fortement influencée par plusieurs variables, telles que la vitesse de progression et la direction du mouvement (par exemple, Alexander, 1976 ; Alexander & Jayes, 1983). Il est possible d'appliquer un contrôle, *a posteriori*, de ces variables, mais cela réduit la quantité de données disponibles pour les analyses et l'effort d'échantillonnage doit être énormément augmenté pour compiler suffisamment de données exploitables. Sur la base de notre expérience à la fois avec les approches expérimentales et observationnelles pour l'étude du babouin olive (par exemple, Berillon et al. 2010 ; Anvari et al. 2014 ; Druelle et al. 2017), notre équipe a eu pour objectif de mettre en place un protocole sur cette espèce rendant possible le contrôle, *a priori*, de ces variables et d'optimiser la répétabilité. Au cours de la dernière décennie, notre équipe a mis en place différents protocoles d'entraînement basés sur le renforcement positif dans le cadre de l'étude de la locomotion chez le babouin, y compris l'étude de la marche bipède. Le renforcement positif se produit lorsqu'un événement souhaitable, ou un stimulus, est présenté suite à un comportement. Ainsi, la probabilité que ce comportement se reproduise dans des conditions similaires augmente. Notre objectif était ainsi d'acclimater les babouins à marcher en bipédie dans un environnement expérimental tout en étant instrumentés, comprenant des électrodes de surface pour l'étude de l'activité musculaire et un tapis roulant. L'utilisation d'un tel appareil nous permet notamment de contrôler à la fois la vitesse et la direction du mouvement, et en même temps de collecter de grands ensembles de données en termes de cycles de marche, optimisant ainsi la répétabilité.

7 Nous présentons ici le protocole principal que nous avons développé et mis en œuvre à la Station de primatologie du CNRS (UAR 846) pour étudier la locomotion bipède et quadrupède chez le babouin olive, *Papio anubis.* Ce protocole permet d'atteindre la norme des protocoles expérimentaux appliqués chez l'être humain (voir par exemple, Berillon et al. 2013 ; Druelle et al. 2021). Notre objectif est de documenter la façon dont nous avons entraîné les animaux à l'aide de techniques de renforcement positif, ainsi que la quantité d'entraînement nécessaire pour que les babouins (et potentiellement valide pour d'autres modèles de primates non humains) marchent de manière bipède et quadrupède sur un tapis roulant. Enfin, nous soulignons les possibilités ouvertes par une telle approche pour l'étude de la bipédie chez les primates non humains en général. Ici il est nécessaire de noter que selon les règles éthiques internationales en vigueur, le présent protocole incluant l'anesthésie des animaux ne peut pas être mis en œuvre chez les grands singes (voir la directive 2010/63/UE du Parlement Européen et du Conseil du 22 septembre 2010 relative à la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques ; https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/HTML/?uri=CELEX:32010L0063). La procédure décrite ici sur des babouins a été évaluée par un comité d'éthique sur l'expérimentation animale et approuvée par le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique (Projet 68-19112012, CEEA-14 Marseille, et Projet APAFIS#16621-2018090509386918 v2, comité d'éthique n°071).

8 Différentes techniques d'apprentissage, y compris en renforcement positif, ont été utilisées ici pour entraîner les animaux à coopérer lors des expérimentations. Le paradigme d'apprentissage par renforcement positif, c'est-à-dire récompenser l'animal lorsqu'il exécute le comportement souhaité, et la désensibilisation systématique ont été les principales techniques utilisées ici (Prescott & Buchanan-Smith, 2016 ; Schapiro et al. 2003). Aucune coercition n'a été utilisée et les erreurs ont été ignorées et non punies. L'animal pouvait toujours choisir s'il acceptait, ou non, de participer au programme d'entraînement (pour une revue de toutes ces techniques, voir Pryor, 2019). En conséquence, nous avons travaillé avec la coopération volontaire des animaux, assurant ainsi le plus haut niveau de la composante "Raffinement" de la règle des "3Rs" (Russell & Burch, 1959).

3.1 Sélection des animaux

9 La sélection des animaux pour les expérimentations a été faite à l'aide d'un "test d'audace" très simple. Les entraineurs ont offert des friandises à la main à plusieurs individus naïfs vivant au sein de leur groupe social. Les deux premières femelles qui ont pris les récompenses alimentaires dans la main des expérimentateurs ont été sélectionnées comme animaux d'étude. Une tendance naturelle à interagir avec des humains, ainsi que la sélection d'animaux curieux et gourmands, représentent les meilleures options pour initier la procédure d'entrainement. Les quatre babouins olive inclus dans l'étude (2 en 2013 et 2 en 2019) sont hébergés à la Station de Primatologie du CNRS (Rousset-sur-Arc, France). Ils ont passé leur première année de vie avec leur mère et au sein de leur groupe social. Il n'y a pas eu de contact direct avec l'être humain durant cette période. Une fois les animaux sevrés et sélectionnés, ils ont été retirés de leur groupe social et regroupés dans une grande cage intérieure.

