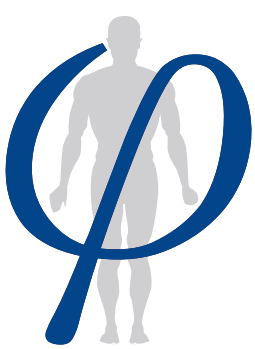
Annales de la Fondation Fyssen

N° 28



Annales de la Fondation Fyssen

2013

Fondation Fyssen

Directeur de la publication : Daniel LALLIER

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

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

Copyright : Les Annales de la Fondation Fyssen 2013
Cette publication ne peut être vendue / *Publication not for sale*

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

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

Activités de la Fondation FYSSEN

La Fondation 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 problèmes.
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 **BOURSES D'ÉTUDES POST-DOCTORALES**, qui permettent la formation de jeunes chercheurs français ou étrangers, titulaires d'un doctorat français, désirant se rendre dans des laboratoires étrangers, et à des chercheurs étrangers ou français, titulaires d'un doctorat étranger, qui souhaitent réaliser leur projet dans des laboratoires français ;

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

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

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

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

L'ensemble de ce dispositif doit permettre à la Fondation Fyssen d'agir efficacement pour contribuer au développement de la recherche scientifique. Pour sa mise en œuvre, la Fondation dispose d'un Conseil d'Administration qui inclut scientifiques, juristes, financiers et hauts fonctionnaires, et d'un Conseil Scientifique.
Le Conseil Scientifique est chargé de lancer des appels d'offres pour remplir les buts de la Fondation, d'évaluer la qualité des projets 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 01/06/2014

Monsieur Daniel LALLIER, Président,

Inspecteur Général des Finances désigné par le Ministère de l'Économie,
des Finances et de l'Industrie

Monsieur le Bâtonnier Paul-Albert IWEINS, Vice- Président,

Avocat à la Cour, Ancien Bâtonnier de l'Ordre désigné par l'Ordre des Avocats de Paris

Madame Jeanne-Marie PARLY, Trésorière

Ancien Conseiller d'État en service extraordinaire

Monsieur Emmanuel CAYRON, Représentant du Ministère de l'Intérieur,

Direction des Libertés Publiques et des Affaires Juridiques

Monsieur Jean-Claude HASSAN,

Conseiller d'État

Monsieur Stanislas de NANTEUIL,

Administrateur de biens désigné par l'Union des Syndicats de l'Immobilier

Monsieur Bernard ZALC

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

CONSEIL SCIENTIFIQUE AU 01/06/2014

Monsieur Daniel LALLIER

Président

Monsieur Carlo SEVERI (Anthropologie), Vice-Président

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

Monsieur Josep CALL (Primatologie)

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

Madame Patrizia D'ETTORRE (Ethologie)

Professeur d'Ethologie à l'Université Paris 13, Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, Villateneuse, France
Présidente de l'Institut Francilien d'Ethologie

Monsieur Vittorio GALLESE (Neurophysiologie)

Professeur à l'Université de Parme, Italie

Madame Sonia GAREL (Neurobiologie)

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

Monsieur Jonathan GRAINGER (Psychologie cognitive)

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

Monsieur Patrick HAGGARD (Neuropsychologie cognitive)

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

Monsieur Carl KNAPPETT (Technologie et Histoire des Techniques)

Professeur à l'Université de Toronto, Canada

Monsieur Heonik KWON (Anthropologie Sociale)

Professeur au Trinity College, Cambridge, Grande-Bretagne

Monsieur Michael PETRAGLIA (Préhistoire et Paléontologie Humaine)

Professeur à l'Université d'Oxford, Grande-Bretagne

Madame Nathalie ROUACH (Neurobiologie)

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

COMITÉ DE LECTURE

Professeur Richard FRACKOWIAK

Chef du Département des neurosciences cliniques
CHUV- Université de Lausanne Suisse

Professeur Martin GIURFA

Directeur du Centre de Recherches sur le Cognition Animale
CNRS- Université Paul Sabatier Toulouse

Professeur Alain PROCHIANTZ

Professeur Titulaire, Chaire des Processus Morphogénétiques,
Centre Interdisciplinaire de Recherche en Biologie au Collège de France Paris

Docteur Hèlène ROCHE

Directeur de Recherches émérite
UMR 7055, CNRS Université de Paris-Ouest Nanterre

Professeur Carlo SEVERI

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

Hommage à Jean Chavaillon

Jean Chavaillon, né le 2 mars 1925 à Saint-Amand-Montrond, Docteur es-Sciences et Directeur de recherche au C.N.R.S, fut appelé par Monsieur Fyssen lors de la création de la Fondation en 1979. En 2013, il faisait toujours partie du Comité de lecture.

Jean Chavaillon fut également enseignant à Paris 1 et à l'Institut de Paléontologie Humaine. Il présida en 1967 la Société préhistorique française.

De 1949 à 1954, diverses campagnes de fouilles archéologiques le menèrent, sous la direction d'André Leroi-Gourhan, aux sites préhistoriques d'Arcy-sur-Cure où il fouilla les niveaux du paléo-moyen et supérieur des grottes de la Hyène et du Renne.

De 1954 à 1964, Henriette Alimen et Nicolas Menchikoff l'engagèrent à étudier en Algérie la géologie du quaternaire saharien.

Il effectua cinq missions au Sahara où il étudia la stratigraphie et la sédimentologie de ces régions comprises entre l'Atlas saharien et Tanezrouf.

En septembre 1962, il participa avec André Leroi-Gourhan à la recherche de gisements paléolithiques en Grèce où il repéra quatre séries géologiques dont trois renferment in situ des vestiges d'industries lithiques.

De 1965 à 1981 et de 1990 à 1995, il dirigea des fouilles en Ethiopie à Melka Kùnturé situé à 50 km au nord d'Addis Abeba sur les bords de la rivière Awash. Il s'agit d'un site exceptionnel où l'on trouve les vestiges d'une occupation humaine continue depuis les périodes antérieures à 1,6 million d'années, correspondant aux grandes civilisations africaines, principalement celles de l'Afrique Orientale.

Jean Chavaillon sera pour partie à l'origine de l'édification in situ d'un musée.

Le site de Melka Kùnturé reçut une reconnaissance scientifique internationale lors du VII^{e} congrès pan-africain de préhistoire qui s'est tenu à Addis Abeba.

Entre 1967 et 1976, Jean Chavaillon se joignit à l'équipe de Camille Arambourg pour participer à la mission internationale de l'Omo puis par la suite à celle d'Yves Coppens.

Il y étudia d'une part, la géologie du quaternaire et d'autre part, l'archéologie préhistorique. Il y établit la première carte géologique des terrains de la base vallée de l'Omo.

Entre 1986 à 1992, Jean Chavaillon découvrit en territoire Afars (République de Djibouti) deux éléphants fossiles de l'espèce Elephas recki (connection anatomique) et Iléretensis (site de boucherie) disparus il y a un million d'années et plus.

Jean Chavaillon fit la quête aussi bien des premiers outils, que des premiers signes et interprétations et cheminements de l'évolution de l'intelligence et de la conscience. Ce travail a demandé une patience infinie, une modestie et un discernement face à l'effacement dû au temps, à la nature et aux hommes.

Auteur d'ouvrages, seul ou cosignataire, et aussi en partenariat avec des laboratoires étrangers comme l'institut italien de préhistoire et protohistoire de Florence, Jean Chavaillon publia avec Marcello Piperno « Studies on the Early Paleolithic site of Melka Kùnturé, Ethiopia »

En 1996, les éditions Odile Jacob lui commandèrent « L'âge d'or de l'humanité ; chronique du paléolithique », ouvrage scientifique autant qu'essai philosophique sur l'apparition de l'outil, de la préhension, comme de l'intelligence de son usage.

Dans son introduction, vantant ce supposé âge d'or, il écrivit :

« Joyeux et souriants ils s'abandonnaient à la mort comme à un doux sommeil. »

Réalisant pour lui-même ce souhait, Jean Chavaillon s'est éteint, le samedi 21 décembre 2013, à Bourges.

Le Conseil d'administration, le Conseil scientifique et le Comité de lecture de la Fondation Fyssen ont souhaité lui rendre hommage dans ce numéro 28 des Annales et le remercier pour son engagement sans faille tout au long de ces années.

ANTHROPOLOGIE / ETHNOLOGIE

CLEMENT Julien :
Sports collectifs et cognition : quelle distribution des rôles et des techniques ? 11

GILLE Baptiste :
Modalités énonciatives du sacré chez les Salish centraux de la côte 21

MONTAGNANI Tommaso :
Séquences sonores : La mémoire musicale chez les Kuikuro du Haut-Xingu (Brésil) 39

ETHOLOGIE / PSYCHOLOGIE

AVARGUES-WEBER Aurore :
Le transfert d'information entre individus est-il réellement un comportement social ? 54

JACQUIN Lisa :
Rôle des parasites dans l'évolution des capacités cognitives et des syndromes comportementaux : l'exemple du guppy de Trinidad 69

LEMAITRE Jean-François :
La sélection sexuelle influence-t-elle la sénescence chez les mammifères ? 88

NEUROBIOLOGIE

CARLE Thomas :
Systèmes sensoriels : des structures en évolution 101

LANORE Frédéric :
Le cervelet : un modèle d'étude de l'intégration multimodale 110

VERNET Marine :
Quand notre cerveau réinterprète l'espace 3D : perception bistable 124

PALÉONTOLOGIE / ARCHÉOLOGIE

HOUMARD Claire :
Premiers Thuléens, derniers Dorsétiens : expansion démique et/ou acculturation indigène des peuples de l'Arctique de l'Est canadien ? 138

MORERO Elise :
Les transferts techniques en Méditerranée orientale durant l'Âge du Bronze.
L'exemple de la vaisselle de pierre (3-2^{e} millénaires avant J.-C.) 152

REY Sébastien :
Topologie défensive et représentation spatiale des cités de l'Orient Ancien 187

BIBLIOTHÈQUE 212

Sports collectifs et cognition : quelle distribution des rôles et des techniques ?

Julien CLEMENT

Adjoint au directeur au département de la Recherche et de l'Enseignement, Musée du quai Branly

Résumé

Comment le sport permet-il d'aborder la question de la cognition ? Les sports collectifs ouvrent sur une double approche de celle-ci, la « cognition distribuée » et la « cognition incorporée », deux paradigmes expliqués dans l'article. La première envisage la distribution des rôles et la solidarité qui anime le collectif en jeu. La seconde reprend la répartition des techniques et l'incorporation qui l'accompagne. Par ailleurs, la systématicité des conditions de pratique dans le sport fait ressortir la différence entre les cultures qui l'investissent. Le rugby de Samoa est l'exemple donné pour illustrer ces enjeux théoriques interdisciplinaires, entre une anthropologie du corps à Samoa et ces paradigmes de sciences cognitives. Les prolongements potentiels, dans un cadre expérimental, des observations des pratiques sur le terrain, dans un cadre ethnographique, sont analysés.

Mots-clés

Samoa, sport, cognition, incorporation, techniques

Team sports and cognition : the distribution of roles and techniques

Abstract

How can sport enable cognitive issues to be explored? Team sports can give us access to two paradigms of cognition that will be discussed in this article, "distributed cognition" and "embodied cognition". The first looks at the distribution of roles and solidarity within the group in action. The second reexamines this distribution of techniques in terms of how they are embodied. Additionally, the systematized nature of sports can help illustrate the differences between the cultures that play them. We shall take the example of Samoan rugby to illustrate these theoretical issues, in an interdisciplinary study moving between the anthropology of the body in Samoa and paradigms from cognitive science. Possible further experiments arising from observing practices in the ethnographic field will also be broached.

Keywords

Samoa, sport, cognition, embodiment, techniques

Des sports et des collectifs

Le sport est une action pratique singulière, dont la forme est imposée par un cadre réglementaire qui s'applique à tous les participants. Une tension existe entre l'unité d'un sport dans sa définition des règles, d'une part, et les multiples actualisations dont il fait l'objet sur les différents territoires, d'autre part. Une étude fine, fondée sur une expérience personnelle du jeu, permet d'appréhender des différences profondes entre

les collectifs qui l'investissent et les organisations qui en découlent. La notion de « collectifs » a été redéfinie et promue par Philippe Descola pour y inclure les non-humains, dans une remise en question de la division entre nature et culture, environnement et sociétés, humains et non-humains (Descola 2005). Il s'agit dans cet article d'interroger le lien entre le collectif tel qu'il est défini par Descola, et le collectif induit par l'action pratique, à travers l'exemple d'un sport : comment la constitution des collectifs dans l'action pratique est-elle liée aux collectifs, au sens de Descola, dans lesquels ils prennent racine ?

Sports collectifs et action pratique

Prise sous cet angle, l'étude des sports collectifs est susceptible d'apporter des connaissances sur la cognition. Celle-ci est analysée dans la mise en œuvre de techniques individuelles fonctionnant de concert, ou cherchant à l'être. L'activité pratique, du chantier de construction au concert de musique, pour prendre des exemples socialement polarisés, apparaît comme un ensemble technique à deux dimensions. La première tient à la répartition des techniques. Dans une équipe de rugby, dans un orchestre, sur un chantier, tout le monde ne fait pas la même chose, et la répartition des tâches est une répartition des techniques. La seconde tient à la manière dont le collectif est organisé, dont une cohésion existe entre les membres. Les deux dimensions sont liées.

Cognition incorporée et cognition distribuée

L'activité pratique est ici une activité technique collective. La cognition impliquée ici (j'entends le terme « impliquée » dans sa double acception, à la fois impliquée par le terrain et par la conceptualisation que j'en fais) est incorporée et distribuée. Il s'agit d'une conceptualisation assez particulière de ce terme. Elle s'inspire de deux courants de recherches de la science cognitive, la cognition incorporée et la cognition distribuée, ou socialisée.

Comme l'a montré Alain Berthoz, professeur au Collège de France de physiologie de l'action et de la perception, le cerveau fonctionne comme un simulateur de l'action, avant qu'elle ne soit entreprise (Berthoz 1997). Loin du dualisme cartésien de l'esprit et du corps, le corps implique une activité cognitive constante, bien que celle-ci n'affleure pas à la conscience la plus grande partie du temps. À l'opposé, d'autres chercheurs s'intéressent au lien inverse, qui consiste à mesurer si le corps est impliqué lorsque le cerveau traite d'actions abstraites, comme les mathématiques (cf. les travaux du laboratoire d'*Embodied Cognition*, dirigé par Rafael Nunez à l'Université de Californie à San Diego). Les deux marquent les liens entre cerveau et corps dans la cognition, aussi bien dans le mouvement que dans la pensée de choses abstraites.

Quant à la cognition distribuée, ou socialisée, cette perspective s'oppose également à une vision de la cognition réservée au cerveau dans sa boîte crânienne. Elle a été développée de manière particulièrement intéressante par Edwin Hutchins. Cette perspective montre comment la cognition se distribue dans des séries d'éléments qui marchent en solidarité les uns avec les autres. Hutchins a développé son analyse à propos de la détermination de sa position géographique par un équipage de la *Navy* (avant l'apparition du *Global Positioning System – GPS*). Les opérations cognitives, qu'il s'agisse de transmission d'information ou de computation de données, sont réparties entre les instruments de navigation, l'environnement extérieur, et les membres de l'équipage (Hutchins 1995). Il y a donc une distribution de la cognition dans cet ensemble, distribution spécifique à cette activité de détermination du point dans l'espace maritime. L'analyse d'Hutchins peut se généraliser au-delà de ce cas pour ouvrir sur une vision de la cognition qui est répartie dans des systèmes au sein desquels se trouvent les personnes (qui, de ce point de vue, peut même être une personne seule).

La combinaison de ces deux dimensions, l'incorporation et la distribution, permet d'imaginer une approche de l'action technique collective, corporelle et coordonnée renouvelée, dans laquelle les sports collectifs seraient un cas particulier, et révélateur, des différentes formes qu'elle peut prendre selon les groupes sociaux mis en jeu sur le terrain (entendu ici, par conséquent, à la fois comme terrain de jeu et comme le terrain scientifique des chercheurs sur ces questions interdisciplinaires).

L'État indépendant de Samoa **Source** : Geography and Map Division, Library of Congress

Le rugby de Samoa

Le rugby de Samoa[1], dans cette perspective, apparaît comme un lieu d'étude privilégié. Le rugby est un sport qui nécessite une série de techniques très variées, dans un collectif de quinze joueurs sur le terrain au sein de chaque équipe. Dans l'organisation des villages samoans, trois groupes se distinguent : celui des chefs, celui des femmes (des femmes peuvent être chefs, également, même si cela reste moins fréquent que les hommes), et celui des hommes non-chefs. C'est parmi ce dernier groupe que se pratique le rugby (ce sont les plus jeunes des hommes) (Tcherkézoff 2003). Je voudrais donc étudier ici comment le rugby de Samoa met en jeu une distribution du collectif et une incorporation des techniques liées à la structuration du collectif que représente ce groupe des hommes non-chefs, appelé *'aumāga*. L'observation d'autres activités techniques collectives met en lumière des parallèles et des traits communs entre le rugby et celles-ci. L'organisation du collectif apparaît dans la répartition des tâches et la transmission des techniques. La mise au jour de cette organisation permet d'ouvrir la question des enjeux cognitifs de l'action technique collective. Commençons par expliciter les spécificités du jeu samoan.

Pratiques du rugby

Voici ce que m'a dit l'un de mes interlocuteurs samoans, entraîneur de l'un des clubs de rugby à proximité de la capitale : « vous, les Français, avez une capacité d'improvisation collective, nous les Samoans, avons une capacité d'improvisation individuelle. »

[1] Samoa est un pays situé au milieu du Pacifique, sur la partie occidentale de l'archipel des Samoa, les îles orientales étant un territoire américain. État indépendant depuis 1962, représenté à l'ONU depuis 1975, une fédération de rugby y existe depuis 1927, d'abord sous le nom de Fédération de Rugby d'Apia (la capitale du territoire), puis de Samoa, à partir de 1957, quelques années avant l'indépendance. L'équipe nationale, depuis celle-ci, a participé à des compétitions internationales, d'abord dans le Pacifique avec ses voisins de Fidji et Tonga, puis à une échelle plus large, avec une tournée en Nouvelle-Zélande en 1976, la venue du Pays de Galles en 1986 à Apia, une tournée au Pays de Galles et en Irlande en 1988, et une tournée en Europe en 1989. En 1991, après un tournoi de qualifications victorieux au Japon, Samoa participe à sa première Coupe du monde au Pays de Galles (la deuxième de l'histoire). L'équipe nationale défait l'équipe du Pays de Galles à Cardiff. Le style de l'équipe surprend, notamment les plaquages. Ils sont très appuyés et pratiqués au niveau du torse. Pratiquant le rugby moi-même, je suis parti à Samoa pour comprendre la source de cette manière de jouer, avec un travail de terrain effectué en 2005 et 2006.

La conception française du jeu présuppose une organisation collective fondée sur la répartition des rôles et une spécification des techniques. La polyvalence des joueurs est également valorisée, recherchée. Cette façon de marquer cette qualité, ce discours, ainsi formulé, témoignent en creux d'une conception de l'équipe où une division du travail est à l'œuvre. L'équipe est une collection de postes, où chacun a un rôle précis à remplir. L'enjeu du collectif est de créer la meilleure harmonie entre les joueurs de façon à ce que chaque poste soit rempli par la personne dont on pense qu'elle a le meilleur profil pour le tenir, et que l'ensemble fonctionne comme un tout cohérent et uni. Celui qui occupe un poste a un rôle défini, et se doit de le tenir pour l'efficacité collective. Un travail est ensuite effectué pour organiser des capacités de création collective, où l'équipe dans son ensemble va s'adapter à la situation qu'elle trouve sur le terrain. Dans ce cadre-là, dans un deuxième temps, la polyvalence est valorisée pour faire face aux situations imprévues.

L'une des grandes caractéristiques des équipes samoanes que j'ai observées, c'est la polyvalence des joueurs. Ils sont souvent capables de jouer à différentes positions dans l'équipe. Un certain nombre d'entre eux ont des parcours biographiques qui les ont également conduit à changer de postes au cours de leur carrière rugbystique. Leur morphologie avait changé, et les caractéristiques de vitesse ou d'agilité s'étaient transformées en force physique et en puissance de course. Mais les techniques liées à chaque poste ne constituaient pas une limite, et il était considéré comme possible, voire normal, qu'ils évoluent en fonction de leurs capacités. L'idée d'une spécialisation technique n'était pas perçue comme un blocage.

En fait, la polyvalence des joueurs ne fait pas partie du discours sur ces derniers, sur la nécessité de les rendre capables de s'adapter aux situations proposées par le jeu. Il s'agit plutôt d'une relative souplesse vis-à-vis de la distribution des postes au sein d'une équipe de rugby (en partie dictée par le règlement). Cette souplesse renvoie aux autres activités des jeunes hommes, où il n'y a pas de spécification des rôles. L'expérience paraît être le seul facteur qui limite l'accès à certaines tâches pour les plus jeunes, mais à aucun moment il n'est apparu sur le terrain que la division du travail impliquait la définition de postes spécifiques et interdépendants. Ainsi, les *taulele'a*, les jeunes hommes non-chefs, sont susceptibles de se remplacer mutuellement si l'un d'entre eux fait défaut ou doit s'interrompre pour une raison particulière, comme je l'ai constaté à de multiples reprises. Selon la même logique, ils peuvent se prêter facilement main forte les uns aux autres.

Cela se traduit sur le terrain par un jeu porté sur les oppositions individuelles, dans lesquelles les Samoans excellent. L'équipe est un collectif solidaire de joueurs équivalents. Chacun est libre de prendre l'initiative quand il le souhaite, et son efficacité sera jugée par les exclamations de ceux qui l'entourent. Les Samoans ont le goût du défi, de la mise en jeu de techniques du corps d'appuis, et de feintes, afin de mettre en déroute le défenseur, de le guider sur de fausses pistes. Ce jeu, cette façon de s'amuser les uns des autres, s'accompagne d'un registre de force, à la fois physique et spirituelle (la division corps/esprit ne nous aide pas ici). Il s'agit de mesurer ses forces respectives, et le jeu est un espace de confrontation, entre les joueurs, entre les collectifs.

Le public villageois est investi, on dit qu'il est en position de *tāpua'i*, c'est-à-dire qu'il soutient son équipe par une attitude de concentration silencieuse. La formule d'échange rituelle, au quotidien, inclut le *tāpua'i* lorsqu'une personne accomplit une action : « *malo le fa'auli* ! » (« Bravo pour ta conduite ! ») « *malo le tāpua'i !* » (« Bravo pour ton soutien ! »), par exemple, est un échange que l'on peut avoir à la fin d'un trajet en voiture. Les personnes qui font le *tāpua'i* sont considérées comme accomplissant l'action avec la personne active physiquement elle-même. Il s'agit d'une position de concentration, de présence, à la fois physique sur le lieu de l'action, ou spirituelle, comme lorsque l'on dit à quelqu'un « je serai avec toi en pensée », lorsque l'on ne peut accompagner physiquement la personne qui va accomplir quelque chose. Le public assis dans les tribunes n'est à proprement parler ni « spectateur », ni « supporter », il est en position de *tāpua'i*. Les joueurs qui font l'action sont donc accompagnés par l'entité collective dont ils font partie. La confrontation implique donc bien plus que les deux équipes, et que les deux joueurs qui la composent : chacun incarne des collectifs existant les uns dans les autres - joueur, équipe, groupe des jeunes hommes, village (Tcherkézoff 2003 : 193).

Une technique s'inscrit dans ce registre : le plaquage. Alors qu'une technique enseignée en France aux enfants vise les jambes, pour arrêter la locomotion de l'adversaire, les Samoans visent le haut du corps, pour empêcher la manipulation du ballon par les bras, toucher le plexus et provoquer un choc à l'adversaire. La technique peut se retourner contre le défenseur s'il est mal positionné, mais elle est efficace pour provoquer une confrontation frontale des deux puissances. Plaquages, appuis, feintes, collectif fait d'individus aux techniques proches, les caractéristiques du jeu samoan, en termes de répartition des techniques et de solidarité de l'équipe, contraste avec le jeu français.

Je ne vais pas développer avec autant de détails les caractéristiques de ce dernier. Il s'appuie sur une lecture du rapport de forces momentané entre les deux équipes : quelles sont les zones de joueurs en surnombre face aux adversaires ? Les joueurs sont appelés à regarder la défense, à l'observer, et à se faire des passes afin de trouver les espaces libres. Les techniques de conjonction des trajectoires de course et des timing de passes pour libérer les joueurs en surnombre de leurs adversaires (« fixer » les défenseurs) sont liées à cette façon d'envisager le jeu. Il s'agit ici d'articuler mouvements de l'œil, des bras, et des jambes pour placer ballon et joueurs aux bons endroits.

Ouvertures

Là s'arrête l'ethnographie du rugby. Elle ouvre donc plusieurs pistes qu'il s'agit de prolonger. La première concerne la cognition incorporée. On peut faire l'hypothèse que les styles de jeu activent de manière distincte les fonctions cognitives du cerveau. On peut prendre l'exemple des référentiels spatiaux. Berthoz en distingue trois : l'égocentré, à partir de celui qui voit (Berthoz 1997 : 109), l'allocentré, avec une vue du dessus, à la manière du plan (Berthoz, Recht 2005 : 132), et l'hétérocentré (Berthoz, Jorland 2004 : 254), qui correspond à la vision qu'a une autre personne du même espace. Les joueurs samoans seraient davantage dans un rapport d'interaction dans lequel se mêlent le référentiel égocentré, ainsi que l'hétérocentré. À l'inverse, les joueurs français mobiliseraient le référentiel allocentré et un référentiel que l'on pourrait qualifier de « sociocentré » autour de collectifs de quelques joueurs. Comme on le voit, les techniques activent de manière différentielle les principes cognitifs du mouvement. Il s'agirait de vérifier ces hypothèses par des expérimentations sur des groupes de joueurs différents – je laisse à des spécialistes de ces méthodes le soin de définir en détails la manière de procéder, dans une collaboration autour de ces observations initiales.

La deuxième concerne la cognition distribuée. La méthode mise en place par Hutchins repose sur la circulation de l'information. La présence d'objets technologiques et d'outils pour transmettre les paroles des uns ou des autres rend possible l'analyse par un système de captation des échanges (réalisé avec des caméras vidéos postés à des endroits stratégiques, par exemple). L'absence d'outils, la nécessaire fluidité des joueurs en mouvement sur le terrain, et le fait qu'une grande partie de la transmission d'informations se fasse directement dans les corps, par les corps, rend l'ensemble difficile à appréhender selon les méthodes classiques depuis les travaux sur la *Navy*. La revendication d'une méthode « *in the wild* », hors du laboratoire, et dans le cadre du terrain ethnographique, n'est pas envisageable à ce stade pour les sports collectifs, en raison de la taille et de la fragilité des équipements (le cas des contacts physiques au rugby laisse imaginer ce que cela pourrait donner). La recherche de Géraldine Rix sur les arbitres, avec une caméra dans les tribunes, une caméra fixée sur la tempe des arbitres, avec un micro sur eux, et un entretien après match (Rix 2005), ouvre une piste, mais il faudrait en mesurer toutes les implications pour la cognition distribuée dans une équipe (par définition, un arbitre reste à proximité du ballon plutôt que de l'ensemble des membres d'une équipe). Un dispositif qui encadre le terrain de caméras, sur les côtés et au-dessus, pourrait être envisagé, mais son coût le rendrait compliqué. En revanche, il paraîtrait possible de mettre en œuvre une réduction d'un match de rugby complet à un groupe de joueurs et un terrain restreints. La situation deviendrait, *de facto*, expérimentale, mais elle pourrait reprendre une idée de jeu proche d'un match, ou d'un entraînement, *a minima*. Il est possible d'imaginer, en revanche, l'application de ce dispositif à d'autres activités techniques collectives et coordonnées. Si la présentation de mon travail m'a conduit à mettre d'abord en avant les autres activités techniques des joueurs samoans, c'est l'étude du rugby qui m'a conduit à m'y intéresser. À ce titre, l'ethno-

graphie des sports collectifs ouvre sur des études d'autres activités pratiques.

Ici apparaît la troisième et dernière piste, l'anthropologie de ces collectifs. La particularité de l'étude des sports collectifs tient au fait que l'ethnographe est susceptible de savoir jouer au rugby. Ce partage d'une pratique ouvre sur une observation différente de celle d'activités inconnues de l'ethnographe, comme la pêche à la bonite ou la construction d'une maison, deux activités techniques collectives susceptibles d'être pratiquées par les hommes non-chefs de Samoa. Comme je l'ai indiqué, le sport fait apparaître des possibilités de comparaison. Celles-ci peuvent servir de point d'appui pour faire surgir des différences que l'on peut ressaisir dans ces autres activités techniques. Cette succession d'analyses fait alors ressortir les éléments fondateurs du collectif en jeu, selon les principes épistémologiques classiques en anthropologie.

Sports et anthropologie de l'action technique et coordonnée

Une anthropologie de l'action technique et coordonnée ressaisit la manière dont les collectifs définissent la répartition des tâches entre les membres du groupe, et la façon dont se produit l'incorporation des techniques qui en découle. Les observations ethnographiques sont prolongées et s'appuient sur les connaissances apportées par les sciences cognitives, en particulier par la cognition incorporée, d'une part, et la cognition distribuée, d'autre part. Avec ces éléments apparaît la trame d'un programme de recherche qui mêle travail de terrain ethnographique et méthodes propres à ces paradigmes de sciences cognitives. Le sport apparaît comme un objet d'étude privilégié sur cette question : les règles sont identiques selon les participants, et les lieux d'entraînement sont visibles. Ce cas spécifique ouvre, à partir de cette position, une étude plus large des modes d'action des groupes humains.

Bibliographie

- Berthoz Alain, 1997, *Le Sens du mouvement*, Paris, Odile Jacob, « Sciences ».
- Berthoz Alain, Jorland Gérard (dir.), 2004, *L'Empathie*, Paris, Odile Jacob.
- Berthoz Alain, Recht Roland (dir.), 2005, *Les Espaces de l'homme*, Paris, Odile Jacob, « Collège de France ».
- Descola Philippe, 2005, *Par-delà nature et culture*, Paris, Gallimard, « Bibliothèque des sciences humaines ».
- Hutchins Edwin, 1995, *Cognition in the Wild*, Cambridge, London, the MIT Press.
- Rix Géraldine, 2005, « Typologie des actes de jugement de l'arbitre de rugby expérimenté », *Science et motricité 56 (2005/3)*, Paris, De Boeck Université.
- Tcherkézoff Serge, 2003, *Fa'a-Samoa, une identité polynésienne (économie, politique, sexualité), l'anthropologie comme dialogue culturel*, Paris, L'Harmattan, « Connaissance des hommes ».

Sports and collectives

Sports have the specificity of being a concrete activity governed by rules that apply to all participants. There is a tension between the unity of a sport as defined by its rules and its many different actualisations in different places. A probing study based on personal experience of the game can elucidate how organisation on and off the field differs substantially, depending on the "collective" involved. The notion of "collective" [*collectif*] has been defined and advocated by Philippe Descola, to include non-humans. It questions the division between nature and culture, environment and society, the human and the non-human (Descola 2005). In this article I shall examine the link between a collective in Philippe Descola's sense and the type of group generated by a concrete collective activity, using the example of a sport: how does the type of group constituted by a concrete collective activity relate to the collective, in Descola's sense, in which it is grounded?

Team sports and other concrete activities

Research into team sports also gives us insight into cognitive processes. We can analyse the modes of cognition mobilized when individual techniques are pooled and must work together. A practical activity such as working on a building site or playing in a concert – to take two socially polarised examples – is a technical whole with two major characteristics. The first concerns the distribution of techniques. In a rugby team, an orchestra, or on a building site, not everyone does the same thing, and the distribution of tasks is also a distribution of techniques. The second

concerns how the collective is organised, and how it coheres. These two aspects are linked.

Embodied cognition and distributed cognition

The concrete activity considered here is a collective, technical activity. The nature of this object and the way I conceptualise it implies two types of cognition: embodied and distributed cognition. These notions are to be understood in a specific sense, informed by two currents of research in cognitive science, namely embodied cognition and distributed, or socialised, cognition.

As Alain Berthoz, a Professor of the physiology of action and perception at the Collège de France, has shown, the brain simulates action before the latter is carried out (Berthoz, 1997). Far from obeying a Cartesian dualism of mind and body, the body is constantly involved in cognitive activity, even if most of the time this is non-conscious. Certain researchers explore the other extreme, and measure whether the body is involved when the brain carries out abstract activities such as mathematics (see the work of the Embodied Cognition Lab, directed by Rafael Nuñez at the University of California, San Diego). Both approaches establish links between brain and body in cognitive activity, whether in the case of bodily movements or thought about abstract things.

Additionally, the notion of distributed, or socialised, cognition challenges the idea that cognition is all about a brain enclosed in its skull. Edwin Hutchins's work is particularly exciting in this respect, showing how cognition is apportioned into series of elements which work together in mutually enabling ways. Hutchins studied how a U.S. Navy crew determined its geographical position at sea (this was before the invention of the Global Positioning System – the GPS). The cognitive operations, including transmitting information, processing data, etc., were found to be distributed between the navigational instruments, the external environment, and the members of the crew (Hutchins, 1995). Cognition was thus distributed across this set of elements, in ways specific to the activity of determining a point at sea. Hutchins's analysis has purchase beyond this single case, with cognition in general being envisaged as distributed in systems where there are human beings (or even a single person).

If we combine these two dimensions, of embodiment and distribution, we can imagine a new approach to coordinated, physical, collective technical activity, using team sports as a particularly revealing example. Team sports can show the different forms such activity takes depending

The Independant State of Samoa **Source** : Geography and Map Division, Library of Congress

on the social groups in the field (to be understood here both as the field of play and as the scientific field chosen by the researchers into these interdisciplinary issues).

Samoan rugby

Rugby in Samoa[2] is in this respect a particularly interesting object of study. Rugby is a sport requiring very varied technical skills, applied in two teams of fifteen players which face each other on the pitch. The Samoan village has a tripartite organisation: there are the chiefs, the women (women can also be chiefs, although this is rarer), and men who are not chiefs. It is the latter group which plays rugby (they are the youngest men) (Tcherkézoff 2003). This article will examine how the distribution of roles and the embodiment of techniques in Samoan rugby relate to how this group of young men who are not chiefs, called *'aumāga*, is structured. Comparison with other collective technical activities enables parallels and common features between rugby and these other activities to be foregrounded. The distribution of tasks and the transmission of techniques sheds light on how the collective is organised. Studying this organisation gives access to the cognitive dimensions of collective technical activities. We shall start by explaining some of the specificities of Samoan rugby.

The Samoan and the French game

"You French, have a collective flair, whereas we Samoans, we have an individual flair". This is what one of my Samoan contacts said, a coach in one of the rugby clubs near the capital.

French rugby involves a collective structure based on a distribution of roles and specialised skills. However, players' versatility is also valorised and sought after. The fact that there exists a discourse in which versatility is marked as a quality implies that, *a contrario*, the team is conceived in terms of a division of labour. The team is considered to be a collection of positions, where each player has a precise role. The aim is to create the most harmonious relations between the players, with each position being filled by the person deemed to have the best profile to occupy it, so that the group will function as a coherent and unified whole. Each player occupies a definite position, and must stick to it in the interests of the whole. Later, work is done towards producing inventive play collectively, so that the team as a whole may adapt to the situations on the pitch. It is at this second stage that versatility is valorised, to handle unforeseen situations.

By contrast, one of the principal features of the Samoan teams I studied was the versatility of the players. They were often able to play in different positions in the team. A certain number of them had changed position in the course of their rugby career, due to their particular life experiences. Their physical shape had changed and their speed or agility had turned into physical force and running power. The skills needed for each position were not considered determinant, and it was possible, and even normal, for players to change position in step with their capacities. The idea of technical specialisation was not perceived as an obstacle.

However, the versatility of the players, the need to make them capable of adapting to situations on the field, was not part of the Samoan discourse on its players. This versatility reflects more a relative flexibility in the distribution of positions within the team (which is partly inherent in the rules of the game). This flexibility can be related to other activities undertaken by these young men, in which specific roles are not laid down either. Experience seemed to be the only factor limiting access to certain tasks for the youngest, but the division of labour never implied defining specific and interdependent roles. The *taulele'a,* the young men who are not chiefs, are capable of replacing one another if one of them is

[2] Samoa is situated in the middle of the Pacific Ocean, in the Western part of the Samoan archipelago, the Eastern islands being U.S. territory. Samoa has been an independent State since 1962, with UN representation since 1975, but it has had a rugby union since 1927, first called the Apia Rugby Union (Apia is the capital) and then, as from 1957, a few years before independence, the Samoa Rugby Union. Since independence, the national team has taken part in international competitions, first in the Pacific with its neighbours Fiji and Tonga, then on a larger scale, with a tour of New Zealand in 1976, the Wales team playing in Apia in 1986, a tour of Wales and Ireland in 1988 and a European tour in 1989. In 1991, after being successful in the qualifying tournament hosted by Japan, it played in the World Cup (the second championship) for the first time, in Wales. The Samoan team defeated Wales at Cardiff. The team's style of playing is striking, particularly its tackles. These are very forceful, and aim at the upper body. As a rugby-player myself, I went to Samoa to try and understand the origins of these features of the Samoan game. I did my fieldwork in 2005 and 2006.

missing or has to stop for some reason, as I could confirm on many occasions. By the same logic, they can easily help each other out.

On the pitch, this converts into a game focused on individual oppositions, at which the Samoans are very skilled. The team is a cohesive group of equal players. Each player is free to take initiative when he wants to, and his success will be judged by the reactions of those around him. The Samoans like challenges, exploiting to the full their physical skills – footwork, dummy moves, and so forth – to destabilise the defence and mislead it. This style of game, their way of teasing each other, is also a display of both physical and mental strength (the mind/body division is of no help to us here). The players test out their respective strengths and the game is conceived as a space of confrontation in which individual players and teams confront each other.

The village public is an active participant, supporting its team through silent concentration, an attitude known as *tāpua'i*. The *tāpua'i* figures in everyday ritual expressions, whenever someone carries out an action, for example at the end of a car ride, the exchange might be "*malo le fa'auli* !" ("Well done for your driving !") "*malo le tāpua'i !*" ("Well done for your support !"). When one performs the *tāpua'i* one is considered to be carrying out the action along with the person who is actually physically active. The position adopted is one of concentration and presence, whether physical (on the site of the action) or mental, when one cannot accompany the person who is going to do something, as when one says to someone "I will be thinking of you". Hence the public on the terraces is not really a "spectator" or a "supporter", but someone in a position of *tāpua'i*. The players carrying out the action are thus accompanied by the larger collective they belong to. At stake is much more than two teams and two players facing each other: each individual embodies the different groups, nested one within the other – the player within the team, the group of young men and the village itself (Tcherkézoff 2003: 193).

A particular technique of play should be mentioned here, namely the tackle. Children are generally taught in France to aim at the legs, in order to stop the opponent, but the Samoans aim at the upper body, to prevent the ball being handled, and to deal a blow to the plexus. It is a technique which can turn against the defender if he is badly positioned, but it is effective in bringing about the direct clash of two forces. Considering the distribution of techniques, and solidarity, within the team, it is clear that Samoan rugby, in its tackles, legwork, dummy moves, and the similar technical skills shared by all members of the team, is very different from French rugby.

I shall not go into so much detail about the French game. It is based on a snapshot reading of the balance of forces between the two teams, namely the question of where players outnumber opponents. Players must keep their eye on the defence and pass to each other in order to find free spaces. Linked to this idea of the game is the coordinated timing of runs and passes in order to free up the players who outnumber the defenders (called "fixing" the defence). Eye, arm and leg movements must be synchronised to ensure that the ball and the players end up in advantageous positions.

Further perspectives

Turning now to some of the paths opened up by this ethnographic study of rugby, we shall first consider embodied cognition. We can make the hypothesis that different styles of play mobilise the brain's cognitive functions differently. We shall take the example of spatial frames of reference, of which Berthoz identifies three: egocentric, giving a view as from the person looking (Berthoz 1997: 109) ; allocentric, giving a view from above as with a map (Berthoz, Recht 2005: 132); and heterocentric, which is the view another person would have of the same space (Berthoz, Jorland 2004: 254). During play, the Samoans seem to privilege the egocentric and heterocentric frames, whereas the French seem to mobilise the allocentric frame, as well as another point of reference which could be called "sociocentric", focused on small groups of a few players. The movements involved in these different styles of play mobilise different cognitive processes. My hypotheses here could be verified by carrying out experiments on different groups of players ; I leave it to the experts in these methods to define in detail how to proceed, with a view to working with them around these initial observations.

The second issue is distributed cognition. Hutchins's method is based on the circulation of information. Technological objects and instruments for relaying verbal exchanges make infor-

mation ready for its capture (for example, through video cameras positioned at strategic points). The absence of instruments, the necessary mobility of the players on the field, and the fact that most of the information is transmitted directly in and through the players' bodies, makes it difficult to redeploy the methods which have become standard since Hutchins's work on the U.S. Navy. Applying the methodologies of ethnographic fieldwork "in the wild" – outside the laboratory – is not feasible at this stage for team sports, due to the size and fragility of the equipment needed (the physical contact in rugby gives some idea of what that could lead to). Geraldine Rix's research on referees – positioning one camera on the terraces, strapping others to the referees' heads, with microphones attached, and carrying out an interview after the match (Rix, 2005) – was a new departure, but its applicability to distributed cognition within a team would need to be assessed (a referee by definition stays close to the ball rather than to the members of the team). One could imagine a system in which the pitch is surrounded by cameras, on the sides and above, but its cost might be prohibitive. However, it might be possible to scale down a rugby match to a smaller group of players on a smaller field. This would in fact be an experimental situation, but it could still have the qualities of a match or a training session, at the very least. It is quite possible to imagine this type of experimental approach with other coordinated and skills-based group activities. Although for the purposes of presenting my work I focused first on the other specialised activities of the Samoan players, it was my work on rugby that led me to take an interest in these. As such, I would stress that ethnographic research into team sports can inform the study of other concrete activities.

The last issue is the anthropology of these groups. The advantage of taking team sports is that the ethnographer may know how to play the game, rugby in this case. Having this activity in common with the players makes for a different approach to the field than in the case of activities unknown to the ethnographer, for example fishing for bonito or building a house, both of which are concrete group activities which the young Samoan men who are not chiefs are liable to be involved in. As mentioned above, sport enables comparisons to be made ; the specific ways the game is played can be correlated with the approach to other skills-based collective activities. The fundamental features of the group in question can then be teased out using epistemological procedures which are standard in anthropology.

Sports and an anthropological approach to skills-based coordinated activities

An anthropology of skills-based coordinated activities pinpoints how tasks are distributed across members of a collection, and the way in which the techniques resulting from this are embodied. Ethnographic data is enriched and consolidated through cognitive science, namely through the notions of embodied and of distributed cognition. A research project takes shape in which ethnographic fieldwork is combined with the methodologies of these paradigms from cognitive science. Sports are a privileged object of study for this approach because the rules are the same for all the participants and the training grounds can easily be observed. The particular case and methodology can then develop into a broader study of collective activities in human groups.

Modalités énonciatives du sacré chez les Salish centraux de la côte

Baptiste GILLE

Chercheur Postdoctorant au Musée du Quai Branly, Département de la recherche et de l'enseignement, Paris

Résumé

Les témoignages ordinaires qui rendent compte d'une expérience du sacré, par exemple une rencontre avec une entité surnaturelle, possèdent aujourd'hui parmi les communautés des Salish centraux de la côte, un certain nombre de caractéristiques communes. D'abord, contrairement aux discours habituels, qui s'appuient sur des règles de pertinence, de transmission d'un contenu clair d'information, l'expérience du sacré ne cherche pas à désambiguïser ou à aider l'interlocuteur à comprendre la nature de ce qui a été expérimenté. Un certain nombre de brouillages communicationnels opèrent lors de la transmission de ces informations. L'article met en lumière ces modalités de transmission et d'apprentissage des savoirs sacrés et montre que (1) la modalité d'énonciation qui rend compte d'une expérience du sacré a pour fonction principale de renvoyer l'interlocuteur à expérimenter de lui-même, par ostension directe, le contenu de l'information, et que (2) les règles pragmatiques de l'énonciation consistent à enrayer toute forme de représentation, description ou explication directe de ce qui a été vécu. D'abord, par un recours récurrent à la déférence épistémique aux anciens (*elders*), qui sont reconnus, le plus souvent, comme les gardiens de ce type d'expérience du surnaturel. Mais aussi par une forme de transmission et d'apprentissage d'information qui peut être nommée « déclarative-implicite », et qui consiste à transmettre une connaissance en désamorçant et enrayant tout contenu descriptif.

Mots-clés

Salish centraux de la côte, pertinence, brouillage communicationnel, déférence épistémique

Expressing experiences of the sacred among the Central Coast Salish

Abstract

Among Central Coast Salish populations, everyday accounts of experiences of the sacred, for example, when someone encounters a supernatural entity, have a certain number of features in common. First, in contrast to normal discursive interaction which conforms to rules of relevance and the transmission of unambiguous informational contents, accounts of the sacred do not seek to disambiguate or to help the interlocutor understand the nature of what has been experienced. On the contrary, this type of information is often "scrambled" in its transmission. This article focuses on how sacred knowledge is transmitted and assimilated, showing that (1) the primary function of the mode of utterance through which experiences of the sacred are expressed is to encourage interlocutors to experience the informational contents for themselves, by direct ostension; and (2) the pragmatics of such utterances are such as to block any sort of representation, description or direct explanation of what has been experienced. To this end, epistemic deference is shown toward the elders, who are invariably recognized as the guardians of this type of experience of the supernatural. And a form of transmission and acquisition of information is used, which may be called "declarative-implicit", in which knowledge is conveyed which defies recuperation as descriptive contents.

Keywords

Central Coast Salish, relevance, blurring of communication, epistemic deference

Malgré une insertion manifeste dans un mode de vie euro-américain, de nombreuses personnes vivant parmi les communautés des Salish centraux de la côte, dans la région de Vancouver, participent encore aujourd'hui à des rituels et continuent de développer et entretenir des relations particulières aux entités surnaturelles. Un anthropologue qui cherche à comprendre ce lien particulier, tissé avec des entités non-humaines surnaturelles, se trouve d'abord confronté à une difficulté majeure : malgré les pratiques rituelles avérées, des engagements dans la vie spirituelle de la communauté, les discours des participants sur les entités surnaturelles ont pour caractéristiques d'être vagues, ceints de longues plages de silence, volontairement indéterminés, et toujours assortis d'avertissements concernant la dimension intime de leur contenu. Toute forme de publicité concernant un lien avec une entité surnaturelle, de mise en avant de soi, est non seulement implicitement prohibée, mais est souvent considérée comme le signe d'un rapport inauthentique au domaine du sacré. Je voudrais ici proposer une exposition et une analyse de certaines modalités de ces discours. Quelles sont les conditions pragmatiques d'énonciation de la rencontre personnelle avec une entité surnaturelle ? Quels sont les types de techniques discursives les plus utilisées pour rapporter ces expériences ? Que cherchent à renforcer ces techniques discursives ? Je voudrais montrer que dévoilant une étrange alliance de la forme et du fond, ces modalités énonciatives révèlent indirectement de précieux indices sur le contenu même de ce qui se transmet.

La catégorie *xaxa*

Je me trouvais un soir d'été près du sol sacré d'un terrain de Danse du soleil, sur le territoire des Salish de la côte[1], au-delà de la petite ville de Hope, et je regardais vers l'intérieur du cercle sacré quand un ancien (*elder*) respecté qui se tenait à côté de moi murmura, à mi-voix, comme si ses mots n'étaient destinés qu'à lui-même, que de nombreux soirs, se tenant au même endroit, il avait vu et senti les esprits tourner autour du sol sacré en cercle. Il voyait leur mouvement dans la nuit. Je regardais le ciel et cherchais la manière que les esprits pouvaient avoir de tourner autour du cercle. Il reprit en disant : « Il est encore trop tôt. Mais ils arrivent. Lorsqu'ils sont là, on sent leur présence partout. Quand ils sont là tout devient *xaxa*. »

La mobilisation d'un mot Halkomelem, la langue des Salish centraux de la côte, à l'intérieur d'une énonciation générale en anglais, est suffisamment rare pour être notée. Elle marque la présence d'un terme qu'aucun mot anglais ne peut dénoter. Le mot /x̌é?x̌e/ chez les Musqueam ou /x̲á:x̲a/[2] ou /xaxa/ de nos jours chez les Stó:lō renvoie à un concept qui est souvent traduit par « sacré ». Toute énonciation /x̲á:x̲a/ annonce la dénotation d'un objet, d'un lieu, d'une relation ou une personne, sous une modalité sacrée ou tabou. Dans la littérature ethnographique, il est noté que le mot était généralement mobilisé pour une chose jugée précieuse (Wells 1987, 57), pour signaler le statut d'une fille à la puberté (Suttles 1987, 186), et que les endroits *xaxa* sont dangereux et qu'il est nécessaire de s'en éloigner (Miller 2007, 142). J'ai pu m'apercevoir qu'à chaque fois qu'un discours mobilisant la présence d'un référent /xaxa/ s'apprêtait à être prononcé, les modalités de prise de parole et d'énonciation courante étaient modifiées.

L'expérience de ce qui est *xaxa*, c'est-à-dire notamment la rencontre avec des entités surnaturelles, est en elle-même difficile à circonscrire, et varie à l'intérieur même des expériences individuelles dans la vallée du Fraser et le détroit de Georgia. C'est donc moins l'analyse sémantique et propositionnelle qui nous permet de déterminer la prédication *xaxa* que le contexte de communication et l'analyse des éléments pragmati-

[1] Les Salish côtiers, ou Salish de la côte, correspondent à un sous-groupe de populations amérindiennes salish, le mot « côte » désignant la côte des détroits de Géorgie et de Juan de Fuca en Colombie-Britannique (Canada) et dans l'État de Washington (États-Unis). Si les Salish côtiers partagent de nombreuses traditions culturelles, notamment des principes cosmologiques ou des complexes rituels, les cultures autochtones salishs se sont grandement transformées depuis deux siècles, notamment avec l'arrivée des colons, du catholicisme, d'autres pratiques culturelles pan-autochtones. Ces réflexions, inspirées par une expérience de quinze mois dans la région de Vancouver, sur le territoire des Salish côtiers, tentent de dégager une certaine invariance dans le rapport aux entités surnaturelles chez les Salish côtiers, malgré la diversité des approches, pratiques et discours.

[2] Il s'agit de l'uvulaire fricative /x̲ /, qui n'existe pas en français, mais qui est proche d'un /r/ soufflé prolongé. Le son /x̲a/ est ainsi peu éloigné de celui de /*tar*te/ en français.

ques du discours. Un des objectifs de cette présentation est de trouver des critères nous permettant d'appréhender certaines situations comme étant *xaxa*.

Premières marques des énonciations sur le sacré

Modification des marqueurs pragmatiques

Modification des marqueurs phatiques

Je me trouvais souvent dans des situations où les individus, avec lesquels je participais aux activités rituelles, devant penser ou me parler de quelque chose de sacré, modifiaient non seulement leur intonation de voix mais aussi leur posture ou encore leur manière de me regarder. Par exemple, un jour que je voulais retranscrire, à un niveau phonétique, pour pouvoir le retenir, un chant sacré que j'avais pu entendre dans une cérémonie de sudation, un ancien me conseilla de ne pas écrire les sons. Ce chant était trop sacré pour pouvoir être figé par l'écriture. De plus, ces sons et ces mots ne m'appartenaient pas. Lorsqu'il me prodigua ce conseil, son comportement avait changé, pour me signifier qu'il s'agissait là de quelque chose d'important. Ses regards étaient devenus plus fuyants et, de plus grands silences ponctuaient ses injonctions, souvent transcrites dans un impératif impersonnel (« on ne réécrit pas un chant ») ou dans un présent de vérité générale (« ce sont des mots sacrés »).

Si dans la communication ordinaire, les règles de transmission des énoncés suivent des critères de « pertinence » (Sperber and Wilson 1989, 236-237), c'est-à-dire que les individus cherchent à transmettre un maximum d'information nécessitant un minimum d'effort cognitif pour leur interlocuteur ; des brouillages des marqueurs énonciatifs se remarquent couramment lors de la transmission des énoncés concernant des questions sacrées. Un plus grand silence s'installe entre les phrases, pouvant s'interpréter comme le signe d'un choix parcimonieux dans les mots utilisés, mais aussi des avertissements sont proférés et les précautions sont rappelées concernant le danger à aborder ces sujets. Il est dit s'agir de questions personnelles, compliquées, délicates, ou de sujets dangereux et indicibles. A ce premier niveau, *la mobilisation de ces avertissements affecte les marqueurs de la fonction phatique du langage*, c'est-à-dire celle qui repose sur la manière dont les individus entrent en contact et gardent le lien communicationnel (Jakobson 1963, 209 et sq.) Ces modifications phatiques s'expliquent ainsi par deux principales raisons : du fait que recevant ces considérations, il m'était rappelé que je n'étais pas autochtone (mais plus j'étais proche affectivement de mes interlocuteurs, moins ces avertissements étaient prononcés), mais aussi parce qu'une règle générale chez les Salish centraux de la côte veut qu'un savoir sacré transmis, autrefois soumis à des droits, est difficile à obtenir et qu'on ne peut pas l'offrir si facilement à autrui.

Modification des marqueurs conatifs

À côté des modifications phatiques des signes de la communication dans la transmission d'un savoir spirituel, il existe aussi un certain nombre de marques du discours qui tentent de suspendre le développement d'un contenu positif. Souvent, je remarquais que si quelqu'un me faisait part d'un rêve, ou d'une vision qu'il avait eue, il ne cherchait pas vraiment à expliciter le message que cette vision aurait pu contenir. Par exemple, un ami me raconta qu'un jour, alors qu'il était tranquillement assis sur son canapé, il avait vu se déployer devant ses yeux ouverts le paysage d'un sol sacré, celui-là même où nous nous trouvions lorsqu'il me fit part de cette vision. La vision n'avait pas apporté d'autre message que la présence de ce paysage, mais c'était une des raisons pour laquelle il était ici, sur ce sol, à participer et aider aux rituels.

Même lorsqu'une entité non-humaine apparait dans la vision (un animal, un ancêtre, etc.), peu d'informations concrètes sont transmises sur la nature de ces entités. Ainsi, revenant à la remarque de l'ancien (*elder*), retranscrite plus haut sur la présence des esprits arrivant sur le sol sacré, le fait que l'énonciation soit prononcée à mi-voix souligne que le locuteur n'attendait pas d'engagement d'une discussion sur la nature des esprits. Il aurait été mal venu par exemple de poser des questions sur la forme de leurs corps, les traits de leurs visages ou même les habits qu'ils portaient au moment de survoler le sol sacré. Aucun contenu positif n'avait vocation à être transmis. *Il est ainsi possible de penser que cette suspension de transmission d'un contenu positif est d'abord le signe de la volonté d'opérer une transformation dans la manière de penser et de sentir du destinataire*. En ce sens, ce sont plutôt des marqueurs conatifs, ces derniers pouvant être regroupés comme toutes les marques du

discours qui visent à modifier le comportement ou les pensées de la personne à qui l'on s'adresse (voir Jakobson 1963, 214, ou encore la fonction perlocutoire dans Austin 1976).

Les phrases murmurées à mi-voix en ma direction n'avaient pas pour fonction de me convaincre de la possibilité que des esprits puissent planer autour du sol sacré, ni de se soucier de savoir si je croyais aux esprits ou n'y croyais pas, si j'en avais ou pas déjà vus (je m'inspire ici d'une réflexion similaire proposée par Bierwert 1999, 54). *La modalité de ce type d'énonciation semble simplement se présenter comme une « vérité personnelle » du locuteur que le récepteur peut choisir de vouloir expérimenter ou de ne pas expérimenter.*

Modification des marqueurs émotionnels

Il est reconnu, par beaucoup d'interlocuteurs, qu'il y a danger à trop parler des entités surnaturelles car cela équivaut à les convoquer près de soi. En les évoquant par les mots, il est dit que le locuteur peut « se brancher » (*channel*) en quelque sorte sur les émotions particulières de cette entité. Un cas intéressant exprimant les conditions pragmatiques de cette connexion spirituelle est rapporté par *Nawawalhts'i* (Albert Sonny Machalsie) lors d'un entretien avec l'anthropologue Bruce Miller (Miller 2007, 124-125). *Nawawalhts'i* raconte qu'un jour, alors qu'il était en train de relater l'histoire d'un jeune garçon mythique, celui qui rapporta le masque *swaihwé* aux Salish centraux de la côte, brusquement il entra en relation (« *I connect* ») avec son esprit. L'esprit en question était celui d'un garçon, qui rejeté par les autres, avait décidé d'aller se suicider par noyade : « J'ai ressenti une connexion et je devins juste triste – presque au point de ne plus être capable de parler. J'ai dû rassembler mes esprits avant de pouvoir continuer à raconter la suite de l'histoire parce que je ressentais des émotions, car je venais juste de me mettre en contact avec son esprit. »

La présence près de soi de l'esprit en question peut donc créer une modification émotionnelle. Dans le cas de l'esprit de ce jeune homme, il s'agit de tristesse, celle-là même qui le poussa à se suicider dans le mythe. En tant qu'important représentant culturel Stó:lō, *Nawawalhts'i,* se retrouve parfois confronté à des publics qui ne sont pas conscients de l'importance de ce mythe pour lui. Dans ces cas, il rapporte la même tristesse : « (...) je sens tout simplement que je perds quelque chose, comme s'ils me prenaient quelque chose » (Miller 2007, 125). La tristesse ressentie semble avoir ici deux objets de référence distincts : la tristesse du jeune garçon (l'esprit à l'origine du masque *swaihwé*) moqué par ses pairs et la tristesse ressentie par *Nawawalhts'i* lui-même devant l'incompréhension de certains groupes face à la transmission d'une expérience sacrée. *Ces deux tristesses semblent surgir de contextes sociaux similaires (le jeune garçon est lui aussi en quelque sorte victime d'une incompréhension sociale),* et il est possible que *Nawawalhts'i* s'appuie sur sa propre expérience contextuelle d'incompréhension pour entrer en relation, pour se connecter, avec la tristesse ressentie par le jeune garçon. Ainsi, une des caractéristiques de transmission d'un savoir *xaxa* – ici au niveau des mythes – est que le conteur prend une position particulière où il s'aide du contexte pragmatique – c'est-à-dire ici de l'accueil et des retours de son auditoire – pour se mettre en relation avec l'esprit particulier auquel il fait référence.

Une première conclusion est que ces modalités de communication opèrent via des désamorçages perpétuels de toute transmission représentationnelle. Il s'agit de transmettre quelque chose qui ne se représente pas. Dès que l'activité représentationnelle, portée par le langage, tend à reprendre le dessus, les interlocuteurs mobilisent un certain nombre de techniques permettant de l'enrayer et de faire ressurgir, à partir de processus contextuels, l'ambiguïté et le brouillage perceptifs propres à ces expériences de connexion spirituelle.

Secondes marques des énonciations sur le sacré

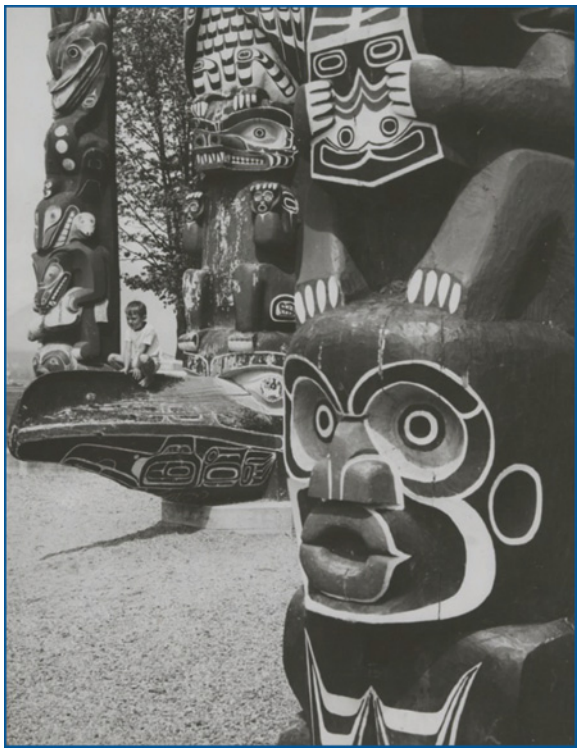
Des types d'énonciations similaires à ceux utilisés par les esprits

L'esprit semble s'adresser à l'individu à travers un certain registre langagier proche de celui qui est utilisé pour rendre compte de la vision elle-même. Ces énonciations ne sont jamais des descriptions ou des actes langagiers représentatifs : d'une manière générale, tout acte représentatif, doit pouvoir être enrayé lorsque l'on rapporte l'expérience d'une vision. En général, des expériences que j'ai pu partager, les esprits donnent des conseils sur la vie de l'individu, demandent des changements, proposent des directions nouvelles pour sortir de situations difficiles.

Par exemple, un ancien (*elder*) m'expliqua comment son esprit protecteur, qui était l'esprit d'un

objet rituel tenu pour sacré, était venu le visiter en rêve en lui demandant de protéger l'objet en question. Il lui donna pour cela la vision du caractère hautement sacré de l'objet afin qu'il se souvienne de le protéger en toutes circonstances. Ainsi, depuis ce rêve, la manière qu'il a d'exprimer cette vision est d'abord de l'énoncer comme une promesse ou un ordre de protection. Le cœur de l'expérience était d'avoir reçu le devoir de protéger cet objet rituel plutôt que d'avoir rencontré une entité surnaturelle. *La « pertinence » des informations reçues semble relativement simple : les esprits ne s'adressent qu'à l'impératif ou par l'intermédiaire d'actes de langages illocutoires* (c'est-à-dire qui demandent un ajustement du monde aux mots – Searle 1969). Il s'agit notamment d'actes de langage (1) de type *verdictifs* (accréditation de l'individu, transmission d'un pouvoir/savoir, condamnation de certaines pratiques antérieures et prescriptions de nouvelles pratiques, etc.) (2) de type *exercitifs* ou *directifs* (des ordres sont donnés à certains individus comme de se rendre dans certains lieux, permissions de se lier à tel ou tel autre individu, etc.), (3) de type *promissifs* (offre d'un pouvoir qui peut être refusé, invitation à se rendre dans un autre lieu du rêve, etc.), (4) de type *expressifs* (les esprits peuvent féliciter un individu ou exprimer leurs craintes quand à un devenir, etc.), (5) de type *déclaratifs* ou proprement *performatifs* (donner un nouveau statut à un objet ou un individu, etc.)

Il est fréquent que les visions demandent seulement un bain ou une purification, de marcher très longtemps (dans la nuit et à travers des bois), de se rendre dans des endroits éloignés dangereux, par exemple, des lieux où les rivières forment des rapides. Parfois, on ne comprend pas très bien ce que veut le rêve ou la vision, et l'on est incapable de reproduire l'acte recommandé. Si l'on n'a pas compris le sens de la vision, on peut alors attendre des années avant d'en parler. Certains guérisseurs attendent d'avoir pu répondre aux différentes demandes des esprits avant de faire entendre publiquement les chants qu'ils ont pu recevoir en vision. L'esprit s'adresse donc principalement à l'impératif. Ainsi, il est possible de penser que ce type d'actes de langage permet d'expliquer pourquoi les visions sont si difficilement communicables : *les esprits ne s'expriment pas, le plus souvent, à travers des actes de langages simplement représentatifs (ils n'expliquent pas), dès lors pourquoi les individus qui les expriment devraient-ils utiliser des actes de langage représentatifs ou descriptifs ?*



Albert Robillard © musée du quai Branly

Nous avançons ici vers un premier élément de compréhension des modalités discursives des expériences du sacré : *les types d'énonciations et de compte-rendu de ces expériences du surnaturel, loin de se présenter comme des descriptions, se donnent de manière à constituer des renvois de l'interlocuteur aux mêmes types d'expérience*. Il s'agit donc d'éviter la représentation afin d'exciter la curiosité de celui qui écoute, afin qu'il expérimente de lui-même, de manière ostensive le contenu du message. En réalité, les modifications des propriétés énonciatives et des marqueurs pragmatiques ne demandent pas à l'interlocuteur un important effort de décodage du contenu du message, puisque la « désambigüisation » (Sperber et Wilson 1989) du propos, celle qui est requise dans toute interaction courante, est moins le but de la communication que ne l'est plutôt le désamorçage de toute forme descriptive. La règle est donc que l'essentiel de l'expérience se communique au mieux lorsque l'on reste ambiguë.

Troisièmes marques des énonciations sur le sacré
Une opération déférentielle pour éviter la représentation

L'anthropologue cherchant à comprendre la nature de la relation aux entités surnaturelles se retrouve devant un autre écueil lorsqu'il discute informellement avec des participants aux rituels : il est souvent implicitement reconnu que seuls les anciens (*elders*) connaissent vraiment le monde sacré, mais les anciens eux-mêmes renvoient assez régulièrement de manière déférentielle[3] à leurs propres anciens – qui ne sont plus là. Il arrive régulièrement qu'on rappelle qu'un grand oncle, une arrière-grande-tante, un parent, connaissait telle question particulière sur le sacré mieux que quiconque. La mémoire d'anciens décédés est donc souvent ravivée, car ces derniers sont censés avoir eu une expérience directe, ostensive et de qualité, du monde des esprits. Il est souvent dit que les anciens n'avaient pas toutes les tentations que nous avons de nos jours et se consacraient mieux à l'expérimentation du sacré. En quelque sorte, une structure du savoir sacré aujourd'hui consiste souvent à apparaître comme un savoir *toujours-déjà-perdu*. Il y a bien, en effet, une quantité importante de connaissance sur ces questions qui a été perdu, notamment suite à l'installation sauvage des euro-américains dans la région, la violente politique de déracinement des Pensionnats, et la perte, avec les langues locales, des mots vernaculaires rendant compte de ces expériences du sacré. Mais à plusieurs reprises, dans les témoignages ethnographiques d'informateurs nés dans les années 1880, les anciens eux-mêmes, maitrisant parfaitement la langue halkomelem, disaient aussi que leurs anciens connaissaient mieux ces choses-là qu'eux-mêmes (par exemple, Wells 1987, 159). L'aspect déférentiel et la dimension de perte sont-ils structurels aux énonciations concernant le savoir sacré ?

Par exemple, il m'arriva à plusieurs reprises de recevoir la consigne de ne pas cracher sur le sol ou dans les rivières, et *a fortiori* lorsque je me trouvais sur des sols sacrés. Cette règle me fut plusieurs fois rappelée de manière délibérée par des personnes qui, lorsque je voulais m'enquérir de la justification, ne pouvaient le motiver autrement que par « un ancien me l'a dit ». En général, lorsque je demandais à des anciens, je pouvais avoir deux sortes de justifications sur cette interdiction de cracher : soit parce que cela gêne certains êtres des rivières, soit parce que, notamment lors de la Danse du soleil, l'eau est un bien sacré, et que la perte inutile de salive ou d'eau est une offense faite au sacrifice des danseurs, qui en manquent cruellement pendant le rituel. Un ancien a pu me dire que lorsque l'on fait l'expérience d'être danseur, on sent soi-même que l'eau ne doit pas être déversée sur le sol sans raison. Il fit ainsi part d'une ostension directe justifiant la prohibition.

Loin de reposer sur une ostension directe, dans de nombreux cas, le savoir concernant la nature des règles sacrées est construit à partir d'une déférence structurelle. Qu'est-ce qu'un savoir par déférence ? Nous pouvons concevoir deux sortes de déférence (Origgi 2004) : (1) la déférence linguistique qui fait que les conditions de vérité de nos énoncés sont soumises à un ensemble de paramètres de renvoi à d'autres savoirs que le nôtre (par exemple, dans l'utilisation des mots comme « arthrose » ou « orme » dont personne ne peut dire exactement à quoi ils renvoient) (Putnam 1975, 227 ; Fodor 1995), (2) la déférence épistémique délibérée est une déférence à des personnes censées mieux savoir que soi-même. Cette déférence épistémique accorde donc un « crédit ontologique » (Kaufmann 2006) à leur connaissance sur certaines questions précises ou générales.

La déférence épistémique nécessite donc la référence à une communauté d'experts. Qui sont ces experts ? Nous pouvons penser qu'il s'agit moins dans le monde Salish de tel ou tel chamane, possédant un réservoir de savoir particulier et inaccessible, que la *communauté des anciens* en général : cette communauté a pu faire l'expérience du temps où les êtres et les choses sacrés étaient directement expérimentables. Même si parfois les anciens font déférence envers leurs propres anciens, ce sont les seuls qui se permettent généralement de faire part publiquement d'une vision, d'un rêve ou de leur expérience du surnaturel à la première personne : par exemple, un ancien respecté avait demandé à la communauté qui venait faire les loges de sudation

[3] Cette différence entre ostension et déférence se trouve dans Déléage 2009.

chez lui, dont j'avais pu faire partie à une époque, que l'on fasse un rituel pour les morts (« burning ceremony »), rituel où l'on brûle des couvertures et de la nourriture, parce que marchant dans la montagne pour chercher une personne qui s'était perdue, il avait eu la vision de deux de ses ancêtres. Il voulait les remercier de l'avoir aidé à retrouver la personne perdue. La communauté des anciens est donc souvent le référent pour toute appréhension ostensive du monde des esprits, et un ancien est un individu qui parle du monde surnaturel par expérience.

L'ancien est donc plus proche du monde surnaturel parce qu'il en a une expérience plus profonde, c'est-à-dire plus ostensive. Ainsi, le plus souvent, dans la transmission des énoncés sur le sacré, au quotidien, la déférence épistémique, comme la déférence sémantique, utilise un *opérateur déférentiel* (Recanati 1997 ; Recanati 2000, 458), c'est-à-dire une marque sémantique qui associe au terme que l'on utilise le caractère que ce terme possède dans l'expérience d'un expert, en l'occurrence un ancien. *À la fin de la chaîne de déférence, un individu s'attend toujours à trouver un sujet-supposé-savoir-de-manière-ostensive (et non déférentielle)*. Un usage déférentiel est donc *fondé* seulement si quelqu'un, à l'autre bout de la chaîne déférentielle, utilise cette même expression d'une manière non-déférentielle, c'est-à-dire possède une connaissance ostensive (Recanati 2000, 452).

L'opérateur déférentiel et la logique de la rumeur

Ainsi se construisent, par déférence épistémique, les nombreuses rumeurs à travers lesquelles se transmettent implicitement, durant les rituels, les savoirs sur le sacré. Ces rumeurs se construisent par enchâssements de déférences. Elles forment une sorte de savoir commun partagé par de nombreux salishs de la côte. Un jour que je me trouvais dans le petit village de Hope, au nord de Vancouver, j'eus une conversation avec un homme pratiquant depuis longtemps les rituels locaux. Il était dans la conversation question du *sasquatch*, une créature mythique de grande taille, similaire au yéti, que beaucoup considèrent comme existante et qui arpentent les forêts de la région. Cette créature était autrefois quêtée par les apprentis guérisseurs pour sa puissance. Une proposition déférentielle s'inscrivit dans la conversation de la manière suivante :

> Je suis souvent monté dans la montagne pour quêter des visions. Mais je ne l'ai jamais vu. Par contre, un ancien (*elder*) que je connais m'a dit qu'il l'avait vu. Des chasseurs aussi le disent. C'est une créature puissante. Beaucoup de choses que l'on ne comprend pas arrivent dans la forêt.

Il s'agit donc ici d'une information par défaut car cet homme n'a jamais vu le *sasquatch* de manière ostensive. Cela rend visible le fait que, transmis par rumeurs, un mode important de transmission des termes du langage spirituel passe par une maîtrise imparfaite. Il est possible de penser que l'opérateur déférentiel (D) appliqué au terme de /sasquatch/ fonctionne sous la modalité suivante.

> (1.1.) D $_{\text{ANCIEN}}$ (*sasquatch*)
> (Via l'opérateur déférentiel épistémique D, en l'occurrence un ancien qu'il connait, il peut affirmer l'existence de la créature surnaturelle connue sous le nom de /sasqatch /)

D symbolise ici l'opérateur déférentiel, et l'indice qui suit symbolise la déférence elle-même. Dans le cas (1), cet homme a confiance dans les énoncés de l'ancien et qui peut dès lors apparaître comme un expert. S'il s'avérait que cet ancien ait énoncé un mensonge – qu'il n'eût pas croisé de *sasquatch* et qu'il eût inventé toute cette histoire pour se rendre intéressant – est-ce que dès lors les conditions de vérité des énoncés de cet homme s'en trouveraient modifiées ? Il ne semble pas car l'opérateur de déférence n'est pas directement dirigé vers l'ancien : la contribution sémantique du concept de /sasquatch/ est indépendante des fausses croyances possibles de ses membres, ouvrant dès lors la possibilité d'un savoir déférentiel dont l'expérience ostensive première n'est plus possible. En réalité, cet énoncé peut tout autant se formuler ainsi :

> (1.2.) D $_{\text{ANCIEN}}$ D $_{\text{ANCIENS (ANCÊTRES EXPERTS)}}$ DL $_{\text{(COMMUNAUTÉ LINGUISTIQUE)}}$ (*sasquatsh*)
> (Par l'opérateur déférentiel épistémique D, en l'occurrence un ancien qu'il connait, et l'opérateur déférentiel linguistique DL, référant à une communauté linguistique plus vaste, il peut affirmer que d'autres anciens utilisent – et ont utilisé – le mot /sasquatch/ pour désigner une créature de la région)

Ainsi, nous pouvons penser que même si l'ancien de cet homme rencontré à Hope s'appuie lui-même par exemple sur une déférence épisté-

mique conduisant à son propre grand-oncle (qui aurait vu par lui-même le *sasquatch* en question), la valeur sémantique du terme /sasquatch/ est fixée par un type de savoir qui dépasse les propres énoncés de ce grand-oncle. Ce savoir déférentiel se donne selon deux modalités : il est omniprésent dans les énoncés quotidiens des individus et en même temps fait référence à un savoir ostensif idéal – celui des [ANCIENS] (comme communauté idéale) – qui jouent ici le rôle d'experts.

La logique de la rumeur s'appuie, en même temps qu'elle le consolide, sur le statut de l'[ANCIEN] comme catégorie épistémique ou communauté idéale. Cette logique de la rumeur peut être pensée de la manière suivante (en suivant le mécanisme de la dépendance épistémique proposée par Hardwig 1985) : nous avons des raisons de croire un expert ou un témoin qui dit que *p,* si nous avons des raisons de croire qu'il a des raisons de croire que *p*. Les raisons de croire qu'un expert a des raisons de croire que *p,* ne nous fournit pas d'indices sur *p*, car les raisons que l'expert a de croire *p* peuvent nous être incompréhensibles. Nous reconnaissons simplement que l'expert, en l'occurrence l'[ANCIEN], est dans une position épistémique meilleure que la nôtre (voir aussi sur cette question Origgi 2004 ; Sperber et al. 2010). Cette meilleure position épistémique est celle d'une possible *expérience ostensive* : une expérience ostensive est une expérience par preuves directes qui vérifient une assertion en montrant l'objet ou l'état de chose auquel l'assertion se rapporte. Pour cette raison, les modalités déférentielles du savoir reposent toujours d'une certaine manière sur la possibilité de modalités ostensives de la production d'énoncés (Recanati 2000, 452 ; Déléage 2009).

L'opérateur déférentiel, au cœur du fonctionnement des rumeurs, n'est pas seulement un outil de domination par réclusion du savoir. Au contraire, le plus souvent, il renvoie à *un sujet-supposé-savoir-par-ostension-directe*, afin de rappeler que les énoncés sacrés ont pour fonction principale de renvoyer l'auditeur de l'énoncé sacré à expérimenter directement par lui-même. L'opérateur déférentiel construit donc un savoir sacré *xaxa, toujours-déjà-perdu*, dont l'ostension directe ne peut être formulable. C'est à travers ce processus que se construit la figure d'un *sujet-supposé-savoir-par-ostension-directe*, et que se renforce le poids épistémique des [ANCIENS] (*Elders*) en tant que communauté.

Edgar Aubert de la Rüe © musée du quai Branly

Une transmission déclarative – implicite des savoirs sacrés

Les anthropologues nord-américains notent en général, dans les cultures autochtones, une préférence pour l'apprentissage par « observation » plutôt que par « instruction » (par exemple pour la région, Bierwert 1999, 63 ; Wax and Thomas 1972, 33 ; Leacock and Lurie 1971, 444). L'approche de ces transmissions en Amérique du Nord est souvent théorisée sur le thème d'une « non-interférence » ou « non-intervention » (Helm 1961, 174-176 ; Seaman 1980, 185-209 ; Ridington 1992, 46 ; Rushforth 1992, 485-488). Les peuples Salish côtiers n'échappent pas à ce type d'observation. Amoss remarque que l'autonomie est posée, chez les Salish côtiers, comme une « valeur » (Amoss 1978, 145), et qu'un principe implicite de « laisser-faire » empêche par exemple un parent d'intervenir entre un enfant et ses jouets (Amoss s'appuie notamment sur les études de Schriver & Leacock avec les enfants du lac Harrisson). Toute procédure de transmission semble donc être centrée autour de l'axiome selon lequel « l'accès au savoir dépend de l'accès à l'expérience » (Rushforth 1992, 490). Priver un individu de l'accès à l'expérience est donc un acte d'interférence qui semble être considéré comme

une atteinte à l'intégrité même de la personne. Il semble que la forme même de communication des énoncés sacrés chez les Salish centraux de la côte, même lorsqu'ils utilisent des déférences complexes, cherche à promouvoir et maintenir ouvert cet accès à l'expérience.

Mais il serait intéressant de préciser la nature de cette transmission par « accès à l'expérience ». Se fait-elle par un mode *procédural* d'acquisition du savoir sur le sacré ? Par *procédural*, il faut entendre la communication d'un savoir directement encodé pour l'action (Anderson 1983, 206 & 369), de l'ordre d'un savoir-faire opérant sous une modalité non-consciente (faire du vélo ou nager ne s'apprend pas grâce à un savoir déclaratif théorique mais par un apprentissage pratique), un savoir localisé pour l'exécution d'une tâche particulière selon une règle d'inférence pratique du type : « si X, fais Y ». Il ne s'agit pas dans le cas de la communication de l'expérience sacrée chez les Salish centraux de la côte de transmission purement procédurale, ce qui commanderait par exemple seulement à un individu ayant vécu une expérience sacrée de garder le silence : *il s'agit de déclarer et transmettre quelque chose mais de manière implicite*. Dès lors, il serait possible de distinguer entre *énonciation déclarative explicite* (matériel verbal destiné à être analysé) et *énonciation déclarative implicite* (matériel verbal qui n'est pas destiné à être analysé). En s'appuyant sur le schéma d'apprentissage proposé par Mandler (Mandler 2004, 54), je propose de situer ce savoir *déclaratif-implicite* à l'intérieur d'autres champs de communication et transmission des savoirs.

Si donc les anthropologues parlent généralement, en un sens vague, de « non-intervention » dans les techniques d'apprentissage et de transmission des savoirs dans les communautés autochtones en Amérique du nord, les exemples du matériel verbal des Salish côtiers présentés ici peuvent donc nous aider à spécifier cette modalité de communication du savoir sacré : il s'agit d'un schème de transmission qui s'appuie sur une modalité d'énonciation *déclarative-implicite*, par opposition à un refus d'énonciation, qui serait une transmission *procédurale* (un savoir-faire) mais aussi à une énonciation trop verbeuse et argumentée, qui serait *déclarative-explicite* (un savoir-que). La modalité d'expression du savoir sacré se tient donc entre silence et loquacité. Cette modalité déclarative-implicite permet ainsi de distinguer les savoirs sacrés des autres savoirs du quotidien.

Conclusion

Il ressort de cette analyse des modalités énonciatives des savoirs sur le sacré parmi les Salish centraux de la côte que le but principal consiste à enrayer toute forme ordinaire *d'explicitation*, de représentation et de description du contenu informatif. Et ce en désamorçant les procédés courant de désambiguïsation de l'information qui facilitent la tâche des interlocuteurs. Ainsi, les modalités de transmission du savoir sacré

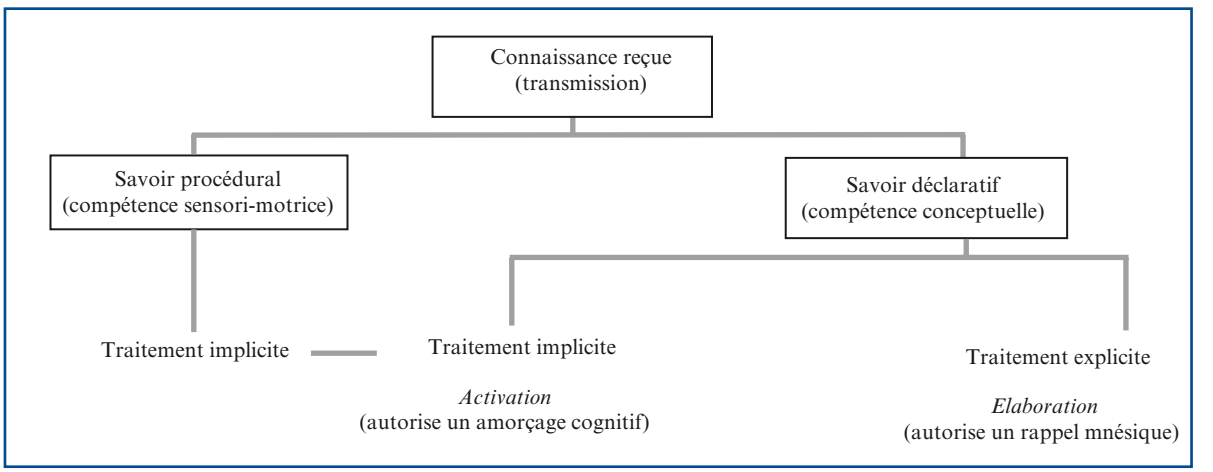


Schéma 1 : Diagramme montrant que l'information procédurale est toujours traitée de manière implicite mais que le savoir déclaratif peut être traité soit de manière implicite soit de manière explicite (Source. Mandler 2004, 54)

chez les Salish centraux de la côte apparaissent fortement inscrites dans un mode de transmission non-interventionniste que nous pouvons qualifier de *déclaratif-implicite*, empêchant ces énoncés de devenir publiques, représentationnels et sujets à délibération sur leur statut de vérité. Ces énoncés restent donc profondément personnels, au sens où ils sont toujours à expérimenter en première personne, mais aussi au sens où leur contenu serait modifié au moment même où ils seraient rendus publics. Comme une particule en régime de physique quantique change de nature sous le regard de l'observateur, le savoir *xaxa* change de nature dès qu'il est communiqué et publicisé, il perd de sa substance *xaxa*.

Bibliographie

- Amoss, Pamela. 1978. *Coast Salish Spirit Dancing: The Survival of an Ancestral Religion*. University of Washington Press.
- Anderson, John R. 1983. *The Architecture of Cognition*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Austin, J. L. 1976. *How to Do Things with Words: The William James Lectures delivered in Harvard University in 1955*. 2e éd. Oxford: Clarendon Press.
- Bierwert, Crisca. 1999. *Brushed by Cedar, Living by the River: Coast Salish Figures of Power*. University of Arizona Press.
- Bloch, Maurice. 2005. *Essays on Cultural Transmission*. Berg.
- Déléage, Pierre. 2009. *Le Chant de l'anaconda*. Nanterre : Société d'ethnologie.
- Fodor, Jerry A. 1995. *The Elm and the Expert: Mentalese and Its Semantics*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Hardwig, J. 1985. « Epistemic Dependence ». *Journal of Philosophy* 7: 335-349.
- Helm, June. 1961. *The Lynx Point People: The Dynamics of a Northern Athapaskan Band*. Dept. of Northern Affairs and National Resources.
- Jakobson, Roman. 1963. *Essai de linguistique général*. Éditions de Minuit. Paris.
- Kaufmann, L. 2006. « Les voies de déférence : sur la nature des concepts socio-politiques ». In *Langage et Société,* Éditions Maison des sciences de l'Homme. Vol. 3. 117. Paris.
- Leacock, Eleanor Burke, et Nancy Oestreich Lurie. 1971. *North American Indians in Historical Perspective*. New York: Random House.
- Mandler, Jean Matter. 2004. *The Foundations of Mind Origins of Conceptual Thought*. Oxford; New York: Oxford University Press.
- Miller, Bruce Granville. 2007. *Be of Good Mind: Essays on the Coast Salish*. UBC Press.
- Origgi, Gloria. 2004. « Croyance, déférence, témoignage ». In *La philosophie cognitive,* édité par Elisabeth Pacherie et Joëlle Proust. [Gap] ; [Paris]: Éd. Ophrys; Éd. de la Maison des sciences de l'homme.
- Putnam, Hilary. 1975. *Philosophical Papers*. London; New York: Cambridge University Press.
- Recanati, Francois. 1997. « Can We Believe What We Do Not Understand ? » *Mind and Language* 12 (1): 84-100.

– 2000. « Deferential Concepts : A Response to Woodfield ». *Mind and Language Mind and Language* 15 (4): 452-464.

- Ridington, Robin. 1992. *Trail to Heaven Knowledge and Narrative in a Northern Native Community*. Iowa City: University of Iowa Press.
- Rushforth, S. 1992. « The Legitimation of Beliefs in a Hunter-Gatherer Society: Bearlake Athapaskan Knowledge and Authority ». *American Ethnologist*.
- Seaman, P. David. 1980. « Linguistics : Linguistic Convergence : An Ethnography of Speaking at Fort Chipewyan, Alberta. Ronald Scollon and Suzanne B. K. Scollon ». *American Anthropologist* 82 (4): 874-75.
- Searle, John R. 1969. *Speech Acts: An Essay in the Philosophy of Language*. Cambridge University Press.
- Sperber, Dan, Fabrice Clément, Christophe Heintz, Olivier Mascaro, Hugo Mercier, Gloria Origgi, et Deirdre Wilson. 2010. « Epistemic Vigilance ». *Mind & Language* 25 (4): 359-93.
- Sperber, Dan, et Deirdre Wilson. 1989. *La pertinence: Communication et cognition*. Paris: Les Éditions de Minuit.
- Suttles, Wayne P. 1987. *Coast Salish Essays*. Édité par Ralph Maud. Talonbooks.
- Wax, R. H, et K. R Thomas. 1972. « American Indians and White People ». In *Native Americans Today: Sociological Perspectives,* édité par

Howard M Bahr, Bruce A Chadwick, et Robert C Day, 31-42. New York: Harper & Row.

• Wells, Oliver. 1987. *The Chilliwacks and Their Neighbors*. Édité par Ralph Maud et Brent Douglas Galloway. Vancouver: Talonbooks.

Many individuals among the Central Coast Salish people in the Vancouver region still practice certain rituals and continue developing and maintaining their relations to supernatural non-human entities, despite their Euro-American lifestyles. Any anthropologist seeking to understand a person's bond to these entities is faced from the outset with a major difficulty. Although those involved in the spiritual life of the community acknowledge the ritual practices they perform, they invariably speak of the supernatural beings in vague and ill-defined ways, punctuated by long periods of silence and accompanied by reminders of the confidential nature of the content conveyed. Making public one's relation to a supernatural entity, or boasting about it, is not only implicitly prohibited, but is often considered to be a sign of an inauthentic relation to the realm of the sacred. I shall explore and analyze certain characteristics of these discourses. What are the pragmatic conditions of utterance in a personal encounter with a supernatural entity? What types of discursive techniques are most frequent in reporting this experience? What do these discursive techniques seek to emphasize? I will be attempting to show that in a strange convergence of form and content, the modes of enunciation employed give us precious clues as to the contents conveyed.

The category of *xaxa*

One summer's evening when I happened to be near a sacred ground used for the Sun Dance, in Coast Salish territory[4], beyond the little town of Hope, I was looking across toward the inside of the sacred circle when a respected elder standing next to me murmured in an undertone, as though talking to himself alone, that on many evenings, standing in the same place, he had seen and felt spirits circling around the sacred ground. He could see their movements in the darkness. I looked up at the sky trying to imagine how the spirits wheeled around the sacred circle. He continued: "It is still too early. But they are coming. When they are here, you feel their presence everywhere. When they are here, everything becomes *xaxa*."

This use of a Halkomelem word, the language of the Coast Salish, within a statement otherwise in English, was sufficiently rare to be noteworthy. It implied that no English word was adequate. The word /x̌é?x̌e/ among the Musqueam or /x̲á:x̲a/[5] or /xaxa/ nowadays among the Stó:lō refers to a concept which is often translated by "sacred". Any /x̲á:x̲a/ utterance signals that an object, a place, a relation or a person is being denoted as sacred or taboo. In ethnographic literature, the word generally designates something considered precious (Wells 1987, 57), the status of a girl at puberty (Suttles 1987, 186), or that *xaxa* places are dangerous and should not be approached (Miller 2007, 142). I noticed that every time a person was about to mention something /xaxa/, normal modes of utterance and expression were suspended.

The experience of something *xaxa*, that is, predominantly, the encounter with supernatural entities, is difficult to define and, in the Fraser Valley and the Strait of Georgia, varies even within an individual's own experience. For this reason, examining the communicational context and the pragmatics of the utterances will give us better insight into the qualification "*xaxa*" than a semantic and propositional analysis. One of the aims of this article is to identify the criteria by which certain situations may be judged to be *xaxa*.

---

[4] The Coast Salish are a sub-group of the Salish Amerindian peoples, the word "Coast" here meaning the coasts of the Straits of Georgia and of Juan de Fuca in British Columbia (Canada) and the State of Washington (United States). The Coast Salish have in common a large number of cultural traditions, especially cosmological principles and systems of rituals, but these have changed radically over the last two centuries under the influence of colonization, catholicism and other indigenous cultural practices. This research, which is the fruit of some fifteen months spent in the Vancouver region, in Coast Salish territory, attempts to identify some invariables in the relations of the Coast Salish to supernatural entities, despite the diversity of their approaches, practices and discourses.

[5] The uvular fricative /x̲/ does not exist in French, but it is close to a prolonged, breathy-voiced /r/. The /x̲a/ thus sounds similar to /*tarte*/ in French.

Characteristics of utterances concerning the sacred I
Changes in pragmatic markers

Changes in phatic markers

When the people with whom I was taking part in ritual activities thought of, or were about to tell me about, something sacred, they frequently altered not only their intonation, but also their posture and even their way of looking at me. For example, when I wanted to transcribe phonetically a sacred song I had heard during a sweat lodge ceremony, in order not to forget it, an elder advised me not to write down the sounds. This song was too sacred to be frozen in writing. Moreover, the sounds and the words did not belong to me. His bearing had changed as he said these words, to convey that he was saying something important. He looked away more often and his injunctions, which were punctuated by longer silences than usual, were often expressed in impersonal terms ("one does not rewrite a song") or as atemporal truths ("these are sacred words").

In ordinary communication, statements were transmitted in conformity with rules of "relevance" (Sperber and Wilson 1989, 236-237), with individuals attempting to convey a maximum amount of information in such a way as to require the minimum cognitive effort from their interlocutor. However, when sacred things were mentioned, the markers of the utterances were often blurred. The silences between sentences got longer, which can be interpreted as a sign that the interlocutor was choosing his words carefully, and warnings were also given, and reminders of the dangers involved in broaching such subjects. These issues were said to be personal, complex, and sensitive, or dangerous and inexpressible. Here, *these warnings affected the phatic markers*, that is, the function of language relating to the way individuals enter into contact and maintain the bond of communication (Jakobson 1963, 209ff). There were two main causes of these changes to phatic markers: as addressee of these admonitions, I was reminded that I was not native to the area (but the closer I was emotionally to my interlocutor, the less frequent were these reminders); and the Central Coast Salish have a general rule that the sacred knowledge transmitted was difficult to obtain (and was previously governed by certain rights), and one cannot pass it on so easily to someone else.

Changes in conative markers

Alongside the changes in phatic markers when a spiritual content is being communicated, there also exist a certain number of discursive markers which attempt to suspend the development of a positive content. I noticed that when people told me about a dream or a vision they had had, they often avoided really explaining the message it contained. For example, a friend told me that once when he was just sitting on his bench, he had seen a sacred site unfold before his very eyes, exactly like the place where we happened to be when he described this vision to me. The vision had conveyed no other message than the presence of this landscape itself, but it was one of the reasons why he was here, he said, on this ground, in order to take part in and assist with the rituals.

Even when a non-human entity appears in a vision (an animal, an ancestor, etc.), the concrete information provided about it is scanty. To return to the elder's remark above, to the effect that spirits were approaching the sacred ground, the fact that this was uttered in an undertone showed that the speaker was not intending to enter into a discussion concerning these spirits. Any question about, for example, their bodily form, their facial features or even the clothes they were wearing as they flew over the sacred ground would have been out of place. There was no attempt to convey any positive content. *It is possible that the reason for suspending a positive content was the wish to bring about a transformation in the way the addressee thought and felt.* This would affect primarily the conative markers. The latter consist of discursive markers which aim to alter the behavior or thoughts of the listener (see Jakobson 1963, 214, and perlocutionary acts in Austin 1976).

Hence what was murmured to me in an undertone did not aim to convince me that it was possible for spirits to be circling around the sacred ground, nor was the speaker concerned to know whether I even believed in spirits or not, or whether I had ever seen any (I take my cue here from similar remarks by Bierwert 1999, 54). *This type of utterance seems to present itself simply as the speaker's "personal truth" which the interlocutor can then try to experience in the real, or not.*

Changes in emotional markers

Many interlocutors maintained that it was dangerous to talk too much about supernatural entities because that meant bringing them close to one. These entities' specific emotions were said to be channelled into the speaker when he or she conjured them up in words. An interesting case revealing the pragmatic conditions of this spiritual connection is shown by *Nawawalhts'i* (Albert Sonny Machalsie) in an interview with the anthropologist Bruce Miller (Miller 2007, 124-125). *Nawawalhts'i* recounts that one day when he was telling the tale of a mythical young boy, through whom the *swaihwé* mask had come to the Central Coast Salish, he suddenly made contact ("I felt a connection") with his spirit. The boy in question had been rejected by others and had decided to commit suicide by drowning: "I felt a connection and I was just sad – just almost – like I almost wasn't able to speak. I had to collect myself before I could carry on telling the story because I got very emotional, because I just connected to his spirit."

The presence of the spirit near to one can thus alter one's emotions. In the case of the spirit of this young boy, the emotion was sadness, the sadness which in the myth drove the lad to suicide. *Nawawalhts'i,* an important representative of Stó:lō culture, sometimes addressed publics who were unaware of the importance of this myth for him. On such occasions he said he felt a similar sadness: "There are some groups that make me feel that I'm losing something, like they're taking something away" (Miller 2007, 125). The sadness experienced seems to have two distinct referents. There is the sadness of the young boy (the spirit at the origin of the *swaihwé* mask) who was mocked by his peers; and the sadness felt by *Nawawalhts'i* himself when faced with the incomprehension of certain groups of people regarding the transmission of a sacred experience. *These two feelings of sadness seem to stem from similar social contexts (the young boy is also to a certain extent the victim of social incomprehension),* and *Nawawalhts'i*'s ability to enter into relation, to connect with, the sadness felt by the young boy perhaps derives from his own contextual experience of not being understood. Hence one of the characteristics of the transmission of *xaxa* knowledge – here at the level of myth – is that the narrator avails himself of the pragmatic context – here the receptivity and responses of his audience – in order to enter into relation with the particular spirit to which he is referring.

A preliminary conclusion is that these modes of communication constantly undo the possibility of any transmission of representational content. What is transmitted is not something which can be represented. As soon as, through the agency language, representation begins to take over, the speakers mobilize a certain number of techniques which bring this process to a halt. They additionally reaffirm, through contextual factors, the perceptive ambiguity and blurring of representations which characterize these experiences of connecting with spirits.

Characteristics of utterances concerning the sacred II

Types of utterance similar to those used by spirits

Spirits seems to address the individual in a certain linguistic register which is close to that used to talk about the vision itself. The language never involves descriptions or representation. In general, every representational act must be blocked, when the experience of a vision is being recounted. In general, on the basis of the sacred experiences I had access to, the spirits gave advice on an individual's life, required changes to be made, and suggested new departures, to get out of difficult situations.

For example, an elder explained to me how his guardian spirit, which was the spirit of a ritual object considered to be sacred, had come to visit him in a dream, asking him to protect the object in question. He received a vision of the extremely sacred character of the object so that he should remember it and protect it in all circumstances. The way he expressed this vision was in the form of a promise or a command to protect. The core experience was having received the command to protect this ritual object rather than having encountered a supernatural entity. Hence *the "relevance" of the information received seems quite simple: spirits address the speaker only in the imperative or using illocutionary speech acts* (that is, acts which require the world to adjust to the words – Searle 1969). The speech acts concerned are 1) *verdictive* (accrediting the individual, transmitting power/knowledge, condemning certain

previous practices and prescribing new ones, etc.). 2) *exercitive* or *directive* (orders are given to certain individuals, for example that they should go to certain places, permissions are granted for the speaker to associate with such and such a person, etc. 3) *promissory* (offering a power which can be refused, inviting the speaker to go to another place in the dream, etc.) 4) *expressive* (the spirits can congratulate an individual or express their fears regarding a certain development, etc.), 5) *declarative* or strictly *performative* (giving a new status to an object or a person, etc.)

Frequently, the visions only prescribe bathing or purification, walking for a very long time (at night and in the forest), or going to dangerous places far away, for example where there are rapids in the rivers. Sometimes what the dream or vision is demanding is unclear, and the recommended act cannot be carried out. If one has not understood the meaning of a vision, it may be years before one speaks of it. Some healers do not publicly perform the songs received in a vision until they have managed to fulfill the spirits' different demands. The spirit's mode of address is thus invariably the imperative. The use of this type of speech act gives us a clue as to why the visions are so difficult to communicate: *since the spirits generally do not express themselves in representational speech acts (they do not aim to explain), why should the individuals who recount the experiences use representational or descriptive speech acts?*

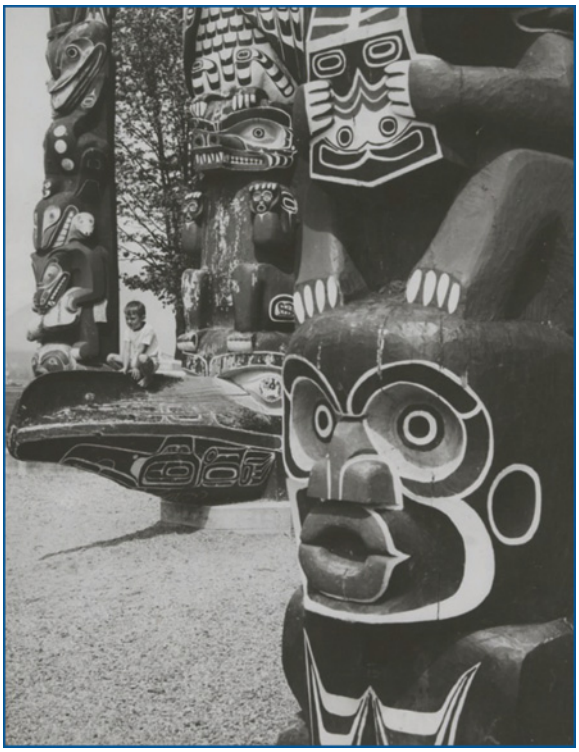
We can now formulate a first insight into the discursive modes used to convey experiences of the sacred: *the types of utterance used do not present themselves as descriptive, but rather as ways of referring the interlocutor on to the same types of experience*. Representation is avoided in order to arouse the curiosity of the listener so that he or she may experience the content of the message in an act of ostension. In fact, the effort required by an interlocutor to decode the content of the message, given the changed modes of utterance and the changed pragmatic markers, is not very great because the "disambiguation" (Sperber and Wilson 1989) required to understand even the simplest interaction is not really the goal of the communication here. The goal is, rather, to prevent the emergence of any descriptive form: the essence of the experience is best communicated by remaining ambiguous.

Characteristics of utterances concerning the sacred III
Deferential operations to avoid representation

Any anthropologist seeking to understand this relation to supernatural entities comes up against another hurdle when he or she has informal discussions with individuals who participate in sacred rituals. It is often implied that only the elders really know the world of the sacred, whereas the elders themselves tend to refer back deferentially[6] to their own elders – who are no longer there. Often an elder will say that a great-uncle, a great-great-aunt, or another relative, knew a certain aspect of the sacred better than anyone else. Deceased elders are often evoked, because they were supposed to have had a direct, ostensive and particularly authentic experience of the world of the spirits. People often say that the elders did not have all the temptations we have today, and could devote themselves more completely to experiencing the sacred. Sacred knowledge is thus often figured as *always-already-lost*. And much understanding of the sacred has indeed been lost through uncontrolled settlement in the region of European Americans, the violent policy of taking native children away to residential schools, and the loss, along with local languages, of the vernacular terms in which sacred experiences were couched. However, the ethnographic reports by informants born in the 1880s show that elders who had a perfect command of the Halkomelem language often also said that *their* elders knew those things better than they did (for example, Wells 1987, 159). Could it be that the dimensions of deference and of loss actually structure utterances concerning sacred knowledge?