3.2 La récompense alimentaire

10 Plusieurs récompenses alimentaires ont été utilisées lors des séances d'entraînement. Il s'agissait de fruits frais, de pâtes séchées et de fruits secs. S'ils étaient disponibles, les fruits frais (représentant une récompense plus saine) étaient toujours préférés et l'utilisation d'aliments sucrés était évité au maximum. Les aliments étaient coupés en petits morceaux pour conserver à la fois le niveau de motivation des animaux et éviter une satiété rapide. Nous avons rapidement remarqué que chaque individu avait ses propres préférences en matière de friandises. Comme la valeur des friandises augmente avec la rareté, nous avons ajusté autant que possible les différents types de récompenses pour garder les animaux motivés. Pour faciliter le processus d'apprentissage, nous avons utilisé un clicker permettant de créer un "pont" entre la commande vocale et le comportement attendu, et comme renforçateur secondaire (Feng et al. 2016).

3.3 Durée des sessions d'entraînement

11 La durée des séances d'entrainement variait de 15 à 30 minutes par individu et par jour. Les animaux ont été entrainés du lundi au vendredi. La fin d'une séance était déterminée par la motivation de l'animal, c'est-à-dire une diminution des performances de l'animal, ou la baisse d'intérêt pour les tâches entrainées et la récompense alimentaire. Si un animal montrait un comportement agressif envers un congénère, les soigneurs animaliers ou l'entraineur, la séance d'entrainement était immédiatement terminée.

3.4 La procédure dite de "shaping"

12 Le processus d'entrainement des animaux a été organisé étape par étape. Le processus consistant à renforcer successivement et progressivement des approximations d'un comportement souhaité est appelé "shaping". Avant le début du processus de "shaping", le comportement attendu, c'est-à-dire marcher, à la demande, de manière quadrupède et bipède sur un tapis roulant dans une configuration expérimentale spécifique, a été divisé en différentes phases de complexité croissante. Par exemple, l'entrée dans le dispositif expérimental nécessitait le transfert des animaux de leur enclos vers la salle d'expérimentation. Pour ce faire, nous avons d'abord entrainé les animaux à présenter leur cou et leur collier (1), ensuite à accepter une laisse (2) et enfin à marcher côte à côte avec l'entraineur (3).

13 Au cours des premières étapes du processus de "shaping", nous avons renforcé toute réponse ou comportement proche du comportement souhaité (par exemple, présenter le cou à la laisse). Une fois ce comportement correctement appris, nous avons cessé de le renforcer et nous avons commencé à renforcer la réponse à proximité du prochain comportement souhaité (par exemple, rester immobile lorsque la laisse est attachée).

14 Ci-dessous, nous présentons les principales étapes du processus de "shaping" :

1. Désensibilisation systématique à l'entraineur - Cette désensibilisation, ou contre-conditionnement (Schapiro et al. 2003), consiste en une exposition progressive à un stimulus aversif (c'est-à-dire la présence proche de l'entraineur) couplé à un renforçateur primaire (c'est-à-dire des friandises). Le but de cette technique est de réduire l'anxiété, le stress et

l'évitement en exposant progressivement l'individu à la source de son inconfort d'une manière planifiée. Il favorise l'accoutumance à la proximité de l'entraineur et génère une grande quantité d'interactions positives. Cette première période d'entraînement s'est déroulée dans une cage intérieure, permettant ainsi à l'entraineur de venir à l'intérieur, en grande proximité avec les animaux.