On several occasions, for instance, I was instructed not to spit on the ground or in the rivers and especially not when I was on sacred ground. This rule was reiterated quite deliberately by individuals who, when I asked them why this was the case, could give me no reason other than that "an elder told me". When I then asked the elders, I generally received two sorts of answers as to why spitting was forbidden: this behavior disturbed certain river beings, or else because water is

[6] This difference between ostension and deference comes from Déléage 2009.



Albert Robillard © musée du quai Branly

a sacred possession, particularly in the Sun Dance, and unnecessary loss of saliva or water is an insult to the sacrifice made by the dancers, who cruelly lack water during the ceremony. An elder confided in me that when one is oneself a dancer one can feel that water should not be needlessly spilled. He thus justified the prohibition by an ostensive act of reference.

In many cases, knowledge of sacred rules is not given by acts of ostension but through a structure of deference. What is knowledge by deference? There are two sorts of deference (Origgi 2004). 1) in linguistic deference, the truth of our statements is conditional upon a set of referrals to other knowledges (for example, in the use of terms such as "arthritis" or "elm", where no one can really say what they refer to) (Putnam 1975, 227; Fodor 1995); and 2) deliberate epistemic deference is deference to people considered to know better than oneself. It attributes "ontological credit" (Kaufmann 2006) to their knowledge on certain particular or general issues.

Epistemic deference thus involves a reference to a community of experts. Who are these experts? For the Salish, the expert is not a particular shaman who might have a wealth of specific, but inaccessible, knowledge, but rather a *community of elders* in general. This community lived at a time when sacred beings and things could be directly experienced. Although sometimes the elders will defer to their own elders, they are the only ones to talk publically and in the first person about a vision, a dream or an experience of the supernatural. For example, a respected elder had asked the community which came to do a sweat lodge ceremony with him (and which I was a part of at the time) to carry out a ritual for the dead (a "burning ceremony"), during which one burns blankets and food, because as he was walking in the mountains one day looking for a person who had got lost, he had had a vision of two of his ancestors. He wished to thank them for having helped him find the lost person. The community of elders is often the name for those who have direct knowledge of the spirit world, and an elder is someone who knows the supernatural world through experience.

The elder is thus closer to the supernatural world because his experience of it is more intimate, that is, based on ostension. In everyday discourses on the sacred, epistemic and semantic deference are invariably signaled by a deferential operator (Recanati 1997; Recanati 2000, 458), that is, by a semantic marker which associates with the term being used the character which this term possesses in the experience of an expert, in this instance an elder. *The individual always expects there to be a subject-supposed-to-know-ostensively (and not deferentially) as end-point of the chain of deference*. Deferential usage is thus *justified* only if someone, at the other end of the deferential chain, can use this same expression non-deferentially, in other words, possesses ostensive knowledge (Recanati 2000, 452).

Deferential operators and the logic of rumor

The many rumors by means of which sacred knowledge is obliquely communicated during ritual practices are built on epistemic deference. They are made up of interlocking deferential chains. The result is a sort of shared knowledge, common to many Coast Salish. One day, when I was in the small village of Hope, north of Vancouver, I had a conversation with a man who had been practising the local rituals for a long time.

The issue of the *sasquatch* arose, a very large mythical creature similar to a yeti, which many individuals believe to exist, and which roams across the forests of the region. Previously, this creature was sought out by would-be healers for its power. A deferential statement emerged in our conversation in the following way:

> "I often went up to the mountain in search of visions. But I never saw it. However, an elder I know told me he had seen it. Hunters say so too. It is a powerful creature. Many things we do not understand occur in the forest."

The information was based on a lack, since this man had never seen a *sasquatch* ostensively. This shows that rumor, and hence situations of imperfect mastery, is one of the major ways of communicating the spiritual language. I would suggest that the deferential operator (D) applied to the term /sasquatch/, functions in the following way:

> (1.) D $_{\text{ELDER}}$ (*sasquatch*)
>
> (By means of the epistemic deferential operator D, in this case an elder he knows, he can affirm the existence of the supernatural creature known as /sasquatch/).

Here D symbolizes the deferential operator, and the subscript which follows symbolizes the deference itself. In case (1), therefore, this man trusts the statements of the elder, who can thus be treated as an expert. If it turned out that the elder had lied – that he had not encountered a *sasquatch* and had invented the whole story just to draw attention to himself – would the truth value of this man's speech change at all? I think not, because the deferential operator is not directly focused on the elder. The semantic contribution of the concept of /sasquatch/ is independent of any erroneous beliefs. This implies that a deferential knowledge not grounded in a primary ostensive experience is also possible. As such, this statement could just as well take the following form:

> (1. 2.) D $_{\text{ELDER}}$ D $_{\text{ELDERS (EXPERT FORBEARS)}}$ LD $_{\text{(LINGUISTIC COMMUNITY)}}$ (*sasquatsh*)
>
> (By means of the epistemic deferential operator D, in this case an elder he knows, and the linguistic deferential operator LD referring to a larger linguistic community, he can affirm that other elders use – and have used – the term /sasquatch/ to refer to a creature of the region.)

This suggests, furthermore, that even if this man I met in Hope had relied on an epistemic deference leading back from the elder he knew to his own great-uncle (who had seen the *sasquatch* in question with his own eyes), the semantic value of the term /sasquatch/ would be determined by a type of knowledge independent of the great-uncle's testimony. The deferential knowledge implied here takes two forms: it is ubiquitous in the everyday statements of individuals, and at the same time it refers to an ideal ostensive knowledge, that of the [Elders] (as ideal community), who occupy the position of experts.

The logic of rumor depends on, while at the same time consolidating, the status of [ELDERS] as an epistemic category or ideal community. This logic can be analyzed in the following way (in accordance with the mechanism of epistemic dependence expounded by Hardwig, 1985): we have reason to believe an expert or a witness who says that *p*, if we have reason to believe that he has reason to believe that *p*. The reasons to believe that an expert has reason to believe that *p* tells us nothing about *p*, because the reasons which the expert has to believe that *p* may be incomprehensible to us. We simply recognise that the expert, in this case the [ELDER], has a better epistemic position than we do (see also Origgi 2004; Sperber et al. 2010 on this issue). This better epistemic position consists of possible access to an *ostensive experience*. An ostensive experience is one in which direct proof confirms an assertion, by showing the object or the state of affairs to which the assertion refers. Deferential modes of knowledge are always in some way grounded in the possibility of ostensive reference. (Recanati 2000, 452; Déléage 2009).

The deferential operator, which is the key to how the system of rumor functions, is not simply an instrument of domination through the occultation of knowledge. On the contrary, it generally refers to a *subject-supposed-to-know-by-direct-ostension* and reminds the listener that the main function of sacred pronouncements is to encourage listeners to experience the sacred for themselves. The deferential operator constructs sacred knowledge as *xaxa, always-already-lost*, standing in for a direct ostension that cannot be expressed. It is through this process that the figure of a *subject-supposed-to-know-by-direct-ostension* is constructed, and that the epistemic value of the [ELDERS] as a community is consolidated.

Edgar Aubert de la Rüe © musée du quai Branly

The implicit – declarative transmission of sacred knowledge

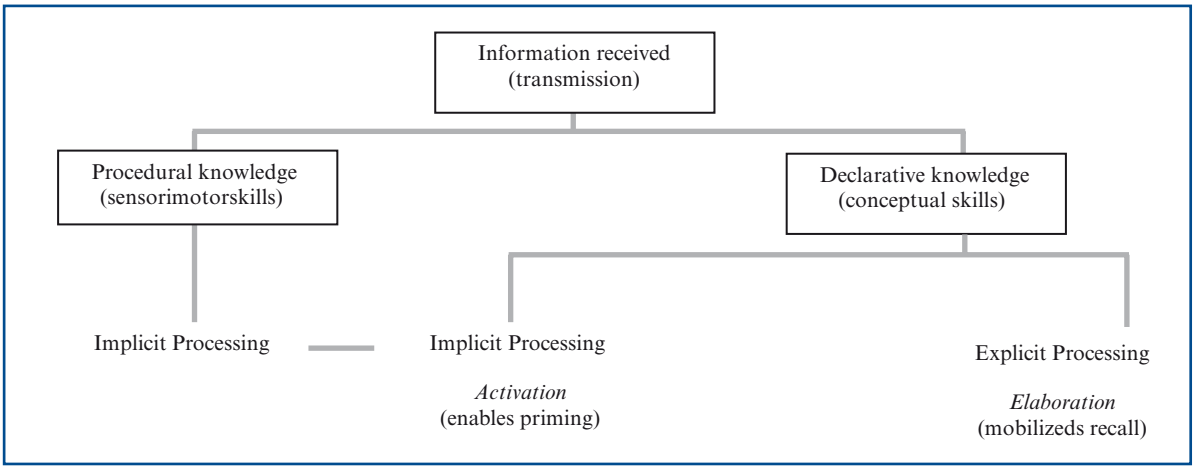
North American anthropologists note that indigenous cultures invariably prefer learning through "observation" rather than through "instruction" (for example, for the Vancouver region, Bierwert 1999, 63; Wax and Thomas 1972, 33; Leacock and Lurie 1971, 444). In North America, this approach is often theorized under the name of "non-interference" or "non-intervention" (Helm 1961, 174-176; Seaman 1980, 185-209; Ridington 1992, 46; Rushforth 1992, 485-488). The Coast Salish are no exception in this: Amoss notes that autonomy is considered to be a "value" for them, (Amoss 1978, 145), and that, for example, a parent will not come between a child and its toys due to an implicit principle of not interfering. (Amoss bases his arguments on Schriver & Leacock's studies of Lake Harrisson children). Transmission thus seems to be centered on the axiom that "access to knowledge depends on access to experience" (Rushforth 1992, 490). To deprive an individual of access to experience is thus considered to be an interference equivalent to violating a person's integrity. The very form in which sacred contents are communicated among the Central Coast Salish is such as to encourage and keep alive the possibility of access to the experience itself, even when the deferential articulations are complex.

It would be useful to define how transmission of sacred knowledge through "access to experience" operates. Does it involve a *procedural* acquisition of knowledge? *Procedural* here means a knowledge directly encoded for action (Anderson 1983, 206 & 369), constituting a kind of non-conscious skill (riding a bike and swimming are not learnt through declarative theoretical knowledge, but by repeated practice); that is, procedural knowledge helps carry out a particular task according to a rule of practical inference in the form of "if X, do Y". The transmission of sacred experience among the Central Coast Salish does not rely on purely procedural means, and indeed this mode would simply encourage an individual who had experienced the sacred to keep quiet about it. *Something must be declared and transmitted, but implicitly*. We should distinguish between an *explicit declarative statement* (verbal material to be analyzed) and an *implicit declarative statement* (verbal material not to be analyzed). Using a model of learning based on Mandler (Mandler 2004, 54), we shall situate this *declarative-implicit* knowledge within other fields of communication and transmission of knowledge:

Anthropologists tend to talk in general and vague terms of "non-interventionist" learning and teaching techniques current among indigenous North American communities. The examples given here of verbal material from the Coast Salish can help us circumscribe this feature in the communication of sacred knowledge: transmission is based on *declarative-implicit* utterances, in opposition to a refusal to discuss of the sacred, which would be embodied in a *procedural* transmission (knowing how). *Declarative-implicit* utterances are also in opposition to explicit discussions or explanations of sacred concepts, which would be embodied in a *declarative-explicit* transmission (knowing that). Utterances concerning the sacred stand between silence and loquacity. Thus, this mode of transmission (*declarative-implicit*) makes it possible to distinguish sacred knowledge from other types of knowledge.

Conclusion

This analysis of how sacred knowledge is expressed among the Central Coast Salish shows that the primary goal is to block any ordinary form of *explanation*, representation or descrip-



Schema 1 : Diagram showing that procedural information is always processed implicitly, but that declarative knowledge can be processed either implicity or explicitly (Mandler 2004, 54)

tion of the informational contents conveyed. This is achieved by undermining the ordinary process of disambiguation which helps the interlocutor understand. Hence the Central Coast Salish clearly practice a non-interventionist mode of transmission of sacred knowledge which can be called *declarative-implicit*, in that the knowledge conveyed cannot become a public, representational discourse whose truth value may be debated. The information remains profoundly personal both in the sense that it must always be experienced in the first person, but also in that it would change if ever it were made public. Just as in quantum physics the act of observation changes the nature of the particle observed, so the nature of *xaxa* knowledge changes as soon as it is communicated and made public, losing its *xaxa* substance.

Séquences sonores : La mémoire musicale chez les Kuikuro du Haut-Xingu (Brésil)

Tommaso MONTAGNANI

Membre affilié du Laboratoire d'Anthropologie Sociale au Collège de France

Résumé

La mémoire musicale chez les Kuikuro du haut-Xingu repose sur une modélisation des séquences des parties mélodiques de la pièce. Dans cet article plusieurs formes de musique rituelle sont présentées : dans chaque cas il existe une particularité dans le principe de combinaison des fragments mélodiques composant la pièce.

Je souhaite mettre en évidence une pratique mnémonique dans laquelle les informations musicales ne sont pas retenues comme une séquence linéaire, mais mémorisées dans leur forme plus basique et mises en ordre lors de la performance grâce aux principes régulateurs que je montre tout au long du texte. La séquence finale n'apparaît donc que lors de la performance, qu'elle ait lieu en contexte rituel ou en phase d'apprentissage ou d'entraînement.

Mots-clés

Kuikuro, Haut-Xingu, Amazonie, musique, mémoire, aérophones

Sound sequences : musical memory among Kuikuro people of Upper Xingu (Brazil)

Abstract

The musical memory among Kuikuro people is based on the establishment of a template of melodic parts' sequences in a given piece. In this article we will present several forms of ritual music: each one of them is structured following its own principle of pattern combination.

Our goal is to present a mnemonic practice during which musical information is not retained as a linear sequence ; it is instead memorized in its most basic form and subsequently put in the right order during the performance, following the regulating principles we will show in this text.

Keywords

Kuikuro, Upper Xingu, Amazon, music, memory, wind instruments

Selon le dernier recensement de la FUNASA de 2010, la population kuikuro compte environ 600 personnes, habitant six villages. Les Kuikuro parlent l'une des deux variantes de la langue carib du haut-Xingu (Meira et Franchetto 2005) ; le haut-Xingu est une région de transition entre la savane du plateau central brésilien et les limites sud de la forêt tropicale amazonienne. Dans la même région vivent d'autres populations de trois importantes familles linguistiques d'Amérique du Sud, arwak, carib, tupi, ainsi qu'un groupe parlant une langue isolée (trumai).

Ce texte vise à présenter une partie des résultats de mes études sur la mémoire musicale kuikuro. Le travail de terrain ainsi que les analyses effectuées sur les données récoltées ont permis de mettre en évidence l'existence d'une véritable musicologie autochtone kuikuro. Cette musicologie locale et la terminologie qui lui est associée ont servi de base pour mon étude et c'est à partir de la façon dont les musiciens s'expriment que j'ai essayé d'élaborer un modèle descriptif du fonctionnement de la mémoire des apprentis et des musiciens rituels.

Il existe chez les kuikuro un sens de la structure musicale très développé et verbalisé de façon précise et complète. Les musiciens possèdent une remarquable capacité à décomposer la pièce en morceaux de tailles variables, tout en utilisant un langage qui suggère constamment l'existence de structures et de sous-structures dans la pensée musicale. Pendant ces analyses, effectuée régulièrement lors de la transmission maître-élève, les musiciens montrent une maîtrise de la pièce qui leur permet de passer, dans leur discours, du micro au macro et inversement. Des modèles de mémoire de type visuel et linguistique sont intégrés constamment dans ce processus, afin de mieux transmettre et retenir une structure pouvant être représentée sous forme de séquence ordonnée d'éléments basiques.

Cette conception de séquence ordonnée n'est d'ailleurs pas limitée à la musique mais elle caractérise la mémoire rituelle xinguanienne en générale :

« (...) l'ordre doit être respecté scrupuleusement. Cet aspect est fondamental pour la codification de l'information chez les Kuikuro. Il se traduit par la notion de tinapisi *(« en file »), i.e. en ordre séquentiel. Ce qui est en file s'oppose à ce qui est « dispersé » (*tapehagali*). Le savoir traditionnel ordonné en séquence est toujours plus valorisé que celui qui est « dispersé », et lui seul est l'objet d'une transmission formelle contre paiement.*

La notion de tinapisi *exprime l'obsession kuikuro pour la ligne ordonnée. Tout peut et doit être disposé en séquence : il y a toujours un premier, un deuxième, un troisième, etc. Les Kuikuro s'intéressent, dans une séquence, à la position des éléments par rapport au premier, celui qui est « la pointe ». Cette obsession s'applique aussi bien à la politique qu'au rituel. »*[1]

Il est donc possible, comme nous le verrons ici, d'effectuer des comparaisons entre les procédés et les structures mnémoniques à la base de l'apprentissage de la musique et ceux qui structurent les arts de la parole, tels que les discours cérémoniels proférés par les chefs.

Répétition, variation, ordre : critères structurels de la musique de clarinette Takwara

Les Kuikuro comptent 14 rituels prévoyant l'exécution de chants ou de musiques. Une grande partie du répertoire musical rituel est de type vocal. Cependant, la musique du rituel Kagutu, l'un des plus importants dans la vie rituelle de la communauté, est de type instrumental et elle est considérée comme la plus prestigieuse et exclusive parmi les musiciens du village.

Dans ce texte, en plus d'un exemple de musique Kagutu, je vais également montrer des exemples de musiques instrumentales appelées Takwara et Atanga. Le but est de montrer quels sont les structures les plus couramment utilisées dans ces formes de musique rituelle et de souligner l'existence de plusieurs procédés de fragmentation des phrases mélodiques.

Le premier exemple concerne la musique des clarinettes Takwara : Il s'agit de longues clarinettes en bambou qui produisent un son très puissant grâce à l'anche placée à l'intérieur. Les joueurs de Takwara sont au nombre de cinq, chacun tenant une clarinette de dimensions différentes. Cet exemple vise à montrer la façon dont une phrase mélodique est produite à partir de la répétition variée et codifiée d'un noyaux thématique.

Figure 1 : joueurs de clarinette Takwara. Photo : T. Montagnani, 2009

La transcription de l'exemple de la **figure 2** montre la phrase mélodique initiale d'une pièce de takwara sans nom incluse dans le CD « a dança dos sopros » (Fausto et Demolin, 2014).

[1] Fausto, Franchetto, Montagnani (2011), p. 49.

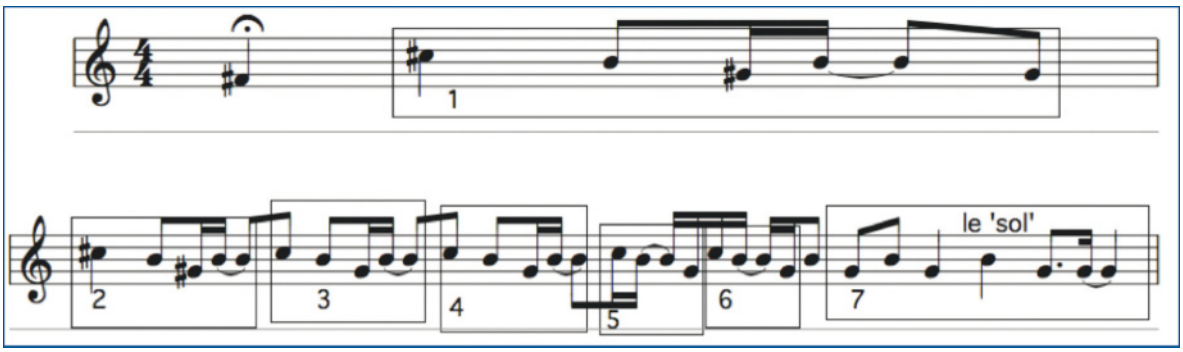


Figure 2 : extrait de pièce Takwara

J'ai subdivisé la phrase en sections (les encadrés) : ces sections sont à la fois le résultat de l'observation analytique des données et de l'explication des structures typiques des pièces de musique d'aérophones fournies par les musiciens kuikuro, dont la notion de « sol » (ngongo). Le fragment à l'intérieur de l'encadré 1 sert de cellule générative pour la totalité de la phrase. Les fragments qui vont de 2 jusqu'à 6 dérivent de 1. Le fragment 2 est obtenu par l'élimination de la note finale de 1, le Sol dièse. Cette note représente un point d'arrivée dans la construction des phrases de la musique Takwara : elle est donc retardée et remplacée par un Do dièse. Ce Do dièse fait alors partie du nouveau fragment 3, car on revient à la note de départ et on répète le motif. Le fragment 3 est obtenu en diminuant la durée de la première note de 2 : le Do dièse initial est une noire dans 2 et une croche dans 3 (la moitié de la durée donc). Le fragment 4 est une répétition exacte de 3, sans aucune variation. Les fragments 5 et 6 sont produits en changeant la durée de chacune des trois notes initiales du motif génératif : l'effet ainsi obtenu est la même séquence de notes (Do dièse, Si, Sol dièse) mais en plus rapide. Le fragment 7 est donc le « sol » : la note d'arrivée est enfin affirmée et jouée sur des valeurs rythmiques plus longues. Le nom donné par les Kuikuro à cette partie témoigne d'une idée de descente vers le bas, ce qui est observable aussi dans le profil mélodique de la phrase.

Il existe donc une chaîne de relations entre les fragments. La presque totalité de la phrase, à l'exception de la partie nommée « le sol », est obtenue à partir d'une séquence de modifications des cellules dans laquelle chaque composante est liée à la précédente et à la successive par un rapport de génération/dérivation structurelle. Le noyaux mélodique de l'encadré 1 sert alors de matrice pour la construction du reste de la phrase : la mémorisation du noyau et de la série d'opérations de transformation à effectuer sur ceux-ci permettent au musicien de reconstruire la totalité de la phrase de la **figure 2** qui, à elle seule, constitue la moitié de la pièce. La même série d'opérations effectuées sur un noyau mélodique différent génère la deuxième moitié de la pièce. Cette façon de mémoriser caractérise aussi d'autres formes de musique comme nous allons le voir tout au long de ce texte. Il s'agit de retenir les éléments constitutifs de base et le procédé de transformation et de combinaison de ces éléments. L'exécution de la pièce repose alors sur un processus actif de mise en relations des éléments mémorisés selon une série de règles combinatoires. Nous avons ici montré les règles caractérisant la musique Takwara, mais chaque forme de musique kuikuro possède ses propres règles pour la structuration des éléments mélodiques basiques ainsi qu'une façon particulière de mettre en relation les parties et les phrases.

La musique des flûtes Atanga : une relation de filiation directe entre les parties de la pièce

Il n'existe pas un rituel spécifique pour la musique de flûte Atanga. Ce répertoire est exécuté dans le cadre du rituel Kwarup, et plus précisément, dans la période qui le précède. Le Kwarup[2] est un rituel funéraire exécuté un an

[2] Pour une analyse détaillée du rituel Kwarup, je renvoie le lecteur au texte de Agostinho (1974). Franchetto (1993) étudie les discours de chefferie proférés à l'occasion du Kwarup kuikuro, tandis que Ball (2007) effectue une analyse de cette cérémonie dans sa réalisation en contexte wauja.

après la mort d'un chef. Le but du rituel est d'aider l'âme[3] du chef décédé à rejoindre le village des morts, et à quitter le village kuikuro dans lequel elle est censée se trouver.

Les organisateurs, maîtres du rituel, préparent la nourriture pour les invités, venant de la presque totalité des autres villages xinguaniens. Pendant plusieurs semaines, tout au long de la période qui précède la réalisation du rituel et l'arrivée des invités, un duo de flûtistes accompagné par deux jeunes femmes joue de ces flûtes presque quotidiennement, du matin au soir. Les deux femmes dansent avec eux, en restant légèrement derrière les flûtistes, une main sur l'épaule de chaque joueur, comme on peut le voir dans la figure suivante :

Figure 3 : musiciens de flûte Atanga Photo : T. Montagnani, 2009

Une des particularités des pièces de musique Atanga est d'être composées de deux phrases, de façon analogue à ce que nous avons vu à propos de Takwara. Or, non seulement cette subdivision est strictement liée à des aspects chorégraphiques de la dance des musiciens, mais aussi elle est extrêmement codifiée dans la musicologie locale. Il existe un nom en langue kuikuro se référant à cette subdivision et au procédé nécessaire pour l'engendrer : ce nom es *iatekilü*. C'est un mot qui signifie « pour recommencer du milieu » et indique l'action de reprendre la phrase mélodique principale à partir de sa moitié afin d'exécuter une deuxième phrase reposant sur le développement mélodique du fragment ainsi généré. Les musiciens Atanga divisent mentalement la phrase principale en deux parties : Iaketilü consiste à reprendre la mélodie au milieu, au repère imaginaire entre les deux parties. Yamalui Kuikuro, pendant un entretien réalisé en 2009, a illustré cette technique au moyen d'un dessin qu'il a réalisé spontanément et que je reproduis ici :

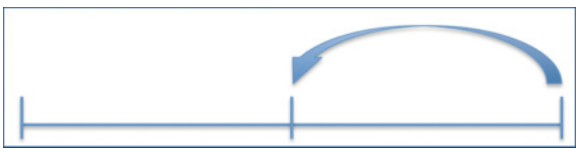


Figure 4 : la tecnique Iatekilü expliquée par Yamalui Kuikuro

Le premier trait vertical à gauche représente le début de la phrase, le deuxième au centre la moitié de la phrase et le troisième à droite sa fin. La flèche indique l'acte de retour au milieu pour répéter la seconde moitié de la phrase, à savoir ce qui est appelé Iatekilü en Kuikuro. Or, la nouvelle phrase produite par le Iatekilü est composée par des variations des fragments de la phrase principale : comme vu dans la transcription qui suit (**Fig. 5**), il s'agit en réalité non pas d'une simple répétition, mais d'une transformation des segments répétés. C'est encore un exemple de la conception kuikuro de la répétition avec variation, une pratique complexe qui trouve des correspondances dans les discours des chefs, les récits et dans les arts de la parole en général.

La phrase complète, formée par des sections nommées ici ABC, est exposée deux fois au début de la pièce. Ensuite, les musiciens reprennent la seconde moitié de la phrase (B'C'), en effectuant une série d'opérations de transformation du matériel. B' est en réalité une variation de la partie B de la phrase principale. La partie B est allongée au moyen d'un procédé d'expansion du motif mélodique : la figure rythmique qui occupe les deux premiers temps de B est répétée (encadrés verts), ainsi que les croches *ré-mi* sur le troisième temps. La partie C' est à son tour une

[3] Arès la mort, l'*akunga* (« ombre », « âme ») de la personne décédée se sépare du corps et continue à errer parmi les vivants dans le village pendant un certain temps. Ensuite, l'akunga entreprend un long voyage pendant lequel elle risque d'être détruite par les entités qu'elle rencontre sur son chemin. Les Kwarup aide l'akunga à quitter définitivement le monde des vivants.

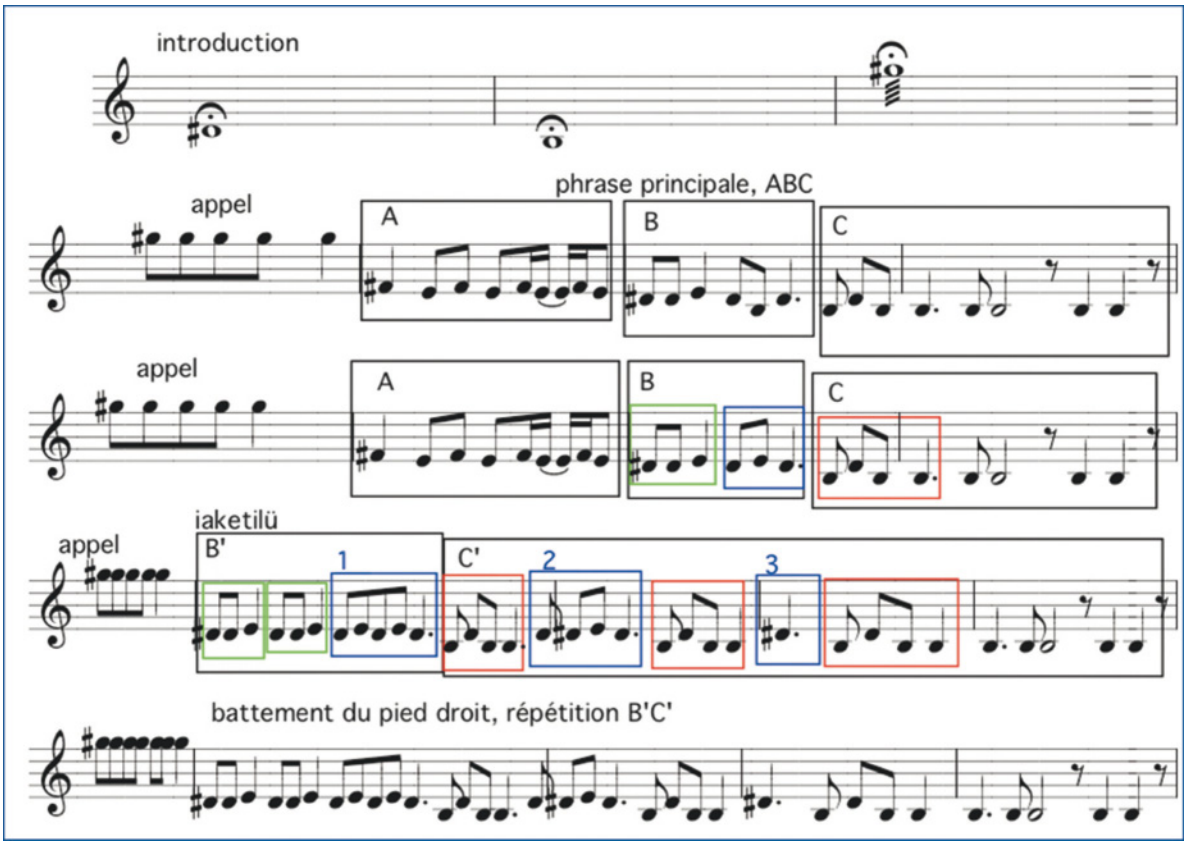


Figure 5 : extrait de Hanhikekuegü, pièce de musique Atanga

variation de C, étendue grâce à deux procédés différents :

- la répétition du motif initial de C (trois fois, encadré rouge) ;
- l'insertion d'une cellule mélodique provenant de B' : les encadrés bleus 2 et 3 sont des réductions progressives de la cellule appartenant à B' dans l'encadré bleu 1.

Plus qu'une simple répétition de la deuxième moitié de la phrase initiale, *Itatekilü* est en réalité une expansion. Cette transformation a lieu grâce à une segmentation de la phrase et un développement indépendant de chacun des segments.

Alternance de noms propres et de motifs mélodiques dans la musique instrumentale de la flûte Kagutu

La musique des flûtes Kagutu est probablement la plus complexe de toutes les formes musicales kuikuro. Ce trio des flûtes sacrées est largement répandu dans le système culturel du Haut Xingu et il est présent et encore pratiqué chez d'autres groupes dans la même région. Le répertoire est subdivisé en suites, chaque suite comptant un nombre variable de pièce allant de 10 à 81. Selon la mythologie kuikuro, il s'agit de la musique des entités animaux/esprits appelées *Itseke*. Ces entités en sont les compositeurs et les propriétaires.

Une des particularités de la musique Kagutu est la présence de noms propres d'esprits dans le matériel mélodique de certaines pièces. Ces noms ne sont pas énoncés par une personne, mais il sont entendus par les initiés dans le son de la flûte. Ceci se produit grâce à un processus d'imitation mélodique de la prosodie du nom[4]. Certains fragments mélodiques de la pièce sont en réalité des noms propres et ils jouent un rôle fondamental dans la séquence mnémonique des parties à apprendre.

[4] Franchetto, Montagnani (2014).

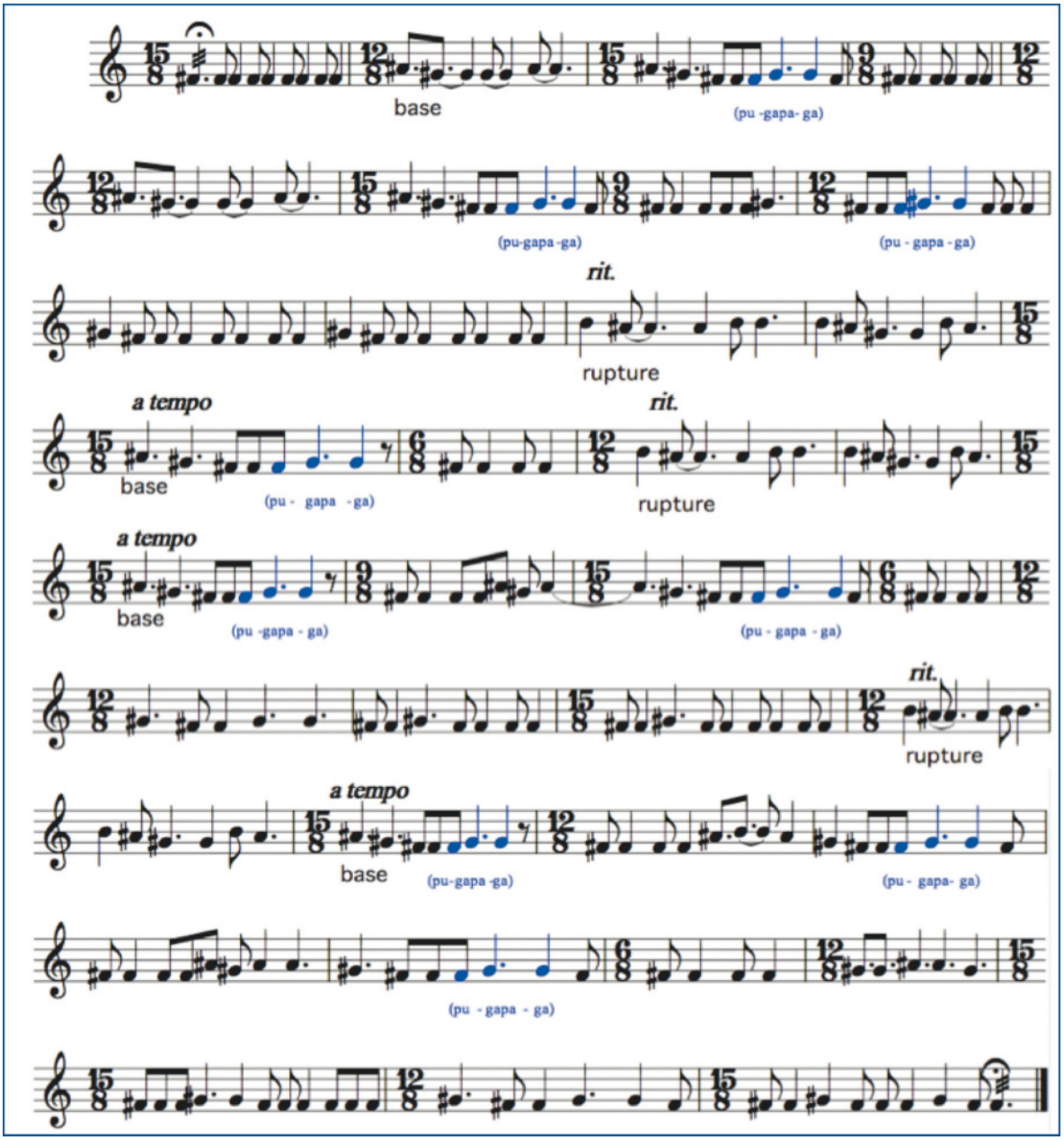


Figure 6 : pièce Pügapaga, musique de flûte Kagutu

Dans la **figure 6** on peut voir la transcription[5] de la totalité de la pièce de musique Kagutu *Pügapaga* (le crapaud), tirée de la suite *Tikanginhü*. En bleu, les fragments mélodiques où le nom est entendu par les initiés dans le son de la flûte. Les autres fragments des phrases de la pièce ont été nommés en utilisant la terminologie locale, traduite en français dans ma transcription : nous avons donc les motifs de *base* (*iina* en kuikuro) et les motifs de rupture (*itsikungu*). La

[5] Les signatures rythmiques en début de mesure ont ici été utilisées pour une plus grande clarté de lecture et une meilleure mise en évidence des phrases mélodiques ; ce choix de transcription ne correspond aucunement à un style d'exécution.

pièce est ainsi recomposée, dans la mémoire de l'interprète, grâce à la mise en séquence des trois éléments (base, rupture, noms propres) selon une règle de succession codifiée, que je décris de suite.

Ainsi, si nous appelons « a » les motifs de base, « N » le nom de l'esprit et « X » les motifs de rupture, nous avons dans la pièce de la **figure 6** une séquence de ce type :

a N a N X N X N X2 N X N X3 N X2 N X4

Or, cette séquence est produite à partir d'un système d'alternance des parties ne laissant que très peu de liberté à l'interprète, qui sera donc obligé de suivre un ordre selon lequel non seulement le motif de base précède les quatre motifs de rupture (eux-mêmes devant apparaître dans un ordre précis) mais aussi le nom de l'esprit doit apparaître avant toute exposition de nouvelle partie. Le système pourrait être alors résumé avec le schéma suivant :

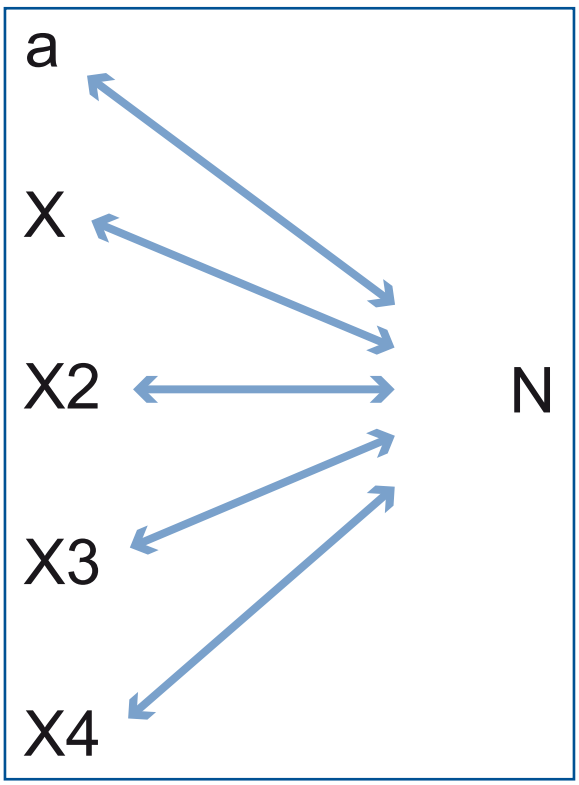


Figure 7 : règle de mise en séquence des parties de la pièce Pügapaga

La pièce commence par *a*, ensuite l'interprète est obligé de passer à *N* (le nom de l'esprit). Comme les flèches du schéma l'indiquent, l'interprète a la possibilité de répéter le mouvement *a-N* en sens inverse (créant ainsi une répétition du type *a N a N* dans la séquence) ou alors il peut passer de *N* a *X*, exécutant ainsi une séquence de type *a N X N*. Ce qui en revanche lui est interdit est de passer directement de *a* à *X*. Il sera obligé d'exécuter *N* avant l'exposition de la première rupture. Également, il ne pourra pas exécuter deux ruptures en séquence, mais il devra les séparer par un *N*. La séquence de type *X, X2, X3*... lui est donc interdite, la seule possibilité de succession des *X* étant *X, N, X2, N, X3*...

Le nom propre de l'esprit et sa répétition ordonnée constituent donc une sorte de grille servant de structure, de support, pour la disposition des autres éléments mélodiques de la pièce. Dans les arts de la parole kuikuro on assiste à des exemples utilisant des noms propres mais fonctionnant de façon inverse. Dans les discours cérémoniels des chefs Franchetto (2000) a mis en évidence une relation d'indexation entre une formule fixe et une liste de noms propres :

« C'est une erreur d'être venus ici, messagers
Il n'y a plus de descendants de nos gens, messagers
Il n'y a plus de descendants de [NOM], messagers
Au temps de la vérité encore comme toujours
Vers les descendants de celui-là devraient courir les messagers
Encore égal à lui, cours messager !
Ce n'est pas encore comme par le chemin de ceux-là, cours messager !
Ce n'est pas encore comme par le chemin de chefs, cours messager ! »
(Franchetto 2000 : 502).

Figure 8 : discours cérémoniel de chef kuikuro

Ce discours est prononcé par le chef lors de l'arrivée au village des messagers venant d'un autre groupe xinguanien. Il s'agit d'une apparente autodépréciation où les grands chefs du passé sont glorifiés afin de souligner le prestige venant des ancêtres. Cette formule est répétée plusieurs fois, simplement en insérant dans la case (NOM) le nom d'un des chefs du passé, et ceci en suivant un ordre bien précis. Voici donc, dans l'ordre de succession, la liste des noms qui sont énoncés dans la case vide à chaque répétition de la formule : a) Kujaitsí ; b) Amatuágü ; c) Akusá ; d) Ongosügü ; e) Mütsümü ; f) Hikutáha ; g) Atuhaí ; h) Tühangakú.

Conclusions

L'idée de séquence est un principe fondamental dans la mémoire musicale kuikuro. Comme nous l'avons vu ici, pourtant, il s'agit moins de

mémoriser une liste de phrases musicales dans un certain ordre que de retenir les éléments basiques de la pièce et ses règles de combinaisons. La séquence est ainsi recréée au moment de la performance. Exécuter une musique rituelle signifie avant tout pour les musiciens kuikuro recomposer sa structure en jouant les parties et en suivant les principes de combinaison caractérisant la pièce. La mémoire musicale Kuikuro repose donc sur un procédé de remémoration qui ne prévoit pas l'apprentissage d'une série de motifs dans un ordre précis : la forme dans laquelle la pièce de musique est entendue par l'auditoire n'est pas ce qui est appris par le musicien. Le musicien connaît des motifs fonctionnant comme des éléments basiques. Ces éléments sont combinés par un processus de recomposition de la pièce selon des règles de succession des parties. La mémoire visuelle, comme nous l'avons vu dans le cas de la technique Iatekilü, est un élément important dans ce processus. Ce genre de mémoire visuelle ne repose pas sur des répliques de l'objet à mémoriser, mais sur sa représentation dans le sens cognitif fonctionnel du terme, selon un processus comparable à la façon dont l'écriture représente le langage. Nous ne sommes pas donc face à une mémoire objective mais plutôt il s'agit ici d'une mémoire fonctionnelle : le but de celle-ci n'est pas de fournir une image exacte de l'élément à retenir mais un dispositif qui permette la reconstruction de ses traits essentiels. Dans le cas de la mémoire musicale kuikuro nous sommes face à une mémoire fonctionnelle, qui transpose des éléments sonores sur un plan visuel, en utilisant non pas des images réelles mais des parcours idéels qui guident la remémoration de la pièce de musique.

Bibliographie

- Agostinho, P. *Kwarup : mito e ritual no Alto Xingu.* Edusp, São Paulo, 1974.
- Ball, C. G. *Out of the park : trajectories of Wauja (Xingu Arawak) language and culture*. Thèse de doctorat, University of Chicago, 2007.
- Bastos, R. M., « Musica, cultura e sociedade no Alto-Xingu : a teoria musical dos Indios Kamayura », dans *Latin American Music Review*, Vol. 7, nº 1, pp. 51-80, University of Texas Press, 1986.
- Brabec de Mori, B. (Dirigé par), The Human and non-human in Lowland South American Indigenous Music. *Ethnomusicology forum*, Vol. 22, nº 3, Taylor and Francis, 2013.
- Busse Berger, Anna Maria. *Medieval music and the art of memory.* University of California Press, Berkeley et Los Angeles, 2005.
- Fausto, C., Franchetto B., Montagnani, T. « Les formes de la mémoire », *L'Homme*, 197, pp. 41-70, 2011.
- Franchetto, B. « Rencontres rituelles dans le Haut-Xingu. La parole du chef » dans Monod Becquelin A., Erikson, P. (dirigé par) *Les Rituels du dialogue. Promenades ethno-linguistiques en terres amerindiennes*. Nanterre, société d'ethnologie, 2000.

– « A celebração da historia nos discursos cerimoniais Kuikuro (Alto Xingu) » dans : Carneiro da Cunha, Manuela et Viveiros de Castro, Eduardo (dirigé par). *Amazônia : etnologia e historia indigena.* São Paulo, NHII/USP FAPESP. 1993.

- Franchetto, B. Montagnani, T., « Langage et Musique chez les Kuikuro di Haut-Xingu », dans Severi, C., Fausto, C. (dirigé par) : *L'image rituelle : agentivité et mémoire. Cahiers d'Anthropologie sociale.* Paris, 2014.
- Guerreiro, A. *Ancestrais e suas sombras. Uma etnografia da chefia kalapalo e seu ritual mortuário*. Thèse de doctorat, Université de Brasilia, Brasilia, 2012.
- Hill, J., Chaumeil, J.P. (eds) *Burst of breath : indigenous ritual wind instruments in lowland South America*, University of Nebraska Press, Lincoln 2012.
- Meira, S. et Franchetto, B. The Southern Cariban Languages and the Cariban Family. *International Journal of American Linguistics*, vol 71, nº 2. Chicago: Chicago University Press. 2005. pp. 127-190.
- Montagnani, T. *Je suis Otsitsi : Musiques rituelles et représentations sonores chez les Kuikuro du Haut-Xingu*, Thèse de doctorat, EHESS, Paris 2011.
- Piedade, A. Tadeu de Camargo *O canto do Kawoká : Música, cosmologia e filosofia entre os Wauja do Alto Xingu*, Thèse de doctorat, UFSC, Florianópolis. 2004.
- Severi, C. *Le principe de la chimère. Une anthropologie de la mémoire*, Paris : Éditions Rue d'Ulm/Presses de l'École normale supérieure, 2007.

– « L'univers des arts de la mémoire. Anthropologie d'un artefact mental », *Annales* EHESS, nº 2, pp. 463-493. 2009.

Référence audio

• Fausto, C. , Demolin, D. *A dança dos sopros*, CD Audio, Rio de Janeiro, 2014.

According to the FUNASA census of 2010, the Kuikuro number about 600 people, living in six villages. The Kuikuro speak one of the two Upper Xingu Carib dialects (Meira et Franchetto 2005); the upper Xingu is a transition region between the savannah and the scrub forests of the Brazilian central plateau. The region is inhabited by speakers of all the three largest South American linguistic groups, Arawak, Carib Tupi, as well as a language isolate (Trumai).

In this text I will present a part of the results of my research on kuikuro musical memory. The Kuikuro musicians possess a local musicology and terminology: I therefore aim to create a model of description of kuikuro musical memory based on the way musicians and apprentices express themselves and talk about ritual music.

Kuikuro musicians have a very developed sense of form and structure that they verbalize precisely end extensively. During the transmission process, they systematically decompose the pieces in smaller parts for learning and memorizing purposes. In their discourse on ritual music forms, the musicians constantly switch from microstructure to macrostructure and vice versa. Visual and linguistic mnemonic tools are also constantly integrated in this process, allowing the interpreter to retain and transmit complex structures represented as an organized sequence of basic elements.

This conception of organized sequence is indeed not only a musical tool. It is rather characteristic of xinguano ritual memory in general:

«(...) l'ordre doit être respecté scrupuleusement. Cet aspect est fondamental pour la codification de l'information chez les Kuikuro. Il se traduit par la notion de tinapisi *(« en file »), i.e. en ordre séquentiel. Ce qui est en file s'oppose à ce qui est « dispersé »* (tapehagali). *Le savoir traditionnel ordonné en séquence est toujours plus valorisé que celui qui est « dispersé », et lui seul est l'objet d'une transmission formelle contre paiement.*

La notion de tinapisi *exprime l'obsession kuikuro pour la ligne ordonnée. Tout peut et doit être disposé en séquence : il y a toujours un premier, un deuxième, un troisième, etc. Les Kuikuro s'intéressent, dans une séquence, à la position des éléments par rapport au premier, celui qui est «la pointe». Cette obsession s'applique aussi bien à la politique qu'au rituel.»*[6]

As we will show in this text, it is possible to elaborate a comparative approach of analysis of musical mnemonic structure by observing the organizational principles of the ritual speeches pronounced by the chiefs.

Repetition, variation, order: structural criteria of Takwara clarinet music

In this text I will show examples from kagutu flute music, Takwara clarinet music and Atanga double flute music. My goal is to show the structures most frequently used by kuikuro musicians and also demonstrate the existence of several melodic fragmentation procedures.

The first example is an excerpt os Takwara clarinet music: takwara are long bamboo clarinets (equipped with reeds) producing a very powerful sound. The takwara players are always

Figure 1: Takwara players. Photo: T. Montagnani, 2009

[6] Fausto, Franchetto, Montagnani (2011).

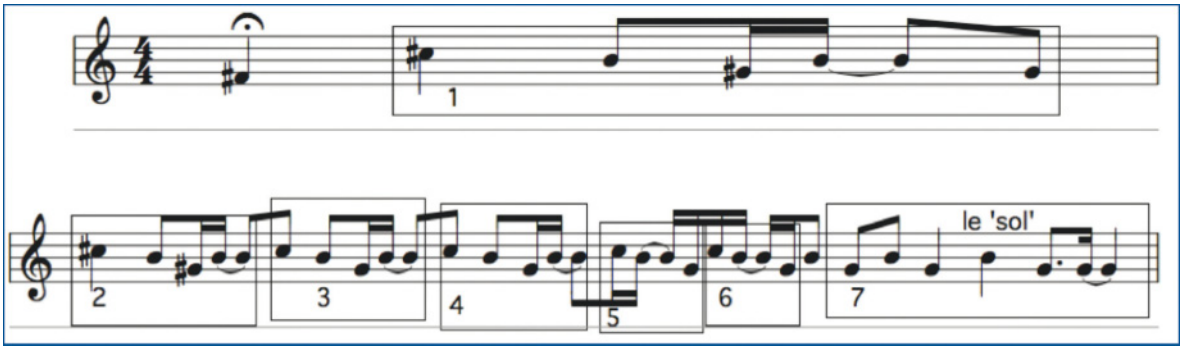


Figure 2: excerpt of Takwara piece

five, each one of them holding a pipe of different size and pitch. In this example we will see how a melodic phrase is produced by a codified repetition of a basic thematic nucleus.