2. "Charger le clicker" - Les individus ont été entraînés à associer le son du clicker à une récompense alimentaire, c'est-à-dire que l'entraineur cliquait puis récompensait systématiquement l'animal. Une fois que les animaux ont appris cette contingence, le clicker peut alors être utilisé comme un "pont" et comme un renforçateur secondaire pour pointer précisément le comportement à renforcer (Feng et al. 2016 ; Williams et al. 2004).
3. Entraînement de certains comportements de base - Nous avons entraîné les animaux à donner les mains et les pieds à la demande. L'enseignement de ces quatre comportements de base, très simples, a plusieurs objectifs. Premièrement, ces interactions nous permettent de construire une relation de "confiance" avec les animaux. Cela permet d'approfondir le processus de désensibilisation et d'accélérer le processus de "shaping". Deuxièmement, il facilite la bonne compréhension du processus de contingence "commande-comportement-clic-récompense", facilitant ainsi l'apprentissage des comportements futurs.
4. Entraînement à l'immobilité - Nous avons entraîné les animaux à rester immobiles et à attendre l'ordre du dresseur avant de se comporter. Nous enseignons cela en ignorant les réponses comportementales qui ne sont pas précédées d'un ordre.
5. Présentation du collier - Nous avons entraîné les babouins à présenter leur cou et leur collier dans le but de faciliter la pose de la laisse.
6. Désensibilisation systématique au mousqueton et à la laisse – Dans un premier temps, les animaux ont été désensibilisés à l'action d'attacher un mousqueton sur leur collier. Dans un second temps, les animaux ont été désensibilisés à la pose du mousqueton lié à une laisse.
7. Entraînement à sortir de l'enclos - Une fois les animaux entraînés à être tenus en laisse, nous leur avons proposé de sortir de leur enclos. Ce processus a été réalisé étape par étape en attirant les animaux hors de leur cage. Au cours de ce processus de désensibilisation, les animaux pouvaient rentrer dans leur enclos quand ils le souhaitaient.
8. Entraînement à marcher près de l'entraineur - Lorsque l'animal s'est senti à l'aise à l'extérieur de la cage, l'entraineur a commencé à marcher près de l'animal jusqu'à ce qu'il soit capable de "synchroniser" sa marche avec la vitesse de marche de l'entraineur.
9. Entraînement à la marche bipède - Nous n'avons pas systématiquement entraîné les animaux à la marche bipède, mais plutôt à se tenir debout sur les deux membres postérieurs afin d'atteindre la friandise. Lorsque les animaux adoptaient cette posture, nous gardions la friandise hors de leur portée afin de faciliter l'exécution de deux ou trois cycles de marche complets.
10. Désensibilisation à la configuration expérimentale - La dernière phase d'entrainement était la désensibilisation des animaux à la configuration expérimentale, c'est-à-dire l'enceinte où les expérimentations seraient menées. Les animaux ont été emmenés plusieurs fois, en laisse, dans ce nouvel enclos où était placé le tapis roulant. Dans cet environnement, ils pouvaient être lâchés et nourris sur le tapis roulant en mouvement.
11. Entraînement pour continuer à marcher – Lorsque les animaux ont accepté l'interaction avec l'entraineur tout en marchant en quadrupédie sur le tapis roulant, il était alors assez facile de faire prendre la friandise aux animaux dans une posture bipède. Notre objectif final était de maximiser le nombre de cycles de marche bipède entre la phase de transition quadrupède-bipède et la récupération de la friandise. Nous avons introduit l'ordre de se lever et nous avons systématiquement augmenté le délai entre le "clic" et l'obtention de la friandise. L'action de marcher bipédie sur le tapis roulant fonctionnant à différentes vitesses a été réalisée en quelques séances (<20) après avoir été mis en contact avec l'appareil.

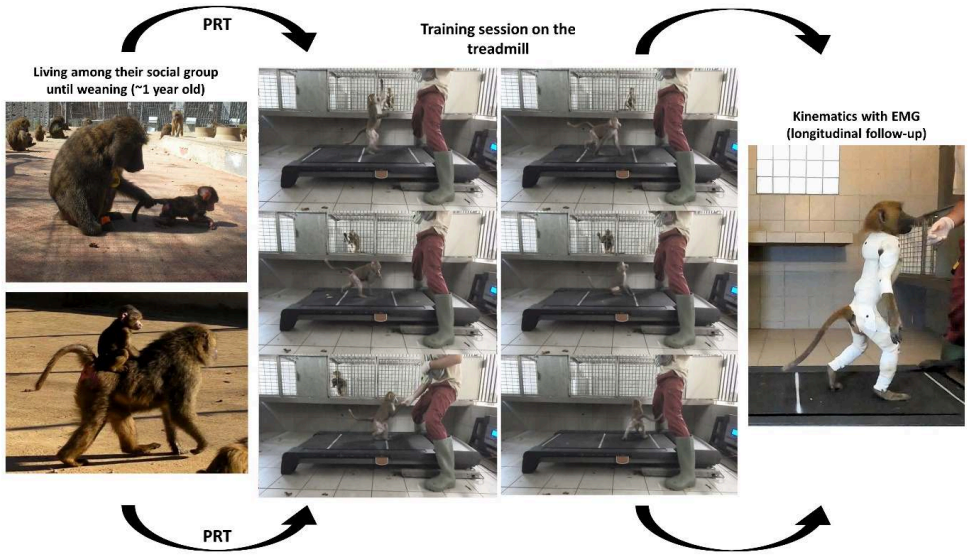
TABLE 1

Timetable	Environment of the animals	Procedure
04/2018-03/2019	Large enclosure	Socially housed (no direct contact with humans)
03/2019	Large enclosure	"*Boldness test*" to select individuals
01/04/2019	Indoor cage	Selected individuals are socialized
17/04/2019	Indoor cage	First training session (start of the shaping procedure): Systematic desensitization, parking training, training foundation behaviours, etc. *68 training sessions*
10/07/2019	Large indoor/outdoor enclosure	Individuals are moved to a larger enclosure
12/07/2019	Large indoor/outdoor enclosure	First training session with the treadmill
22/07/2019	Large indoor/outdoor enclosure	Id1 walks on the treadmill at the 4th training session
02/08/2019	Large indoor/outdoor enclosure	Id2 walks on the treadmill at the 12th training session
		57 training sessions (reinforcing the shaping procedure and the treadmill training)
23/09/2019		End of the training after a total of 125 sessions

Calendrier de la procédure d'entrainement des deux individus entrainés en 2019 à l'aide de la technique de renforcement positif

15 Le protocole présenté ci-dessus a été appliqué à deux individus femelles en 2013 (entrainées par PMV) et deux autres individus femelles en 2019 (entrainées par FD). Le tableau 1 et la figure 3 montrent le calendrier et l'organisation de cette procédure d'entrainement, depuis la naissance des animaux aux premières expérimentations. En ce qui concerne les deux babouins entrainés en 2019, un individu a fait ses premiers pas bipèdes lors de la 2ème séance au contact du tapis roulant, et la première séquence de marche bipède est survenue lors de la 4ème séance. Nous avons estimé à 75 minutes le temps passé par cet individu à marcher sur le tapis roulant avant les expérimentations (15 séances de 5 minutes en moyenne). Le deuxième individu a eu besoin de 12 séances pour accepter de marcher sur le tapis roulant. Nous avons estimé à 40 minutes le temps passé sur le tapis roulant pour cet individu avant le début des expérimentations. Au total, après 23 semaines d'entraînement, dont 125 séances (pour les deux individus), les babouins ont été correctement entraînés, et les expériences ont pu commencer. La première session de collecte de données a eu lieu le 24 octobre 2019 et a permis de collecter de données de cinématique 3D de la marche bipède. La deuxième session de collecte de données a eu lieu les 28 et 29 novembre 2019 et a permis de collecter des données sur l'activité musculaire lors de la marche bipède et quadrupède à l'aide d'électrodes de surface. Aucun entrainement spécifique n'a été réalisé pour l'instrumentation des animaux. Avant les expériences EMG, les individus sont anesthésiés pour nous permettre de raser, nettoyer et dégraisser localement la peau et d'assurer un placement précis des électrodes (voir Druelle et al. 2021). Pour résumé, des données de cinématique 3D et des données EMG des muscles des membres postérieurs et du dos ont été recueillies chez ces jeunes babouins olive, tout en contrôlant la direction et la vitesse des animaux à l'aide d'un tapis roulant.

Figure 3



Vue générale de la procédure d'entraînement utilisant les Techniques de Renforcement Positif (PRT), de la naissance aux premiers travaux expérimentaux (cinématique et EMG) sur la marche bipède du babouin. Les illustrations à gauche montrent le contexte de vie des babouins (pendant leur première année) au sein dans leur groupe social à la station de primatologie du CNRS. Les illustrations au centre sont des exemples de la variabilité des postures adoptées par une jeune femelle babouin olive, Ophélie (Id1), lorsqu'elle se déplace sur le tapis roulant lors d'une séance d'entraînement d'environ 5 minutes. La photo de droite montre un babouin équipé d'électrodes de surface, Ornella (Id2), marchant en bipédie sur le tapis roulant lors d'une séance de collecte de données.

4 Conclusion et perspectives

16 Dans cette note, nous avons montré que quelques minutes, réparties sur un nombre relativement faible de séances d'entraînement, sont nécessaires pour qu'un primate non humain pronograde (le babouin olive) accepte de marcher en bipédie sur un tapis roulant fonctionnant à différentes vitesses. Le tapis roulant est un appareil pertinent afin de collecter des données biomécaniques précises et reproductibles de la locomotion des primates. Alors que Tuttle et al. (1979) notaient déjà en 1979 que les méthodes d'enregistrement et d'analyse des données en expérimentation animale diffèrent selon les études et peuvent gêner l'interprétation des résultats qui sont directement liés aux aspects fonctionnels, cette observation semble encore vraie aujourd'hui. Mener des études expérimentales dans lesquelles l'entrainement est utilisé et documenté peut déjà apporter des éléments précieux lors des futures études sur la locomotion des primates. La nature unique des données recueillies dans ces configurations expérimentales et leur précision les rendent très pertinentes et précieuses pour notre compréhension de la locomotion bipède chez les primates non humains et peuvent nous aider à atteindre les normes de l'étude du mouvement humain. Sur la base de ces données biomécaniques et du matériel fossile, de nouvelles approches de modélisation peuvent désormais proposer des simulations d'espèces éteintes (par exemple, DeSilva et al. 2013 ; Nicolas et al. 2007). Aller plus loin dans notre compréhension du comportement bipède chez nos plus proches cousins nécessite de collecter des données cinématiques précises en 3D (Demes, 2011 ; Kinoshita et al. 2021 ; O'Neill et al. 2018 ; Thompson et al. 2021 ; Vereecke et al. 2006) et de tester comment la marche bipède est susceptible d'être affectée par la vitesse de progression et les

variations du substrat. Dans ce contexte, des procédures de raffinement appropriées telles que celle présentée ici peuvent considérablement faciliter le travail avec les animaux (voir également d'autres exemples ; Foster et al. 2014).