The transcription in **figure 2** shows the initial melodic phrase of a nameless takwara piece, included in the CD «A dança dos sopros» (Fausto et Demolin, 2014).

I subdivided the phrase in smaller sections (the boxes from 1 to 7): these subdivision results both from analytic data observation and the explanations of the musical structures provided by kuikuro musicians during my fieldwork, like the notion of "ground" (ngongo) ("le sol", in French in the **figure 2**, box 7). The fragment inside box 1 is the generative pattern of the whole phrase. Fragments from 2 to 6 derive from 1. Fragment 2 is obtained by omission of the final note of 1, the G sharp. This note represents an arrival point for the construction of phrases in Takwara music: it is hence retarded here and replaced by a C sharp. The C sharp is therefore part of a new fragment (box 3), because the melody goes back to the initial note and repeats the pattern. The fragment 3 is obtained by shortening the duration of the first note in fragment 2: the initial C sharp is a quarter note in 2 and an eighth note in 3 (that is, half of its original duration). Fragment 4 is an exact repetition of 3, with no variation. Fragments 5 and 6 are produced by changing the duration of each one of the three initial notes of the generative pattern: the effect of this procedure as heard by the listener is the same sequence of notes (C sharp, B, G sharp), but at a faster tempo.

Fragment 7 is "the ground": the final note is affirmed at last and played on longer durations. The name given by the Kuikuro to this final part of the phrase is evidence of the conception of a downwards movement, as we can also observe in the melodic contour of the melody.

There's a chain of derivative relations between the fragments. Almost the whole phrase, except for the part named "the ground" is obtained by a sequence of modifications of the fragments. In this sequence, each element is linked to the previous and to the following one by means of a structural generation/derivation. The melodic nucleus in box 1 works then as a matrix for the construction of the rest of the phrase: the memorization of the nucleus and of the sequence of transformation operations to be performed, allow the musician to re-assembly the whole phrase showed in **figure 2**. This phrase constitutes the first half of the whole piece. By applying the same sequence of operations to another melodic nucleus, the second half of the piece is obtained. This mnemonic technique is used by kuikuro musicians in other forms of music, as we will see in this text. It consists in retaining the constitutive basic elements and the principle of transformation/combination of these elements.

I just showed the mnemonic rules of Takwara music: each form of music among Kuikuro has its own rules of basic elements structuration and its specific fashion of creating relations between the parts and the phrases.

Atanga flutes music: a direct filiation between the parts of the piece

There is no specific ritual for Atanga music. This repertoire is performed during the very first

phase of the Kwarup ritual. The Kwarup[7] is a funerary ritual performed one year after the death of a chief. The ritual is performed to help the soul (*Akunga*) of the deceased chief to leave the kuikuro village and to reach the village of the dead.

The organizers of the ritual, masters of ceremony, prepare food for the guests coming from other xinguano villages. During the weeks preceding the actual performance of the ritual and the arrival of the guests, a duo of Atanga flutists, accompanied by two young women, play these long double flutes, almost everyday, from early morning to late afternoon. The two young women dance with them while laying one hand on the flutists' shoulder, as shown in the following picture:

Figure 3: Atanga flute musicians. Photo: T. Montagnani, 2009

One of the main characteristics of Atanga pieces is their typical two-phrases structure, in some extent similar to the form we showed here in the Takwara paragraph. This binary form is linked to the choreography the musicians and the young women perform while playing, and it is extremely codified in the local musicology. There's a word in the kuikuro language referring to this subdivision and to the procedure generating it: *iatekilü*. This word means "to re-start from the middle" and it is used to refer to the action of retaking the main melodic phrase in middle and generating a new phrase based on a melodic development of the second half of the main phrase. Yamalui Kuikuro once explained me this technique by spontaneously drawing on the sand the scheme I reproduced in the following picture:

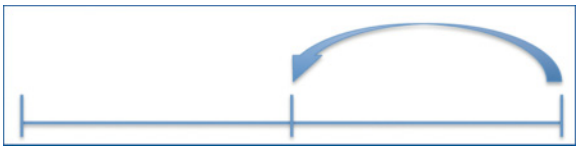


Figure 4: the Iatekilü technique explained by Yamalui Kuikuro

The first vertical line on the left represents the beginning of the phrase, the second represents the middle of the phrase and the last on the right is the end. The arrow represents the act of going back to the middle to repeat the second half of the phrase, that is, what is called *Iatekilü* in kuikuro language.

The new phrase produced by the Iatekilü procedure is composed by variations of fragments from the main phrase: as shown in the following figure **(fig. 5)** this is not a simple repetition, rather it's a transformation of the repeated segments. This is another example of the Kuikuro conception of repetition within variation, a very codified practice widely used in music as in ritual speech and in mythical narratives.

The complete phrase, formed by the sections I named ABC, is performed twice at the beginning of the piece. Subsequently, the musicians repeat the second half of the phrase (B'C') also transforming part of the melody. B' is in fact a variation of the B part of the main phrase. The B part is lengthened by means of a procedure of melodic expansion: the rhythmic value on the first two beats of B is repeated (green boxes), as well as the eighth notes on the third beat. The C' part is itself a variation of C, extended using two different procedures:

- repetition of the initial pattern of C (three times, red box) ;
- insertion of a melodic fragment from B': boxes 2 and 3 are progressive reductions of the fragment belonging to B' in the blue 1 box.

[7] For a more detailed analysis of Kwarup, see Agostinho (1974). Franchetto (1993) studied the chief's speeches performed during kuikuro Kwarup, whereas Ball (2007) analyzed the same ceremony among the Wauja.

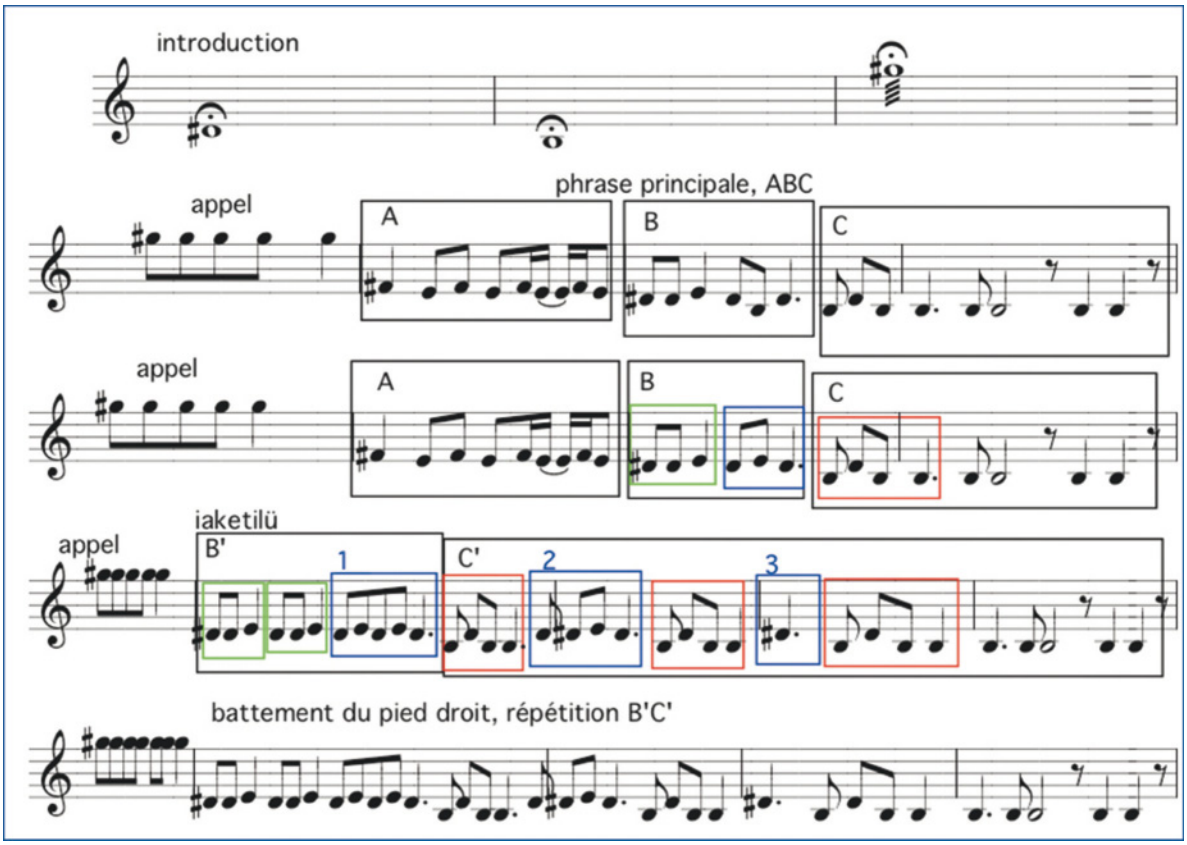


Figure 5: excerpt of Hanhikekuegü, piece of Atanga music.

Rather than a simple repetition of the second half of the initial phrase, Itekilü is in fact an expansion of it. This transformation is given by a segmentation of the phrase and an independent development of each segment.

Alternating proper names and melodic patterns in Kagutu flute instrumental music

Kagutu flute music is considered the most complex and rich of all the kuikuro musical genres. This trio of sacred flutes is widespread in the Upper Xingu cultural system and its repertoire is regularly performed among most xinguano groups. The repertoire is subdivided in suites, and in the kuikuro version of this music suites can number 10 to 81 pieces. According to Kuikuro mythology, this is the music of animals/spirits called *Itseke*. These entities are the composers and owners of kagutu music.

One of the most interesting features of kagutu music are the spirits proper names embedded or implicit in the melodic fragments of some pieces. These names are not enounced by a person, rather they are heard in the flute's sound. This phenomenon is based on a procedure of melodic imitation of the names' prosodic structure[8]. Some of the melodic fragments are hence proper names and they play an important role in the mnemonic procedures used to retain music.

In the **figure 6** I'm showing the transcription of the whole Kagutu piece *Pügapaga* (the toad), from the suite *Tikanginhü*. I highlighted in blue the melodic fragments where the name is heard in the flute's sound. The other fragments of the phrases are named using the local terminology, translated to French in the figure: the base (*iina*) and the breaks (*itsikungu*). The piece is hence recomposed during the performance by the interpreter, thanks to the sequencing of these three

[8] Franchetto, Montagnani (2014).

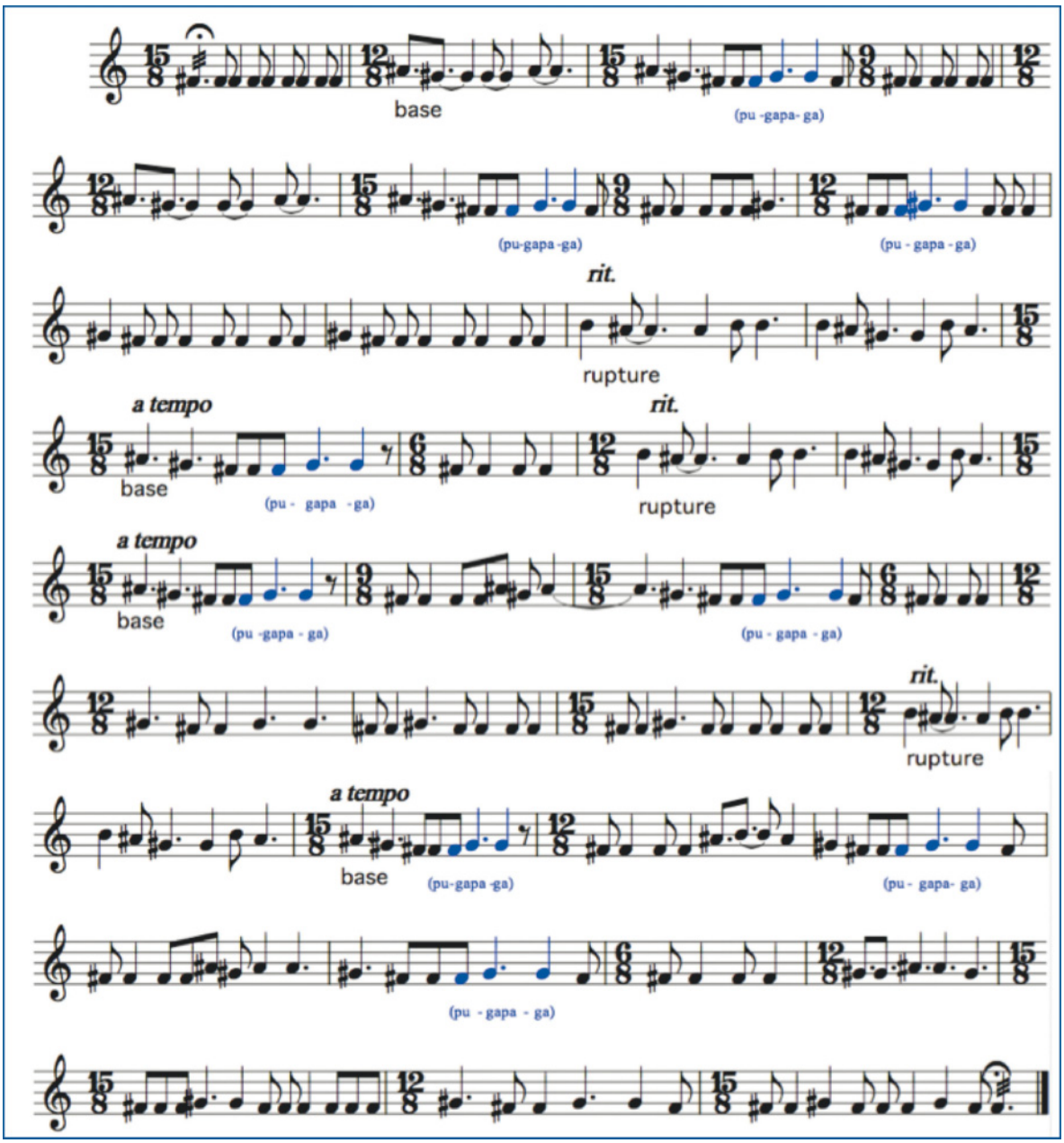


Figure 6: piece Pügapaga, Kagutu flute music.

elements, base, breaks and proper names, following a very codified system that I'll try to show here:

By calling "a" the base patterns, "N" the name of the spirit and "X" the breaks, we obtain this sequence:

a N a N X N X N X2 N X N X3 N X2 N X4

This sequence is based on a system of alternating parts leaving to the interpreter a very limited amount of freedom of structural variations. The player will be forced to follow an order given by two basic rules:

1. The base always precede the four breaks (that are also submitted to their own internal order of appearance)

2. The spirit's name must appear before each new section.

The whole system could therefore be resumed by the following scheme:

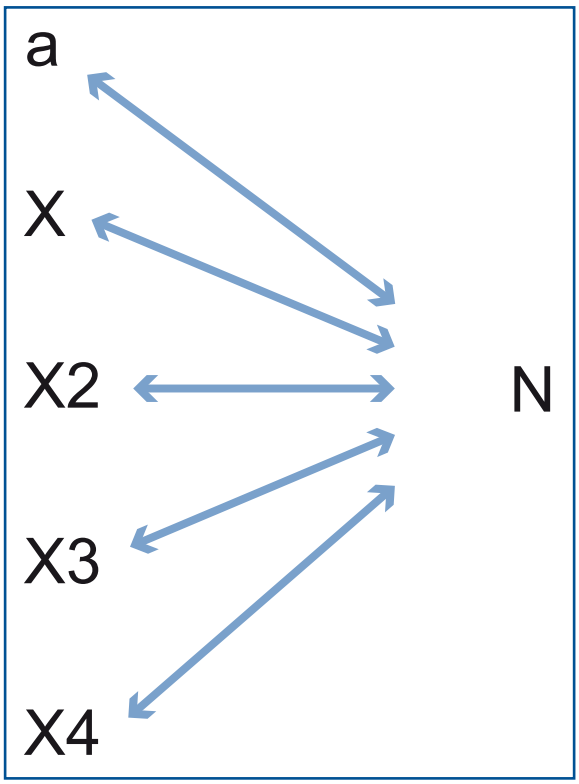


Figure 7: sequencing rule of Pügapaga's sections.

The piece starts with section *a*, after which the interpreter must go to *N* (the name of the spirit). As the arrows in the scheme are showing it, the flutist can repeat the *a-N* movement backwards (creating a *aNaN* repetition in the sequence) or he can go from *N* to *X*, executing a *aNXN* sequence. However, he's not allowed to pass directly from *a* to *X*. He will have to play *N* before he executes the first break. He's also not allowed to execute two breaks in a row: breaks must be separated by a *N*. Therefore, a *X, X2, X3*... sequence is not permitted, the only possible order of X parts being *X, N, X2, N, X3*....

The proper name of the spirit and its codified repetition function as a structure, a support, for the positioning of the other melodic elements of the piece. In the kuikuro ritual speeches and narratives we have several examples of codification of sequences of proper names. Franchetto (2000) showed that in the ceremonial speeches of the chiefs the speaker creates an relation of indexation between a repeated formula and a list of proper names:

« C'est une erreur d'être venus ici, messagers
Il n'y a plus de descendants de nos gens, messagers
Il n'y a plus de descendants de [NOM], messagers
Au temps de la vérité encore comme toujours
Vers les descendants de celui-là devraient courir les messagers
Encore égal à lui, cours messager !
Ce n'est pas encore comme par le chemin de ceux-là, cours messager !
Ce n'est pas encore comme par le chemin de chefs, cours messager ! »
(Franchetto 2000 : 502).

Figure 8: kuikuro chief's ceremonial speech

A chief pronounces this speech at the arrival of the messengers from another xinguano group. It's an apparent self-depreciation in which great past chiefs are glorified to emphasize the prestige coming from the ancestors. This formula is repeated several times and at each repetition the speaker fills the blank with a name of a past chief, and this following a given order. The following is the list and the correct sequence of the chiefs names used to fill the blank at each repetition of the formula: a) Kujaitsí; b) Amatuágü; c) Akusá; d) Ongosügü; e) Mütsümü; f)Hikutáha; g) Atuhaí; h) Tühangakú.

Conclusions

Sequencing is a fundamental principle in Kuikuro musical memory. As we have observed, the functioning of this musical memory is not based on memorization of a list of phrases in a certain order, rather it is about retaining the basic elements of the piece and its combinatory rules. The sequence is therefore re-created during the performance.

Executing a ritual music means mainly for a kuikuro musician recomposing its structure. The kuikuro musical memory relies hence on a principle of rememoration that doesn't require a linear learning: the form the piece is heard by the auditory is not the information retained in the musician's memory. Only basic components and combinatory principles are learned.

Visual memory, as we have seen in the case of the Itekilü technique, is an important part of this mnemonic procedure. This kind of visual memory doesn't rely on replicas of the object to be

memorized, but on its representation in the cognitive functional meaning of the term, similarly to the way writing represents language. Instead of being a kind of objective memory, this is more an example of functional memory. It doesn't provide an exact image of the element to be retained; instead it creates a device leading to the reconstruction of the essential features of that element.

The kuikuro musical memory is a functional one: it transposes sound elements on a visual support, using abstract paths instead of real images to guide the rememoration of the music piece.

Le transfert d'information entre individus est-il réellement un comportement social ?

Éléments de réponse par l'étude de l'apprentissage social chez les bourdons

Aurore AVARGUES-WEBER

Post-doctorante au Centre de Recherches sur la Cognition Animale, UMR 5169 CNRS – Université Toulouse 3

Résumé

La majorité des espèces animales, des insectes aux primates, savent utiliser les informations fournies par leurs congénères dans leurs prises de décisions. Ils peuvent, par exemple, découvrir une nouvelle source de nourriture par observation d'autres individus en train de se nourrir. Ce comportement dit d'apprentissage social permet d'obtenir des informations vitales sans payer le risque et le coût d'une exploration individuelle. Il a été récemment suggéré que ce comportement pourrait peut-être s'expliquer sans nécessiter de reconnaissance des congénères en tant qu'individus de la même espèce partageant les mêmes besoins. De simples apprentissages associatifs pourraient, dans cette hypothèse, expliquer tout aussi bien cette influence du comportement des congénères. Ainsi, dans l'exemple de l'utilisation du comportement des congénères dans la recherche de nourriture, l'apparence des congénères pourraient avoir acquis, par expérience, une valeur attractive lors d'associations passées entre la présence de congénères et de nourriture. Cette théorie permet de façon parcimonieuse d'expliquer notamment l'existence de cette capacité chez des insectes au cerveau miniature. Le bourdon est le modèle idéal pour tester cette hypothèse. La facilité de son élevage en laboratoire permet un contrôle total de ses expériences avec ses congénères depuis son émergence, critère essentiel pour des études sur les mécanismes à l'origine de l'apprentissage social. Nous discuterons ici de la validité de cette hypothèse en nous basant sur les nombreux résultats obtenus chez les bourdons. L'influence de l'expérience associative passée des individus sur l'utilisation des informations acquises socialement apparaît en effet bien réelle. Cependant, ce comportement présente aussi des adaptations spécifiques limitant par exemple la compétition intra-spécifique et se révèle donc particulièrement sophistiqué. Des propositions de mécanismes permettant d'intégrer ces données apparemment contradictoires seront présentées dans la perspective de susciter et d'influencer de nouvelles recherches sur le sujet mais aussi sur les phénomènes cognitifs en général.

Mots-clés

Apprentissage social, Cognition sociale, Insectes, Pollinisateurs, Bourdons

Is information transfer between individuals really a social behaviour?

Insights from bumblebee's social learning

Abstract

Most animal species, from insects to primates, use socially obtained information when making choices. Novel food source could thus be detected by observation of feeding individuals. This behaviour, known as social learning, allows to gather vital information without the cost and risk associated with individual sampling of the available options. Recently, it has been suggested that social learning behaviour could emerge without requiring recognizing other individuals as conspecifics sharing consequently similar resource needs. Pavlovian associative learning mechanisms could

alternatively explain the observed influence of conspecifics' choices. In the context of food search, previous associations between social cues and food reward would induce an acquired attractive value of conspecifics presence. This parsimonious hypothesis is particularly attractive as an explanation of social learning capacities of mini-brained animals such as insects. The bumblebee is a perfect model to investigate this possibility. Bumblebees can easily be raised in laboratory conditions allowing control of individual social experience, crucial condition for studies on the ontogeny of social learning behaviours. The validity of the associative learning hypothesis will be discussed here by presenting results of bumblebees social learning studies. We will first confirm that past associative experiences are decisive for social learning to occur. However, bumblebees' social learning is also modulated by specific adaptations, reducing by example intra-conspecific competition, suggesting a sophisticated behaviour. Potential mechanisms reconciling this apparent contradiction will be proposed and should serve as a basis for further research.

Keywords

Social learning, Social cognition, Insects, Pollinating insects, Bumble bee

Introduction

Face à un choix, notre décision est le plus souvent largement influencée, de façon consciente ou non, par celles de nos semblables (Danchin et al., 2004). Par exemple, nous avons tendance à préférer les restaurants bien remplis. C'est une façon simple de faire un choix de qualité avec un risque minimum. De la même façon et pour des raisons similaires de limitation du risque et de gain de temps et d'énergie, les animaux sont aussi influencés par le choix de leur congénères lors de leur recherche de nourriture, d'un site de reproduction, d'un partenaire, ou autre (Galef and Giraldeau, 2001 ; Danchin et al., 2004 ; Leadbeater and Chittka, 2007b).

Ce comportement, dit d'apprentissage social, offre une nouvelle perspective sur les prises de décisions individuelles et les exemples dans la littérature ne cessent de se multiplier et s'avèrent concerner une grande diversité d'espèces, des insectes aux grands singes (Galef and Giraldeau, 2001 ; Danchin et al., 2004 ; Leadbeater and Chittka, 2007b ; Heyes, 2011). Dans ce contexte de quasi universalité de ce comportement, se pose la question des pré-requis cognitifs et sociaux: Est-il nécessaire d'appréhender le fait que l'« autre » partage les mêmes besoins et donc que ses choix seront probablement valables aussi pour soi-même (Emery and Clayton, 2009) ? Est-il même nécessaire d'interpréter les signaux émis par le congénère comme ceux d'un individu de son espèce (Heyes, 2011) ?

Une hypothèse alternative a en effet émergé récemment selon laquelle ce comportement d'apprentissage social n'aurait rien de fondamentalement « social » (Leadbeater and Chittka, 2007b ; Avarguès-Weber et al., 2011 ; Heyes, 2011 ; Giurfa, 2012). En d'autres termes, ces observations de suivi du choix des congénères ne pourraient résulter que de simples apprentissages associatifs permettant à l'animal de faire un lien entre le congénère et une source de nourriture par exemple sans que les signaux (visuels, olfactifs…) émis par le congénère ne soient considérés différemment d'un simple stimulus conditionné.

Les insectes et les bourdons en particulier ont joué un rôle fondamental en tant que modèles d'apprentissage social pour l'émergence de cette théorie séduisante (Leadbeater and Chittka, 2007b ; Avarguès-Weber et al., 2011 ; Giurfa, 2012). Celle-ci permet notamment d'expliquer l'existence de telles capacités chez ces animaux au cerveau pas beaucoup plus gros qu'une tête d'épingle. Elle propose aussi une explication simple à la mise en évidence de cette capacité chez des espèces au comportement solitaire (par exemple, les pieuvres et les tortues marines) pour lesquelles il n'y a pas d'avantage adaptatif évident pour la sélection et le maintient d'une influence sociale (Fiorito and Scotto, 1992 ; Wilkinson et al., 2010 ; Heyes, 2011).

Dans cet article, nous utiliserons les données disponibles chez les bourdons afin de discuter la possibilité d'une origine strictement associative ou Pavlovienne de ces comportements apparemment sociaux.

Les bourdons sont en effet le modèle idéal pour disséquer les mécanismes de l'apprentissage social. Dans sa quête de nourriture, le bourdon est soumis à de nombreuses décisions successives concernant les fleurs à visiter sachant qu'à un instant donné très peu de fleurs offrent du nectar (Heinrich, 1979 ; Heinrich, 2004 ; Goulson, 2010). Ainsi, dans ce milieu complexe et changeant où l'apprentissage et la mémoire jouent un rôle crucial, utiliser les informations des dizaines de congénères présents dans les zones de récolte absorbés par la même tâche peut s'avérer un gain de temps et d'énergie considérable (**Fig. 1**).

Figure 1 : Bourdon (*Bombus terrestris*) attiré sur une inflorescence par la présence de son congénère. Dans la nature, les bourdons d'une même colonie ou de colonies différentes sont souvent amenés à partager des zones de fourragement et il n'est pas rare de trouver plusieurs bourdons butinant sur la même inflorescence. Il existe donc de multiples occasions pour un bourdon d'apprendre à associer les autres bourdons aux fleurs contenant du nectar mais aussi d'utiliser leur présence par la suite comme indicateur des fleurs au meilleur rendement. Auteur : Denis Trofimov.

Contrairement aux abeilles avec leur fameuse danse, les bourdons n'ont pas la possibilité de communiquer au sein du nid la localisation d'une zone de nourriture (Dornhaus and Chittka, 1999). De ce fait, l'acquisition ou le transfert d'information sur le site même de récolte peut paraitre d'autant plus important et avoir été sélectionné comme comportement spécifique au cours de l'évolution. Parallèlement, les bourdons possèdent de très bonnes facultés d'apprentissage (Riveros and Gronenberg, 2009) et l'hypothèse d'une utilisation des indices sociaux issue uniquement d'un apprentissage associatif classique est donc parfaitement envisageable chez ces espèces. Enfin, et ce n'est pas à négliger, les bourdons s'élèvent facilement en laboratoire ce qui permet un contrôle total de l'expérience de chaque individu, condition nécessaire à l'étude de l'ontogénie d'un comportement complexe (**Fig. 2**).

L'apprentissage social se réduit-il à un apprentissage pavlovien classique ?

Les bourdons sont attirés par leurs congénères. Libérés dans une arène de fourragement, ils ont par exemple tendance à se poser à proximité d'une figurine de bourdon posé sur le sol (Leadbeater and Chittka, 2007a). Par conséquent, le comportement d'apprentissage social des bourdons consistant à visiter préférentiellement les fleurs occupées par un autre bourdon peut être directement issu de l'attraction du congénère (Leadbeater and Chittka, 2005 ; Kawaguchi et al., 2006 ; Leadbeater and Chittka, 2007a ; **Fig. 1**). Cette attraction sociale induirait alors la visite de la même fleur que le démonstrateur.

Ce comportement n'est pas inné. Il nécessite et s'intensifie par un apprentissage de la valeur des congénères en tant qu'indicateur de la présence de nourriture (Leadbeater and Chittka, 2009).

Dans un autre contexte, on observe que les bourdons ont tendance à éviter les fleurs qui viennent d'être visitées par un autre individu et qui sont donc par conséquent vide de nectar (Goulson et al., 1998 ; Stout and Goulson, 2001). Cet évitement se base sur la détection des marques olfactives laissées par le visiteur précédent. Ce comportement n'est pas non plus inné et est acquis par apprentissage. Ainsi, si les traces olfactives sont associées à des fleurs vides (ce qui est le cas dans le milieu naturel), les bourdons vont apprendre à les éviter, tandis que si on les associe artificiellement à des fleurs contenant du nectar, les bourdons seront alors à l'inverse attirés par la suite (Saleh et al., 2006 ; Leadbeater and Chittka, 2011).

Nous constatons donc dans ces deux exemples qu'une explication basée sur un simple conditionnement classique suffit à expliquer les comportements observés: par expérience, l'aspect visuel ou olfactif des congénères (Stimulus Conditionné SC) est associé à la présence (Stimulus Inconditionné SI +) ou à l'absence de nectar (SI –) et acquiert donc une valeur attractive ou répulsive par lui-même du fait de cette association.

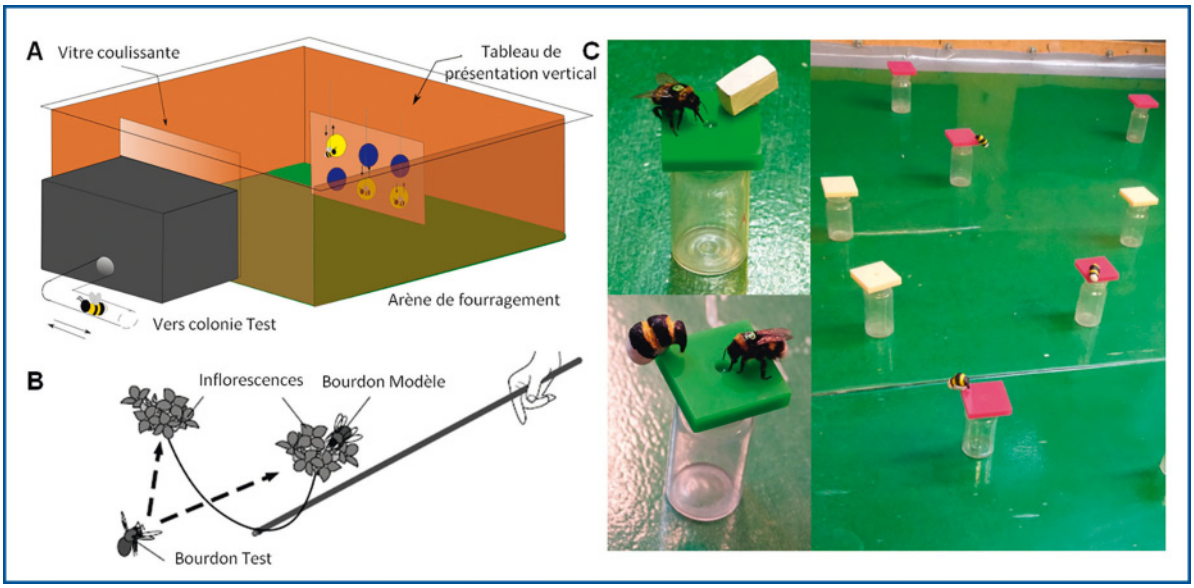


Figure 2 : Exemples de dispositifs d'études de l'apprentissage social chez le bourdon.
A. Grâce à un dispositif de ce type, les bourdons peuvent observer à travers une vitre le choix de leurs congénères entre des fleurs artificielles présentées verticalement sur le mur en face. Après la phase d'observation, les bourdons démonstrateurs ou les modèles sont évacués et le bourdon test est libéré dans l'aire de fourragement grâce à la vitre coulissante. Ses préférences entre les fleurs proposées (nouveaux stimuli présentant les mêmes caractéristiques mais n'ayant pas été en contact avec les démonstrateurs pour éviter toute marque olfactive) peuvent alors être enregistrées. Extrait de Avarguès-Weber and Chittka, 2014.

B. Sur le terrain, la préférence des bourdons entre des inflorescences occupées par des congénères et des inflorescences vides peut se faire par utilisation d'un « bâton d'interview ». L'expérimentateur le place à proximité du bourdon testé de façon à ce que les deux inflorescences soient à égale distance de celui-ci. Son choix est alors enregistré. Extrait de Kawaguchi et al., 2007.

C. En laboratoire, les bourdons fourragent au sein d'une arène de fourragement relié au nid par des tubes de Plexiglas et des portes coulissantes permettant le contrôle des entrées et sorties. Des fleurs artificielles sans odeur et à l'apparence contrôlée pouvant contenir des gouttes de solution (neutre (eau), sucrée ou amère (quinine)) sont alors proposées aux bourdons. Il est alors aisé d'y fixer un objet (ici modèle de bourdon ou objet neutre). Adapté de (Avarguès-Weber and Chittka, Submitted).

Cependant, une simple attraction des individus de la même espèce liée à une association préalable de leurs caractéristiques visuelles avec une récompense ne permet pas d'expliquer l'impressionnante faculté des bourdons à pouvoir apprendre par simple observation du choix de leurs congénères, à distance derrière une vitre, le type de fleurs à visiter préférentiellement (Worden and Papaj, 2005 ; Avarguès-Weber and Chittka, 2014 ; **Fig. 2A**). En effet, dans ce cas, le bourdon testé fait son choix entre les fleurs proposées en l'absence des démonstrateurs. Il y a donc séparation physique et temporelle entre le choix de l'individu test et la présence des congénères sur une fleur donnée. Il est néanmoins tout à fait possible d'expliquer ce comportement aussi par des associations de type pavloviennes n'impliquant pas de valeur spéciale du congénère en tant que démonstrateur (Leadbeater and Chittka, 2007b ; Avarguès-Weber et al., 2011 ; Giurfa, 2012 ; Dawson et al., 2013). Par rapport au conditionnement simple, une étape associative supplémentaire est nécessaire. On parle alors de conditionnement de second ordre (Pavlov, 1927) dont la capacité a été documentée chez de nombreuses espèces dont les drosophiles (Tabone and de Belle, 2011) et les limaces de mer (Hawkins et al., 1998) et est donc amplement à la portée des bourdons. Suite à un conditionnement de premier niveau grâce à l'association des congénères (SC1) avec une récompense (SI+), un conditionnement de 2nd ordre a lieu lors de la phase d'observation. La fleur visitée par les démonstrateurs (SC1) obtient donc une valeur attractive

(SC2) par elle-même en absence de lien direct avec la récompense du fait de son association avec le SC1 (**Fig. 3**).

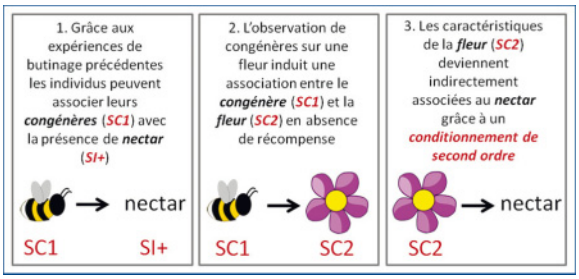


Figure 3 : Mécanisme Pavlovien de conditionnement de second ordre qui pourrait être à l'origine du comportement d'apprentissage social chez le bourdon.
Un comportement apparemment complexe – copier le choix d'autres individus – pourrait avoir pour origine un simple apprentissage associatif classique par lequel les individus apprennent à utiliser l'apparence des congénères comme prédicateur de nectar. Adapté de Leadbeater and Chittka, 2007b.

Un corollaire de l'hypothèse selon laquelle un congénère n'aurait pas de façon innée de valeur particulière est qu'il devrait être possible de renverser sa valence (d'attractive à répulsive) en l'associant à un stimulus aversif. C'est ce qui a été testé dans l'étude suivante : le choix de bourdons-test entre deux catégories de fleurs suite à une phase d'observation du choix de congénères a été analysé (Dawson et al., 2013 ; **Fig. 2A**). Deux groupes de bourdons ont été testés. Le premier groupe avait eu à apprendre au préalable que des fleurs artificielles transparentes associées à des modèles de bourdons présentaient une récompense tandis que les fleurs identiques non occupées offraient seulement une solution amère de quinine. Ainsi l'apparence visuelle des bourdons avait pu acquérir une valence positive (SC+) par association avec une solution appétitive (SI+). Dans le deuxième groupe, les bourdons ont été confrontés à la situation inverse. Cette fois-ci les fleurs occupées par les modèles de bourdons contenaient de la quinine tandis que les fleurs vides présentaient une solution sucrée. L'apparence des bourdons avait dans ce cas pu acquérir une valence négative (SC-) par association avec une solution aversive (SI-). L'hypothèse d'un conditionnement pavlovien de 2nd ordre comme explication à la faculté d'apprentissage par observation des bourdons impliquerait que les bourdons du premier groupe choisirent la même fleur que leurs congénères tandis que les bourdons du second groupe choisirent l'autre fleur. C'est bien ce qui a été observé dans cette étude (Dawson et al., 2013). Leurs congénères n'ont donc pas une valeur intrinsèquement positive et seule l'historique associatif de ces stimuli particuliers conditionne leur influence positive ou négative sur les choix futurs de l'individu.

Il existe un argument supplémentaire pour une explication Pavlovienne de l'apprentissage social: des bourdons naïfs peuvent apprendre à utiliser indifféremment des bourdons, membres de leur propre espèce ou des abeilles comme indicateurs des fleurs à visiter pour obtenir une récompense sucrée (Dawson and Chittka, 2012). Ces bourdons ne montrent aucun biais en faveur de l'information fournie par leurs congénères. En revanche, des bourdons ayant eu auparavant l'habitude de se nourrir en groupe avec leurs congénères à l'aide d'un nourrisseur en libre accès eurent plus de facilité à utiliser l'information issue d'autres bourdons que d'abeilles (Dawson and Chittka, 2012). Cette étude montre ainsi que des individus d'autres espèces peuvent aussi être utilisés comme informateurs à la condition d'avoir pu être associés à tel ou tel stimulus appétitif ou aversif par simple apprentissage associatif (Dawson and Chittka, 2012). De simples conditionnements pavloviens peuvent donc être à l'origine des comportements d'apprentissage entre espèces observés dans la nature et en laboratoire (Avarguès-Weber et al., 2013). Une telle faculté d'apprentissage social entre espèces ne s'observe d'ailleurs que dans le cas de populations sympatriques, c'est-à-dire partageant les mêmes territoires (Avarguès-Weber et al., 2013).

Comme on peut le voir dans les études développées ci-dessus, l'hypothèse selon laquelle les indices sociaux seraient traités de la même façon que n'importe quel indice fiable de l'environnement semble la façon la plus parcimonieuse d'expliquer le comportement d'apprentissage social, au minimum chez les bourdons. Néanmoins, lorsque que l'on étudie plus en détails ces comportements, on observe des caractéristiques spécifiques de l'apprentissage social qui révèlent un tableau plus complexe.

L'apprentissage social présente des caractéristiques propres

Bien qu'en théorie et en pratique souvent profitable, le comportement d'apprentissage social consistant à se baser sur le choix des autres dans sa prise de décision n'est pas toujours la meilleure stratégie (Giraldeau et al., 2002 ; Rieucau and Giraldeau, 2011). En effet, si l'on envisage le cas le plus extrême d'une population utilisant exclusivement des informations en provenance des congénères, on aboutit à une situation non viable dans laquelle il y a surexploitation d'une ressource tandis que de nombreuses autres ressources aux alentours, parfois plus intéressantes, sont délaissées. Ainsi, il est important de conserver une part d'exploration personnelle de son environnement et ainsi éviter une sur-compétition intra-spécifique pour que ce comportement reste adaptif et non contre-productif (Giraldeau et al., 2002 ; Rieucau and Giraldeau, 2011). C'est ce que l'on observe dans le comportement d'apprentissage social du bourdon.

Tout d'abord, les bourdons sont attirés par leurs congénères que dans une situation de faible densité de population (Baude et al., 2011 ; Plowright et al., 2013). Si le nombre de bourdons est trop important, ce qui induit une forte compétition, les bourdons auront plutôt tendance à s'éviter, ce qui permet une optimisation de l'utilisation des ressources du milieu.

En parallèle, si les bourdons possèdent déjà une information personnelle sur les fleurs rentables à visiter dans leur environnement proche, ils ne se servent alors pas des informations de provenance sociale, ce qui, là aussi, permet une meilleur répartition des fleurs exploitées par l'ensemble des butineurs du nid. Ainsi les bourdons ne sont influencés par le choix de leurs congénères que dans une situation inconnue, dans laquelle ils n'ont pas d'information préalable sur les différentes options possibles (Leadbeater and Chittka, 2005 ; Kawaguchi et al., 2007). Ainsi, sur le terrain, la visite préférentielle d'inflorescences occupées par un congénère n'est observée que lorsque les bourdons testés sont confrontés à une espèce de fleur inconnue (Kawaguchi et al., 2007 ; **Fig. 2B**). Dans le cas contraire, si les fleurs proposées font parties de l'environnement de ces bourdons testés et qu'ils en connaissent donc la profitabilité, ils ignorent tout à fait la présence des congénères (Kawaguchi et al., 2007).

Toujours dans cette optique d'optimisation de l'utilisation de l'apprentissage social, on observe que les bourdons utilisent d'autant plus les marques olfactives laissées par la visite d'un congénère comme répulsif pour éviter la visite d'une fleur potentiellement vidée de son nectar que le coût énergétique et temporelle d'accès au nectar est élevé (fleurs à longue corolle demandant une longue manipulation notamment) (Saleh et al., 2006).

Du fait de ces restrictions dans l'utilisation de l'apprentissage social mettant en évidence un système de régulation complexe fonction de nombreux paramètres, il devient difficile d'envisager à priori que de simples associations de type pavlovienne (attraction/répulsion) puissent en être à l'origine.

Par ailleurs, dans l'hypothèse d'un apprentissage social suivant totalement les règles d'un apprentissage associatif classique, les bourdons devraient produire un comportement identique face à des indices non sociaux utilisés comme indicateurs à la condition qu'ils aient pu les associer avec une récompense au préalable. Ce n'est pas ce qui a été observé dans une étude récente visant à tester cette hypothèse (Avarguès-Weber and Chittka, en révision ; **Fig. 2C**). Dans le cas d'un apprentissage social classique avec utilisation de la présence de congénères comme indicateurs des fleurs à visiter, les bourdons testés acquièrent la préférence florale de leurs congénères et visitent préférentiellement non seulement les fleurs occupées par un congénère mais aussi les autres fleurs de la même espèce. Par contre, si on remplace les modèles de bourdons indicateurs par des objets non-sociaux (parallélépipèdes blancs), on observe un comportement très différent avec cette fois-ci une attraction exclusive pour ces objets sans généralisation envers les fleurs de la même espèce non « occupées ». Il est aussi important de noter ici que des bourdons n'ayant eu aucune expérience visuelle de bourdons vivants auparavant ni dans l'aire de fourragement (des modèles furent utilisés pour la phase de co-butinage préalable au test), ni dans le nid resté à l'obscurité, se sont comportés dans la phase de test de la même façon que les bourdons soumis aux objets non sociaux comme indicateurs, c'est-à-dire montrant une attraction exclusive aux modèles de bourdons sans transfert de leur préférence aux autres fleurs de la

même couleur ne contenant pas d'indicateurs (Avarguès-Weber and Chittka, en révision).

Le dernier argument semblant réfuter la théorie selon laquelle l'apprentissage social ne relève pas d'un comportement social se trouve dans le fait que des bourdons ayant eu un passé classique avec expérience de co-butinage s'avèrent difficilement capable d'apprendre à inverser leur préférence pour les fleurs visitées par leurs congénères même si ceux-ci deviennent en permanence indicateurs de fleurs vides, ce que l'on observe pas dans le cas où des indicateurs non-sociaux sont utilisés dans la même expérience (Avarguès-Weber and Chittka, en révision).

Tous les éléments décrits dans ce paragraphe semblent donc au contraire de ceux du paragraphe précédent aller dans le sens d'une spécificité de l'apprentissage social avec ses propres mécanismes de mise en place, d'utilisation et de régulation. Comment réussir à concilier ces arguments apparemment contradictoires afin d'aboutir à une compréhension du phénomène d'apprentissage social chez le bourdon ?

Mécanismes à l'origine de l'apprentissage social

Il y a deux façons différentes d'expliquer ces résultats comportementaux apparemment contradictoires entre lesquelles il ne nous est malheureusement pas possible d'arbitrer de façon définitive à l'heure actuelle.

Premièrement, les comportements relevant de l'apprentissage social seraient effectivement sociaux et spécifiques. La détection d'un congénère active un ensemble de comportements sociaux spécifiques selon le contexte et les besoins de l'individu (comme par exemple le comportement de trophallaxie chez les fourmis ou les abeilles) et l'apprentissage social en ferait alors partie dans cette hypothèse et obéirait donc à des règles différentes de l'apprentissage non-social (Krasnec and Breed, 2012 ; Billeter and Levine, 2013). Cette interprétation permet d'expliquer notamment que l'apprentissage social induise l'acquisition d'une nouvelle préférence florale tandis que l'utilisation d'indices non-sociaux n'induise, quant à elle, qu'une attraction locale des fleurs présentant l'indice. En effet, contrairement aux objets inanimés, la présence de congénères, à partir du moment où ils sont détectés comme tels, ne peut pas être considérée comme une caractéristique particulière de la fleur au même titre qu'une forme ou une couleur particulière. Par ailleurs, les apprentissages sociaux et non-sociaux ne sont probablement pas valorisés au même niveau par les bourdons. L'utilisation des informations d'origine sociale bénéficie vraisemblablement d'un intérêt particulier pour les congénères ainsi que d'une motivation accrue dans des conditions personnelles particulières (notamment lorsque l'individu ne possède pas d'information personnelle ou que le coût de l'acquisition de celle-ci est élevé). Les bourdons sont d'ailleurs naturellement stimulés dans leur propre comportement de recherche de nourriture par des phéromones émises par les butineurs de retour au nid suite à une collecte fructueuse (Dornhaus et al., 2003 ; Mirwan and Kevan, 2013). Les bourdons peuvent donc potentiellement émettre aussi des molécules ou des comportements spécifiques qui attirent les congénères au niveau des zones de récolte. Le fait que le cerveau du bourdon traite différemment un stimulus social d'un objet inanimé n'implique néanmoins pas nécessairement de conscience de l'autre comme d'un individu partageant les mêmes besoins. Des apprentissages de type associatif jouent en effet probablement un rôle décisif dans l'octroi d'une valeur spécifique des indices sociaux dans chaque contexte particulier. Enfin, le fait que la spécificité de l'apprentissage semble nécessiter une phase de familiarisation avec des congénères vivants pourrait n'être que la conséquence d'une association nécessaire entre la signature chimique olfactive des membres de la colonie avec leur apparence visuelle lors des premières sorties hors du nid.

L'autre possibilité serait que cet apprentissage particulier relève effectivement bien de simples apprentissages associatifs modulés par l'expérience complexe de chaque individu avec le stimulus particulier qu'est le congénère. Il est ainsi tout à fait possible que si l'on habitue un bourdon à la présence d'un objet mobile se déplaçant de fleur en fleur et donc dissociable de celles-ci, on obtienne par la suite un comportement similaire à celui de l'apprentissage social, c'est-à-dire une généralisation de la préférence florale envers toutes les fleurs de la même espèce. De la même façon, la modulation du comportement d'apprentissage social en fonction du degré de compétition et des propres connaissances de l'individu sur les fleurs en présence pourrait être issue de l'expérience du sujet lui permettant d'apprendre

les situations dans lesquelles l'utilisation du congénère comme indice lui sera profitable dans sa quête de nourriture.

Bien que tout à fait possible théoriquement, cette deuxième hypothèse implique néanmoins de nombreuses interactions pour aboutir au schéma complexe observé, ce qui peut paraitre difficile à envisager de par la courte durée de vie des individus.

Conclusion

La richesse du comportement d'apprentissage social chez le bourdon associée à une grande facilité d'étude en fait donc un modèle particulièrement adapté à la compréhension de l'origine de ce comportement quasi universel. À l'heure actuelle, le débat de la qualité sociale ou non des apprentissages impliquant des informations issues des congénères ne peut malheureusement être tranché mais les éléments de réponses disponibles préfigurent de passionnantes études à venir.

Au-delà de l'apprentissage social et du bourdon en particulier, la résolution de cette question a une large portée dans la compréhension des phénomènes cognitifs en général. En effet, si de simples apprentissages associatifs suffisent si rapidement à l'établissement de ce comportement complexe, il est envisageable d'imaginer que cela soit aussi le cas pour d'autres tâches cognitives. Cela rejoindrait le débat actuel, issu principalement des découvertes sur les capacités cognitives des insectes, portant un éclairage nouveau sur la cognition comme n'étant pas nécessairement liée à d'importantes capacités computationnelles sous forme d'un gros cerveau (Chittka and Niven, 2009). Ainsi, la capacité impressionnante d'imitation des gestes d'autrui par des primates considérée comme une preuve de la faculté de se mettre à la place de l'autre pourrait être expliquée par la simple activation de neurones miroir (Iacoboni, 2009). Dans un autre contexte, la facilité avec laquelle les abeilles manipulent des concepts tels que celui de nombre suggère un mécanisme cérébral moins sophistiqué qu'envisagé auparavant (Avarguès-Weber and Giurfa, 2013). Il me semble donc nécessaire d'effectuer une recherche systématique des mécanismes de mise en place de tel ou tel comportement cognitif afin de pouvoir établir de façon rationnelle, sans anthropocentrisme, la complexité cérébrale nécessaire en parallèle d'études sur le fonctionnement neuronal sous-jacent permettant d'expliquer ces capacités.

Remerciements

Je souhaite remercier la fondation Fyssen qui m'a permis de réaliser ces travaux et tous les membres de l'équipe du Prof. Chittka à Queen Mary college pour les échanges et le soutien sur l'ensemble de mes travaux au sein du laboratoire.