17 Par ailleurs, les méthodes de renforcement positif peuvent permettre de mener des études électromyographiques. Celles-ci peuvent également fournir des informations importantes sur la locomotion des primates, en offrant des perspectives uniques de notre compréhension de l'évolution bipède humaine (Higurashi et al. 2019 ; Stern & Susman, 1981). Cependant, la mise en place de telles expérimentations est extrêmement difficile en raison des contraintes liées à la législation (liée aux pays), au matériel technique et au comportement des animaux (par exemple, la gestion du stress). Par exemple, des procédures chirurgicales/d'insertion sont couramment nécessaires pour insérer les électrodes dans les muscles ciblés (par exemple, Boyer et al. 2007 ; Courtine et al. 2005 ; Higurashi et al. 2019 ; Stern & Susman, 1981). Cette procédure invasive pourrait être une source de problèmes vétérinaires, perturber les habitudes de marche normales et entraîner des problèmes de réplicabilité inhérents. En ce qui concerne les électrodes de surface, une faible répétabilité intra-opérateur et inter-opérateur ont été soulignées chez l'être humain pour la collecte de signaux EMG de haute qualité pour l'analyse de la marche (voir Agostini et al. 2020, pour une revue). En conséquence, ce domaine souffre certainement d'une grande diversité d'approches méthodologiques et de conditions expérimentales variées, qui rendent les données hétérogènes et difficilement comparables quantitativement. Comme également souligné chez l'être humain (Agostini et al. 2020), il y a un manque évident de données normalisées en ce qui concerne le schéma général d'activité musculaire lors de la marche chez les primates non humains. Par exemple, l'activation musculaire est évidemment modulée par la vitesse de la locomotion (Courtine et al. 2005), or cette information fait régulièrement défaut dans la littérature impliquant des primates et leur activité musculaire, et plus généralement au sein des études biomécaniques. L'utilisation d'individus entrainés pour marcher à vitesse constante à l'aide d'un dispositif de tapis roulant résout clairement ce problème.

18 En conclusion, les primates non humains sont de plus en plus étudiés dans leur milieu naturel, ainsi qu'en captivité, à des fins diverses dans les domaines de la (paléo)anthropologie, des neurosciences, de l'éthologie, de la psychologie, de la biologie évolutive, etc. Ici, nous nous sommes concentrés sur l'étude de la locomotion, et plus spécifiquement sur l'étude expérimentale de la locomotion bipède dans le contexte de la biologie évolutive et de la paléoanthropologie. Il ne fait aucun doute que l'étude du comportement bipède chez les primates non humains peut nous aider à mieux comprendre la transition évolutive vers la bipédie habituelle chez les hominines. Néanmoins, une compréhension complète de l'acquisition d'une démarche bipède habituelle nécessite l'étude de la marche bipède sur un large éventail de primates non humains à des niveaux variés. À notre avis, les études incluant des animaux coopératifs qui peuvent se déplacer librement et accepter de porter du matériel spécifique représentent l'un des outils expérimentaux les plus précieux pour combler le manque de connaissances au cours des prochaines décennies.

Remerciements

19 Nous sommes très reconnaissants à Romain Lacoste, le précédent directeur de la Station de Primatologie du CNRS, et à Gilles Berillon, Investigateur Principal du projet (UMR 7194 CNRS-MNHN-UPVD) et co-responsable de la plateforme technique "Motion Analysis of Primates", qui ont tous les deux initié ces expérimentations à la station de primatologie en 2012. Nous sommes très reconnaissants à Christophe Arnoult, l'actuel directeur de la Station de Primatologie du CNRS, pour son soutien. Nous remercions également Brigitte Rimbaud pour sa participation au protocole d'entrainement mené sur les deux femelles babouins entrainées en 2013. Nous remercions Martin Pickford qui a relu la version originale en anglais du manuscrit et Brigitte Senut qui a soigneusement vérifié la dernière version du manuscrit. Nous remercions Evie Vereecke pour ses commentaires constructifs sur une version précédente du manuscrit et nous sommes reconnaissants à un relecteur anonyme pour ses commentaires détaillés. Ce projet a été successivement financé par le Réseau Pluridisciplinaire International du CNRS n°GDRI0870 "Bipedal Equilibrium" et par le projet ANR HoBiS (Hominine BipedalismS) n°ANR-18-CE27-0010-01 (G. Berillon Dir.).

Conflit d'interêt

20 Les auteurs déclarent qu'ils n'ont pas de conflit d'intérêt.

BIBLIOGRAPHIE

Aerts P, Van Damme R, Van Elsacker L, Duchene V. 2000. Spatio-temporal gait characteristics of the hind-limb cycles during voluntary bipedal and quadrupedal walking in bonobos (*Pan paniscus*). American journal of physical anthropology 111: 503-517.