Bibliographie

- Avarguès-Weber, A. (Under review). Difficulty to modulate conspecific attractiveness in bumblebees. *Anim Behav*.
- Avarguès-Weber, A. and Chittka, L. (Under review). Is social learning more than Pavlovian conditioning? *Anim Behav*.
- Avarguès-Weber, A. and Chittka, L. (2014). Observational conditioning in flower choice copying by bumblebees *Bombus terrestris:* Influence of observer distance and demonstrator movement. *PLoS ONE* 9, e88415.
- Avarguès-Weber, A., Dawson, E. H. and Chittka, L. (2013). Mechanisms of social learning across the species boundaries. *J Zool* 290, 1-11.
- Avarguès-Weber, A., Deisig, N. and Giurfa, M. (2011). Visual cognition in social insects. *Ann Rev Entomol* 56, 423-443.
- Avarguès-Weber, A. and Giurfa, M. (2013). Conceptual learning by miniature brains. *Proc R Soc B*. 280 (1772): 20131907.
- Baude, M., Danchin, É., Mugabo, M. and Dajoz, I. (2011). Conspecifics as informers and competitors: an experimental study in foraging bumble-bees. *Proc R Soc B* 278, 2806-2813.
- Billeter, J. C. and Levine, J. D. (2013). Who is he and what is he to you? Recognition in *Drosophila melanogaster*. *Curr Opin Neurobiol* 23, 17-23.
- Chittka, L. and Niven, J. (2009). Are bigger brains better? *Curr Biol* 19, R995-R1008.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Valone, T. J. and Wagner, R. H. (2004). Public information: From nosy neighbors to cultural evolution. *Science* 305, 487-491.
- Dawson, E. H., Avarguès-Weber, A., Leadbeater, E. and Chittka, L. (2013). Learning by observation emerges from simple associations in an insect model. *Curr Biol* 23, 727-730.

• Dawson, E. H. and Chittka, L. (2012). Conspecific and heterospecific information use in bumblebees. *PLoS ONE* 7, e31444.

• Dornhaus, A., Brockmann, A. and Chittka, L. (2003). Bumble bees alert to food with pheromone from tergal gland. *J Comp Physiol A* 189, 47-51.

• Dornhaus, A. and Chittka, L. (1999). Evolutionary origins of bee dances. *Nature* 401, 38.

• Emery, N. J. and Clayton, N. S. (2009). Comparative social cognition. *Ann Rev Psychol* 60, 87-113.

• Fiorito, G. and Scotto, P. (1992). Observational learning in *Octopus vulgaris*. *Science* 256, 545-547.

• Galef, B. G. and Giraldeau, L.-A. (2001). Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Anim Behav* 61, 3-15.

• Giraldeau, L. A., Valone, T. J. and Templeton, J. J. (2002). Potential disadvantages of using socially acquired information. *Phil Trans R Soc Lond B* 357, 1559-1566.

• Giurfa, M. (2012). Social learning in insects: a higher-order capacity? *Front Behav Neurosci* 6, 57.

• Goulson, D. (2010). Bumblebees: behaviour, ecology, and conservation. Oxford: Oxford University Press.

• Goulson, D., Hawson, S. A. and Stout, J. C. (1998). Foraging bumblebees avoid flowers already visited by conspecifics or by other bumblebee species. *Anim Behav* 55, 199-206.

• Hawkins, R. D., Greene, W. and Kandel, E. R. (1998). Classical conditioning, differential conditioning, and second-order conditioning of the Aplysia gill-withdrwal reflex in a simplified mantle organ preparation. *Behav Neurosci* 112, 636-645.

• Heinrich, B. (1979). Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. *Oecologia* 40, 235-245.

• Heinrich, B. (2004). Bumblebee economics. Harvard: Harvard University Press.

• Heyes, C. M. (2011). What's social about social learning? *J Comp Psychol* 126, 193-202.

• Iacoboni, M. (2009). Imitation, empathy, and mirror neurons. *Ann Rev Psychol* 60, 653-670.

• Kawaguchi, L. G., Ohashi, K. and Toquenaga, Y. (2006). Do bumble bees save time when choosing novel flowers by following conspecifics? *Funct Ecol* 20, 239-244.

• Kawaguchi, L. G., Ohashi, K. and Toquenaga, Y. (2007). Contrasting responses of bumble bees to feeding conspecifics on their familiar and unfamiliar flowers. *Proc R Soc B* 274, 2661-2667.

• Krasnec, M. O. and Breed, M. (2012). Eusocial evolution and the recognition systems in social insects. In *Sensing in nature*, (ed. C. Lopez-Larrea), pp. 78-92. New York: Landes Bioscience & Springer Science.

• Leadbeater, E. and Chittka, L. (2005). A new mode of information transfer in foraging bumblebees? *Curr Biol* 15, R447-R448.

• Leadbeater, E. and Chittka, L. (2007a). The dynamics of social learning in an insect model, the bumblebee (*Bombus terrestris*). *Behav Ecol Sociobiol* 61, 1789-1796.

• Leadbeater, E. and Chittka, L. (2007b). Social learning in insects – From miniature brains to consensus building. *Curr Biol* 17, R703-R713.

• Leadbeater, E. and Chittka, L. (2009). Bumble-bees learn the value of social cues through experience. *Biol Lett* 5, 310-312.

• Leadbeater, E. and Chittka, L. (2011). Do inexperienced bumblebee foragers use scent marks as social information? *Anim Cogn* 14, 915-919.

• Mirwan, H. and Kevan, P. G. (2013). Social Learning in Bumblebees (*Bombus impatiens*): Worker bumblebees learn to manipulate and forage at artificial flowers by observation and communication within the colony. *Psyche* 2013.

• Pavlov, I. P. (1927). Conditioned reflexes: An investigation of the physiological activity of the cerebral cortex. New-York: Dover.

• Plowright, C. M. S., Ferguson, K. A., Jellen, S. L., Xu, V., Service, E. W. and Dookie, A. L. (2013). Bumblebees occupy: when foragers do and do not use the presence of others to first find food. *Insect Soc* 60, 517-524.

• Rieucau, G. and Giraldeau, L.-A. (2011). Exploring the costs and benefits of social information use: an appraisal of current experimental evidence. *Phil Trans R Soc Lond B* 366, 949-957.

• Riveros, A. J. and Gronenberg, W. (2009). Learning from learning and memory in bumble-

bees. *Communicative & Integrative Biology* 2, 437-440.

• Saleh, N., Ohashi, K., Thomson, J. D. and Chittka, L. (2006). Facultative use of the repellent scent mark in foraging bumblebees: complex versus simple flowers. *Anim Behav* 71, 847-854.

• Stout, J. C. and Goulson, D. (2001). The use of conspecific and interspecific scent marks by foraging bumblebees and honeybees. *Anim Behav* 62, 183-189.

• Tabone, C. J. and de Belle, J. S. (2011). Second-order conditioning in Drosophila. *Learn Mem* 18, 250-253.

• Wilkinson, A., Kuenstner, K., Mueller, J. and Huber, L. (2010). Social learning in a non-social reptile (*Geochelone carbonaria*). *Biol Lett* 6, 614-616.

• Worden, B. D. and Papaj, D. R. (2005). Flower choice copying in bumblebees. *Biol Lett* 1, 504-507.

Introduction

When making choices, our decisions are often under the influence of other individuals, either consciously or not (Danchin et al., 2004). For instance, we would prefer visiting popular over empty restaurants. It seems indeed an efficient way to minimize the risk of being served low quality food. Similarly, animals are also influenced by conspecifics' choices when looking for food sources, nest sites or sexual partners, thus reducing the predation risk or the time and energy consumption level associated with individual sampling of every options (Galef and Giraldeau, 2001; Danchin et al., 2004; Leadbeater and Chittka, 2007b).

Such social learning behaviours are well documented in animals and are found in a wide variety of species, from insects to apes, thus shedding a new light on animal decision-making processes (Galef and Giraldeau, 2001; Danchin et al., 2004; Leadbeater and Chittka, 2007b; Heyes, 2011). The fact that social learning behaviours are accessible to most animals raises the question of the required levels of social and cognitive skills: Is it necessary to consider conspecifics as individuals sharing similar needs (Emery and Clayton, 2009)? Is it even necessary to interpret socially emitted cues as being social (Heyes, 2011)?

An alternative hypothesis has in fact recently been proposed: social learning might not even be a social behaviour at all (Leadbeater and Chittka, 2007b; Avarguès-Weber et al., 2011; Heyes, 2011; Giurfa, 2012). Social learning may just be a special case of Pavlovian associative learning in which the conditioned cues are emitted by conspecifics. Thus, animals could learn by experience that conspecifics' olfactory or visual cues are reliably associated with valuable food sources for example.

Insects, and in particular bumble bees, have played a fundamental role toward the emergence of the associative learning based theory (Leadbeater and Chittka, 2007b; Avarguès-Weber et al., 2011; Giurfa, 2012). This hypothesis is indeed appealing as an explanation for pinhead-size brained insects' social learning capacities. In addition, the absence of social cognitive prerequisite in this theory could also account for the social learning abilities of solitary species (e.g. octopus or sea turtles) for which there is no obvious selective pressure to develop social learning skills (Fiorito and Scotto, 1992; Wilkinson et al., 2010; Heyes, 2011).

In this review, we will take advantage of the growing body of bumble bees' social learning studies to discuss the possibility of a Pavlovian explanation for occurrences of information transfer between individuals.

Bumble bees studies are indeed ideal for dissecting social learning mechanisms. When looking for rewarding flowers, bumble bees are subjected to many successive choices concerning which flower to visit or to avoid while only a subset of available flowers are offering pollen or nectar at a given moment (Heinrich, 1979; Heinrich, 2004; Goulson, 2010). In a complex and moving environment, relying on information emitted by dozens of other bees foraging in the same area should be an adaptive strategy saving both time and energy (**Fig. 1**). Unlike honey bees, bumble bees do not communicate about valuable food source through the waggle dance language (Dornhaus and Chittka, 1999). Consequently, information transmission between nestmates on the foraging site may have been selectively favoured and selected in this species. Besides, bumble bees are very good learners (Riveros and Gronenberg, 2009) and could potentially also learn to associate social cues with valuable food

Figure 1: Bumble bee (*Bombus terrestris*) attracted on an inflorescence by conspecific presence. In natural conditions, bumble bees from the same or different colonies often share the same foraging areas and several bees could be consequently found on the same inflorescence. Bees have thus multiple opportunities to learn to associate conspecifics presence with rewarding flowers and to use them as social cues of the most profitable flower species. Author: Denis Trofimov.

sources through classical Pavlovian conditioning as proposed in the discussed hypothesis. Finally, the fact that bumble bees can be raised in laboratory thus allowing to control individuals experience from emergence is an additional decisive point in favour of the study of the mechanisms of social learning in this particular species (**Fig. 2**).

Is social learning a special case of Pavlovian associative learning?

Bumble bees are attracted by conspecifics. When released in a closed foraging arena, they tend to land in the close vicinity of model bees that have been randomly placed in different locations within the arena (Leadbeater and Chittka, 2007a). This finding offers a potential explanation for the demonstrated preference of bumble bees, both in the field and in the laboratory, to visit inflorescences simultaneously visited by a different bee. Such social learning behaviour could then be the direct consequence of conspecific attractiveness, leading the test bee to visit the same flower as the demonstrator bee (Leadbeater and Chittka, 2005; Kawaguchi et al., 2006; Leadbeater and Chittka, 2007a; **Fig. 1**).

The behaviour of landing on socially visited flowers is not innate. To become attractive, conspecific cues should have previously been associated with a food reward on a few co-foraging occasions in which the test bee fed together with a nestmate from the same flower (Leadbeater and Chittka, 2009).

While bumble bees are attracted by occupied flowers, they tend to avoid flowers that have just been visited by conspecifics and are then depleted of their nectar (Goulson et al., 1998; Stout and Goulson, 2001). The bees use odorant 'footprint' inadvertently left by every bee when landing on a flower to detect previous recent visits. This particular use of social cues is not innate either and is learnt by experience. If footprints are artificially associated with rewarding flowers, bumble bees are then preferentially attracted to by flowers presenting footprints while they are deterred by those flowers if footprints were previously synonymous of depleted flowers in this experiment (Saleh et al., 2006; Leadbeater and Chittka, 2011).

These two examples of bumble bees use of social cues can be fully explained by associative learning rules: bees learn by experience to associate visual or olfactory conspecific cue (Conditioned Stimulus CS) with either the presence (positive Unconditioned Stimulus US+) or the absence (US-) of nectar. The conditioned stimulus becomes consequently attractive (CS+) or repulsive (CS-) by itself after the establishment of the reliable association.

However, the acquired conspecific attractiveness by previous association with rewarding flowers could not account for the impressive bumble bees' capacity to learn by remote observation of foraging conspecifics from behind a window which flower they should visit in the future (Worden and Papaj, 2005; Avarguès-Weber and Chittka, 2014; **Fig. 2A**). As the test bee's choice is made in the absence of demonstrator (all demonstrator bees being released from the foraging arena after the observation is completed), the bee's preference for the demonstrated flower cannot be explained by a direct attraction to for conspecifics. Even such complex social learning behaviour could nevertheless be explained through Pavlovian associations (Leadbeater and Chittka, 2007b; Avarguès-Weber et al., 2011; Giurfa, 2012; Dawson et al., 2013). The only difference with the previous examples is that a extra level of associations is required (second-order conditioning (Pavlov, 1927)) which remains accessible to by most species (e.g. drosophila (Tabone and de Belle, 2011)), sea slug (Hawkins et al., 1998) and should be easily mas-

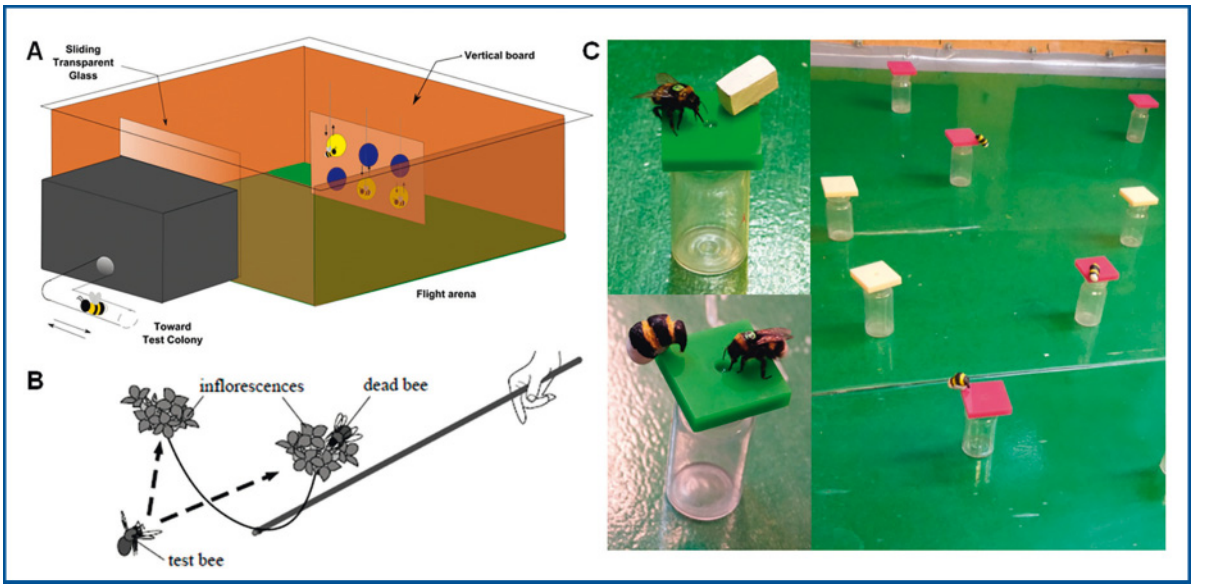


Figure 2: Examples of setups used in bumble bee social learning studies.
A. Bumble bees can be trapped in the observation chamber connected to the main foraging arena by a sliding transparent window. Test bees are thus allowed to observe conspecifics' choice between artificial flowers placed on a vertical background. Once the observation phase is complete, the demonstrator bees or models are removed from the arena and the test bee is released by the sliding window. Its flower preferences are then recorded. Fresh flowers are used to avoid olfactory cues released by the demonstrators. From (Avarguès-Weber and Chittka, 2014).

B. In field conditions, bumble bees' preference between occupied and unoccupied inflorescence could be recorded through an interview stick presenting both options to foraging bees. The experimenter should place the stick in such a way that both types of inflorescences are at the same distance for the test bee. From (Kawaguchi et al., 2007).

C. In laboratory conditions, odourless artificial flowers could be proposed to the bees. They could offer drops of neutral (water), sweet (sugar) or bitter (quinine) solutions. Model bees or non-social objects could be easily pinned on the flowers. Adapted from (Avarguès-Weber and Chittka, Submitted).

tered by bumble bees. In this case, a first association is established between conspecifics (CS1) and rewarding flowers (US+) but this association is then followed by a second association during the observation phase between conspecifics (CS1+) and the visited flower (CS2). The acquired positive value of conspecifics is thus transferred to the associated flower during the observation phase without requiring direct association between this flower and a reward (**Fig. 3**).

If the acquisition of flower preference through remote observation is the consequence of a second-order conditioning, then modifying artificially the first association should alter flower preference. Thus, if test bees learned that conspecifics are indicators of an aversive bitter solution, we expect them to avoid the demonstrated flower after the observation phase. It is exactly what has been shown in Dawson et al. (2013) **(Fig. 2A)**: Flower preferences after an observa-

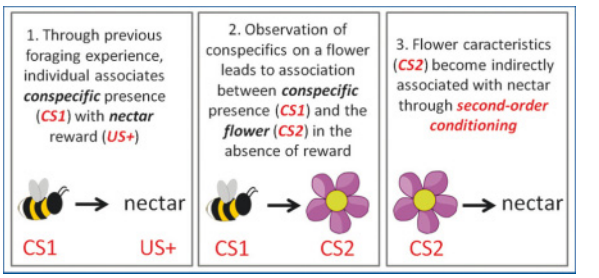


Figure 3: Pavlovian second-order conditioning as an explanation for social learning behaviour in bumble bees.
The seemingly complex behaviour of copying others' choice could be elicited by simple associative learning rules. Individual bees could learn to recognize conspecific presence as nectar predicator. Adapted from (Leadbeater and Chittka, 2007b).

tion phase have been compared between two groups of bees. Test bees were trained previously to forage from artificial transparent flowers, half of them associated with a model bee pinned on it. One group of bees were offered a sucrose solution in the flower associated with a model bee while the other transparent flowers contained only a bitter solution. These bees then learnt a positive association between the presence of conspecific (CS+) and a reward (US+). By opposition, the rewarding contingency has been reversed for the second group of bees, the presence of conspecific (CS-) being then indicative of an aversive deterrent solution (US-). Following the hypothesis of a second order Pavlovian conditioning as the explanation for social learning behaviour involving an observation phase, bees from the first group should then choose the same flower as the demonstrators while bees from the second group should avoid these flowers and make an opposite choice to the demonstrators. The results of both groups confirmed the hypothesis (Dawson et al., 2013). Conspecifics do not seem to possess an innate positive or attractive value and the influence of demonstrators' choice appears only the consequence of the past associative experience of the bees with conspecifics.

An additional argument in favor of an associative learning explanation of social influence of flower choice in bumble bees lies in the fact that naive bumble bees can learn at the same level to use either bumble bees or honey bees as indicators of rewarding flowers showing no bias toward information provided by conspecifics (Dawson and Chittka, 2012). By contrast, bumble bees that were used to feeding from gravity feeders in association with the other foragers of the colony learned more easily to use conspecific rather than heterospecific information in the same task (Dawson and Chittka, 2012). These results show that heterospecific individuals could also be used as demonstrators as long as they have been reliably associated with an appetitive or aversive stimulus beforehand (Dawson and Chittka, 2012). Heterospecific social learning as observed both in the wild or in laboratory could then also be explained by Pavlovian associations (Avarguès-Weber et al., 2013) as illustrated by evidences being restricted to sympatric heterospecific populations, sharing the same local habitats (Avarguès-Weber et al., 2013).

All evidences presented above suggest that social cues may not be processed by bumble bees differently than any other reliable environmental cue to be used in a social learning context. However, other studies developed in the next paragraph highlight social learning specific restrictions which are difficult to reconcile with the associative learning hypothesis.

Social learning specificities

Relying on others previous choices is not always an adaptive strategy as it increases competition among individuals (Giraldeau et al., 2002; Rieucau and Giraldeau, 2011). In the most extreme case of a population always favouring social learning over individual sampling, an ecological dead-end would be quickly reached with some resources being overexploited while others are left unexplored. Preserving enough individual research at the population level is thus the condition for social learning behaviour to remain an adaptive strategy (Giraldeau et al., 2002; Rieucau and Giraldeau, 2011). Such restriction in the use of social over individual learning is observed in bumble bees.

First of all, bumble bees are only attracted by conspecifics when foraging in the context of a low density population at the foraging area (Baude et al., 2011; Plowright et al., 2013). If too many bumble bees forage from the same flower patches, the bees tend to switch to a conspecific avoidance behaviour thus reducing intra-specific competition and improving resources exploitation.

In addition, when individual information is available about the potential food sources profitability, bumble bees pay no attention to flower preference and rely on their own information. The restriction of social learning strategies to unknown situations allows also a better exploitation of the flower resources at the colony level (Leadbeater and Chittka, 2005; Kawaguchi et al., 2007). In a field study, Kawaguchi and colleagues thus showed that bumblebees only preferred inflorescences associated with conspecifics when presented unknown flower species while ignoring conspecific presence when confronted to well-known flower species as part of their daily environment (Kawaguchi et al., 2007; **Fig. 2B**).

Such optimisation of social learning use is also observed in the context of flower rejection following previous forager's olfactory footprint

detection. Bumble bees are indeed more sensitive to footprints presence, thus avoiding visiting depleted flowers, when the flower visit energetic and time cost is increased (e.g. long corolla flowers) (Saleh et al., 2006).

All these restrictions of social learning use reveal a complex regulation scheme depending upon several individual and environmental conditions difficult to reconcile with exclusive associative learning mechanisms.

There is an additional main argument against the associative learning theory: Non-social cues failed to promote social-like learning behaviour even if they have been previously reliably associated with rewarding flowers. The associative learning theory indeed induces that identical behaviours should be observed with social or non-social cues given that the past associative experience with both types of cues is similar. It has been demonstrated that observers that had the possibility to associate non-social cues (white wooden blocks) to rewarding flowers were only attracted by individual flowers with the non-social cue attached. Social cues (model bees) resulted in a wholly different pattern of preference as bees then instantly acquired the social flower preference and equally visited occupied and unoccupied flowers of the socially indicated flower type (Avarguès-Weber and Chittka, under review; **Fig. 2C**). Such usage of social cues requires prior experience of seeing live conspecifics as bees raised in darkness did not display the same generalisation from socially indicated flowers to other flowers of the same species.

Finally, bumble bees that have past co-foraging experience with nestmates had difficulties to learn to avoid flowers associated with model bees even if this behaviour always led to visit depleted flowers while alternative flowers offered a sucrose solution reward. Interestingly such reluctance to adapt their behaviour was not observed when non-social cues were used instead although associative history with both cues was comparable (Avarguès-Weber, under review; **Fig. 2C**).

The results described in this paragraph account for specific mechanisms in the use of social cues while those of the previous paragraph suggested the importance of associative learning mechanism to successfully promote social learning behaviours. How can we reconcile this apparent contradiction?

Social learning mechanisms

The results presented in the above sections could be interpreted in two different directions and further studies would be necessary to definitively arbitrate between them.

Social learning behaviours would be in the first interpretation specifically social. Conspecific detection activates a pool of specific behaviours (such as ants or honeybees' trophallaxis behaviour) and social learning could be one of them (Krasnec and Breed, 2012; Billeter and Levine, 2013). This hypothesis could explain for example that social learning induces acquisition of a novel flower preference while the use of non-social cues was restricted to a local attraction of the learnt cue itself. Non-social cues may be considered as a special feature of the flowers by opposition to conspecifics as long as they are recognized as conspecifics. In addition, social and asocial learning may not be weighted similarly and social learning may benefit from an enhanced motivation and salience of the social cues in specific contexts (e.g. unknown situations or costly individual sampling). Besides, bumble bees are stimulated by pheromones elicited by successful foragers in the nest (Dornhaus et al., 2003; Mirwan and Kevan, 2013). Although in most studies presented in this article model bees have been used to avoid such bias, live demonstrators might also emit specific molecules or behaviours that attract other bees' attention. The fact that bumble bee's brain processes social cues specifically does not necessarily imply the recognition of a conspecific as an individual sharing the same needs and therefore producing valuable information. Classical associative learning plays probably a decisive role in allocating a specific value of social cues in each particular context. Finally, the fact that social learning specificity requires a familiarization phase with live conspecifics may just be the consequence of a necessary association between the chemical conspecific signature acquired within the nest and the species visual characteristics.

An opposite interpretation would be that social learning is only a form of associative learning but involving social cues that are not necessarily detected as social by the bees. The observed social

learning specificity would emerge from the particular and complex individual associative experience with social cues. Non-social objects may indeed have also induced flower preference generalisation toward unoccupied flowers if they were observed flying from flowers to flowers instead of being pinned. In that case, such objects would probably have been processed as fully independent of the flowers thus promoting flower generalisation. Observed social learning restrictions in high-competition conditions or when individual information are available may be established over time with increasing experience about situations in which social cues are valuable.

Such social learning explanation based exclusively on associative learning mechanisms seems nevertheless unlikely given the limited life span of these insects. A high number of interactions with social cues would be indeed necessary to develop the complex pattern of restrictions in social information use.

Conclusion

The social learning behavioural diversity in bumble bees associated with the facility to raise them in laboratory conditions make this species an ideal model to dissect the mechanisms at the basis of such quasi-universal behaviour. Unfortunately the recent debate about the social aspect of learning occurrences involving socially obtained information cannot be resolved yet. However, the conflicting results collected so far pave the way for fascinating future studies.

Beyond the special case of bumble bees and social learning, solving the question of the cognitive mechanisms behind social learning has a wider impact on the interpretation of many cognitive faculties. If simple associative learning capacities are sufficient to rapidly generate such sophisticated behaviour, computational complexity of other cognitive behaviours should also be reassessed. Such an approach, coming mostly from the discovery of insects cognitive skills has recently been put forward, shedding a new light on the classical view correlating cognition with brain size (Chittka and Niven, 2009). For instance, the impressive imitation ability of primate brains that has long been considered as a proof of others' mind access could apparently be explained on the simple basis of mirror neurons activation (Iacoboni, 2009). In a different context, honey bees show facility to manipulate relational concepts such as numerosity or spatial relations thus suggesting that the conceptual capacity, considered as one of the highest cognitive skills, could be achieved through relatively simple neuronal mechanisms even without the complexity of primate's prefrontal cortex (Avarguès-Weber and Giurfa, 2013). Cognitive sciences should in the future consider the development and the mechanisms of cognitive behaviours with neurobiological studies in order to scientifically establish, without any anthropocentric bias, the necessary brain complexity.

Acknowledgments

I am grateful to the Fyssen foundation for its financial support. I thank all members of Prof. Lars Chittka's team at Queen Mary College for all scientific discussions and their support.

Rôle des parasites dans l'évolution des capacités cognitives et des syndromes comportementaux : l'exemple du guppy de Trinidad

Lisa JACQUIN

ATER à l'Université de Pau et des Pays de l'Adour

Résumé

Il existe une grande variabilité de capacités cognitives et de traits comportementaux au sein des populations sauvages mais le rôle des pressions évolutives dans l'apparition et le maintien de ces différences inter - individuelles est encore mal connu. En milieu naturel, de nombreuses études soulignent le rôle des prédateurs dans l'évolution des traits comportementaux et de leurs combinaisons (syndromes), mais le rôle des parasites est encore peu étudié, en particulier à des échelles de temps évolutives. Dans cette étude, nous nous sommes penchés sur le rôle respectif des parasites et des prédateurs dans l'évolution de différents traits de personnalité (sociabilité, activité, prise de risque) et de leurs liens dans des populations sauvages de poissons guppy *Poecilia reticulata* co - évoluant avec différentes communautés de prédateurs et d'ectoparasites *Gyrodactylus* dans des rivières de Trinidad. Les résultats montrent que les prédateurs et les parasites avaient des effets importants et contrastés sur les traits de comportement des poissons testés en laboratoire, mais de manière similaire dans les deux lignées évolutives indépendantes, ce qui souligne leur rôle déterministe dans l'évolution parallèle des traits de comportements en milieu naturel. De plus, les prédateurs et parasites avaient un effet découplant sur la structure des syndromes (liens entre traits). Pris ensemble, ces résultats soulignent le rôle central de ces facteurs biotiques dans l'apparition et le maintien des syndromes comportementaux et suggèrent que les combinaisons de traits observés dans les populations naturelles sont le produit de processus adaptatifs plutôt que de contraintes physiologiques.

Mots-clés

Syndromes comportementaux, traits de personnalité, interactions hôte-parasite, prédation, évolution parallèle, écosystèmes aquatiques, Gyrodactylus

Variation in behavioral syndromes across predation and parasitism regimes in Trinidadian guppies

Abstract

There is a growing interest in understanding the origins and adaptive significance of consistent behavioral traits and syndromes in the wild. Besides predators, parasites are now recognized as major drivers of evolution in natural populations but their influence on behavioral syndromes remains largely unknown. In addition, it is still unclear whether such syndromes result from physiological or neurological constraints or from selection producing adaptive phenotypes in alternative ecological conditions. This is because few studies have empirically tested whether associations between environments and syndromes are repeatable in independent evolutionary lineages across a species. Here we investigate these hypotheses in a well-known host-parasite system: the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*) and its *Gyrodactylus* ectoparasites. We sampled guppies from 6 populations that

varied in predation and parasitism regime in two replicate rivers in Trinidad representing independent evolutionary lineages. We performed standard personality tests in controlled laboratory conditions to compare their activity, shoaling and risk-taking propensities and syndrome structures across populations. Both predators and parasites had similar effects on behavioral traits in the two independent watersheds, providing evidence for a parallel evolution of personality traits in response to the same ecological conditions. In addition, the links between behaviors were stronger in the populations with no recent evolutionary history of predators and parasites, suggesting that predators and parasites had a decoupling effect on behavioral syndromes. This suggests that different combinations of behaviors provide different pay-offs in alternative predation and parasitism regimes, supporting the hypothesis that behavioral syndromes are the products of an adaptive evolution rather than the results of mere physiological constraints.

Keywords

Behavioral syndrome, personality, host-parasite interactions, predation, parallel evolution, fish behavior, Gyrodactylus

Introduction

Les parasites sont omniprésents dans notre environnement et leur impact dans le fonctionnement des écosystèmes est de plus en plus reconnu (Lafferty et al., 2008). Cependant, leur rôle dans les processus évolutifs et écologiques reste encore largement sous-estimé. De nombreux travaux se sont penchés sur les effets des parasites sur le fonctionnement du système immunitaire, et sur l'évolution des défenses en général (Schmid-Hempel, 2003). Cependant, leur impact sur le comportement de leurs hôtes est encore peu connu. En effet, la vision prédominante à l'heure actuelle est que les parasites auraient un effet largement négatif sur le comportement. En diminuant les défenses immunitaires de leur hôte, et en lui soutirant de l'énergie pour leur propre bénéfice, les parasites sont en effet perçus comme ayant des effets néfastes sur le développement des capacités cognitives et sur l'expression du comportement (Eppig et al., 2010). Il existe en effet un impact direct de nombreux pathogènes sur l'expression du comportement de leur hôte, comme une baisse de l'activité, et parfois des troubles du comportement comme des syndromes dépressifs chez les patients atteints de toxoplasmose par exemple (Moore, 2002). Ces effets directs peuvent venir d'effets secondaires du développement de la réponse immunitaire, ou d'un effet direct du parasite sur la physiologie, voire sur les centres nerveux dans le cas de parasites manipulateurs de comportement qui agissent directement sur le cerveau (Moore, 2002).

Cependant, à des échelles de temps évolutives, les hôtes mettent progressivement en place des défenses comportementales (qui permettent d'éviter l'exposition aux parasites, comme des comportements de reconnaissance et d'évitement des congénères infectés, Hart, 1990) et immunitaires (qui permettent de contrôler l'infection une fois infecté, comme la production d'anticorps, Schmid-Hempel, 2003) qui leur permettent de limiter voire d'éviter les effets négatifs causés par le parasite. Des phénomènes d'adaptation locale aux parasites se mettent alors en place, et certaines populations d'hôte deviennent ainsi résistantes aux parasites, comme c'est le cas avec certaines populations de lapin résistantes à la myxomatose (Kerr et al., 2012). Dans ce cas, le parasite peut même avoir un effet positif sur le développement des réponses immunitaires de l'hôte. De la même manière, est-il possible que les parasites puissent avoir un effet évolutif sur l'évolution du comportement, c'est-à-dire influencer les trajectoires évolutives des capacités cognitives et des stratégies comportementales (ensembles de traits comportementaux) de leur hôte ?

En effet, de nombreux comportements sont soumis à la pression évolutive représentée par les parasites, car le comportement affecte la probabilité de transmission parasitaire et le risque d'infection (Hart, 1990). Ainsi les individus les plus actifs et les plus explorateurs sont en général plus exposés aux ectoparasites que les autres, comme c'est le cas chez l'Ecureuil de

Corée Tamias sibiricus (Boyer et al., 2010). De même les mammifères les plus sociables ou grégaires sont plus susceptibles aux parasites à transmission sexuelle ou sociale (Ezenwa, 2004). Il est donc possible que dans les populations soumises à de fort taux de parasitisme, des comportements plus solitaires ou moins explorateurs et moins actifs soient favorisés, voire sélectionnés au cours du temps si ces comportements ont un déterminisme génétique (Barber et al., 2000). De plus, les liens entre comportement et probabilité d'infection peuvent varier en fonction de la plasticité des traits comportementaux. Il est probable qu'un individu plus explorateur et sociable de façon constante tout au long de sa vie, et quel que soit le contexte, soit plus susceptible de contracter une infection qu'un individu qui ajuste son niveau de sociabilité en fonction des conditions de parasitisme du milieu (Barber and Dingemanse, 2010). Les parasites sont donc susceptibles de jouer un rôle dans l'évolution non seulement des valeurs moyennes de traits comportementaux, mais aussi sur leur niveau de flexibilité, mais encore très peu d'étude empiriques ont abordé cette question (Kortet et al., 2010).

En effet il est de plus en plus admis que l'expression du comportement n'est pas infiniment plastique, et que les individus d'une même population diffèrent souvent de façon constante dans leur comportement (Sih et al., 2004). Ainsi, comme chez les humains, on observe chez une large variété de vertébrés et d'invertébrés des tendances comportementales constantes à la fois dans le temps (par exemple des souris toujours plus exploratrices et téméraires que d'autres tout au long de leur vie), et entre contextes (par exemple en contexte de nourrissage et de reproduction (Sih et al., 2004). Ces différences interindividuelles constantes sont appelées traits de personnalité, ou types comportementaux (Réale et al., 2007). De même, il est maintenant communément admis que les différents traits de comportement (par exemple, l'activité, la sociabilité et la témérité : la propension à prendre des risques) ne sont pas des unités indépendantes mais sont co-sélectionnées dans les populations animales et soumis à la sélection naturelle. Ces ensemble de traits comportementaux constant liés entre eux sont appelés syndromes comportementaux (Sih et al., 2004). L'existence de tels syndromes a pendant longtemps étonné les scientifiques, car il était jusque là admis qu'un niveau maximum de flexibilité de comportement était toujours favorisé par la sélection naturelle, dans la mesure où cela permettrait aux organismes

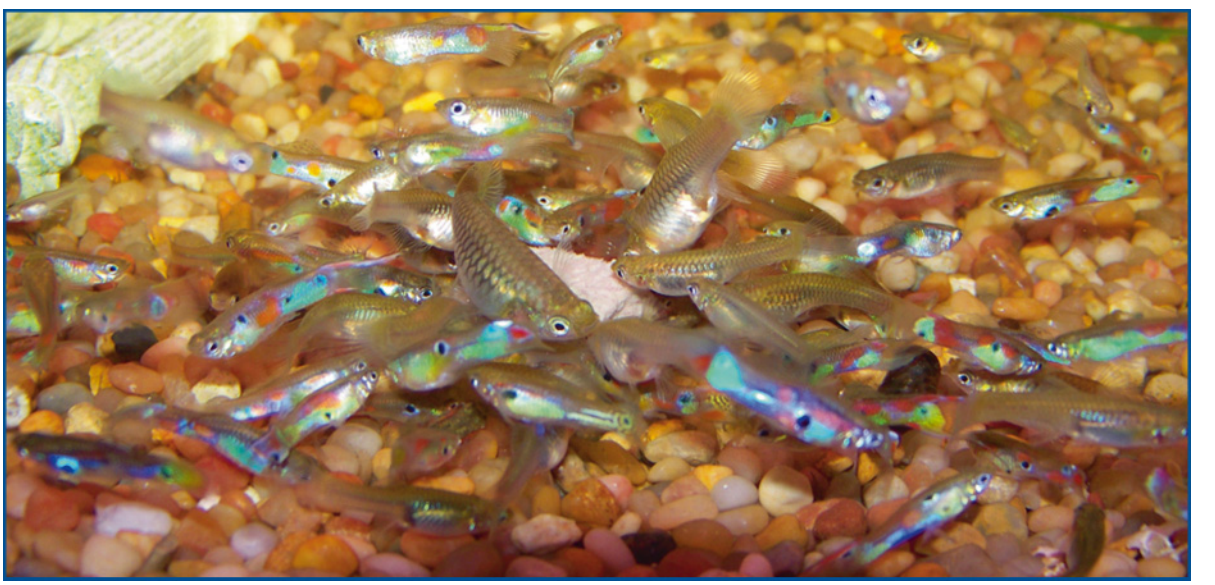


Figure 1 : Un banc de guppys de Trinidad Poecilia reticulata sauvages. Cette espèce évolue très rapidement en réponse aux modifications de leur environnement et est un modèle de choix en écologie évolutive et comportementale.

d'ajuster leur réponses comportementales aux informations de leur environnement. Cependant, les études récentes suggèrent que, dans certaines conditions, des traits constants et liés peuvent être avantageux. Par exemple, les prédateurs piscivores favorisent les individus à la fois téméraires et agressifs chez les épinoches, car ceux-ci ont plus de chances de leur échapper (Bell and Sih, 2007). Cependant, le rôle des parasites dans le maintien des traits de personnalité et des syndromes dans les populations naturelles est encore l'objet d'importants débats (Barber and Dingemanse, 2010), car peu d'études empiriques ont encore testé ce phénomène à des échelles de temps évolutives.

Dans cette étude, nous avons étudié l'impact des parasites sur l'évolution des traits de personnalité et des syndromes comportementaux (ensemble de comportements liés entre eux) chez les poissons. En effet, les poissons sont un modèle d'étude puissant pour l'étude de l'évolution du comportement, en raison de leur grande capacité à former des groupes et de la variété d'environnements dans lesquels ils évoluent. Le guppy de Trinidad *Poecilia reticulata* (**Fig. 1**) en particulier, a été un modèle pionnier pour l'étude des réponses adaptatives des organismes vivants à la prédation (Magurran, 2005), en raison de son taux de reproduction élevé et de l'évolution rapide de ses traits biologiques. Dans une série d'études célèbres en écologie évolutive, il a été démontré que la présence de prédateurs menait à la sélection rapide de niveaux d'activité plus bas, d'une plus forte fécondité et d'une coloration moins intense chez les guppys (Reznick and Endler, 1982). Cependant le rôle des parasites sur l'évolution du comportement commence à peine à être étudié. Les guppys co-évoluent dans les rivières de Trinidad avec des communautés d'ectoparasites *Gyrodactylus* (**Fig. 2**), qui se nourrissent sur l'épiderme des poissons, se transmettent par contact entre individus et impactent l'évolution des traits d'histoire de vie (reproduction, survie) de leur hôte (Cable and van Oosterhout, 2007). Cependant leur impact sur l'évolution du comportement reste mal connu. Ce système fournit donc un modèle idéal pour comparer les réponses comportementales et les capacités adaptatives de populations ayant été soumises à des régimes sélectifs contrastés. L'objectif de cette étude était de caractériser l'impact des parasites par rapport aux prédateurs sur l'évolution des traits de personnalité et des syndromes comportementaux de différentes populations à des infections expérimentales.

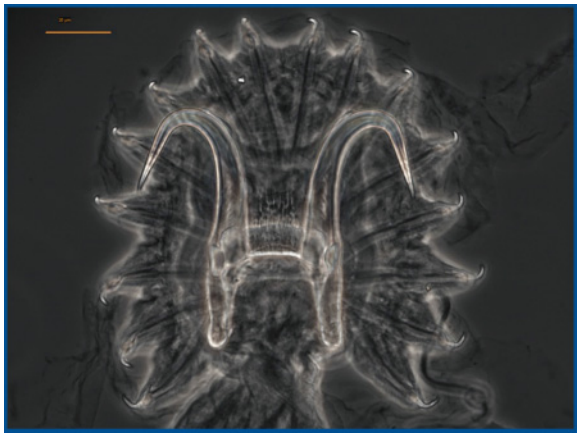


Figure 2 : Un ectoparasite de type Gyrodactylus, qui infecte fréquemment les poissons. Les hôtes infectés présentent des comportements modifiés mais le rôle de ces parasites à des échelles de temps évolutives est encore inconnu.

240 guppy *Poecilia reticulata* ont été prélevés dans 6 différents sites des rivières Aripo et Marianne à Trinidad (Table 1, **Fig. 3**). Ces rivières sont situées sur deux pentes des Northern Range Montains, ce qui représente 2 lignées indépendantes de guppys ayant divergé il y a des millions d'années (Reznick et al., 2002). Dans chacune de ces rivières environ 20 mâles et 20 femelles ont été prélevées dans 3 sites différents soumis à des pressions de prédation et de parasitisme variables : un site avec prédateur et parasites, un site avec parasites, et un site contrôle (Table 1). Il n'existait pas de site avec prédateur et sans parasites, en raison de la localisation des sites de haute prédation en aval des cours d'eau. Les conditions de parasitisme ont été vérifiées 3 années de suite par l'équipe (Gotanda et al., 2012) (Table 1). Les poissons ont ensuite été transportés à l'Université de Mcgill à Montréal et maintenus en captivité dans des aquariums de 10 L enrichis de plantes et de gravier dans des conditions de température et de lumière contrôlées. Après un traitement antiparasitaire les poissons ont été laissés 2 mois en acclimatation avant d'effectuer les tests comportementaux.

Tableau 1 : caractéristiques des sites d'étude

Rivière	Site	Coordonnées	Régime de prédation	Prévalence de parasite	Régime évolutif	Nb de guppys testés
Aripo	Ap2	694231, 1177709	Haute Prédation	0.37 (N = 130)	Prédateurs + Parasites	**21**
	Ap1	693188, 1181605	Basse Prédation	0.51 (N = 128)	Parasites	**12**
	Ap4	693328, 1179939	Basse Prédation	0 (N = 125)	Contrôle	**10**
Marianne	Ma14	684934, 1191469	Haute Prédation	0.13 (N = 137)	Prédateurs + Parasites	**21**
	Ma4	686692, 1188425	Basse prédation	0.44 (N = 138)	Parasites	**29**
	Ma10	686711, 1191358	Basse Prédation	0 (N = 144)	Contrôle	**29**

Dans un premier temps, nous avons comparé par des tests standards de comportement l'activité (nombre de zones visitées pendant 10 minutes dans l'aquarium de test), la sociabilité (temps passé près d'un compartiment comprenant 4 congénères de taille standard par rapport à un compartiment vide, Wright and Krause, 2006), et la témérité (temps de latence avant de sortir d'un abri, ce qui reflète la propension à prendre des risques, Harris et al., 2010) entre populations. Les comportements testés ont été choisis en raison de leur impact potentiel sur le probabilité d'infection (Barber and Dingemanse, 2010). Dans une première étude, nous avons comparé les profils comportementaux (valeur moyenne de comportement, niveau de flexibilité, structure des syndromes) de poissons prélevés directement sur le terrain (génération F0). Les analyses statistiques montrent que ces traits diffèrent fortement entre sites (effet du régime évolutif sur l'activité : $t_{2,118} = 19.96$, **Fig. 1**, $P < 0.001$, effet sur la sociabilité en interaction avec le sexe : $t_{2,115} = 9.72$, $P = 0.008$, effet sur la témérité : $t_{2,117} = 6.64$, $P = 0.037$), et de manière parallèle entre les deux rivières, ce qui suggère une évolution convergente des traits comportementaux en réponse aux prédateurs et aux parasites (Tableau 2). Cependant, les différences entre conditions de parasitisme étaient plus prononcées pour les comportements de sociabilité (en interaction avec le sexe) et de témérité, mais pas pour l'activité, qui apparaît plus sensible aux conditions de prédation **(Fig. 4)**.

Tableau 2 : Meilleurs modèles statistiques (modèles mixtes) expliquant le niveau d'activité, de sociabilité (temps passé près des congénères) et de témérité (latence de sortie d'un abri) entre guppies ayant évolué dans 3 différents régimes évolutifs (avec prédateurs et parasites, avec parasites seulement et contrôle) dans 2 rivières indépendantes (Aripo and Marianne). L'identité de l'individu était inclus comme variable fixe et les meilleurs modèles choisis par AIC. Le facteur taille du poisson était inclus mais n'était pas gardé dans les modèles finaux.

	Activité			**Sociabilité**			**Témérité**		
	χ^2	**DF**	**P**	χ^2	**DF**	**P**	χ^2	**DF**	**P**
Effet rivière	7.30	1,118	**0.007**	3.82	1,115	0.051	3.53	1,117	0.06
Régime évolutif	19.96	2,118	**<0.001**	2.42	2,115	0.29	6.64	2,117	**0.037**
Sexe	-	-	-	0.59	1,115	0.44	4.39	1,117	**0.036**
Régime*Sexe	-	-	-	9.72	2,115	**0.008**	-	-	-
Ordre de test	-	-	-	-	-	-	13.72	1,120	**<0.001**

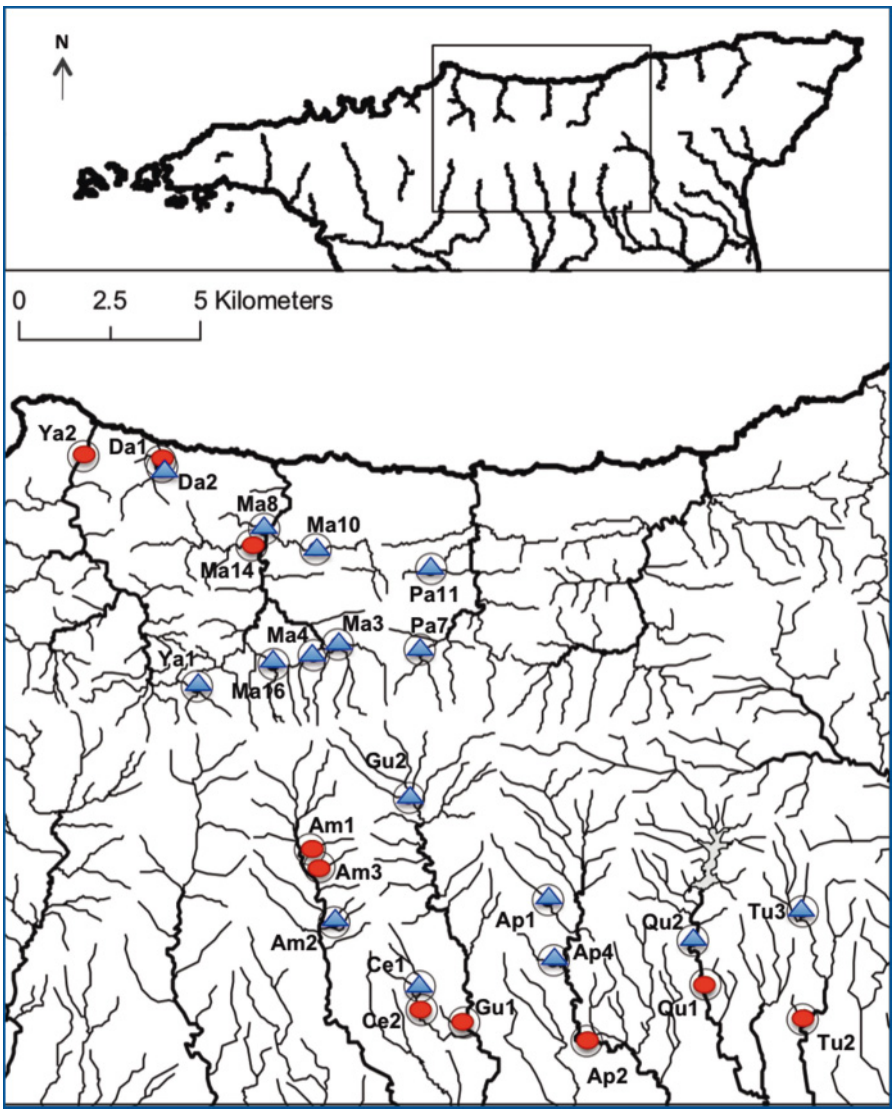


Figure 3 : **Localisation des sites d'étude. Au nord de Trinidad.** Dans l'expérience 1, 6 populations ont été échantillonnées (Ap1, Ap2, Ap4, Ma4, Ma10, Ma14, voir tableau 1 pour les détails). Les triangles indiquent les sites de Basse Prédation et les cercles les sites de Haute Prédation. D'après Gotanda et al. 2012.