Alexander RM. 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. Nature 261(5556): 129-130.

Alexander RM. 2004. Bipedal animals, and their differences from humans. Journal of Anatomy 204(5): 321-330.

Alexander RM, Jayes AS. 1983. A dynamic similarity hypothesis for the gaits of quadrupedal mammals. Journal of Zoology 201(1): 135-152.

Anvari Z, Berillon G, Asgari Khaneghah A, Grimaud-Herve D, Moulin V, Nicolas G. 2014. Kinematics and spatiotemporal parameters of infant-carrying in olive baboons. American Journal of Physical Anthropology 155(3): 392-404.

Agostini V, Ghislieri M, Rosati S, Balestra G, Knaflitz M. 2020. Surface Electromyography Applied to Gait Analysis: How to Improve Its Impact in Clinics? Frontiers in Neurology 11: 994.

Berillon G, Daver G, D'Août K, et al. 2010. Bipedal versus Quadrupedal Hind Limb and Foot Kinematics in a Captive Sample of *Papio anubis*: Setup and Preliminary Results. International Journal of Primatology 31(2): 159-180.

Berillon G, Molina-Vila P, Lacoste R, et al. 2013. Biomechanics and Control of Walking in Olive Baboons (*Papio anubis*): New Perspectives from Trained and Instrumented Animals. Folia Primatologica 84: 249.

Boyer DM, Patel BA, Larson SG, Stern Jr JT. 2007. Telemetered electromyography of peroneus longus in *Varecia variegata* and *Eulemur rubriventer*: implications for the functional significance of a large peroneal process. Journal of Human Evolution 53(2): 119-134.

Charles JP, Grant B, D'Août K, Bates KT. 2021. Foot anatomy, walking energetics, and the evolution of human bipedalism. Journal of Human Evolution 156: 103014.

Courtine G, Roy RR, Hodgson J, et al. 2005. Kinematic and EMG determinants in quadrupedal locomotion of a non-human primate (Rhesus). Journal of Neurophysiology 93(6): 3127-3145.

Crompton R, Vereecke E, Thorpe S. 2008. Locomotion and posture from the common hominoid ancestor to fully modern hominins, with special reference to the last common panin/hominin ancestor. Journal of Anatomy 212(4): 501-543.

D'Août K, Vereecke E, Schoonaert K, De Clercq D, Van Elsacker L, Aerts P. 2004. Locomotion in bonobos (*Pan paniscus*): differences and similarities between bipedal and quadrupedal terrestrial walking, and a comparison with other locomotor modes. Journal of Anatomy 204(5): 353-361.

Demes B. 2011. Three-dimensional kinematics of capuchin monkey bipedalism. American Journal of Physical Anthropology 145(1): 147-155.

DeSilva JM, Holt KG, Churchill SE, Carlson KJ, Walker CS, Zipfel B, Berger LR. 2013. The lower limb and mechanics of walking in *Australopithecus sediba*. Science 340(6129):1232999.

Druelle F, Supiot A, Meulemans S, et al. 2021. The quadrupedal walking gait of the olive baboon, *Papio anubis*: an exploratory study integrating kinematics and EMG. Journal of Experimental Biology 224(14): jeb242587.

Elftman H. 1944. The bipedal walking of the chimpanzee. Journal of Mammalogy 25(1): 67-71.

Elftman H, Manter J. 1935. Chimpanzee and human feet in bipedal walking. American Journal of Physical Anthropology 20(1): 69-79.

Esrafilian A, Stenroth L, Mononen M, Tanska P, Avela J, Korhonen R. 2020. EMG-assisted muscle force driven finite element model of the knee joint with fibril-reinforced poroelastic cartilages and menisci. Scientific Reports 10(1): 1-16.

Feng LC, Howell TJ, Bennett PC. 2016. How clicker training works: Comparing Reinforcing, Marking, and Bridging Hypotheses. Applied Animal Behaviour Science 181: 34-40.

Foster JD, Nuyujukian P, Freifeld O, et al. 2014. A freely-moving monkey treadmill model. Journal of Neural Engineering 11(4): 046020.

Higurashi Y, Maier MA, Nakajima K, et al. 2019. Locomotor kinematics and EMG activity during quadrupedal versus bipedal gait in the Japanese macaque. Journal of Neurophysiology 122(1): 398-412.

Hirasaki E, Ogihara N, Hamada Y, Kumakura H, Nakatsukasa M. 2004. Do highly trained monkeys walk like humans? A kinematic study of bipedal locomotion in bipedally trained Japanese macaques. Journal of Human Evolution 46(6): 739-750.