Dans un second temps, nous avons comparé les niveaux de flexibilité de ces comportements entre les populations (tous les tests étaient effectués deux fois sur les mêmes individus). Les individus se comportaient de la même façon lors des tests répétés, ce qui suggère que les différences interindividuelles sont stables et que les individus ont bien des traits de personnalité stable. Aucune différence de flexibilité de comportement n'a cependant pu être détectée entre les populations (différences de répétabilité d'activité entre populations : LR = 3.06×10^{-7}, P = 0.99 ; de sociabilité : LR = 8.95×10^{-8}, P = 0.99 ; de témérité : LR = 9.46×10^{-8} P = 0.99), ce qui suggère que ces traits sont peu variables et/ou que les conditions de prédation et de parasitisme ne modifient pas le niveau de plasticité de ces comportements. En revanche, les niveaux de corrélation entre comportements étaient différents selon le site d'origine des poissons (Tableau 3, **Fig. 5**). En général les individus les plus sociables étaient aussi les moins actifs, mais seulement si les prédateurs

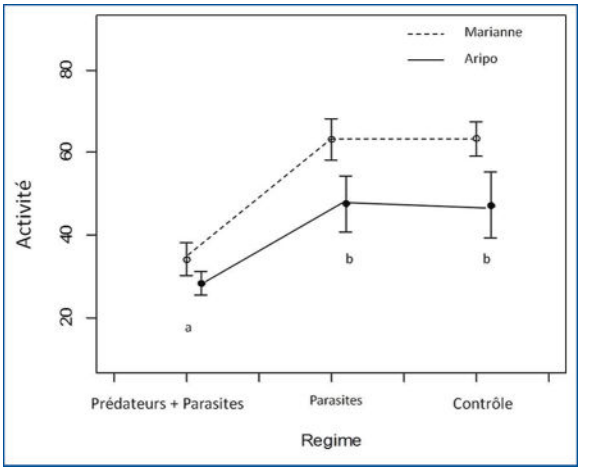


Figure 4a : activité

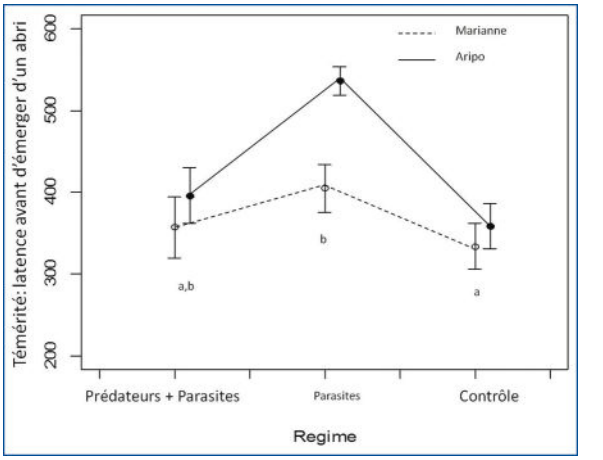


Figure 4c : témérité

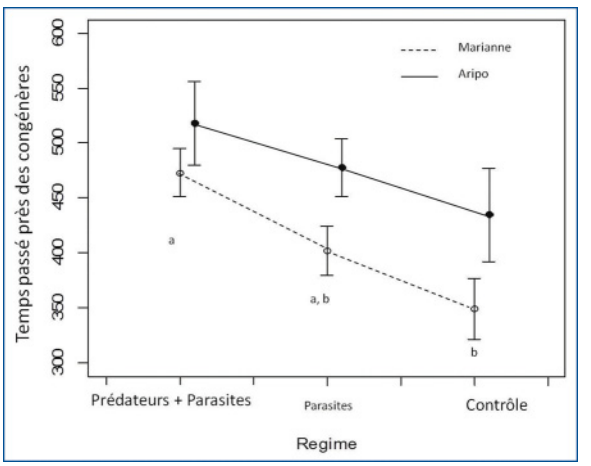


Figure 4b : sociabilité

Figure 4 : Niveau moyen (± SE) d'activité (a : nombre de zones visitées dans un aquarium test), de sociabilité (b : temps passé près de congénères chez les mâles) et de témérité (c : temps de latence avant de sortir d'un abri) chez des guppys ayant évolué avec prédateurs et parasites, avec parasites uniquement, ou sans prédateur ni parasite (contrôle) dans deux rivières indépendantes (Marianne and Aripo). Des lettres différentes reflètent des différences significatives entre régimes évolutifs.

étaient absents de leur environnement d'origine, quel que soit le niveau de parasitisme. De plus, les individus les moins téméraires (les plus timides) étaient aussi plus sociables et moins actifs que les autres, mais seulement en l'absence de parasites et de prédateurs dans leur rivière d'origine (**Fig. 5**). De plus, ces résultats étaient similaires dans les deux rivières indépendantes, ce qui appuie l'hypothèse d'un effet causal de la prédation et du parasitisme sur ces traits.

Tableau 3 : Coefficients de correlation et intervalles de confiance (95 %) entre comportements (syndrome structure) selon le régime évolutif

	Prédateurs + Parasites (N = 42)			**Parasites (N = 41)**			**Contrôle (N = 39)**		
	Corr [CI]	***t***	***P***	***Corr [CI]***	***t***	***P***	***Corr [CI]***	***t***	***P***
Activité/ Sociabilité	– 0.095 [– 0.30, 0.12]	– 0.86	0.39	– 0.43 [– 0.59, -0.24]	– 4.32	< **0.001**	– 0.54 [– 0.68, -0.36]	– 5.64	< **0.001**
Activité/ témérité	0.13 [– 0.086, 0.34]	1.20	0.23	0.11 [– 0.10, 0.32]	1.01	0.31	0.23 [0.43, 0.011]	2.09	**0.040**
Sociabilité/ témérité	0.13 [– 0.09, 0.34]	1.19	0.23	0.019 [– 0.19, 0.23]	0.17	0.86	– 0.28 [0.057, 0.47]	– 2.5	**0.014**

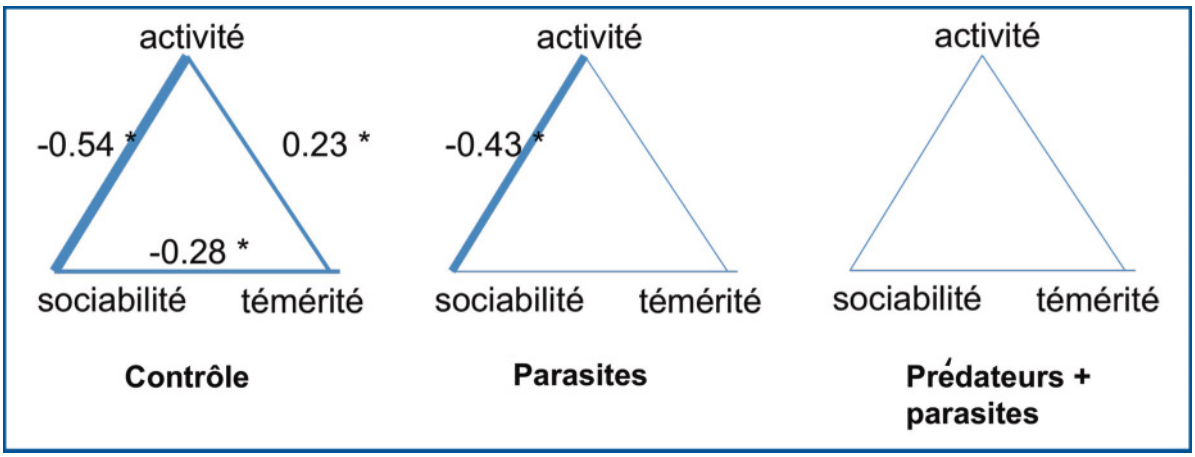


Figure 5 : Structure des syndromes comportementaux (corrélations entre comportements : activité, sociabilité et témérité). L'épaisseur des traits et les chiffres reflètent les coefficients de corrélation entre comportements dans les différentes populations. Les étoiles représentent les corrélations significatives.

Ainsi, les résultats de cette première étude suggèrent que les prédateurs et les parasites ont le potentiel d'impacter l'évolution des syndromes comportementaux et des traits de personnalité dans les populations sauvages, et de manière parallèle dans des populations indépendantes, ce qui souligne le rôle déterministe de ces pressions de sélection dans l'évolution des traits. Ainsi les prédateurs semblent sélectionner des niveaux d'activité plus bas, une plus grande sociabilité, et une plus grande témérité, qui procurent sans doute des avantages pour échapper aux prédateurs piscivores qu'ils rencontrent dans leur milieu (Magurran, 2005). Les parasites en revanche semblent ne pas avoir d'effet sur l'activité, mais favoriseraient des comportements plus sociaux chez les mâles, et une plus faible prise de risque. Cela peut être dû au fait qu'en présence de parasites, une moins grande témérité diminuerait le risque d'infection (Coleman and Wilson, 1998). Une plus grande sociabilité pourrait également diluer le risque d'attraper un parasite, dans la mesure où le parasite a plus de chance d'infecter un congénère dans un grand groupe (phénomène de dilution du risque Kiesecker et al., 1999). De plus, les parasites semblent avoir un effet dissociateur sur les syndromes comportementaux, c'est-à-dire un effet découplant sur les liens entre comportement dans les populations, bien que la valeur adaptative de ce phénomène reste à démontrer.

Cependant les différences comportementales observées peuvent être dues à deux phénomènes. En effet, les poissons testés ont pu développer des profils comportementaux différents à cause des conditions environnementales rencontrées au cours de leur vie (différences d'apprentissage, par exemple lors de leur exposition passée à des parasites ou des prédateurs dans leur rivière d'origine), ou bien ces différences ont pu être génétiquement fixées et transmises au cours des générations. Pour dissocier ces deux hypothèses, la suite de l'étude consistera à tester les descendants de ces poissons (génération F1) et de comparer leur capacité de résistance comportementale à une infection expérimentale par les mêmes parasites auxquels ont été exposés leurs parents. Cela permettra de préciser dans quelle mesure des phénomènes d'adaptation locale ont pu avoir lieu dans ces populations de poissons, et de préciser le potentiel des parasites sur l'évolution des stratégies comportementales.

Conclusion

Cette étude souligne le rôle potentiel des parasites sur l'évolution des traits comportementaux et des traits de personnalité dans les populations sauvages. Les résultats montrent également la nécessité d'étudier des ensembles de traits comportementaux (syndromes) plutôt que des comportements isolés afin de mieux comprendre les réponses adaptatives des organismes aux modifications de leur environnement à des échelles de temps évolutives. Une des conséquences des changements globaux qui affectent actuellement l'ensemble des écosystèmes est une augmentation drastique de la prévalence et de l'intensité des pathogènes. Dans la mesure où les capacités cogni-

tives et le comportement des organismes jouent un rôle essentiel dans leur capacité d'adaptation, il apparaît important de mieux comprendre le potentiel évolutif des traits de comportement en réponse aux pressions de parasitisme dans le futur.

Note éthique

Toutes les procédures et expériences ont été effectuées dans le strict respect des recommandations du Conseil Canadien pour la Protection des Animaux et ont été approuvées par le Comité d'Ethique de l'Université McGill (permis AUP #7133). Les missions de terrain ont été approuvées par le Ministère de l'Agriculture et des Ressources Marines de la république de Trinidad et Tobago.

Remerciements

Ce travail a été financé par la fondation Fyssen. Je remercie chaleureusement mes encadrants, Andrew Hendry et Simon Reader pour leur soutien scientifique et financier dans l'élaboration et la finalisation de ce projet. Je remercie Felipe Perez-Jvostov pour son aide sur le terrain, ainsi que Felipe Dargent pour son aide au laboratoire. Merci à Jacky Mateluna, Iola Patalas, Caroline Leblond, Yushu Wang, Ruth Chen pour leur aide précieuse.

Bibliographie

- Barber, I., Dingemanse, N.J., 2010. Parasitism and the evolutionary ecology of animal personality. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 365, 4077-4088.
- Barber, I., Hoare, D., Krause, J., 2000. Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective. Reviews in Fish Biology and Fisheries 10, 131-165.
- Bell, A.M., Sih, A., 2007. Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (Gasterosteus aculeatus). Ecol. Lett. 10, 828-834.
- Boyer, N., Réale, D., Marmet, J., Pisanu, B., Chapuis, J.-L., 2010. Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. Journal of Animal Ecology 79, 538-547.
- Cable, J., van Oosterhout, C., 2007. The impact of parasites on the life history evolution of guppies (Poecilia reticulata): The effects of host size on parasite virulence. International Journal for Parasitology 37, 1449-1458.
- Coleman, Wilson, 1998. Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. Anim Behav 56, 927-936.
- Dugatkin, L.A., Godin, J.G.J., 1992. Predator inspection, shoaling and foraging under predation hazard in the Trinidadian guppy, Poecilia reticulata. Environmental Biology of Fishes 34, 265-276.
- Eppig, C., Fincher, C.L., Thornhill, R., 2010. Parasite prevalence and the worldwide distribution of cognitive ability. Proc. R. Soc. B rspb20100973.
- Ezenwa, V.O., 2004. Host social behavior and parasitic infection: a multifactorial approach. Behavioral Ecology 15, 446-454.
- Gotanda, K.M., Delaire, L.C., Raeymaekers, J.A.M., Pérez-Jvostov, F., Dargent, F., Bentzen, P., Scott, M.E., Fussmann, G.F., Hendry, A.P., 2012. Adding parasites to the guppy-predation story: insights from field surveys. Oecologia 172, 155-166.
- Harris, S., Ramnarine, I.W., Smith, H.G., Pettersson, L.B., 2010. Picking personalities apart: estimating the influence of predation, sex and body size on boldness in the guppy Poecilia reticulata. Oikos 119, 1711-1718.
- Hart, B.L., 1990. Behavioral adaptations to pathogens and parasites: five strategies. Neuroscience & Biobehavioral Reviews 14, 273-294.
- Hill, G.E., McGraw, K.J., 2006. Bird Coloration: Function and evolution. Harvard University Press.
- Johnson, M.B., Lafferty, K.D., van Oosterhout, C., Cable, J., 2011. Parasite transmission in social interacting hosts: monogenean epidemics in guppies. PloS one 6, e22634.
- Kerr, P.J., Ghedin, E., DePasse, J.V., Fitch, A., Cattadori, I.M., Hudson, P.J., Tscharke, D.C., Read, A.F., Holmes, E.C., 2012. Evolutionary History and Attenuation of Myxoma Virus on Two Continents. PLoS Pathog 8, e1002950.
- Kiesecker, J.M., Skelly, D.K., Beard, K.H., Preisser, E., 1999. Behavioral reduction of infection risk. Proc Natl Acad Sci U S A 96, 9165-9168.
- Kortet, R., Hedrick, A.V., Vainikka, A., 2010. Parasitism, predation and the evolution of animal personalities. Ecology Letters 13, 1449-1458.
- Lafferty, K.D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C.J., De Leo, G., Dobson, A.P., Dunne, J.A., Johnson, P.T.J., Kuris, A.M., Marcogliese,

D.J., Martinez, N.D., Memmott, J., Marquet, P.A., McLaughlin, J.P., Mordecai, E.A., Pascual, M., Poulin, R., Thieltges, D.W., 2008. Parasites in food webs: the ultimate missing links. Ecol Lett 11, 533-546.

- Magurran, A.E., 2005. Evolutionary Ecology: The Trinidadian Guppy. Oxford University Press.
- Moore, J., 2002. Parasites and the Behavior of Animals, 1st ed. Oxford University Press, USA.
- Poulin, R., 2007. Evolutionary Ecology of Parasites. Princeton University Press.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemanse, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. Biological Reviews 82, 291-318.
- Reznick, D., Bryant, M.J., Bashey, F., 2002. r-and K-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution. Ecology 83, 1509-1520.
- Reznick, D., Endler, J.A., 1982. The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (Poecilia reticulata). Evolution 160-177.
- Schmid-Hempel, P., 2003. Variation in immune defence as a question of evolutionary ecology. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 270, 357-366.
- Sih, A., Bell, A., Johnson, J.C., 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. Trends in Ecology & Evolution 19, 372-378.
- Wright, D., Krause, J., 2006. Repeated measures of shoaling tendency in zebrafish (Danio rerio) and other small teleost fishes. Nature Protocols 1, 1828-1831.

Introduction

It is now widely acknowledged that individuals show some limits in their behavioral flexibility (Réale et al. 2010) and more importantly, that individuals often differ strongly in their consistent response to alternative situations (Golsing 2001, Réale et al., 2007). That is, they sometime display noteworthy consistency in behaviors across contexts, situations and time, a tendency now often called personality traits or temperament. In addition, evidence is growing that behavioral traits are to some extent interrelated in populations, a tendency now often referred to as behavioral syndromes (Sih et al., 2004), Bell 2007). Examples of behavioral syndromes are positive correlations between aggressiveness and boldness towards predators in fishes (Huntignford 1976), or correlations between exploration and dispersal in birds (Dingemanse 2003).These realizations have encouraged behavioral ecologists to study behaviors as a package, rather than as isolated units, which has brought new insight into the co-evolution of phenotypic traits in the wild (e.g. Dingemanse et al. 2007).

Two main hypotheses have been advanced for the existence of behavioral syndromes. First, behavioral syndromes might result from genetic or physiological constraints that arise through for example pleiotropy or shared hormonal systems influencing multiple behavioural traits (Loeschke 1987, Arnold 1992 in Dingemanse 2007). Alternatively, they might result from selection to produce adaptive phenotypes with functionally integrated suites of traits (Sinervo 2002, Cheverud, 1996), because natural selection should break up deleterious behavioral correlations, so that behaviors should be either decoupled of correlated in an adaptive way. These "constraint" versus "adaptive" views of behavioral correlations make contrasting predictions about how behaviors might differ among populations. Under the constraint view, personalities and syndromes should remain relatively stable among populations even if they differ in their selective environments. Under the adaptive view, personalities and syndromes could differ substantially across populations if different correlations are beneficial in different environments (e.g. Dingemanse et al. 2007). To date, however, only a handful of studies have addressed population differences in behavioral correlations (reviewed in Conrad et al., 2011; Sih et al., 2004). Even more critically, few of these studies have tested whether associations between environments and syndromes are repeatable in independent evolutionary lineages across a species. That is, few studies have considered the parallel evolution of syndromes, despite the fact that doing so is a critical litmus test for adaptive evolution. The present study performs this analysis.

Predation is an established factor considered as central in the evolution of animal personality and behavioral syndromes. Indeed, predation is

now recognized as an important factor shaping the evolution of personality traits through direct mortality costs at intra-population (Bell and Sih, 2007) and inter-population (Dingemanse et al., 2012) levels. In high-predation compared to low-predation environments, bold individuals (high propensity to take risks) generally obtain reproductive advantages through higher resource intake and higher sexual success, whereas they can also suffer higher mortality rates owing to predation (Kortet et al., 2010). Bold and shy individuals could thus achieve equal lifetime fitness through a balance between mortality and reproductive success, which could maintain behavioral variability within the same environment. In addition, different levels of predation for different populations could generate population divergence in personalities/syndromes; for instance if predation risks are higher for bold and less aggressive individuals compared to bold and more aggressive individuals (Bell and Sih, 2007). Based on these findings, we use predation regime as one of our environmental contexts for the evolution of personalities and syndromes.

Few environmental contrasts besides predation have been considered as drivers of evolutionary divergence in personalities and behavioral syndromes. However, parasitism seems a promising candidate given its importance in shaping the evolution of a number of traits in wild populations (Poulin, 2007). Moreover, behavioral traits are likely under divergent selection between predation environments as they can influence – and be influenced by – parasite exposure and transmission. For instance, parasite infections decrease shoaling behavior in fishes (Barber and Dingemanse, 2010; Kortet et al., 2010). In addition, a number of studies have shown how parasitism leads to the evolution of particular predator-avoidance behaviors. However, the role of parasites on the long-term evolution of syndromes has not been considered. In addition, no such studies have compared the relative influence of – and interactions between – predation and parasitism. Are parasites more or less important than predators? Are parasites only important in the absence of overriding influences of predators? Our study is designed to consider questions such as these.

We investigated the interacting/dual role of parasites and predators in the evolution of behavioral syndromes in guppies (*Poecilia reticulata*) (**Fig. 1**). Guppies provide a valuable system to address this question because different populations in Trinidad experience sharp contrasts in predation (high versus low) and parasitism (key parasites including Gyrodactylus ectoparasites **Fig. 2** present versus absent). Moreover, these different predation/parasitism regimes are replicated across drainages whose guppies have evo-

Figure 1: Wild Trinidadian guppy fish *Poecilia reticulata* evolve very rapidly under variable ecological conditions, providing an ideal model to study evolutionary dynamics in the wild.

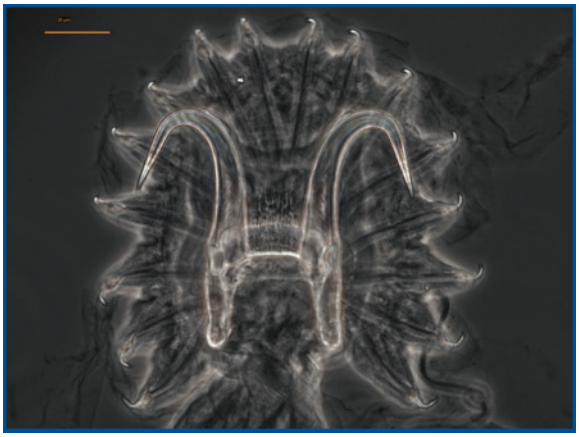


Figure 2: *Gyrodactylus* ectoparasite coevolving with guppies in Trinidadian drainages for millions of years. However the impact of such key parasite on the evolution of behavior remains unclear.

lutionarily independent origins and who have remained isolated for millions of years. For these reasons, guppies have become an exemplary system for study parallel and convergent evolution in response to particular environmental pressures, including predation and parasites (Perez-Jvostov 2013). Our study characterized the behavioral profiles of fish captured directly in the field rather than laboratory-reared offspring for two reasons. First, this is the normal starting point for studies examining population divergence. Second, inter-population divergence in guppy behaviors has been repeatedly shown to have a genetic basis (Magurran 2005). The specific populations chosen represented guppies evolving under three different predation/parasitism regimes in each of two separate drainages.

The behaviors we examined were shoaling tendency (a measure of sociability), activity (movement rate), and boldness (latency to leave a shelter). These behaviors were chosen because they are known predictors of fitness in fishes, they differ among guppy populations, and they likely influence susceptibility to predators and parasites. Our aims were threefold: (1) to compare mean values for individual behaviors in relation to predation/parasitism regime, (2) to assess the repeatability of behaviors (personalities) and correlations among them (syndromes), and (3) to compare behavioral syndromes across populations in the different watersheds. If predators or parasites are major evolutionary drivers, we expect the mean values, repeatabilities, and correlations to differ among predation/parasitism regimes. Under the "constraint" hypothesis, syndrome structure is predicted to be similar across populations, whereas under the "adaptive" hypothesis syndrome structure should differ among predation/parasitism regimes in a manner that is repeatable across watersheds.

Methods

Overview

We collected guppies from the field in Trinidad from sites that varied in their predation and parasite regimes, using two independent replicate watersheds. In the laboratory, each fish was given two tests measuring shoaling behaviour and activity, and two tests measuring boldness by determining the time to leave a refuge. The shoaling and boldness test were alternated. Two of each test, separated by 20 minutes, were given to allow us to establish the consistency of individual behaviour.

Sampling sites and housing conditions

We compared behavioral traits across six populations differing in predation and parasitism rates. In November 2012, 122 guppies were collected from the Marianne and Aripo rivers, Trinidad. These rivers have been well-characterised by numerous studies and are located on the north versus south slopes of Trinidad's Northern Range Mountains, representing different evolutionary lineages separated for millions of years (Reznick et al. 1996). That is, guppies colonized each of the river systems in independent events. Within each river, males and females were collected from three different sites known to differ in predation and parasitism (Table 1): one site with significant guppy predators ("high-predation" regime) and with *Gyrodactylus* parasites, one site without dangerous predators ("low-predation" regime) but with *Gyrodactylus* parasites, and one low-predation site without *Gyrodactylus* parasites (Table 1). High-predation sites without *Gyrodactylus* parasites are not known. These sites were chosen based on previous studies establishing the presence/absence predatory fishes with different effects on guppy mortality (Magurran, 2005), and on studies establishing the presence/absence of *Gyrodactylus* parasites (Gotanda et al., 2012, **Fig. 3**). We specifically focused on *Gyrodactylus* because it is known to have strong effects on guppy mortality in the wild and in nature and

because guppies are known to evolve in response to *Gyrodactylus*. For the present study, we confirmed the earlier predation designations through visual surveys and the *Gyrodactylus* designations by scanning the entire body surface using a dissecting microscope.

Table 1: characteristics of collection sites

River	Site	Coordinates	Predation Regime	Gyrodactylus mean prevalence	Regime	Sample size
Aripo	Ap2	694231, 1177709	High Predation	0.37 (N = 130)	Predators + Parasites	**21**
	Ap1	693188, 1181605	Low Predation	0.51 (N = 128)	Parasites	**12**
	Ap4	693328, 1179939	Low Predation	0 (N = 125)	Parasite-free	**10**
Marianne	Ma14	684934, 1191469	High Predation	0.13 (N = 137)	Predators + Parasites	**21**
	Ma4	686692, 1188425	Low Predation	0.44 (N = 138)	Parasites	**29**
	Ma10	686711, 1191358	Low Predation	0 (N = 144)	Parasite-free	**29**

The fish were transported to McGill University (import permit Q-2012-00021-2) and held in 5 gal tanks enriched with gravel and plastic plants at a density of 4 to 6 fish per gal. Lighting conditions (12H:12H light:dark cycle) and temperatures (26 ± 1^{o}C) were similar to those in nature and filters were used to maintain water quality. Immediately after their arrival, the fish were treated with Coppersafe (Mardel) at recommended dilutions to remove all external parasites. Water quality was monitored weekly and the fish were fed twice daily with brine shrimp. The fish were kept for two months in the laboratory to allow recovery from travel and acclimation to captivity conditions before the behavioral tests.

Ethical statement

All procedures were carried out in accordance with the Canadian Council on Animal Care and ASAB guidelines, and were approved by the Animal Care Committee of McGill University (protocol #7133). Field sampling was approved by the Ministry of Agriculture, Land and Marine Resources of the Republic of Trinidad and Tobago. At the conclusion of the study fish were placed in breeding populations at McGill University.

Shoaling

Shoaling has been extensively studied in guppies and is known to differ among populations experiencing different environmental conditions, especially predation (Magurran 2005). Shoaling has not, however, been studied in relation to *Gyrodactylus* parasites, nor has it been explicitly compared between the north and south slopes of the northern mountain range. We quantified shoaling as the time spent within four body lengths of a stimulus shoal in a two-choice experiment following standard procedures for quantifying grouping behaviour in small fishes (Wright and Krause, 2006). Specifically, each focal fish was placed in a transparent cylinder in the middle of a 40 by 20.5 cm tank, with 10 cm water depth, containing two shoaling compartments (5 cm length) on each side of the tank. One compartment contained a stimulus shoal of four size-matched wild females (mean size = 2.53 ± 0.03 cm) from mixed origins, whereas the other compartment did not contain any fish. The compartments were enclosed by clear Plexiglas partitions with 1.0 cm mesh sides permeable to odour cues. After 2 minutes of acclimation, the cylinder was gently removed using a string, and the location of the focal fish was monitored for 10 minutes using J-Watcher software (Blumstein et al. 2006). The stimulus shoal was changed every tenth focal fish to prevent a potential preference for a particular shoal from affecting the results. In addition, the side of the shoaling compartment was changed every five fish to avoid any confounding effect of a spatial preference (Wright and Krause, 2006).

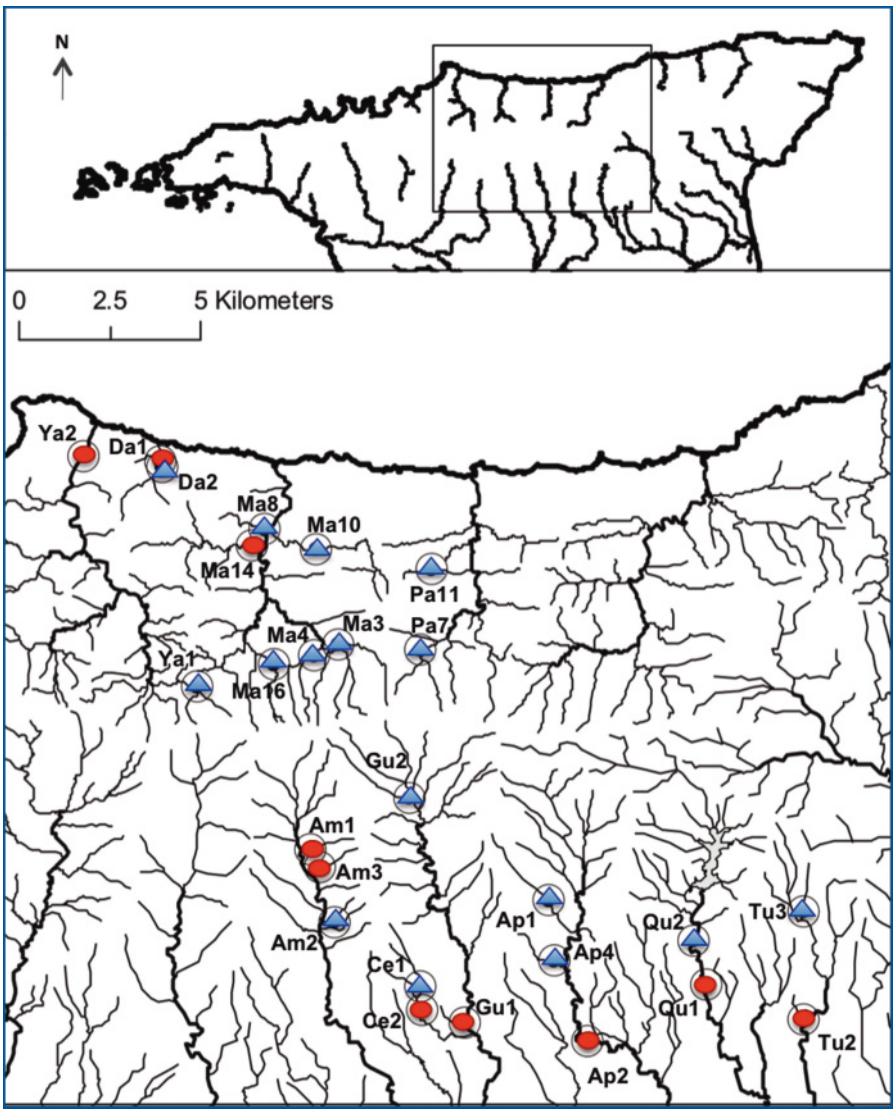


Figure 3: Study sites in Trinidadian drainages. 6 populations were sampled (Ap1, Ap2, Ap4, Ma4, Ma10, Ma14, see table 1). Triangles are low predation sites and circles are High Predation sites. From Gotanda et al. 2012.

Shoaling tendency was measured twice in two different situations. In the first trial, the focal fish was placed in a transparent cylinder so that it could assess its surroundings before the test itself. During the second trial (15 minutes later), the focal fish was placed in a shelter in a different tank before the shoaling test.

Activity

To minimize the number of tests given to each fish, we quantified activity during the shoaling trials. Specifically, the test tanks were divided into five zones of 5 cm and activity was recorded in as the number of times the fish changed zones and the time spent swimming.

Boldness

Boldness was here quantified as the latency for a fish to come out of a shelter, a common method for quantify boldness in fishes (Harris et al., 2010). After the first shoaling test, the fish were gently captured with an aquarium net and transferred into a shelter in a new test tank. The shelters were 10 cm × 5 cm and had a small aperture

(3 cm) through which the fish was able to exit the shelter. Boldness was then assessed in two consecutive trials, with a 20 minute interval between them. (After the first trial, the fish was caught with a net and transferred into the other shelter in the same tank.) The two trials used different shelters with different colors and shapes but of the same size. The type of the first shelter was alternated to counterbalance effects of shelter order.

Statistical analyses

The effects of predation and parasitism regime on activity level (log transformed), shoaling tendency, and boldness were tested using mixed models. In these models, the random effect was individual fish identity (to account for the non-independence of measures taken on the same individual) and the fixed effects were regime (predators and parasites, parasites only, or control), river (Marianne or Aripo), sex, and all two-way interactions. Fish body size and trial order were also included as covariates. Best models were selected using the AIC criterion. When an interaction was found to be significant, posthoc tests were conducted using mixed models in each group separately.

Repeatabilities were calculated as the proportion of total variance explained by differences among individuals (inter-individual variance/total variance) using the rpt.remlLMM package in R (Nakagawa and Schielzeth, 2010). To compare the repeatability of behaviour across the predation and parasitism regimes, we followed the procedure described in Dingemanse et al. (2012). For each behaviour, we fit a Linear Mixed Model on the data pooled over all regimes and estimated individual and residual variance components for each regime simultaneously. These models were then compared with reduced models where individual variances of the different populations were constrained to have the same value. For this purpose, we standardized activity, shoaling, and boldness measures across regimes by rescaling the total variance within regimes to unity, thereby ensuring that we tested for differences in repeatability rather than individual variance across regimes.

To test the effect of regime on the relationships between behaviors, we fit Linear Models testing the interaction between regime and one of the other behavioral traits. In addition, we compared the strength of correlations between behaviors by running correlation tests in each regime separately.

Results

Activity

Sex, body size, trial order, and their interactions did not have significant effects (all P values > 0.10) on activity (number of zone changes) and were removed from the final model. The best-fit model for activity thus included only the fixed effects of river and regime (Table 2). Specifically, fish from the Aripo were less active than were fish from the Marianne (estimate = 0.33 ± 0.12, $t_{118} = 2.68$, $P = 0.0084$), but fish from the two rivers did not significantly differ in their responses to predation/parasitism (non-significant interaction between river and regime: $\chi^2_2 = 0.73$, $P = 0.69$) (see also **Fig. 4**). Posthoc tests revealed that fish from high-predation sites were less active than were fish from low-predation sites, whatever the parasitism regime (HP + versus LP +: $t_{118} = -3.85$, $P < 0.001$, HP + versus LP-: $t_{118} = 4.13$, $P < 0.001$, LP + versus LP-: $t_{118} = 0.35$, $P = 0.72$) (**Fig. 4A**). Similar results (not shown) were found when analysing the time spent swimming.

Table 2: Best mixed models explaining activity levels, shoaling tendency and boldness in guppies from three different regimes (with predators and parasites, with parasites only and control) in two replicate rivers (Aripo and Marianne). Individual identity was included as a random effect and best models were chosen following the AIC criterion. Fish body size was also included as covariate but was not retained in any model.

	Activity			**Shoaling**			**Bordness**		
	χ^2	**DF**	**P**	χ^2	**DF**	**P**	χ^2	**DF**	**P**
River	7.30	1,118	**0.007**	3.82	1,115	0.051	3.53	1,117	0.06
Regime	19.96	2,118	**< 0.001**	2.42	2,115	0.29	6.64	2,117	**0.037**
Sex	-	-	-	0.59	1,115	0.44	4.39	1,117	**0.036**
Regime*Sex	-	-	-	9.72	2,115	**0.008**	-	-	-
Trial order	-	-	-	-	-	-	13.72	1,120	**< 0.001**

Shoaling

Body size, trial order, and other interactions did not have significant effects (all P values > 0.10) on shoaling tendency (time spent near conspecifics) and were removed from the final model. The best-fit model for shoaling included fixed effects of river, regime, sex, and the regime by sex interaction (Table 2). Owing to the significant interaction, we next analyzed sex-specific models. Here, only males were found to significantly differ in shoaling tendency between the regimes (fixed effect of regime in males: $\chi^2_2 = 14.4$, $P < 0.001$; in females: $\chi^2_2 = 0.86$, $P = 0.65$) – and so the following results are specific to that sex. Males from the Aripo had a marginally higher tendency to shoal compared to those from the Marianne (estimate ± SE = – 41 ± 21, $t_{115} = -1.92$, $P = 0.056$), but fish from both rivers had similar responses to predation/parasitism (interaction between river and regime: $\chi^2_2 = 1.63$, $P = 0.44$) (**Fig. 4B**). Specifically, males from sites with predators and parasites had a greater tendency to shoal compared to fish from control sites (t_{44} = – 120 ± 32, $t_{44} = -3.72$, $P < 0.001$), whereas males from sites with parasites but without predators were intermediate and statistically indistinguishable from the other two regimes (versus predators and parasites: estimate ± SE = – 53 ± 33, t_{44} = – 1.58, $P = 0.12$; versus controls: estimate ± SE = – 67 ± 34, $t_{44} = -1.95$, $P = 0.058$) (**Fig. 4B**).

Boldness

Body size and other interactions did not have significant effects (all P values > 0.10) on our measure of boldness (latency to emerge from a shelter) and were removed from the final model. The best-fit model thus included the fixed effects of regime, river, and sex and the random effect of trial order (Table 2). Fish from the Aripo were

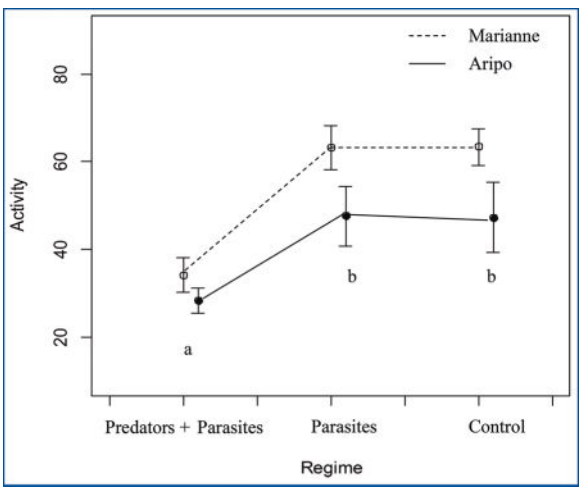


Figure 4a: activity

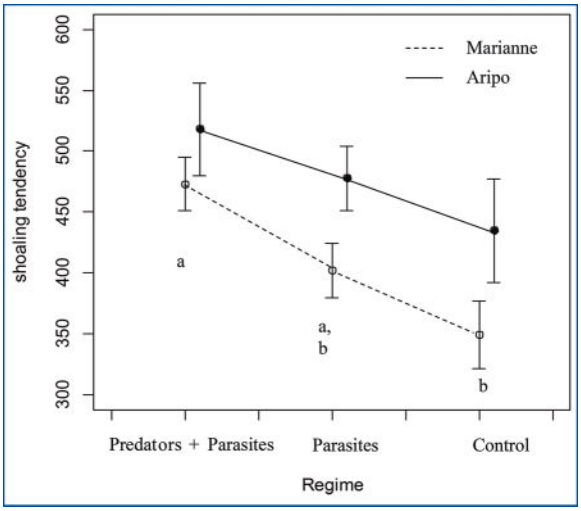


Figure 4b: sociability

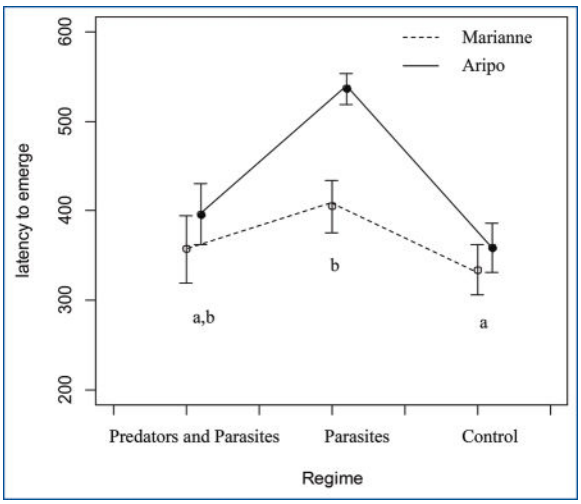


Figure 4c: boldness

Figure 4: Mean (± SE) (A) activity level (number of zone changes in the test tank), (B) sociability (time spent near conspecifics in males) and (C) boldness (latency to come out of a shelter) in guppies from different populations differing in predation and parasitism regimes in two independent rivers (Aripo and Marianne). Different letters represent significant differences between regimes (see results).

marginally slower to leave the shelter than were fish from the Marianne (estimate ± SE = – 63.8 ± 34.4, t_{117} = – 1.85, P = 0.066), but fish from both rivers showed similar responses to predation/parasitism (interaction between river and regime: χ^2_2 = 1.91, P = 0.38). Fish from parasite-only sites were significantly slower to leave the shelter than fish from control sites (estimate ± SE = 95.8 ± 39.5, t_{117} = 2.42, P = 0.017) but could not be statistically distinguished from fish from sites with both predators and parasites (estimate ± SE = – 73.6 ± 39.6, t_{117} = – 1.86, P = 0.066) (**Fig. 4C**). In addition, fish were slower to leave the shelter during the second trial compared to the first trial (estimate ± SE = 74.5 ± 20.5, t_{120} = – 3.64, P < 0.001).

Repeatabilities and correlations between behaviors

Individuals showed some consistency across the two trials in shoaling tendency (R = 0.28 ± 0.081, CI = [0.12, 0.43], P = 0.002), activity levels (R = 0.46 ± 0.072, CI = [0.31, 0.59], P < 0.001), and boldness (R = 0.44 ± 0.075, CI = [0.28, 0.57], P < 0.001). However, no difference in repeatability was evident between the regimes (models with versus without a random effect of regime) for shoaling (LR = 8.95 × 10^{-8}, P = 0.99), activity (LR = 3.06 × 10^{-7}, P = 0.99), or boldness (LR = 9.46 × 10^{-8}, P = 0.99). Regime did have a significant effect on the correlation between activity and shoaling (mixed model: X^2 = 10.31, P = 0.0058) and between shoaling and boldness (X^2 = 6.8, P = 0.033), but not on the correlation between activity and boldness (X^2 = 1.56, P = 0.46). Specifically, sociality was negatively correlated with activity at sites without predators, whatever the parasitism regime (Table 3, **Fig. 5**). In addition, boldness was positively correlated with both activity and negatively correlated with shoaling, but only at the control sites without parasites and predators but not the other sites (Table 3, **Fig. 5**).

Table 3: Correlation coefficients and confidence intervals (95 %) between behaviors (syndrome structure) across parasitism and predation regimes.

	Predators + Parasites (N = 42)			**Parasites (N = 41)**			**Control (N = 39)**		
	Corr [CI]	***t***	***P***	***Corr [CI]***	***t***	***P***	***Corr [CI]***	***t***	***P***
Activity/ Shoaling	– 0.095 [– 0.30, 0.12]	– 0.86	0.39	– 0.43 [– 0.59, -0.24]	– 4.32	< **0.001**	– 0.54 [– 0.68, – 0.36]	– 5.64	< **0.001**
Activity/ Boldness	0.13 [– 0.086, 0.34]	1.20	0.23	0.11 [– 0.10, 0.32]	1.01	0.31	0.23 [0.43, 0.011]	2.09	**0.040**
Shoaling/ Boldness	0.13 [– 0.09, 0.34]	1.19	0.23	0.019 [– 0.19, 0.23]	0.17	0.86	– 0.28 [0.057, 0.47]	– 2.5	**0.014**

Discussion

Our goal was to compare behavioral traits syndromes among guppy populations that evolved under contrasting predation and parasitism regimes. A first key result was that the mean values of behavioral traits (activity, shoaling, and boldness) differed between predation and parasitism regimes in a manner that was similar between the two rivers. That is, these behaviors showed strong parallel patterns, consistent with a predictable effect of divergent selection resulting from these environmental contrasts. Our use of field-caught fish means we cannot separate plastic versus genetic (evolutionary) contributions to these patterns, nor exclude the possibility that our findings result from differential mortality of different behavioral phenotypes. In reality, both effects probably contribute given evidence from previous work of strong genetically based behavioral divergence and also plastic effects of predator/parasite exposure on guppy behavior. A second key result was that different results were obtained for the different behaviors – and so we now consider each individually.

Shoaling tendency was linked to predation and parasitism regime; but only in males – shoaling

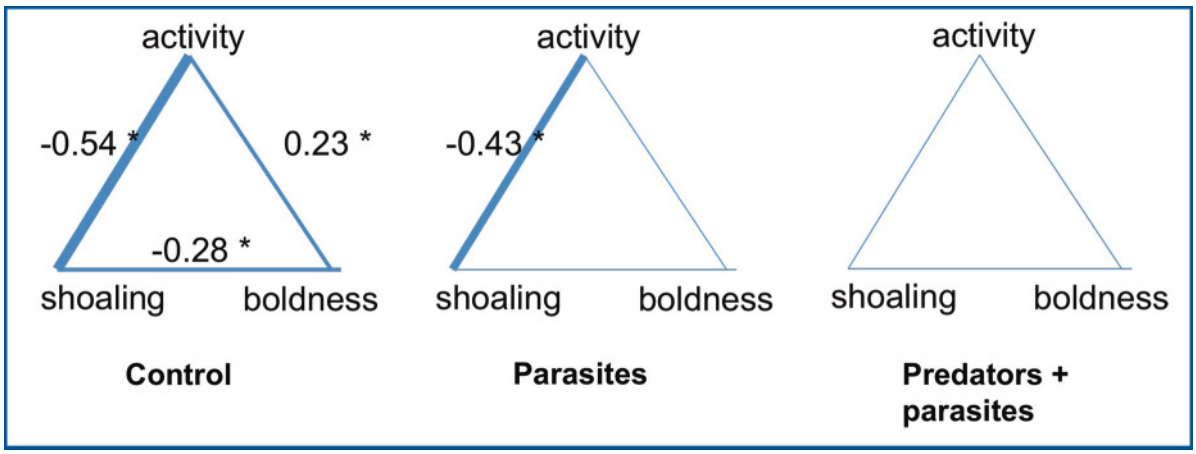


Figure 5: Syndrome structure between evolutionary regimes. Bold lines and numbers represent significant correlation coefficients between behaviors (activity, shoaling tendency and boldness) in populations having evolved without parasite and predators (control), with parasites only, or with predators and parasites. Stars represent significant correlation coefficients (see Table 3).

was lower in the absence of predators and parasites. This result is consistent with previous work showing sex-specific increased grouping behavior in high-predation environments (Seghers and Magurran, 1995; Seghers, 1974). A finding new to our study is that predators and parasites might act in an additive way on divergence in shoaling tendency. The presence of an effect of parasites is not surprising given that comparative studies have outlined changes in group size and sociability in response to the prevalence and intensities of parasitism (Côté and Poulin, 1995; Ezenwa, 2004). However, we expected parasites to select for a lower rather than higher grouping behavior because increased host aggregation generally promotes parasite transmission, and this should be especially true in ectoparasites such as *Gyrodactylus* that are transmitted through fish-to-fish contact. Our surprising result might be explained by the fact that a greater group size can decrease the risk of infection through a dilution effect, especially if individuals have evolved an enhanced ability to discriminate and avoid infected conspecifics (Croft et al., 2011). Further studies will be necessary to test this hypothesis.

Activity was also linked to predation/parasitism regime; in this case similarly for both sexes – activity was higher in the absence of predators, whatever the parasitism regime. Like shoaling, this result is consistent with previous work showing a decrease in activity in high-predation conditions (Magurran, 2005). A finding new to our study is the lack of an effect of parasitism, at least in the case of *Gyrodactylus* presence/absence. It is known that *Gyrodactylus* can impair locomotion when reaching high densities on the skin and fins of guppies (Cable and van Oosterhout, 2007) – because of a direct pathological effect of the parasite due to increased mucus production and skin damage. In our study, however, the fish were de-parasitized and allowed to recover prior to the experiment, which rules out any direct effect of the parasite on behavior. Although carryover effects remain possible, they would have been expected to cause a difference between populations – when no such difference was found. (A possible exception is counter-gradient variation, where a carryover effect of reduced activity offsets an evolutionary effect of increased activity.) If our results hold, they would be consistent with evidence that grouping and social behaviors (in contrast to activity) are the main behavioral traits that evolve in response to parasitism (Johnson et al., 2011; Richards et al., 2010).

Boldness was linked to predation and parasitism regime, again similarly for both sexes; but in this case an interaction between predation and parasitism was evident. In particular, boldness was greater in the absence of parasites – but only also in the absence of predators. Unlike shoaling and activity, boldness did show hints of an interaction between regime and river, and hence

some non-parallelism, although this effect was not statistically significant. Overall, our results suggest that parasites can cause a lower propensity to take risks, at least when dangerous predators are not present. Several explanations could account for this result. Since shyer individuals are generally in contact with less social and sexual partners than bolder individuals in social networks formed by fish shoals (Pike et al., 2008), decreased boldness could reduce disease transmission. Interestingly, fish from sites with parasites and predators were bolder than fish from sites with only parasites. A possible explanation is that predators promote bolder behavior (Harris et al., 2010), so that the effects of parasites might compensate the effects of predators in such populations.

A third key result was that the measured behaviors were somewhat repeatable across trials, which suggests the existence of personality traits within these guppy populations, as has also been found in previous guppy studies (e.g. Harris et al. 2010). These repeatabilities were highest for activity and boldness, and considerably lower for shoaling. Interestingly, no differences in repeatability were found between populations from different rivers and predation and parasitism regimes. A fourth key result was that some guppy behaviors were correlated with each other, suggesting behavioral syndromes, and that these syndromes were heavily dependent on predation/parasitism regime in a way that was repeatable across rivers. In particular, more social individuals were less active, but only in the sites without predators, whatever the parasitism regime. In addition, shyer individuals were more social and less active, but only in the control sites without parasites and predators. Although further experiments should certainly be conducted, a number of the correlations parallel classical relationships reported between activity, sociability, and boldness traits found in fishes (Conrad et al. 2011). In general, more active fish are bolder, due to a higher metabolism and/or higher energetic needs (Conrad et al., 2011). In addition, bolder individuals are generally less social, here indexed through shoaling (Pike et al. 2008). Our novel finding is that the links between behaviors were stronger in the populations having evolved without predators and parasites; activity and shoaling were correlated in fish having evolved with parasites only, and no correlation was present in fish having evolved with parasites and predators **(Fig. 5)**.

In summary, we documented parallel differences in activity, shoaling, and boldness between populations having evolved under different predation and parasitism regimes. Parasites seemed to have an additive effect on shoaling tendency and an opposite effect on boldness compared to predators. Interestingly, the relationships between traits seemed to be decoupled by parasites and predators, although the underlying mechanisms remain unclear. Extending this comparison to a higher number of replicate rivers and to introduction sites (for instance high predation/parasitism fish introduced to low predation/parasitism sites) would be useful to ensure the causal effect of predators and parasites on the differences of behavioral traits. In addition, ongoing experiments on lab-raised offspring of the wild-caught fish tested in this study will help disentangling the role of genetic versus plastic effects (for instance learning differences due to differential exposure to predators or parasites in the field prior to the experiment) on behavioral differences between populations highlighted in this study.

Acknowledgments

This work was funded by the Fyssen fundation. I thank my advisors, AP hendry and SM Reader for their great support and help throughout this study. We are grateful to M. Scott, G. Fussmann, F. Dargent, G. Rolhausen, K. Gotanda, W. Swaney, M. Cabrera, P. Sims, L. Chouinard-Thuly and I. Leris for fruitful discussions and assistance at different stages of the study. We thank C. Leblond, L. Lundberg, Y. Wang, L. Duan, D. Zhang and R. Chang for logistic and technical support. L. Jacquin was supported by a grant from the Fyssen foundation, and SM Reader and AP Hendry thank NSERC for funding.

La sélection sexuelle influence-t-elle la sénescence chez les mammifères ?