Hirasaki E, Ogihara N, Nakatsukasa M. 2006. Primates trained for bipedal locomotion as a model for studying the evolution of bipedal locomotion. In H Ishida, R Tuttle, M Pickford, N Ogihara & M Nakatsukasa (Eds.), *Human Origins and Environmental Backgrounds* (pp. 149-155.). Boston, Springer.

Holowka NB, O'Neill MC, Thompson NE, Demes B. 2017. Chimpanzee and human midfoot motion during bipedal walking and the evolution of the longitudinal arch of the foot. Journal of Human Evolution 104: 23-31.

Ishida H, Kimura T, Okada M. 1974. Patterns of bipedal walking in anthropoid primates. In Proceedings of the 5th Congress of the International Primatological Society (pp. 287-301).

Jenkins FA. 1972. Chimpanzee bipedalism: cineradiographic analysis and implications for the evolution of gait. Science 178(4063): 877-879.

Kimura T, Okada M, Ishida H. 1979. Kinesiological characteristics of primate walking: its significance in human walking. In ME Morbeck, H Preuschoft & N Gomberg (Eds.), *Environment, Behavior, and Morphology: Dynamic Interactions in Primates* (pp. 297-311). New York, Gustav Fisher.

Kinoshita Y, Goto R, Nakano Y, Hirasaki E. 2021. A comparison of axial trunk rotation during bipedal walking between humans and Japanese macaques. American Journal of Physical Anthropology 174(1): 66-75.

Kirtley C. 2006. *Clinical Gait Analysis: Theory and Practice*. Elsevier Health Sciences.

Mori F, Nakajima K, Tachibana A, Mori S. 2006. Obstacle clearance and prevention from falling in the bipedally walking Japanese monkey, *Macaca fuscata*. Age and ageing 35(suppl_2): ii19-ii23.

Nakajima K, Mori F, Takasu C, Tachibana A, Okumura T, Mori M, Mori S. 2001. Integration of Upright Posture and Bipedal Locomotion in Non-Human Primates. In: R Dengler & AR Kossev (Eds.), *Sensorimotor Control* (pp. 95-102). IOS Press.

Nakatsukasa M, Hirasaki E, Ogihara N. 2006. Energy expenditure of bipedal walking is higher than that of quadrupedal walking in Japanese macaques. American Journal of Physical Anthropology 131(1) :33-37.

Nakatsukasa M, Ogihara N, Hamada Y, Goto Y, Yamada M, Hirakawa T, Hirasaki E. 2004. Energetic costs of bipedal and quadrupedal walking in Japanese macaques. American Journal of Physical Anthropology 124(3): 248-256.

Nicolas G, Multon F, Berillon G, Marchal F. 2007. From bone to plausible bipedal locomotion using inverse kinematics. Journal of Biomechanics 40(5): 1048-1057.

Ogihara N, Hirasaki E, Kumakura H, Nakatsukasa M. 2007. Ground-reaction-force profiles of bipedal walking in bipedally trained Japanese monkeys. Journal of Human Evolution 53(3): 302-308.

O'Neill MC, Demes B, Thompson NE, Umberger BR. 2018. Three-dimensional kinematics and the origin of the hominin walking stride. Journal of The Royal Society Interface 15(145): 20180205.

Pontzer H. 2017. Economy and endurance in human evolution. Current Biology 27(12): R613-R621.

Pontzer H, Raichlen DA, Rodman PS. 2014. Bipedal and quadrupedal locomotion in chimpanzees. Journal of Human Evolution 66: 64-82.

Prescott MJ, Buchanan-Smith HM. 2016. Training Nonhuman Primates Using Positive Reinforcement Techniques: A Special Issue of the Journal of Applied Animal Welfare Science: Psychology Press.

Prost JH. 1967. Bipedalism of man and gibbon compared using estimates of joint motion. American Journal of Physical Anthropology 26(2): 135-148.

Pryor K. 2019. *Don't Shoot the Dog: The Art of Teaching and Training*. Simon & Schuster.

Russell WMS, Burch RL. 1959. *The Principles of Humane Experimental Technique*. Methuen.

Schapiro SJ, Bloomsmith MA, Laule GE. 2003. Positive reinforcement training as a technique to alter nonhuman primate behavior: quantitative assessments of effectiveness. Journal of Applied Animal Welfare Science 6(3): 175-187.

Sockol MD, Raichlen DA, Pontzer H. 2007. Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism. Proceedings of the National Academy of Sciences 104(30): 12265-12269.

Stern JT, Susman RL. 1981. Electromyography of the gluteal muscles in *Hylobates*, *Pongo*, and *Pan*: Implications for the evolution of hominid bipedality. American Journal of Physical Anthropology 55(2): 153-166.

Taylor CR, Rowntree VJ. 1973. Running on Two or on Four Legs: Which Consumes More Energy? Science 179(4069): 186-187.

Thompson NE, Demes B, O'Neill MC, Holowka NB, Larson SG. 2015. Surprising trunk rotational capabilities in chimpanzees and implications for bipedal walking proficiency in early hominins. Nature Communications 6.

Thompson NE, O'Neill MC, Holowka NB, Demes B. 2018. Step width and frontal plane trunk motion in bipedal chimpanzee and human walking. Journal of Human Evolution 125: 27-37.

Thompson NE, Rubinstein D, Parrella-O'Donnell W, Brett MA, Demes B, Larson SG, O'Neill MC. 2021. The loss of the 'pelvic step' in human evolution. Journal of Experimental Biology 224(16): jeb240440.

Tuttle RH, Basmajian JV, Ishida H. 1979. Activities of pongid thigh muscles during bipedal behavior. American Journal of Physical Anthropology 50(1): 123-135.

Vereecke E, D'Août K, De Clercq D, Van Elsacker L, Aerts P. 2003. Dynamic plantar pressure distribution during terrestrial locomotion of bonobos (*Pan paniscus*). American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists 120(4): 373-383.

Vereecke EE, Aerts P. 2008. The mechanics of the gibbon foot and its potential for elastic energy storage during bipedalism. Journal of Experimental Biology 211(23): 3661-3670.

Vereecke EE, D'Août K, Aerts P. 2006. Speed modulation in hylobatid bipedalism: A kinematic analysis. Journal of Human Evolution 51(5): 513-526.

Vereecke E, D'Août K, Van Elsacker L, De Clercq D, Aerts P. 2005. Functional analysis of the gibbon foot during terrestrial bipedal walking: Plantar pressure distributions and three-dimensional ground reaction forces. American Journal of Physical Anthropology 128(3): 659-669.

Williams JL, Friend TH, Nevill CH, Archer G. 2004. The efficacy of a secondary reinforcer (clicker) during acquisition and extinction of an operant task in horses. Applied Animal Behaviour Science 88(3): 331-341.

Winter DA. 2009. *Biomechanics and Motor Control of Human Movement*. John Wiley & Sons.

Wu AR, Simpson CS, van Asseldonk EH, van der Kooij H, Ijspeert AJ. 2019. Mechanics of very slow human walking. Scientific Reports 9(1): 1-10.

RÉSUMÉS

A ce jour, l'utilisation de techniques dites de renforcement positif pour étudier la locomotion des primates non humains reste peu développée. Cependant, l'utilisation d'animaux coopératifs qui peuvent se déplacer librement dans une configuration expérimentale nous permet de collecter

des données précieuses et pertinentes, les rendant ainsi reproductibles et comparables entre les espèces. Sur la base des connaissances actuelles et de notre expérience, nous présentons ici une approche expérimentale qui vise à atteindre les standards de l'étude du mouvement humain chez un primate non humain, le babouin olive, *Papio anubis*, grâce à l'utilisation de techniques de renforcement positif. Ce rapport documente le protocole d'entraînement que nous avons mis en place à la Station de Primatologie du CNRS (France). Nous développons également l'importance de mener de telles expériences pour une meilleure compréhension du comportement bipède chez les primates non humains. Les études expérimentales qui incluent des animaux coopératifs pouvant se déplacer librement sont susceptibles de représenter des outils expérimentaux précieux pour combler d'importantes lacunes dans les connaissances sur la locomotion en général, et en particulier sur l'acquisition de la marche bipède habituelle au sein de la lignée humaine.

To date, the use of positive reinforcement techniques to study locomotion in non-human primates remains poorly developed. However, using cooperative animals that can freely move in experimental setup allows us to collect valuable and relevant data and makes these repeatable and comparable between species. Based on the current knowledge and our experience, we present an experimental approach that aims at reaching the standards of the study of human movement in a non-human primate, the olive baboon, *Papio anubis,* thanks to the use of positive reinforcement techniques. This report documents the training protocol that we set up at the Primatology station of the CNRS (France). We further elaborate on the importance of conducting such experiments for a better and finer understanding of the bipedal behaviour in non-human primates. Experimental studies including cooperative animals that can freely move are likely to represent valuable experimental tools to fill important gaps of knowledge in the study of locomotion in general, and in the study of the acquisition of habitual bipedal walking in hominins.

INDEX

Mots-clés : Locomotion, Evolution, Bipédie, Entrainement au clicker, Papio anubis
Keywords : Locomotion, Evolution, Bipedalism, Clicker training, Papio anubis

AUTEURS

FRANÇOIS DRUELLE

UMR 7194 (Histoire Naturelle de l'Homme Préhistorique), CNRS-Muséum National d'Histoire Naturelle-UPVD, Musée de l'Homme, 17 Place du Trocadéro, 75116 Paris, France
Corresponding author: francois.druelle@mnhn.fr

PABLO MOLINA-VILA

UAR 846 Station de primatologie du CNRS, Routes des 4 tours, 13790 Rousset-sur-Arc, France
pablo.molinavila@primato.cnrs.fr