Jean-François LEMAÎTRE

ATER au Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, UMR CNRS 5558

Résumé

Des insectes aux grands mammifères, la majeure partie des espèces animales souffre de sénescence actuarielle. En d'autres termes, leur probabilité de survie diminue au fur et à mesure qu'ils vieillissent. Cependant, une grande diversité existe dans les patrons de sénescence que l'on observe dans la nature. Selon les espèces, l'âge de début de sénescence est par exemple plus ou moins tardif et le taux de sénescence plus ou moins prononcé. Aujourd'hui, un des enjeux majeurs en biologie évolutive est de comprendre l'origine de ces variations interspécifiques des patrons de sénescence. Parmi les hypothèses élaborées pour expliquer cette diversité, plusieurs mettent en avant le rôle de la reproduction et de la sélection sexuelle. En s'appuyant sur des études récentes conduites chez les mammifères, notre article discute de la validité de ces hypothèses pour expliquer l'évolution de la sénescence chez les mâles ainsi que chez les femelles.

Mots-Clés

Compétition sexuelle, Conflit sexuel, Reproduction, Survie, Vieillissement

Does sexual selection influence senescence in mammals?

Abstract

From invertebrates to mammals, the vast majority of animals suffer from actuarial senescence. In other words, individuals show a decrease in their survival probabilities with increasing age. Strikingly, a great diversity of senescence patterns is observed in free-ranging conditions. For example, age at the onset of senescence can be very early for some mammalian species but much later in others. Similarly, senescence rates can be more or less pronounced according to the species. Today, a key challenge in evolutionary biology is to understand the evolutionary causes of these interspecific variations in senescence patterns. Among the hypotheses that have been proposed, a few have put forward the role of reproduction and sexual selection in shaping ageing trajectories. Based on several recent studies conducted in mammals, we discuss in this article the relevance of these hypotheses.

Keywords

Ageing, Sexual competition, Sexual conflict, Reproduction, Survival

La sénescence en milieu naturel

La sénescence correspond au déclin des performances d'un individu avec l'âge, entraînant de façon ultime l'arrêt de sa reproduction et sa mort (Monaghan et al. 2008). La sénescence ne se limite donc pas à la diminution des probabilités de survie avec l'âge mais affecte la majeure partie des fonctions et attributs des organismes (Walker & Herndon 2010 ; Nussey et al. 2013). Pendant très longtemps, l'étude de la sénescence s'est concentrée quasi exclusivement sur les modèles classiques de laboratoire tels que la drosophile et la souris. Ce biais taxonomique prend son origine dans une vision particulièrement répandue et persistante en bio-gérontologie pendant la majeure partie du XX^{e} siècle, qui postulait que le processus de sénescence était absent chez les individus vivant en conditions naturelles (Nussey et al. 2013). En effet, de nombreux scientifiques ont prôné l'idée que le niveau

de mortalité extrinsèque auquel sont soumis les individus vivant *in natura* est tellement élevé, notamment en raison de la prédation ou des conditions environnementales difficiles, que les individus meurent avant même que leurs fonctions biologiques ne puissent commencer à se détériorer (Comfort 1956 ; Hayflick 1994). Il a ainsi fallu attendre le début des années 1990 et la multiplication des suivis de populations naturelles pour que l'idée fallacieuse d'absence de sénescence chez les individus vivant en milieu naturel commence à péricliter (Nussey et al. 2013). Les résultats de nombreuses études longitudinales identifiant les individus à la naissance afin de connaître leur âge et menées sur des périodes très longues (parfois plus de 30 ans pour certaines espèces d'oiseaux et de mammifères) ont en effet permis d'établir peu à peu des estimations précises des probabilités de se reproduire et de survivre spécifiques à chaque âge et ont ainsi permis de documenter de façon très probante la sénescence en milieu naturel (Brunet-Rossinni & Austad 2006 ; Nussey et al. 2013). Si cet article n'a pas pour but de faire un inventaire complet des preuves de sénescence en milieu naturel, il convient toutefois de signaler que le processus de sénescence a été mis en évidence chez la majeure partie des groupes de vertébrés ainsi que chez de nombreux invertébrés (voir Nussey et al. (2013) pour une liste exhaustive des espèces), même si la grande majorité des exemples se concentre sur les groupes les plus communément étudiés tels que les mammifères ou les oiseaux. D'autre part, la sénescence a été mise en évidence de façon très convaincante sur de nombreux traits, principalement la survie et reproduction (Nussey et al. 2013) mais également la masse corporelle (Weladji et al. 2010) ou les fonctions immunitaires (Nussey et al. 2012).

Une grande variabilité des patrons de sénescence dans la nature

Si comme nous venons de le voir la sénescence apparaît universelle chez les espèces animales, il n'en reste pas moins qu'une grande diversité des patrons de sénescence existe entre les espèces (Jones et al. 2008 ; Lemaître et al. 2013). Toutefois, comparer la sénescence au niveau interspécifique n'est pas chose aisée et requiert au préalable une description précise de ce processus au sein de chaque espèce. Plusieurs méthodes statistiques ont à ce jour été élaborées pour décrire la sénescence d'une espèce et quasiment toutes reposent sur l'ajustement d'une fonction mathématique sur des données âge-spécifiques (Gaillard et al. 2004). Quelles que soient les métriques utilisées, celles-ci fournissent généralement deux informations essentielles pour décrire la sénescence : l'âge de début de sénescence (âge à partir duquel les performances commencent à diminuer) et le taux de sénescence qui permet d'appréhender la vitesse à laquelle le trait d'intérêt décroît avec l'âge. Age de début de sénescence et taux de sénescence constituent les paramètres principaux de ce que l'on appelle communément le patron de sénescence.

Les comparaisons de ces paramètres ont rapidement mis en évidence une grande hétérogénéité dans les patrons de sénescence observés chez les espèces animales aussi bien au niveau de l'âge de début de sénescence qu'au niveau du taux de sénescence. Chez les mammifères et les oiseaux, l'origine de ces variations réside en partie dans le gradient lent-rapide de vitesse du cycle de vie (Stearns 1983 ; Jones et al. 2008). En d'autres termes, cela signifie que les espèces qui atteignent rapidement la maturité sexuelle et produisent beaucoup de jeunes (également appelées espèces rapides), comme par exemple les rongeurs, auront une sénescence beaucoup plus précoce et marquée que les espèces dont la maturité sexuelle est tardive et qui produisent beaucoup moins de jeunes par an (voir **Fig. 1** pour une illustration).

Cependant, il apparaît clairement que même après correction par la vitesse du cycle de vie, les espèces montrent toujours une grande diversité des taux de sénescence. Ainsi si l'on prend par exemple le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), deux espèces aux vitesses du cycle de vie très proches, une sénescence de survie plus marquée est mise en évidence chez le chevreuil (Lemaître & Gaillard 2013a). Plusieurs hypothèses ont été élaborées pour expliquer cette grande variabilité interspécifique dans les patrons de sénescence. Parmi celles-ci, l'hypothèse d'une relation entre l'intensité de la sélection sexuelle et la sénescence a souvent été mise au premier plan (Bonduriansky et al. 2008). Toutefois, avant de développer plus en détail cette hypothèse puis de l'éprouver, il convient de réinsérer le processus de sénescence dans un contexte évolutif.

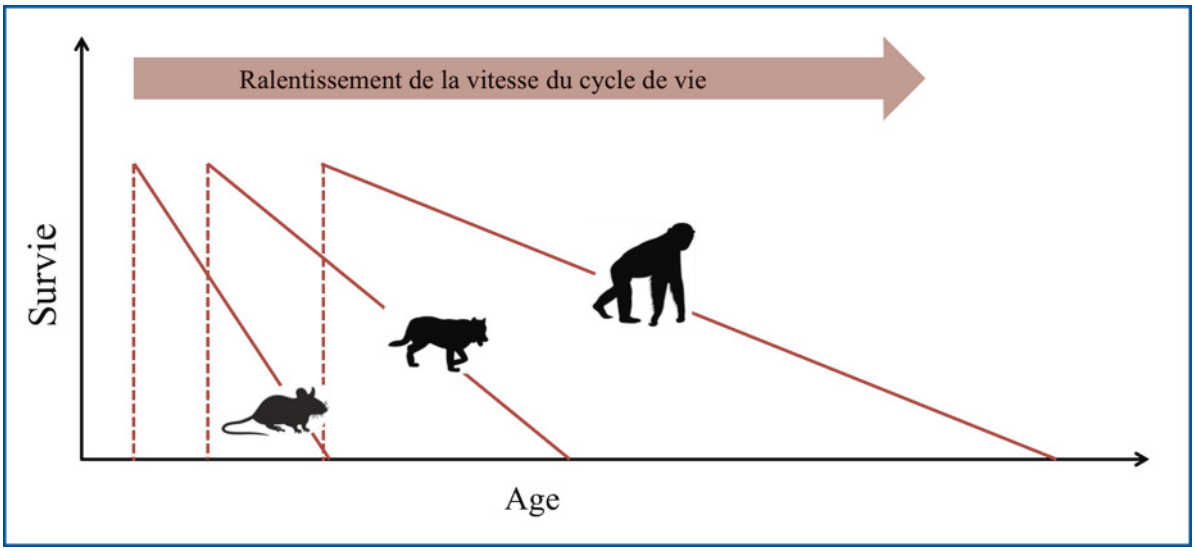


Figure 1 : Taux de sénescence pour trois espèces de mammifères très contrastées : un rongeur, un carnivore et un primate. La droite en trait plein représente le taux de sénescence de survie alors que la droite en trait pointillé permet de déterminer l'âge de début de sénescence. On remarque ainsi que l'âge de début de sénescence recule et que le taux de sénescence diminue au fur et à mesure que la vitesse du cycle de vie ralentit. Pour des raisons de simplicité, cette illustration fait la supposition que la survie à l'âge de début de sénescence est la même pour toutes les espèces, alors qu'en conditions naturelles cela est beaucoup plus complexe.

Causes évolutives de la sénescence

À la lumière de la biologie évolutive, le processus de sénescence fut dans un premier temps considéré comme paradoxal, puisque de façon ultime il entraîne une diminution du succès reproducteur des individus. Cependant, l'apport de plusieurs théoriciens de l'évolution a rapidement permis de résoudre ce paradoxe. Medawar (1952) suivi de Hamilton (1966) ont en premier lieu révélé que la force de sélection contre les mutations délétères diminue avec l'âge puisque celles-ci s'expriment à un âge où la proportion d'individus qui se reproduit est plus faible, voire nulle. La deuxième contribution majeure à l'étude de la sénescence fut celle de (Williams 1957) qui proposa le mécanisme de « *pléiotropie antagoniste* » comme sous-jacent au processus de sénescence. Selon cette théorie, un gène peut être sélectionné s'il favorise le succès reproducteur d'un individu, même si beaucoup plus tardivement dans la vie ce même gène est délétère et favorise également le processus de sénescence. Cette théorie, supportée par plusieurs études en laboratoire (Nussey et al. 2013) fut élargie quelques années plus tard aux aspects phénotypiques par Kirkwood (1977) dans le cadre de sa théorie du soma-jetable. Cette théorie repose sur le fait que chaque individu doit partager les ressources qu'il puise dans son environnement entre une allocation à la reproduction et une allocation à la maintenance de l'organisme, comme par exemple les mécanismes de réparation de l'ADN (Kirkwood & Austad 2000). Cette théorie, non-exclusive de celles décrites plus tôt, paraît particulièrement intéressante pour expliquer la sénescence en milieu naturel. En effet, les individus vivant dans de telles conditions doivent très souvent faire face à des quantités de ressources limitées dans leur environnement. Ainsi, si un individu alloue une très forte quantité d'énergie à la reproduction, les ressources nécessaires au maintien des fonctions somatiques ne seront sans doute plus suffisantes, ce qui aboutira progressivement à la sénescence de diverses fonctions biologiques (Kirkwood 1977 ; Kirkwood & Austad 2000). Les deux dernières théories développées ici, pléiotropie antagoniste et soma-jetable mettent l'allocation à la reproduction au cœur des facteurs à l'origine de la sénescence. De façon très intéressante, les espèces, mais aussi au niveau intraspécifique les mâles et les femelles, montrent une grande diversité dans leurs stratégies de reproduction. Malgré cela, les possibles relations entre stratégies de reproduction et sénescence restent débattues et une réévaluation

de la question, à la lumière des récents travaux réalisés sur cette question, est aujourd'hui nécessaire. Nous aborderons cette question en nous focalisant tout d'abord sur les mâles puis dans un second temps, sur les femelles.

Sélection sexuelle et sénescence chez les mâles

Même si la sélection sexuelle s'exerce aussi sur les femelles (Clutton-Brock 2009), il est communément accepté que chez la plupart des espèces animales, les mâles sont en compétition pour s'accoupler avec les femelles en raison de la courte période de réceptivité de ces dernières. Cette compétition est généralement divisée en deux étapes. Dans un premier temps, les mâles doivent accéder à l'accouplement (on parle de compétition pré-copulatoire), soit en évinçant leurs rivaux, soit en étant choisis par les femelles (Andersson 1994). En réponse à cette forte intensité de la sélection sexuelle chez les mâles, plusieurs types de caractères sexuels ont évolué selon les espèces. Si l'on prend par exemple, le cas d'un herbivore polygyne, le mouton de Soay (*Ovis aries*), on observe que les mâles possédant les cornes les plus grandes ont un meilleur accès à l'accouplement (Preston et al. 2003). L'impact de cette intense compétition sexuelle se retrouve au niveau inter-spécifique, où, toujours chez les grands herbivores, la taille des armements (cornes, bois) est fortement corrélée au nombre moyen de femelles pour lequel les mâles sont en compétition (Bro-Jørgensen 2007 ; Plard et al. 2011). Dans un second temps, les mâles sont en compétition pour féconder les ovocytes des femelles. En effet, dans la grande majorité des espèces, les femelles sont polyandres (voir Hosken & Stockley 2003 pour une revue détaillée des causes évolutives de la polyandrie), c'est-à-dire qu'elles vont s'accoupler avec plusieurs mâles lors de leur période réceptive (on parle ici de compétition post-copulatoire). Ainsi, les spermatozoïdes des différents mâles ayant copulé avec la femelle vont se retrouver en situation de compétition (Parker 1970). Comme la compétition pré-copulatoire, la compétition spermatique a façonné divers aspects phénotypiques et comportementaux chez les mâles (Birkhead & Møller 1998). Parmi ceux-ci, l'augmentation de la taille relative des testicules chez les espèces où la compétition spermatique est élevée constitue sans doute une des adaptations les plus étudiées (Lemaître et al. 2009).

De nombreuses adaptations comportementales, physiologiques ou morphologiques ont donc évolué chez les mâles dans le but de maximiser leur succès reproducteur. Il apparaît aujourd'hui très clairement que ces adaptations ont un coût, en termes de risques de blessures lors de combats entre mâles, de réductions des réserves énergétiques ou bien encore d'efficacité du système immunitaire (Promislow 2003 ; Bonduriansky et al. 2008). De nombreux auteurs ont suggéré que l'évolution de ces caractères pouvait expliquer les variations interspécifiques des patrons de sénescence (Liker & Székely 2005 ; Lemaître & Gaillard 2013b), déplaçant ainsi les prédictions de la théorie du soma-jetable du niveau intra- au niveau interspécifique. Chez les mammifères, le groupe des grands herbivores est particulièrement propice pour tester cette hypothèse puisque chez ces espèces polygynes, les mâles allouent à la fois dans de fortes masses corporelles et dans de longs armements pour sécuriser des accouplements, tout en faisant face à un fort risque de compétition spermatique (Bro-Jørgensen 2011). Cependant, malgré le caractère coûteux de ces traits, aucune corrélation entre le taux de sénescence de survie et la taille de ces différents traits ne fut mise en évidence sur un échantillon de 25 espèces de grands herbivores (Lemaître & Gaillard 2013b, voir aussi **Fig. 2**). Il est important de signaler que cette étude a pris en compte les relations phylogénétiques entre les espèces afin de s'affranchir de leur lien de parenté (Harvey & Pagel 1991) et également de la vitesse du cycle de vie (Jones et al. 2008).

Les résultats de cette étude (Lemaître & Gaillard 2013b) suggèrent donc que l'allocation à la compétition sexuelle n'a pas d'influence sur la variation des taux de sénescence observés chez les mammifères. Toutefois, il est important de rappeler que l'échantillon analysé ici est constitué uniquement d'espèces polygynes, ayant des stratégies de reproduction relativement similaires (contrôle de territoire ou de harem). Celui-ci ne reflète donc peut-être pas de façon assez précise le gradient d'intensité sexuelle que l'on retrouve chez tous les mammifères. Récemment une comparaison des taux de sénescence entre espèces monogames et polygynes a mis en avant un plus fort taux de sénescence de survie chez les

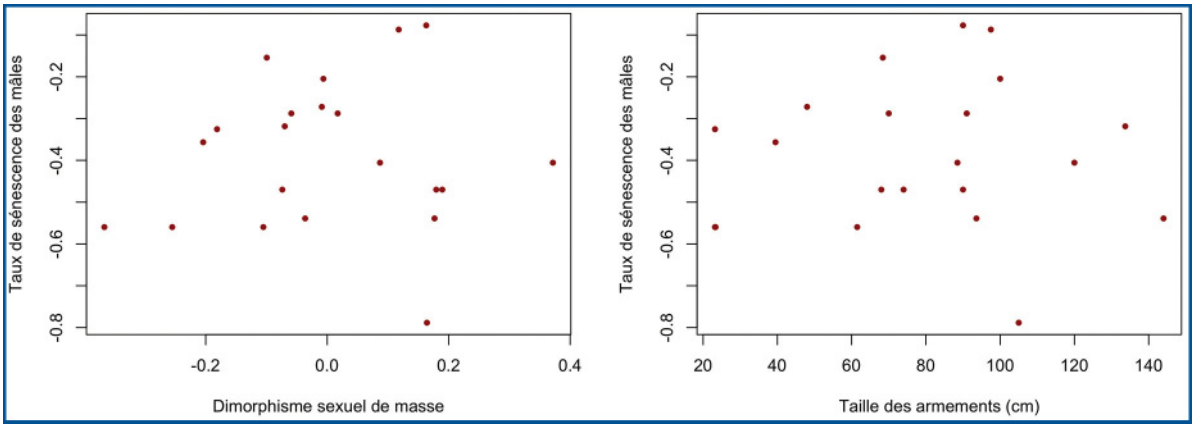


Figure 2 : Relation entre le taux de sénescence des mâles et le dimorphisme sexuel de masse (à gauche), la taille des armements (à droite) chez un échantillon de 25 espèces de grands herbivores. Aucune relation significative n'est mise en évidence entre ces variables.

espèces polygynes que chez les espèces monogames (Clutton-Brock 2007). En d'autres termes, l'échantillon considéré dans notre étude souffre peut-être d'une sur-représentation d'espèces polygynes et ainsi d'une faible variabilité dans l'allocation à la compétition sexuelle. Les données de survie âge-spécifiques étant de plus en plus disponibles pour un grand nombre d'espèces de mammifères (incluant des espèces monogames ou fortement polyandre), il sera possible dans un futur très proche de mettre en relation l'allocation à la compétition sexuelle et la sénescence chez un grand nombre d'espèces aux stratégies de reproduction davantage contrastées.

Sélection sexuelle, conflits sexuels et sénescence chez les femelles

Bien que la sélection sexuelle soit généralement plus forte chez les mâles que chez les femelles (Clutton-Brock 2007), il n'en reste pas moins que celle-ci peut avoir des conséquences en terme de sénescence chez les femelles (Promislow 2003). Mâles et femelles diffèrent souvent dans leurs traits d'histoire de vie optimum, on parle alors de conflits sexuels (Arnqvist & Rowe 2005). Chez les espèces polyandres, les femelles vont s'accoupler avec plusieurs mâles lors de leur période fertile (Hosken & Stockley 2003), entraînant ainsi une forte compétition spermatique chez les mâles. En réponse au fort niveau de compétition spermatique, les mâles des espèces polyandres ont développé de nombreuses adaptations afin que leurs spermatozoïdes soient ceux qui fertilisent les femelles (Birkhead & Møller 1998). Cependant, comme nous allons le détailler, ces adaptations peuvent être extrêmement délétères pour les femelles, entraînant de forts conflits sexuels entre les deux sexes (Stockley 1997), ce qui a poussé plusieurs auteurs à émettre l'hypothèse d'une sénescence accélérée chez les femelles polyandres (Promislow 2003 ; Bonduriansky et al. 2008).

Parmi les adaptations des mâles potentiellement délétères pour les femelles, la plus étudiée se trouve chez *Drosophila melanogaster*. Chez cette espèce, le fluide séminal des mâles contient des molécules particulièrement nuisibles pour les probabilités de survie des femelles (Chapman et al. 1995). Même si la découverte de substances toxiques dans le fluide séminal des mâles reste pour le moment limitée à certains insectes, cette sécrétion est connue pour contenir de nombreux pathogènes (Lockhart et al. 1996). Chez les mammifères, la quantité de fluide séminal produite par les mâles augmente avec le niveau de compétition spermatique (Lemaître et al. 2011). En conséquence, les femelles d'espèces polyandres rencontrent un risque accru de contracter certaines pathologies sexuellement transmissibles (Thrall et al. 1997), pouvant potentiellement accroître la détérioration de leur organisme. Outre les pathogènes ou molécules délétères transportées par les fluides séminaux, les mâles ont développé des adaptations morphologiques qui ont des conséquences particulièrement néfastes pour les femelles. Parmi ces adaptations, les plus spectaculaires sont les épines péniennes que l'on retrouve sur les pièces génitales de nom-

breux mâles d'espèces polyandres (Eberhard 1985). Toutefois, si l'on retrouve ces structures également chez les mammifères (Lemaître et al. 2012), les conséquences des copulations multiples restent principalement étudiées chez les invertébrés et en laboratoire (Eberhard 1985).

Si à ce jour, aucune étude intra-spécifique n'a levé le voile sur les possibles liens entre polyandrie et sénescence chez les femelles mammifères, une récente approche interspécifique menée sur 51 espèces de mammifères, allant des rongeurs aux primates, suggère un faible impact de ce comportement sur la sénescence (Lemaître & Gaillard 2013a). En effet, en utilisant le poids relatif des testicules des mâles comme mesure du niveau de polyandrie de l'espèce (voir Lemaître et al. 2009 pour une justification de cette mesure), les auteurs – après contrôle pour la phylogénie et la vitesse du cycle de vie – n'ont révélé aucune conséquence en terme de sénescence de survie **(Fig. 3)**.

Conclusion

Les études récentes (Lemaître & Gaillard 2013a, 2013b) suggèrent que, chez les mâles comme chez les femelles, la sélection sexuelle n'influence pas le taux de sénescence. En d'autres termes, la forte variabilité inter-spécifique observée dans les patrons de sénescence ne serait en rien liée aux différences de niveau d'allocation à la compétition sexuelle qui existe entre les différentes espèces de mammifères. Ainsi, si le cycle de vie n'explique pas toute la variabilité inter-spécifique, d'autres facteurs comme le style de vie où les conditions du milieu peuvent sans doute expliquer cette part de variabilité toujours non élucidée (Shattuck & Williams 2010). En outre, une des prochaines étapes sera de tester ces relations au niveau intra-spécifique chez des espèces vivant en milieu naturel. Comme nous l'avons vu en introduction, le nombre d'études longitudinales où les individus sont d'âge connu a considérablement augmenté ces dernières années (Clutton-Brock & Sheldon 2010). En parallèle le développement des analyses génétiques a permis d'établir les pédigrées dans de nombreuses espèces permettant ainsi une quantification précise du succès reproducteur des mâles et des femelles dans ces espèces (voir Kalinowski et al. 2007 pour un exemple chez le cerf, *Cervus elaphus*). La mise en relation des traits morphologiques soumis à la sélection sexuelle, du comportement sexuel et de la sénescence permettra dans un futur proche de mieux comprendre les interactions entre ces deux processus (Bonduriansky et al. 2008).

Remerciements

Mes remerciements s'adressent en premier lieu à la fondation Fyssen pour le financement de mes recherches lors de mon post-doctorat. Ces recherches ont été réalisées sous la supervision de Jean-Michel Gaillard, que je remercie pour son soutien ainsi que sa disponibilité. Les travaux ont également donné lieu à de nombreuses collaborations, toutes très enrichissantes. Je tiens ainsi à remercier Dominique Allainé, Vérane Berger,

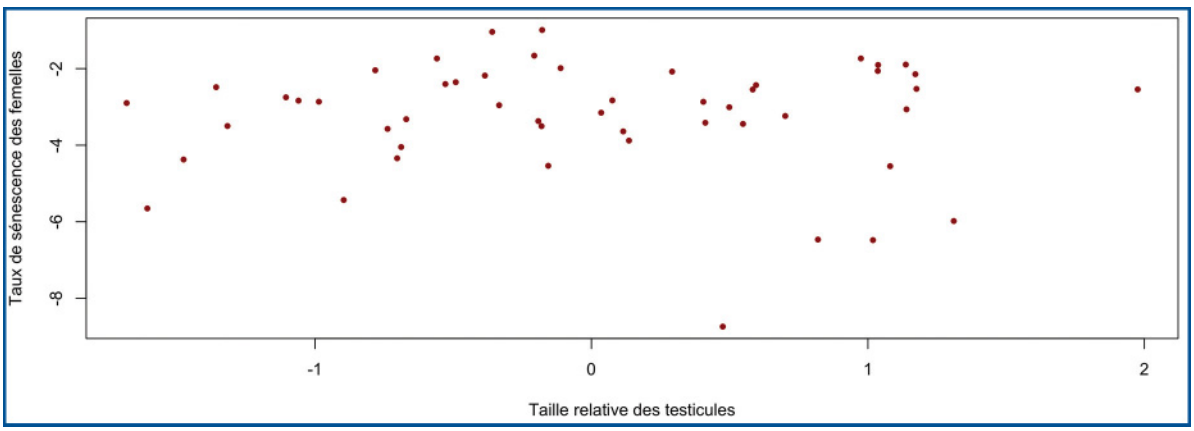


Figure 3 : Relation entre le taux de sénescence des femelles et la taille relative des testicules sur un échantillon de 51 espèces de mammifères. La taille relative des testicules permet d'appréhender le niveau de polyandrie de l'espèce (Lemaître et al. 2009). Plus celle-ci est élevée, plus l'espèce est polyandre.

Christophe Bonenfant, Rob Brooks, Aurélie Cohas, Marcus Clauss, Tim Clutton-Brock, Mathieu Douhard, Jean-Michel Gaillard, Marlène Gamelon, Mike Garratt, Loeske Kruuk, Dennis Müller, Floriane Plard, Morgane Tidière, Dan Nussey & Josephine Pemberton pour toutes les discussions scientifiques qui ont jalonné ce post-doctorat.

Bibliographie

- Andersson, M. B. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Arnqvist, G. & Rowe, L. 2005. *Sexual Conflict: Sexual Conflict*. Princeton University Press.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P. 1998. *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press.
- Bonduriansky, R., Maklakov, A., Zajitschek, F. & Brooks, R. 2008. Sexual selection, sexual conflict and the evolution of ageing and life span. *Functional Ecology*, 22, 443-453.
- Bro-Jørgensen, J. 2007. The intensity of sexual selection predicts weapon size in male bovids. *Evolution*, 61, 1316-1326.
- Bro-Jørgensen, J. 2011. Intra-and intersexual conflicts and cooperation in the evolution of mating strategies: lessons learnt from ungulates. *Evolutionary Biology*, 38, 28-41.
- Brunet-Rossinni, A. K. & Austad, S. N. 2006. Senescence in wild populations of mammals and birds. In: *Handbook of the Biology of Aging*, Vol 6 Academic Press, Elseiver edn. pp. 243-266. Burlington, MA: Masoro, EJ & Austad SN.
- Chapman, T., Liddle, L. F., Kalb, J. M., Wolfner, M. F. & Partridge, L. 1995. Cost of mating in Drosophila melanogaster females is mediated by male accessory gland products. *Nature*, 373, 241-244.
- Clutton-Brock, T. 2007. Sexual selection in males and females. *Science*, 318, 1882-1885.
- Clutton-Brock, T. 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour*, 77, 3-11.
- Clutton-Brock, T. & Sheldon, B. C. 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 562-573.
- Comfort, A. 1956. The biology of senescence. New-York, Rinehart.
- Eberhard, W. G. 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard University Press.
- Gaillard, J.-M., Viallefont, A., Loison, A. & Festa-Bianchet, M. 2004. Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27, 47-58.
- Hamilton, W. D. 1966. The moulding of senescence by natural selection. *Journal of theoretical biology*, 12, 12-45.
- Harvey, P. H. & Pagel, M. D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, USA.
- Hayflick, L. 1994. *How and why we age*. Ballantine Books New York.
- Hosken, D. J. & Stockley, P. 2003. Benefits of polyandry: a life history perspective. In: *Evolutionary Biology*, pp. 173-194. Springer.
- Jones, O. R., Gaillard, J. M., Tuljapurkar, S., Alho, J. S., Armitage, K. B., Becker, P. H., Bize, P., Brommer, J., Charmantier, A., Charpentier, M. & others. 2008. Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecology Letters*, 11, 664-673.
- Kalinowski, S. T., Taper, M. L. & Marshall, T. C. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular ecology*, 16, 1099-1106.
- Kirkwood, T. 1977. Evolution of ageing. *Nature*, 270, 301-304.
- Kirkwood, T. B. L. & Austad, S. N. 2000. Why do we age ? *Nature*, 408, 233-238.
- Lemaître, J.-F. & Gaillard, J.-M. 2013a. Polyandry Has No Detectable Mortality Cost in Female Mammals. *PLOS ONE*, 8, e66670.
- Lemaître, J.-F. & Gaillard, J.-M. 2013b. Male survival patterns do not depend on male allocation to sexual competition in large herbivores. *Behavioral Ecology*, 24, 421-428.
- Lemaître, J.-F., Ramm, S. A., Barton, R. A. & Stockley, P. 2009. Sperm competition and brain size evolution in mammals. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 2215-2221.
- Lemaître, J.-F., Ramm, S. A., Hurst, J. L. & Stockley, P. 2011. Social cues of sperm competition influence accessory reproductive gland size in a promiscuous mammal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 1171-1176.

• Lemaître, J.-F., Ramm, S. A., Jennings, N. & Stockley, P. 2012. Genital morphology linked to social status in the bank vole (*Myodes glareolus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66, 97-105.

• Lemaître, J. F., Gaillard, J. M., Lackey, L. B., Clauss, M. & Müller, D. W. 2013. Comparing free-ranging and captive populations reveals intra-specific variation in aging rates in large herbivores. *Experimental gerontology*, 48, 162-167.

• Liker, A. & Székely, T. 2005. Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. *Evolution*, 59, 890-897.

• Lockhart, A. B., Thrall, P. H. & Antonovics, J. 1996. Sexually transmitted diseases in animals: ecological and evolutionary implications. *Biological Reviews*, 71, 415-471.

• Medawar, P. B. 1952. *An unsolved problem of biology*. London: Lewis.

• Monaghan, P., Charmantier, A., Nussey, D. & Ricklefs, R. 2008. The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology*, 22, 371-378.

• Nussey, D. H., Watt, K., Pilkington, J. G., Zamoyska, R. & McNeilly, T. N. 2012. Age-related variation in immunity in a wild mammal population. *Aging Cell*, 11, 178-180.

• Nussey, D. H., Froy, H., Lemaitre, J.-F., Gaillard, J.-M. & Austad, S. N. 2013. Senescence in natural populations of animals: widespread evidence and its implications for bio-gerontology. *Ageing research reviews*, 12, 214-225.

• Parker, G. A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 45, 525-567.

• Plard, F., Bonenfant, C. & Gaillard, J.-M. 2011. Revisiting the allometry of antlers among deer species: male-male sexual competition as a driver. *Oikos*, 120, 601-606.

• Preston, B. T., Stevenson, I. R., Pemberton, J. M., Coltman, D. W. & Wilson, K. 2003. Overt and covert competition in a promiscuous mammal: the importance of weaponry and testes size to male reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 633-640.

• Promislow, D. 2003. Mate choice, sexual conflict, and evolution of senescence. *Behavior genetics*, 33, 191-201.

• Shattuck, M. R. & Williams, S. A. 2010. Arboreality has allowed for the evolution of increased longevity in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 4635-4639.

• Stearns, S. C. 1983. The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. *Oikos*, 173-187.

• Stockley, P. 1997. Sexual conflict resulting from adaptations to sperm competition. *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 154-159.

• Thrall, P. H., Antonovics, J. & Bever, J. D. 1997. Sexual transmission of disease and host mating systems: within-season reproductive success. *American Naturalist*, 485-506.

• Walker, L. C. & Herndon, J. G. 2010. Mosaic aging. *Medical hypotheses*, 74, 1048-1051.

• Weladji, R. B., Holand, Ø., Gaillard, J.-M., Yoccoz, N. G., Mysterud, A., Nieminen, M. & Stenseth, N. C. 2010. Age-specific changes in different components of reproductive output in female reindeer: terminal allocation or senescence? *Oecologia*, 162, 261-271.

• Williams, G. C. 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution*, 11, 398-411.

Senescence in the wild

The process of senescence is generally defined by the decline of individual performance with increasing age that progressively leads to the cessation of the reproductive life and death (Monaghan et al. 2008). Therefore, senescence is not limited to the decline in survival probabilities with age, but affects most of the individual phenotypic traits (Walker & Herndon 2010; Nussey et al 2013). For a very long time, studies on senescence were almost exclusively focused on "classic laboratory models" such as *Drosophila* sp. and house mice. This bias takes its origins in a particularly long-standing thought in biogerontology that individuals living in natural conditions never experience senescence (Nussey et al. 2013). Indeed, between 1950 and the early 2000, many scientists have put forward the idea that the level of extrinsic mortality in natural conditions due to predation or harsh environmental conditions is so high that all individuals die before their biological functions begin to deteriorate (Comfort 1956; Hayflick 1994). However, the recent increase in the number of studies conducted in natural populations has revealed that wild animals do senesce (Nussey et al. 2013). Results

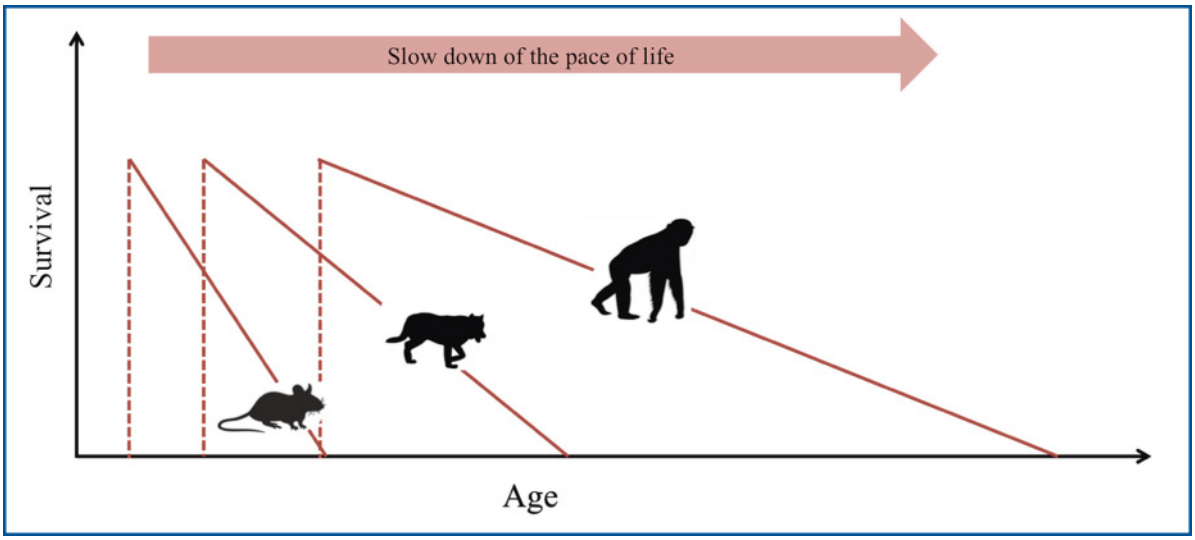


Figure 1: Senescence patterns of three contrasted mammals: one rodent, one carnivore and one primate. The full line describes actuarial senescence rates while the dash line determine the age at the onset of senescence. We can notice that the age at the onset of senescence become earlier and senescence rates steeper when the speed of pace of life decreases. For clarity purposes, we assume on this figure that adult survival is identical for all species while in natural conditions, it can be much more complex.

of many longitudinal studies with known age individuals and carried over very long periods (sometimes more than 30 years for some species of birds and mammals) have made such findings possible, notably by providing accurate estimates of age-specific reproductive and survival probabilities (Brunet-Rossinni & Austad 2006; Nussey et al 2013). If this article does not aim to make a thorough review of senescence observations in the wild, it should be noted that evidences of senescence have been found in most groups of vertebrates and in many invertebrates (see Nussey et al. (2013) for a comprehensive list of species where senescence has been documented). Moreover, senescence can impact a great number of biological traits. If senescence in survival and reproductive probabilities are probably the most described (Nussey et al. 2013), performances of many phenotypic traits such as body mass (Weladji et al. 2010) or immune function (Nussey et al. 2012) also decline with age.

A great diversity of senescence patterns in the wild

As we have seen the process of senescence appears ubiquitous among animal species. Senescence patterns are also highly variable between species (Jones et al 2008 ; Lemaitre et al 2013). However, comparing these patterns at the interspecific level is not easy since it requires accurate estimates of demographic data (e.g. survival probabilities). Several statistical methods have been developed to describe senescence patterns and nearly all of them involve fitting a mathematical function on age-specific survival probabilities (Gaillard et al. 2004). Whatever the method used, two particularly important parameters are now needed to describe thoroughly senescence patterns: i) the age at the onset of senescence (age where performances start to decline) and ii) the rate of senescence that assess the strength of the decline with increasing age.

Comparisons of these two parameters (age at the onset of senescence and senescence rates) reveal a large heterogeneity in senescence patterns. In mammals and birds, these variations in senescence patterns can be partly explained by the species pace of life (also called slow-fast continuum, Stearns 1983; Jones et al 2008). In other words, species that quickly reach sexual maturity and produce large litters (also called “fast” species), such as rodents, have a much earlier onset of senescence and a more pronounced senescence rate than species with late age at first reproduction and producing fewer offspring per year (also called “slow” species) (see **Fig. 1** for an illustration).

However, even after controlling for the species pace of life, senescence rates still show a great variability. For instance, if we have a close look on the roe deer (*Capreolus capreolus*) and white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), two ungulate species with relatively similar speed of life, roe deer have a much steeper senescence rate than white-tailed deer (Lemaître & Gaillard 2013a). Several hypotheses have been developed to explain this interspecific variability in senescence patterns. Among these hypotheses, the role of sexual selection in shaping senescence patterns has been proposed (Bonduriansky et al. 2008). However, before discussing this hypothesis in more details, we need to replace the process of senescence in an evolutionary context.

Evolutionary roots of senescence

In the light of evolutionary biology, the process of senescence was initially considered paradoxical because it strongly reduces individual fitness. However, evolutionary theorists quickly resolved this paradox. Medawar (1952) followed by Hamilton (1966) demonstrated that the strength of selection against deleterious mutations decreases with age since these mutations are often expressed at an age where i) only a small proportion of the population is still alive and where ii) individuals have a small reproductive effort or are in their post-reproductive life. The second major contribution to the evolutionary theory of senescence was from Williams (1957) who proposed the 'antagonistic pleiotropy' theory of ageing. According to this theory, a gene may be selected if it enhances reproductive success during early life even if this same gene has deleterious effects much later in life and promote senescence. This theory has been supported by several laboratory studies (Nussey et al. 2013) and two decades later was expanded to phenotypic traits by Kirkwood (1977) in his disposable soma theory of ageing. This latter is based on the idea that all individuals must share their finite pool of resources extracted from their environment between allocation to reproduction and somatic maintenance (e.g. allocation to mechanisms of DNA repair; see Kirkwood & Austad 2000). All these theories are non-mutually exclusive but the disposable soma theory is particularly appealing to explain the variability of senescence patterns observed in the wild. Indeed, individuals living in harsh environmental conditions must deal with limited amounts of resources. Therefore, if an individual allocates a substantial amount of energy to reproduction, the quantity of resources needed to maintain somatic functions will be strongly reduced, which will progressively lead to senescence (Kirkwood 1977, Kirkwood & Austad 2000). As we can see, both "antagonistic pleiotropy" and "disposable soma" theory emphasize the key-role of reproduction in the ageing process.

Between and within species males and females show a great diversity in their reproductive strategies. Nevertheless, the putative relationships between reproductive strategies and senescence have been seldom investigated. In the following sections, we will address the relevance of males and females reproductive strategies in shaping senescence patterns.

Sexual selection and senescence

Although sexual selection also acts in females (Clutton-Brock 2009), in most animal species, the strength of sexual selection is particularly strong in males where they have to compete for mating opportunities over the relatively short period of female receptivity. Sexual competition in males is generally divided in two stages. In a first step, males are in competition to secure mating events (i.e. pre-copulatory competition). Males can thus increase their mating success through being particularly successful in intrasexual competition (i.e. aggressive contests between males) or intersexual competition (being preferred by females) (Andersson 1994). In response to this high intensity of sexual selection, a wide range of secondary sexual traits have evolved in males from different species. For example, if we take the case of a polygynous herbivore such as the Soay sheep (*Ovis aries*), we can see that males with the largest horns have a better access to females (Preston et al. 2003). The influence of sexual selection on the evolution of males weaponry is also observed at the inter-specific level where the size of weapons such as antlers in Cervids or horns in Bovids is strongly correlated with the average number of females for which males compete (Bro-Jørgensen 2007; Plard et al 2011). In a second step, males compete to fertilize female eggs (i.e. post-copulatory competition). In most species, females are polyandrous (see Hosken & Stockley 2003 for a detailed review of the evolutionary causes of polyandry) and mate with several males during

their short receptive period. Therefore, sperm from the different males will be in competition to fertilize female's ova (Parker 1970). Similarly to pre-copulatory competition, sperm competition has shaped various aspects of males phenotypes (Birkhead & Møller 1998). Among these traits, the increase in relative testis size in species where sperm competition is high is probably the most studied so far (Birkhead & Møller 1998, Lemaitre et al. 2009).

In males, many physiological, morphological or behavioral adaptations have evolved to maximize their reproductive success. However, it is now clear that these adaptations are energetically costly, can cause immunosuppression or an increase in the risk of being injured during fights (Promislow 2003; Bonduriansky et al 2008). Many authors have suggested that costs associated with the evolution of these traits might explain interspecific variation in senescence patterns (Liker & Székely 2005; Lemaître & Gaillard 2013b). In other words, males from species allocating a lot to sexual competition should suffer from a more intense senescence. In mammals, the group of large herbivores is particularly well suited to test this hypothesis since in these species males are polygynous and allocate both in heavy body mass and long conspicuous armaments to secure mating, while also facing a non-negligible level of sperm competition (Bro-Jørgensen 2011). However, in spite of these costs associated with the production and maintenance of sexual traits, no correlation was found in a sample of 25 species of large herbivores between actuarial senescence rate and the size of several sexual traits (Gaillard & Lemaître 2013b, see also **Fig. 2**). It is important to note that this study took into account i) the phylogenetic relationships among species in order to control for the degree of shared ancestry (Harvey & Pagel 1991) and ii) the species pace of life (Jones et al. 2008).

Therefore, results of this study (Lemaitre & Gaillard 2013b) suggest that allocation to sexual competition has no influence on species senescence rates in mammals. However, it must be kept in mind that the set of species considered in this study only contains polygynous animals with relatively similar reproductive strategies (territory or harem defense). The variability in male expenditure into sexual competition might be thus particularly small. In other words, the sample considered in this study may suffer from an over-representation of polygynous species and thus from low variability in the allocation to sexual competition. Recently, a comparison between senescence rates of monogamous and polygynous species of mammals and birds has highlighted longer female lifespan in polygynous species but not in monogamous species (Clutton-Brock 2007). Age-specific survival data becoming increasingly available for a large number of mammalian species (including monogamous and polyandrous species), it will be possible in the very near future to refine studies seeking to associate allocation to sexual competition and senescence patterns.

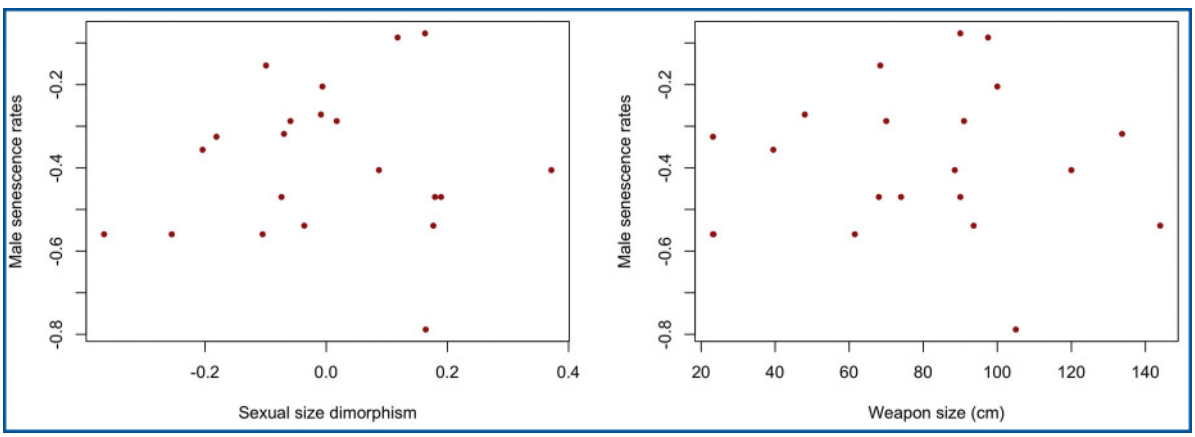


Figure 2: Relationship between male senescence rates and sexual size dimorphism (on the left), weapon size (on the right) in a sample of 25 species of large herbivores. No significant relationship was found between these variables.

Sexual selection, sexual conflict and senescence in females

Although sexual selection is generally much stronger in males than in females (Clutton-Brock 2007), it can still have consequences in terms of senescence in females (Promislow 2003). Indeed, males and females often differ in their life history traits optima; such discrepancies are called sexual conflict (Arnqvist & Rowe 2005). In polyandrous species, females mate with several males when there are in oestrus (Hosken & Stockley 2003), leading to a situation of sperm competition between males. In response to these high levels of sperm competition, males from polyandrous species have developed many adaptations to ensure that their own sperm will fertilize female's ova (Birkhead & Møller 1998). However, as we will see, such adaptations can be extremely harmful for females, leading to strong sexual conflict between the sexes (Stockley 1997) and potentially to an accelerated senescence in females from polyandrous species (Promislow 2003; Bonduriansky et al 2008).

Among the male adaptations potentially harmful for females, the most studied is probably found in *Drosophila melanogaster*. In this species, male seminal fluid contains molecules that can jeopardize female survival probabilities (Chapman et al. 1995). Although, evidence that toxic substances in male seminal fluid remains limited to insects, this fluid is known to convey several pathogens (Lockhart et al. 1996). In mammals, the quantity of seminal fluid produced by males increases with the level of sperm competition (Lemaitre et al. 2011) and polyandrous females are thus more likely to contract sexually transmitted pathogens (Thrall et al. 1997), ultimately leading to a progressive decline in their performance (i.e. reproductive success, survival). In addition to these detrimental molecules or pathogens conveyed by the seminal fluid, males have developed morphological adaptations that can badly injure females. Among these adaptations, the most spectacular are probably the penile spines observed on the male genitalia from many polyandrous species (Eberhard 1985). However, if these structures are found in numerous mammalian species (Lemaitre et al. 2012), the possible link between multiple copulations and mortality in females remain studied in invertebrates and laboratory models only (Eberhard 1985).

However, this question has been recently addressed in a comparative study focused on 51 mammalian species, including notably several rodents and primates. In their analyses authors failed to evidence an increase in adult mortality or senescence rates in polyandrous females (Lemaitre & Gaillard 2013a). Indeed, after controlling for phylogenic relationships and species pace of life, no correlation was found between relative testes mass, a proxy of the polyandry level (see Lemaitre et al. 2009 for more details on this measure) and both median lifespan or senescence rates (**Fig. 3**).

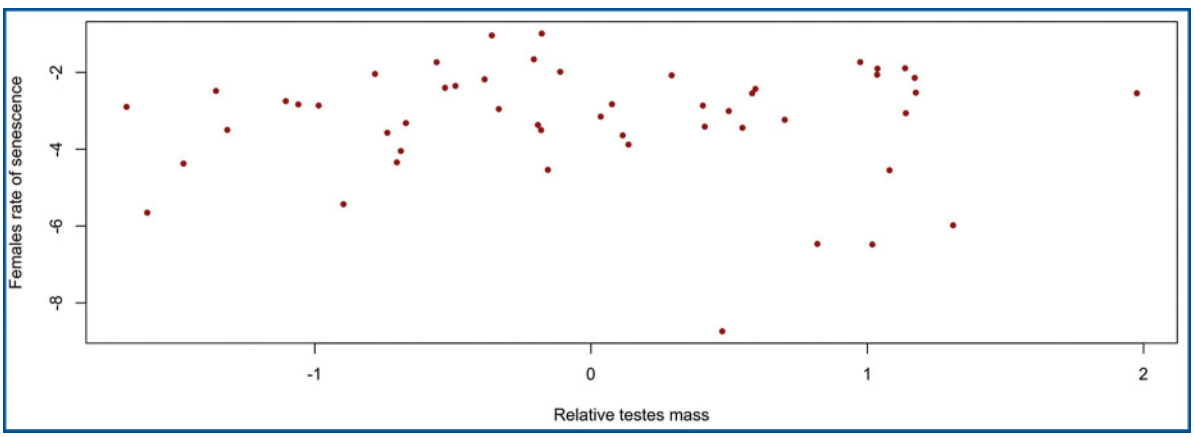


Figure 3: Relationship between female senescence rate and relative testes mass among a sample of 51 mammalian species. The use of relative testes mass allow quantifying the level of polyandry (Lemaître et al. 2009) since the level of polyandry is strongly correlated with relative testes mass across mammals.

Conclusion

Several recent studies (Lemaitre & Gaillard 2013a,b) suggest that, in both males and females, sexual selection does not influence senescence rates. In other words, the great diversity in senescence patterns observed in mammals at the species level can be explained by the species pace of life but not by the level of sexual competition. However, the pace of life does not explain the whole variability in senescence rates and other factors such as lifestyle can probably have a major influence (Shattuck & Williams 2010). As we have seen in the introduction, the number of longitudinal studies with known-age individuals has increased steadily in recent years (Clutton-Brock & Sheldon 2010). During the same period, pedigrees of many species allowing a fine quantification of male and female reproductive success have been established (see Kalinowski et al. 2007 for an example in red deer, *Cervus elaphus*). This is particularly interesting since there is now a great need to understand relationships between sexual selection and ageing at the intra-specific level among populations of free-living individuals. Linking sexual behaviour and morphological traits evolving under sexual selection with senescence patterns in such species should quickly clarify the role of sexual selection in shaping senescence patterns within species (Bonduriansky et al. 2008).

Acknowledgments

I am particularly thankful to the Fyssen Foundation for funding my post-doctoral research project. This work has been completed under the supervision of Dr. Jean-Michel Gaillard that I deeply thank for his availability. Several collaborations have been established during this project and I am particularly grateful to Dominique Allainé, Vérane Berger, Christophe Bonenfant, Rob Brooks, Aurélie Cohas, Marcus Clauss, Tim Clutton-Brock, Mathieu Douhard, Jean-Michel Gaillard, Marlène Gamelon, Mike Garratt, Loeske Kruuk, Dennis Müller, Floriane Plard, Morgane Tidière, Dan Nussey & Josephine Pemberton for particularly insightful discussions.

Systèmes sensoriels : des structures en évolution

Thomas CARLE

Chercheur visiteur à l'institut de Neurosciences – Université de Newcastle

Résumé

Les structures sensorielles permettent aux individus d'interagir avec leur environnement. Ces structures ont fait l'objet d'investigations approfondies notamment chez les insectes. Cependant, les sens ont principalement été étudiés en isolation. Ce n'est que récemment que leurs interactions font l'objet d'investigations. A travers différents exemples de structures sensorielles observées chez les insectes, on met en avant que ces structures ont évolué en isolation en fonction du mode de vie de chaque espèce. Toutefois, elles pourraient également avoir évolué de façon interdépendante.

Mots-clés

Insectes, structures sensorielles, évolution, olfaction, vision, goût, style de vie

Sensory Systems : structures in evolution

Abstract

Sensory structures allow individuals to interact with their environment. These structures have been extensively investigated, and especially in insects. However, the senses have mainly been studied in isolation. It is only recently that their interactions are investigated. Through different examples of sensory structures observed in insects, this paper highlights that these structures have evolved in isolation according to the lifestyle of each species. However, they may also have interdependently evolved.

Keywords

Insects, sensory structures, evolution, olfaction, vision, gustation, lifestyle

Depuis l'apparition de la vie, les organismes vivants ont évolué et se sont transformés par un mécanisme appelé « la sélection naturelle » (Darwin 1860). Si la sélection naturelle a permis l'émergence de nouvelles espèces, elle est également à l'origine du perfectionnement d'espèces préexistantes. Ainsi, au sein de chaque espèce, les structures anatomiques et physiologiques donnant un avantage à la survie et à la reproduction pour cette espèce ont été perpétrées au fil des générations par la transmission des gènes codant pour ces structures (Gogarten & Townsend 2005). A l'opposé, les gènes codant pour des structures dont l'utilité fût superflue dans des fonctions vitales ont été naturellement « supprimés ». Ainsi, la sélection naturelle a permis le façonnage de structures qui s'adaptaient le mieux au mode de vie de chaque espèce. Un exemple concret est relatif à la structure des dents (Ungar 2010). Les carnivores possèdent des dents tranchantes afin de découper la viande tandis que les herbivores ont des dents plates pour mastiquer, et les rongeurs ont la particularité d'avoir deux incisives pour ronger et des molaires en arrière plan pour broyer les aliments. Les dents présentent des macrostructures totalement différentes et adaptées à chaque régime alimentaire. Toutefois, en dépit du fait que les dents présentent de générales différences dans leurs macrostructures selon les grandes catégories alimentaires, on observe également des différences spécifiques à chaque espèce dans leurs microstructures. Par exemple, les dents d'un chien ne seront pas celles d'un chat car ces deux espèces possèdent des régimes alimentaires différents bien que les deux soient des espèces

carnivores. Il existe par conséquent une relation directe entre le régime alimentaire des espèces et l'évolution de la structure de leurs dents.

Les structures sensorielles sont également un bon exemple d'affinage de structures d'un point de vue morphologique et physiologique. Elles permettent aux individus d'acquérir des informations sur l'environnement qui les entoure et d'interagir avec celui-ci. Ces interactions sont fondamentales pour la survie par la recherche de nourriture (alimentation) et l'évitement de danger, et pour la reproduction par la recherche de partenaires sexuels. D'un point de vue morphologique, ces structures sont adaptées aux signaux perçus. Ainsi, capter des molécules volatiles dans le cas de l'olfaction ou capter des longueurs d'onde pour la vision implique l'établissement de structures spécifiques car ces signaux possèdent des propriétés physiques différentes. D'un point de vue physiologique, percevoir des signaux implique également des réseaux neuronaux afin d'intégrer les informations perçues et de générer un comportement adéquat tel que l'ingestion d'aliments nécessaire à la survie ou une aversion pour le danger. Toutefois, la façon dont les animaux interagissent et perçoivent l'environnement varie selon les espèces et différentes stratégies ont évolué. Par exemple, dans l'identification des objets physiques environnants, les chauves-souris possèdent un sonar qui leur permet de s'orienter dans le noir notamment (Waters & Abulula 2007), tandis qu'en milieu aquatique les poissons ont développé des organes électriques pour leur orientation (Caputi et al. 2013). Chez l'Homme, c'est le système visuel qui est principalement utilisé dans cette tâche à la différence de ces autres exemples.

Les insectes sont un bon modèle d'étude des structures sensorielles. Ils présentent l'intérêt d'avoir des structures très diversifiées associées à un système nerveux simple. Par ailleurs, à l'instar des mammifères, les insectes montrent une grande diversité de comportements alimentaires et reproductifs. En terme d'alimentation, on distingue différentes classes dont les phytophages (e.g. abeilles, fourmis, cafards, criquets), les xylophages (e.g. termites), les hématophages (e.g. moustiques) et les prédateurs (e.g. mantes religieuses, coccinelles) notamment. Dans la reproduction, on retrouve également une grande diversité de comportements. On peut différencier les espèces ayant des classes comme les abeilles et les fourmis dont une des classes ne sert pas à la reproduction (Resh & Cardé 2009), des insectes qui vivent de façon agrégée utilisant l'odorat principalement pour la reproduction tels que les cafards, et d'autres qui vivent de façon isolée et à la recherche d'un partenaire sexuel distant en utilisant principalement la vision comme les mantes religieuses (Roeder 1935). Ces comportements variés impliquent obligatoirement des différences morphologiques, physiologiques et neuronales qui peuvent être facilement étudiées chez les insectes au travers d'études comparatives de leur simple système nerveux.

Pour leur alimentation et reproduction, les insectes utilisent principalement le goût et l'olfaction (mise à part quelques exceptions telles que les mantes religieuses ou les lucioles). Cette étude montre la relation entre les adaptations structurelles dans ces modalités qui ont évolué morphologiquement et physiologiquement et le mode de vie des espèces, et met en avant que ces évolutions pourraient être interdépendantes.

Des adaptations morphologiques

L'étude du système gustatif est un bon exemple d'adaptations morphologiques. A l'instar des dents chez les mammifères, la morphologie de l'appareil buccal des insectes varie et est adaptée à chaque régime alimentaire. Ainsi, les appendices formant l'appareil buccal (labium, labrum, maxillaires et mandibules) présentent des macrostructures totalement différentes selon les espèces (**Fig. 1**) (Krenn 2010). Par exemple, les papillons et les abeilles sont pourvus d'un long appendice, « proboscis », afin de collecter le nectar à l'intérieur des fleurs tandis que les phytophages et prédateurs possèdent de fortes mandibules servant à découper les aliments.

Par ailleurs, l'ingestion d'aliments implique la sélection de ce qui est digeste et essentiel à la survie, et de ce qui doit être évité comme les toxines. Dans ce but, 5 différents goûts sont ainsi distingués : les goûts sucré, salé, amer, umami et acide (Ishimoto & Tanimura 2004). Si le sucré, l'umami et le salé entraînent un comportement d'ingestion des aliments, les fortes concentrations de sel ainsi que l'acidité et l'amertume (caractéristique des toxines) entraînent un comportement d'aversion. Ces propriétés chimiques sont détectées aux niveaux de « sensilles » gustatives qui se caractérisent par une structure

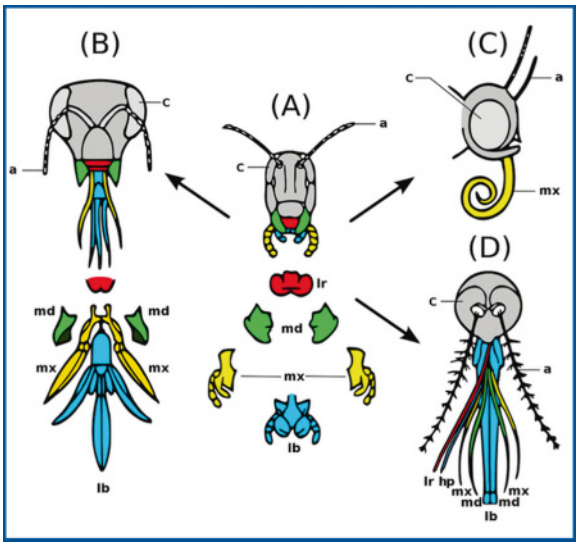


Figure 1 : Appareils buccaux chez la sauterelle (A), l'abeille (B) et le papillon (C). Legende : a, antennes ; c, yeux composés ; lb, labium ; lr, labrum ; md, mandibules ; mx, maxillaire ; hp, hypopharynx.(Source : Wikipedia, auteur : Xavier Vázquez).

cuticulaire avec la présence d'un pore à leur extrémité où les molécules entrent et par la présence de neurones codant pour les différents types de goût à leur base (**Fig. 2**) . Si la détection

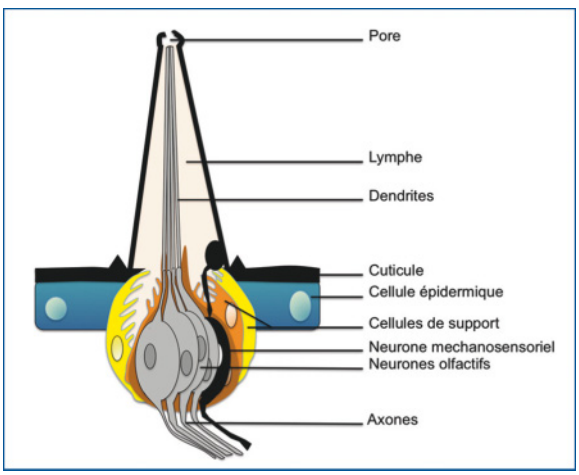


Figure 2 : Représentation schématique d'une sensille gustative (inspiré de Rogers & Newland 2003).

du goût se fait au niveau de la cavité buccale chez les mammifères, celle des insectes est répartie sur différentes parties de l'organisme : au niveau de l'appareil buccal, des antennes et au niveau des pattes (Amrein & Thorne 2005 ; de Brito Sanchez 2011 ; Mitchell, Itagaki & Rivet 1999 ; Rogers & Newland 2003). Les sensilles gustatives localisées au niveau des pattes sont spécialisées dans la détection de l'amertume et serviraient à acquérir des informations à propos de la toxicité de la plante hôte dès le premier contact physique (Ishimoto & Tanimura 2004). Ainsi, connaître le niveau de toxicité dès l'atterrissage pourrait permettre d'initier préalablement l'envol de l'insecte sans contact des toxines avec l'appareil buccal et digestif. Toutefois, la présence de sensilles gustatives sur les pattes en relation avec ce type de comportement reste à confirmer et à clarifier par l'étude d'un grand nombre d'espèce. Les sensilles situées sur les antennes auraient également une fonction similaire en testant les aliments à distance.

Si la localisation des sensilles est importante, leur nombre et diversité sont également essentiels. « Chez la sauterelle, la spécialisation des choix alimentaires est associée à une réduction du nombre de sensilles » (Chapman 2003). Chez le cafard, on retrouve également des différences en terme de nombre et de diversité entre sous-espèces, différences attribuées à la structure des grottes constituant leur habitation (Bland, Slaney & Weinstein 1998). Parmi d'autres, on notera que les mantes religieuses se caractérisent par un faible nombre de sensilles au niveau des palpes labiales et maxillaires comparé aux autres espèces du même ordre (données personnelles), un point discuté dans le dernier paragraphe.

Des adaptations physiologiques

L'étude du système olfactif est un bon exemple d'adaptations physiologiques. Le sens de l'olfaction ainsi que celui de la vision permettent des interactions avec l'environnement à distance. Ils ont un rôle critique dans l'attraction initiale des insectes à de la nourriture potentielle et/ou à des partenaires sexuels (Visser 1986). Chez les insectes, les molécules odorantes sont principalement captées au niveau des antennes (Hansson 1999), et dans une moindre mesure au niveau de leur appareil buccal (Kent et al. 1986). Si tous les insectes présentent une division similaire de l'appareil antennaire avec un scapus, un pedicel et un flagelle, les formes observées varient grandement selon les espèces (**Fig. 3**). Tout comme les appareils buccaux, chaque forme trouve une meilleure

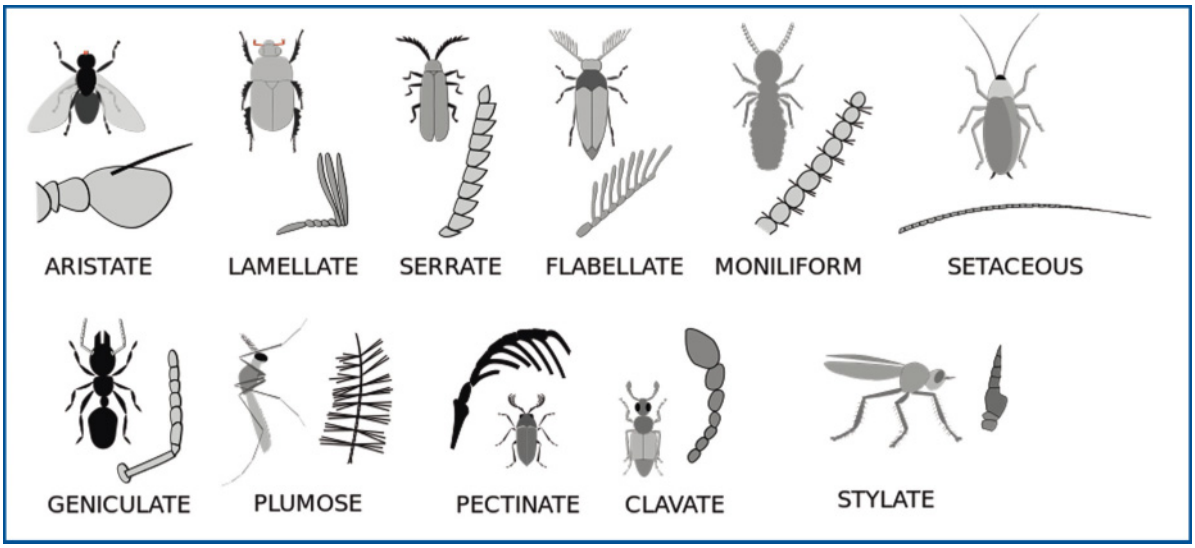


Figure 3 : Différentes formes antennaires chez les insectes (source : Wikipedia, auteur : L. Shyamal)

adaptation aux besoins de chaque espèce. Ainsi, le papillon de nuit (*Bombix mori*) possède des antennes « plumose » qui implique une grande surface antennaire afin de pouvoir détecter d'infimes quantités de molécules phéromonales.

A la surface des antennes, on retrouve des sensilles orientées principalement vers la détection des molécules odorantes. Les axones des neurones olfactifs, logés à l'intérieur de ces sensilles, se terminent dans le premier centre neuronal olfactif (les lobes antennaires) où ils forment des amas appelés « glomeruli ». Il a été montré que le nombre de glomeruli est directement lié au nombre de différents types de récepteurs olfactifs (Ramdya & Benton 2010). De ce fait, un grand nombre de glomeruli implique une grande diversité de récepteurs et *a fortiori* une meilleure discrimination des odeurs. Les espèces ne sont pas toutes égales dans la discrimination des odeurs. Chaque espèce a évolué de manière différente, et si les fourmis, abeilles et cafards possèdent plus d'une centaine de glomeruli (Galizia, Eisenhardt & Giurfa 2011 ; Nakanishi et al. 2010 ; Watanabe et al. 2010), le criquet, la drosophile, le papillon de nuit ou la mante religieuse n'en possèdent qu'une cinquantaine (Laissue et al. 1999 ; Rospars & Hildebrand 1992 ; Yoritsune & Aonuma 2012). Ces différences montrent l'adaptation des structures neuronales aux besoins de discrimination des odeurs de chaque espèce (Stieb et al. 2011).

Interdépendance ?

De par ces exemples chez les insectes, nous avons montré que les systèmes sensoriels, autant d'un point de vue morphologique que physiologique, sont directement liés au mode de vie de chaque espèce. Toutefois, si nous avons comparé ces structures en ne tenant compte que d'un seul sens à la fois, elles semblent interdépendantes. Ainsi, de remarquables capacités visuelles pourraient impliquer une réduction du nombre de glomeruli dans les lobes antennaires reflétant ainsi une diminution du besoin de discrimination des odeurs comme il a été suggéré chez la fourmi (Stieb et al. 2011), ce qui serait également le cas de la mante religieuse (données personnelles) (Prete 1999). Les mantes religieuses sont des prédateurs qui attaquent des cibles en mouvement (Prete 1999). Contrairement aux cibles physiques non mouvantes, le mouvement représente en lui-même une source de nourriture et par conséquent entraînerait une réduction du besoin de discrimination tactile, olfactive et gustative comparée à la discrimination nécessaire de cibles non mouvantes. Ceci pourrait expliquer la forte réduction de sensilles gustatives au niveau de l'appareil buccal et du nombre de glomeruli dans les lobes antennaires chez les mantes religieuses. Cette interdépendance, dont les mécanismes neuronaux participant à ces interactions restent à déterminer, apporterait de futures perspectives dans la compréhension du vivant.

Bibliographie

- Amrein, H. & Thorne, N. 2005. Gustatory perception and behavior in *Drosophila melanogaster*. *Current Biology*, 15, R673-684.
- Bland, R. G., Slaney, D. P. & Weinstein, P. 1998. Mouthpart sensilla of cave species of Australian *Paratemnopteryx* cockroaches (Blattaria: Blattellidae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 27, 291-300.
- Caputi, A. A., Aguilera, P. A., Carolina Pereira, A. & Rodriguez-Cattaneo, A. 2013. On the haptic nature of the active electric sense of fish. *Brain Research*, 1536, 27-43.
- Chapman, R. F. 2003. Contact chemoreception in feeding by phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 48, 455-484.
- Darwin, C. 1860. *On the origin of species by means of natural selection*: Lovell, Coryell.
- de Brito Sanchez, M. G. 2011. Taste perception in honey bees. *Chemical Senses*, 36, 675-692.
- Galizia, C. G., Eisenhardt, D. & Giurfa, M. 2011. *Honeybee neurobiology and behavior: a tribute to Randolf Menzel*: Springer
- Gogarten, J. P. & Townsend, J. P. 2005. Horizontal gene transfer, genome innovation and evolution. *Nature reviews. Microbiology*, 3, 679-687.
- Hansson, B. S. 1999. *Insect olfaction*: Springer.
- Ishimoto, H. & Tanimura, T. 2004. Molecular neurophysiology of taste in *Drosophila*. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 61, 10-18.
- Kent, K. S., Harrow, I. D., Quartararo, P. & Hildebrand, J. G. 1986. An accessory olfactory pathway in Lepidoptera: the labial pit organ and its central projections in *Manduca sexta* and certain other sphinx moths and silk moths. *Cell and Tissue Research*, 245, 237-245.
- Krenn, H. W. 2010. Feeding mechanisms of adult Lepidoptera: structure, function, and evolution of the mouthparts. *Annual Review of Entomology*, 55, 307-327.
- Laissue, P. P., Reiter, C., Hiesinger, P. R., Halter, S., Fischbach, K. F. & Stocker, R. F. 1999. Three-dimensional reconstruction of the antennal lobe in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Comparative Neurology*, 405, 543-552.
- Mitchell, B. K., Itagaki, H. & Rivet, M. P. 1999. Peripheral and central structures involved in insect gustation. *Microsc Res Tech*, 47, 401-415.
- Nakanishi, A., Nishino, H., Watanabe, H., Yokohari, F. & Nishikawa, M. 2010. Sex-specific antennal sensory system in the ant *Camponotus japonicus*: glomerular organizations of antennal lobes. *Journal of Comparative Neurology*, 518, 2186-2201.
- Prete, F. R. 1999. *The praying mantids*: JHU Press
- Ramdya, P. & Benton, R. 2010. Evolving olfactory systems on the fly. *Trends in Genetics*, 26, 307-316.
- Resh, V. H. & Cardé, R. T. 2009. *Encyclopedia of insects*. Amsterdam ; London: Elsevier/ Academic
- Roeder, K. D. 1935. An experimental analysis of the sexual behavior of the praying mantis (*Mantis religiosa* L.). *The Biological Bulletin*, 69, 203-220
- Rogers, S. M. & Newland, P. L. 2003. The neurobiology of taste in Insects. *Advances in Insect Physiology, Vol 31*, 31, 141-204.
- Rospars, J. P. & Hildebrand, J. G. 1992. Anatomical identification of glomeruli in the antennal lobes of the male sphinx moth *Manduca sexta*. *Cell and Tissue Research*, 270, 205-227.
- Stieb, S. M., Kelber, C., Wehner, R. & Rossler, W. 2011. Antennal-lobe organization in desert ants of the genus *Cataglyphis*. *Brain, Behavior and Evolution*, 77, 136-146.
- Ungar, P. S. 2010. *Mammal teeth: origin, evolution, and diversity*: JHU Press
- Visser, J. H. 1986. Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 31, 121-144
- Watanabe, H., Nishino, H., Nishikawa, M., Mizunami, M. & Yokohari, F. 2010. Complete mapping of glomeruli based on sensory nerve branching pattern in the primary olfactory center of the cockroach *Periplaneta americana*. *Journal of Comparative Neurology*, 518, 3907-3930.
- Waters, D. A. & Abulula, H. H. 2007. Using bat-modelled sonar as a navigational tool in virtual environments. *International Journal of Human-Computer Studies*, 65, 873-886.
- Yoritsune, A. & Aonuma, H. 2012. The anatomical pathways for antennal sensory informa-

tion in the central nervous system of the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Invertebrate neuroscience*, 12, 103-117.

Remerciements

Je souhaiterais remercier la Fondation Fyssen qui m'a soutenu dans mon projet et qui m'a permis de poursuivre mes recherches. Je souhaiterais également remercier Prof. Yokohari et Dr. Yamazaki de m'avoir accueilli dans leurs laboratoires afin de développer mes idées.

Since appearance of life, living organisms evolved and transformed by a mechanism called "natural selection" (Darwin 1860). Natural selection allowed emergence of new species, and is also at the origin of the improvement of preexisting species. For each species, anatomical and physiological structures giving an advantage to survival and reproduction were perpetrated within generations through the transmission of genes coding for these structures (Gogarten & Townsend 2005). In opposition, genes coding for useless structures in vital functions were naturally "suppressed". Thus, natural selection shaped structures that were better adapted to the lifestyle of each species. A concrete example lies on the structure of teeth (Ungar 2010). Carnivores possess sharp teeth in order to cut meat whilst herbivores have flat teeth to masticate, and rodents have the particularity to possess two incisors to nibble and molars to grind food. Teeth show different macrostructures that are adapted to each diet. Furthermore, although teeth show general differences in their macrostructures depending on diet, we can also observe particular differences in their microstructures that are relative to each species. For example, teeth of dogs are not those of cats because these two species have different diet although they are both carnivores. Thus, there is a direct relation between the diet of species and the evolution of the structure of their teeth.

Sensory structures are also a good example of structural refining from morphological and physiological points of view. Sensory structures allow individuals to acquire information about their environment and to interact with it. These interactions are fundamental for survival by searching for food and by avoiding dangers, and for reproduction by searching for a sexual partner. Morphologically, these structures are adapted to the perceived signals. Thus, capturing volatile molecules in the case of olfaction or capturing wavelengths for vision imply the establishment of specific structures because these signals possess different physical properties. Physiologically, perceiving signals also imply neuronal networks in order to integrate the perceived information and to generate an adequate behavior such as ingestion of food necessary for survival or an aversion for danger. The manner how animals interact and perceive their environment vary depending on species and different strategies evolved. For example, to identify physical surrounding objects, bats possess a sonar allowing them to guide themselves in dark (Waters & Abulula 2007), whilst fishes possess electric organs for their orientation in aquatic environment (Caputi et al. 2013). In Humans, the visual system is mainly used for this task in opposition to the previous examples.

Insects are good models for studying sensory structures. They show very diversified structures associated to a simple nervous system. Moreover, insects show a large diversity of feeding and reproductive behaviors such as mammals. In feeding behavior, we distinguish different classes: phytophagous (e.g. bees, ants, cockroaches, crickets), xylophagous (e.g. termites), hematophagous (e.g. mosquitoes) and predators (e.g. praying mantises, ladybugs) especially. For reproduction, we also find a large diversity in the behaviors. We can differentiate species with castes (e.g. bees and ants) where a caste is not required in reproduction (Resh & Cardé 2009), insects living in a aggregated manner and mainly using olfaction in their reproduction (e.g. cockroaches), and some that live in an isolated manner and search for distant sexual partners using mainly vision such as the praying mantises (Roeder 1935). These various behaviors obligatory imply morphological, physiological and neuronal differences that can be easily comparable in insects through comparative studies of their simple nervous system.

In their feeding and reproductive behaviors, insects mainly use taste and olfaction (except some cases such as praying mantises or luciols). The present study shows the relation between structural adaptations of these modalities, which morphologically and physiologically evolved, and

the lifestyle of species; and highlights the fact that these evolutions might be interdependent.

Morphological adaptations

Studying the gustatory system is a good example of morphological adaptations. Similarly to the teeth in mammals, morphology of mouthparts in insects varies and is adapted to each diet. Thus, the appendices forming the mouthparts (labium, labrum, maxilla et mandibles) show specific macrostructures depending on species (**Fig. 1**) (Krenn 2010). For example, butterflies and bees are provided with a long appendix, "proboscis", in order to collect nectar inside flowers, whereas phytophagous and predators insects possess strong mandibles to cut food.

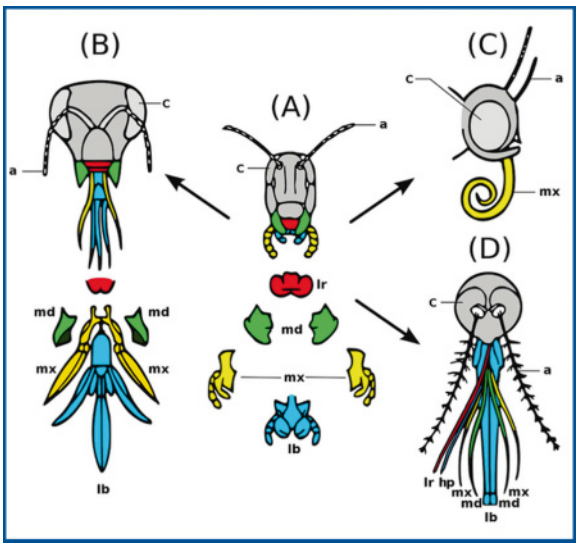


Figure 1: Mouthparts in locusts (A), bees (B) and butterflies (C). Legend: a, antennae; c, compound eyez; lb, labium; lr, labrum; md, mandibles; mx, maxilla; hp, hypopharynx. (Source: Wikipedia, author: Xavier Vázquez).

Moreover, ingestion of food implies selection of what is digest and essential to survival, and what has to be avoided such as toxins. In this purpose, 5 different tastes are distinguished: sweet, salty, bitter, umami and acid tastes (Ishimoto & Tanimura 2004). Sweet, umami and salty tastes induce ingestive behavior of food whilst high concentrations of salt, bitter (characteristic of toxins) and acid tastes induce aversive behavior. These chemical properties are detected at gustatory "sensilla", which are characterized by a cuticular structure with a tip pore where the molecule enter and neurons coding for the different tastes at their base (**Fig. 2**). Although the detection of tastes is located on the mouthpart in mammals, it is distributed on different parts of organisms in insects: mouthparts, antennae and legs (Amrein & Thorne 2005; de Brito Sanchez 2011; Mitchell, Itagaki & Rivet 1999; Rogers & Newland 2003). Gustatory sensilla located on the legs are specialized in bitter taste detection and might play a role to acquire information about the toxicity of host plants since the first physical contact (Ishimoto & Tanimura 2004). Knowing the level of toxicity after landing might allow to beforehand initiate the flight of insects without any contact between the toxins and mouthparts or digestive tube. However, the presence of gustatory sensilla on the legs in relation with this type of behavior has to be confirmed and clarified from a study on a high number of species. Sensilla located on antennae would have a similar function by testing food at distance.

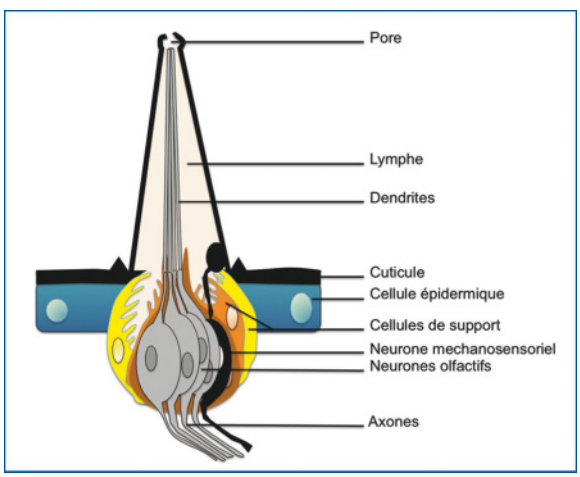


Figure 2: Schematic representation of a gustatory sensilla (inspired from Rogers & Newland 2003).

If the location of sensilla is important, their number and diversity are also essentials. "In the grasshoppers, there is evidence that specialization is associated with a reduction in numbers of sensilla" (Chapman 2003). In the cockroaches, differences in term of number and diversity between sub-species are also found, differences that were related to the structure of the caves constituting their habitat (Bland, Slaney & Weinstein 1998). Among other examples, the

praying mantises are characterized by a small number of sensilla on labial and maxilla palps compared to the other species belonging to the same order (personal data), this point will be discussed in the final paragraph.

Physiological adaptations

Studying the olfactory system is a good example of physiological adaptations. Olfaction and vision allow distant interactions with environment. They play a pivotal role in initial attraction of insects to potential food and/or sexual partners (Visser 1986). In insects, volatiles molecules are mainly captured at the antennae (Hansson 1999), and in a less important manner at the mouthparts (Kent et al. 1986). Antennal shapes vary depending on species although every insect shows a similar antennal division with a scapus, a pedicelus and a flagellum (**Fig. 3**). Similarly to mouthparts, each shape evolved depending on the needs of each species. Thus, moths (*Bombix mori*) possess "plumose" antennae that imply a large antennal surface in order to detect very low concentrations of sex-pheromones.

On the surface of antennae, sensilla are mainly oriented to the detection of odorant molecules. Axons of olfactory neurons located at the base of sensilla terminate at the olfactory primary center (antennal lobes) where they form clusters called "glomeruli". The number of glomeruli is directly related to the different types of olfactory receptors (Ramdya & Benton 2010). Thus, a large number of glomeruli imply a large diversity of receptors, and *a fortiori* a better olfactory discrimination. There are inequalities between species in olfactory discrimination. Each species evolved in a different manner, and although ants, bees and cockroaches possess more than hundred glomeruli (Galizia, Eisenhardt & Giurfa 2011; Nakanishi et al. 2010; Watanabe et al. 2010); crickets, fruit flies, moths and praying mantises possess only about fifty glomeruli (Laissue et al. 1999; Rospars & Hildebrand 1992; Yoritsune & Aonuma 2012). These differences directly show adaptations of neural structures to needs of olfactory discrimination in species (Stieb et al. 2011).

Interdependence?

From diverse examples in insects, we showed that sensory systems are physiologically and morphologically in relation to the lifestyle for each species. Although we compared theses structures by taking into account a single modality at the same moment they seem interdependent. Thus, remarkable visual capacities might imply a reduction in the number of glomeruli in the antennal lobes reflecting a reduction in the need to discriminate odors as suggested in ants (Stieb et al. 2011), which would be also the case in praying mantis (personal data) (Prete 1999). The praying mantises are predators that attack moving targets (Prete 1999). In opposition to

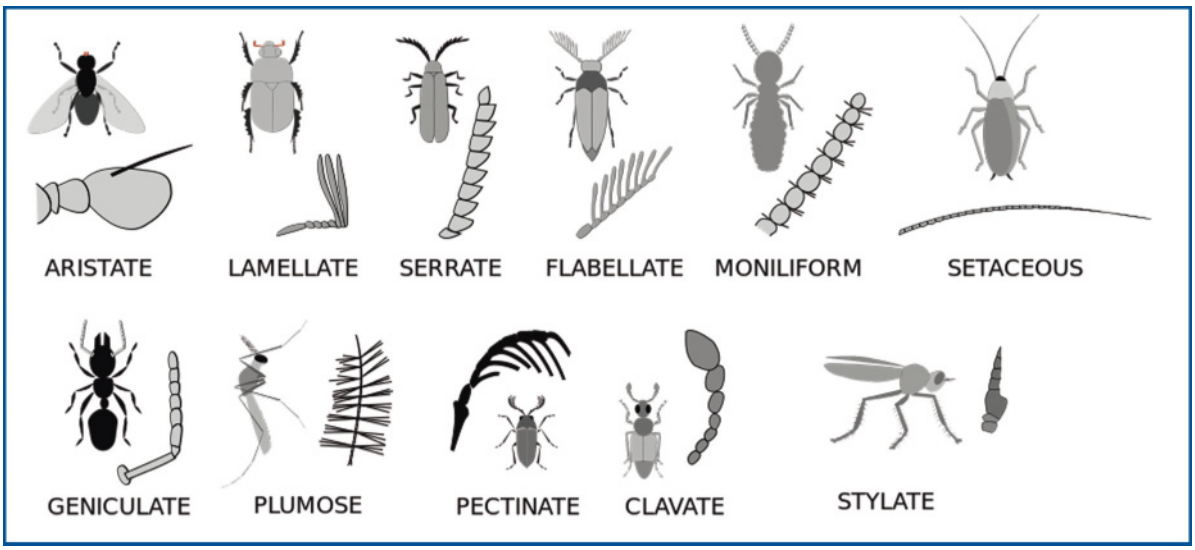


Figure 3: Different antennal shapes in insects (source: Wikipedia, author: L. Shyamal)

no-moving targets, movement represents itself a source of feeding and consequently involve a reduction on the tactile, olfactory and gustatory discrimination needs necessary to discriminate no-moving targets. This might explain the large reduction of gustatory sensilla in mouthparts and glomeruli in antennal lobes in the praying mantises. This interdependence, whose mechanisms involved in these interactions remains to be determined, would provide future perspectives in the comprehension of life.

Aknowledgement

I would like to thank the Fyssen Fundation for supporting my project and enabled me to purchase my researches. I also thank Prof. Yokohari and Dr. Yamawaki for welcoming in their laboratories in order to develop my ideas.

Le cervelet : un modèle d'étude de l'intégration multimodale

Frédéric LANORE

Chercheur post-doctorant, Université Collège de Londres

Résumé

Comment les êtres vivants réalisent-ils des mouvements dirigés ? Pour effectuer un mouvement précis et stable, le cerveau combine les commandes motrices et les retours sensoriels produits par le mouvement lui-même lorsque le corps et l'environnement bougent. Le cervelet est la structure cérébrale qui accomplit le traitement de ces informations. Le cervelet reçoit des afférences au niveau de sa couche d'entrée. Cette dernière est organisée en de multiples couches dans lesquelles ces afférences innervent divers neurones. Cette organisation fait du cervelet un modèle idéal pour l'étude des réseaux neuronaux. Dans cet article, je décris comment le cervelet est organisé au niveau régional et cellulaire et émets des hypothèses quant au traitement des données au niveau du circuit neuronal.

Mots-clés

Cervelet, réseau, afférences sensorielles, commandes motrices, intégration multimodale

The cerebellum as a model system for studying multimodal integration

Abstract

How do organisms make accurate goal-directed movements ? To produce an accurate and stable movement, the brain must combine the motor command and the sensory feedback produced by the movement as the body and the environment both change. The cerebellum is thought to accomplish such computation. The cerebellum receives those different inputs in its input layer. The input layer is organized in multilayers where incoming inputs synapse onto simple cells which are easily accessible for study. This organization makes the cerebellum an ideal system for studying network processing. Throughout this article, I will describe how the cerebellum is organized at the regional and cellular level and hypothesize on the consequent network computation.

Keywords

Cerebellum, network, sensory inputs, motor commands, multimodal integration

Préambule

Le cerveau peut effectuer différentes opérations allant des plus simples comme presser un bouton pour appeler un ascenseur aux plus complexes comme frapper une balle de tennis avec une raquette tout en courant. Afin de réaliser ces tâches, notre cerveau reçoit de nombreux signaux de l'environnement extérieur grâce aux différents sens comme la vision, le toucher et l'audition mais également des copies des signaux qui contrôlent nos muscles (commande motrice). Ces efférences sont dirigées vers des régions spécialisées du cerveau, traitées et renvoyées vers les muscles afin d'accomplir une tâche. Ces actions ne seraient pas correctement réalisées sans le cervelet.

Chez l'homme, le cervelet est localisé à l'arrière du cerveau, sous les hémisphères cérébraux. L'anatomie du cervelet a été étudiée en détails au cours du siècle dernier en commençant par le travail pionnier de Camillo Golgi et Ramòn y Cajal. Le cervelet représente seulement 10 % du volume total du cerveau mais contient plus de la moitié de ses neurones. Cette structure n'est pas impliquée dans l'initiation du mouvement mais dans sa coordination, sa synchronisation et sa

précision. Le cervelet contrôle la coordination motrice comme l'équilibre, le mouvement des yeux, du corps et des membres ainsi que la planification du mouvement et l'évaluation des informations sensorielles pour l'action mais aussi l'apprentissage moteur (Ito, 2006). Il influence les systèmes moteurs en évaluant les disparités entre l'intention et l'action et en ajustant les opérations des centres moteurs dans le cortex et le tronc cérébral lors d'un mouvement mais aussi durant la répétition du même mouvement (Eccles et al., 1967 ; Kandel et al., 2000 ; Glickstein et al., 2005).

Cet article décrit brièvement nos connaissances actuelles sur l'organisation du réseau cérébelleux et sera centré sur les afférences : quelles modalités codent ces afférences et comment sont-elles intégrées au niveau cellulaire ?

Comment le cervelet est-il organisé ?

Le cervelet produit des opérations computationnelles sur de nombreux types d'afférences. Le cervelet est divisé en multiples régions, chacune recevant des projections de diverses régions du cerveau et de la moelle épinière et se projetant sur différents systèmes moteurs (Glickstein and Doron, 2008). L'origine et l'organisation de ces connections dans le cortex cérébelleux ont été déterminées à l'aide de lésions cérébrales, d'enregistrements extracellulaires tout en stimulant différentes afférences sensorielles *in vivo* et d'approches moléculaires (Apps and Hawkes, 2009).

Le cervelet est divisé en 3 régions distinctes suivant la modalité des afférences (Kandel et al., 2000). Le cervelet vestibulaire régule l'équilibre et le mouvement des yeux. Il reçoit des afférences visuelles et des informations de l'oreille interne qui détecte le mouvement de la tête et sa position dans l'espace. Le cervelet médullaire contrôle le corps et le mouvement des membres. Ses afférences proviennent des récepteurs somato-sensoriels via la moelle épinière. Enfin, le cervelet cérébral est impliqué dans la planification du mouvement et l'évaluation des informations sensorielles pour l'action. Cette région reçoit des afférences exclusivement du cortex cérébral qui proviennent des noyaux du pons.

A une résolution plus fine, des enregistrements électriques ont montré que les parties du corps comme les lèvres, les doigts et les vibrisses chez les rongeurs sont représentés en de multiples petits patches discontinus de cellules (Bower and Woolston, 1983 ; Manni and Petrosini, 2004) (**Fig. 1**). De plus, chaque partie du corps est représentée en de multiples localisations. Cette représentation discontinue de la surface du corps dans le cervelet est appelée carte fragmentée contrairement au cortex somato-sensoriel et moteur qui ont une cartographie relativement homogène (ou somatotopique). La transformation de cette organisation somatotopique en une topographie fragmentée a lieu au niveau des projections des fibres moussues et des fibres grimpantes dans le cervelet. Les fibres grimpantes sont extrêmement bien structurées dans le sens où elles divisent le cervelet en microzones. Une microzone est définie comme une région où les cellules de Purkinje reçoivent des fibres grimpantes codant pour la même afférence périphérique (Apps and Hawkes, 2009 ; Cerminara et al., 2013). Ces microzones divisent le cervelet en centaines voire milliers d'unités identiques. Cet arrangement peut être utile pour le traitement en parallèle de commandes sensori-motrices. Alors que les projections des fibres grimpantes ont été largement étudiées, la distribution des fibres moussues dans le cortex cérébelleux reste peu connue.

Quelles sont les afférences du cervelet ?

Il existe deux principales afférences au niveau du cortex cérébelleux : les fibres grimpantes provenant de l'olive inférieure et les fibres moussues qui proviennent de différents noyaux pré-cérébelleux localisés dans le tronc cérébral. Les cellules de Purkinje, qui sont les seules voies de sortie du cervelet, sont contactées directement par une fibre grimpante codant pour une modalité et indirectement par des milliers de fibres moussues apportant des informations de multiples sources.

Les fibres moussues sont des axones myélinisés se projetant dans le cortex cérébelleux à travers la matière blanche et formant de multiples ramifications. Les fibres moussues proviennent principalement des noyaux du pons (**Fig. 2** haut) mais également du noyau *reticularis tegmenti pontis*, du noyau de la colonne dorsale, du noyau réticulaire de la médulla et de la moelle épinière grise (Glickstein et al., 2009). Les fibres moussues apportent des informations sensorielles de différents organes ainsi que des copies des

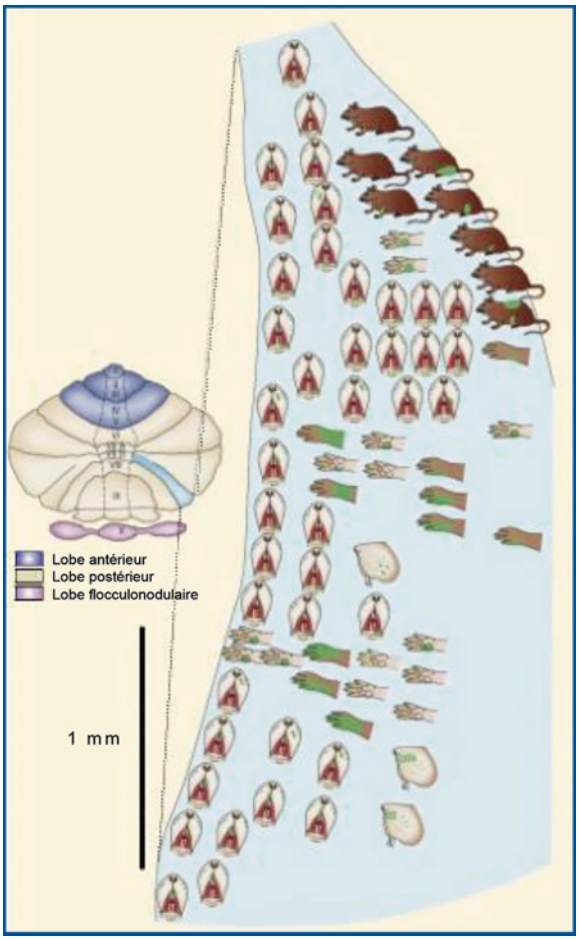


Figure 1 : représentation schématique de la somatotopie fracturée dans le cervelet de rongeur dans le lobule paramédian. Adapté de Manni et Petrosini (2004).

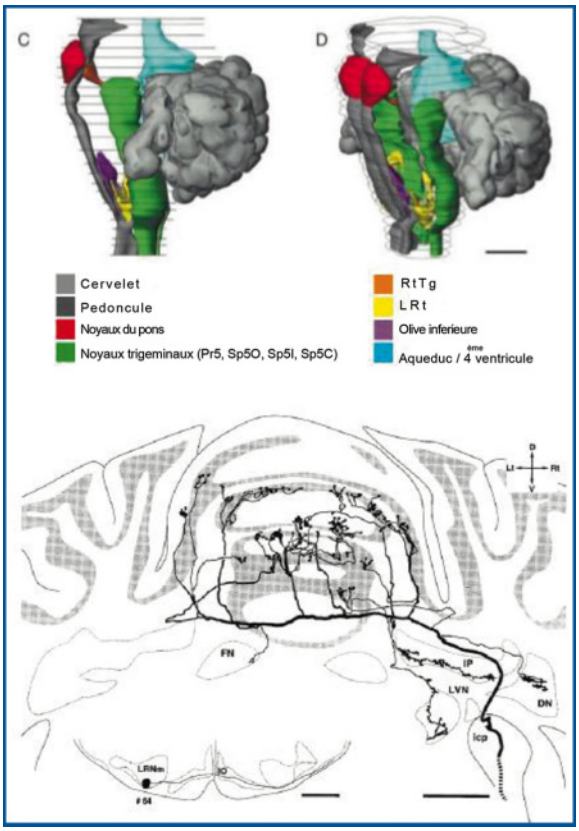


Figure 2 : en haut : reconstruction tridimensionnelle du tronc cérébral, du cervelet et des principaux noyaux pré-cérébelleux, en vue latérale (C) et oblique latérale (D). La surface externe du tronc cérébral est représentée par des lignes et les noyaux pré-cérébelleux, le pédoncule et le cervelet par des volumes. LRt lateral reticular nucleus ; RtTg reticulotegmental nucleus of the pons. Barre d'échelle = 2 mm. Adapte de Brevik at al. (2001). Bas : vue frontale d'un unique axone entièrement reconstruit provenant du noyau réticulaire latéral. La reconstruction a été faite à partir de 96 sections frontales. Barre d'échelle = 1 mm. Adapté de Wu et al. (1999).

commandes motrices du cortex cérébral appelées copies efférentes. Ces signaux sont des copies internes créées à partir de la prévision du mouvement d'une commande motrice. Par exemple, les noyaux du pons apportent des copies efférentes du cortex cérébral (Tziridis et al., 2012 ; Huang et al., 2013) alors que le noyau de la capsule externe et les noyaux trijumeaux (Sp5) apportent des informations sensorielles des membres/tronc supérieurs (Quy et al., 2011) et de la face (Matyas et al., 2010) respectivement.

Une des principales caractéristiques des fibres moussues est la large dispersion des ramifications d'une unique fibre moussue (**Fig. 2** bas). Ainsi, les fibres moussues provenant d'une seule cellule d'un noyau pré-cérébelleux peuvent pénétrer dans de multiples *folia* (Woolston et al., 1981 ; Wu et al., 1999 ; Serapide et al., 2001 ; Quy et al., 2011). Il a été estimé chez le primate que chaque fibre moussue comporte environ 40 terminaisons synaptiques, et chaque terminaison contacte les dendrites d'environ 15 cellules granulaires entraînant ainsi une divergence de l'excitation synaptique sur 600 cellules granulaires. Donc, la connexion entre les fibres moussues et les cellules granulaires est un mécanisme divergent donnant lieu à une large dispersion des

afférences dans le cortex cérébelleux. Y a-t-il convergence de fibres moussues codant pour différentes informations sur une même cellule granulaire ?

Organisation cellulaire dans le cortex cérébelleux

Le cortex cérébelleux est organisé en trois couches distinctes : la couche moléculaire qui contient deux types d'interneurones (les cellules étoilées et en panier), la couche des cellules de Purkinje qui consiste en une couche unique de cellules (**Fig. 3**). Leurs axones fournissent la seule sortie du cervelet. Enfin, la couche d'entrée, ou couche granulaire, contient un nombre important de cellules granulaires et de larges interneurones inhibiteurs : les cellules de Golgi. Les cellules de Golgi sont couplées électriquement (Dugue et al., 2009) et fournissent la seule source d'inhibition des cellules granulaires (Crowley et al., 2009). Ces deux types cellulaires reçoivent la majorité des afférences excitatrices glutamatergiques du cortex cérébelleux via les fibres moussues (Saviane and Silver, 2006 ; Kanichay and Silver, 2008).

Alors que la micro-circuiterie au niveau des cellules granulaires a été largement étudiée, quelques aspects clés de la connectivité et de la physiologie synaptique ne sont toujours pas connus. Est-ce que les afférences provenant de différentes sources convergent au même endroit au niveau du cortex cérébelleux ? Existe-t-il des patrons spécifiques de projections ? Comment les fibres moussues sont-elles organisées au niveau cellulaire dans la couche granulaire ? Est-ce que des fibres moussues codant pour différentes informations contactent une même cellule granulaire ou de Golgi ? Par exemple, une cellule granulaire recevant des fibres moussues provenant d'une même source (c'est-à-dire unimodale) pourrait aider à filtrer le bruit synaptique si la sommation de ces afférences est nécessaire pour émettre un potentiel d'action. Un arrangement multimodal, dans lequel une cellule reçoit des afférences provenant de fibres moussues ayant des origines différentes (par exemple, une afférence sensorielle et une provenant d'un noyau moteur), permet des fonctions plus élaborées. Ces questions sont des questions clés pour comprendre les mécanismes physiologiques et la façon selon laquelle le cortex cérébelleux traite ces informations.

Après une stimulation mécanique de la face (Vos et al., 1999), des vibrisses chez le rongeur (Holtzman, 2006) ou des membres (Holtzman et al., 2006), les cellules de Golgi spontanément actives peuvent soit répondre par une pause de leur décharge de potentiels d'action ou plus rarement, augmenter la fréquence de ces décharges suivie d'une pause. Ces observations peuvent suggérer une connectivité différente entre les cellules de Golgi et les fibres moussues. Des enregistrements électrophysiologiques *in vivo* de cellules granulaires dans le cervelet chez le chat décérébré n'ont pu démontrer la présence d'une intégration multimodale (Jorntell and Ekerot, 2006 ; Bengtsson and Jörntell, 2009). Au contraire, des enregistrements dans le cervelet de rongeurs anesthésiés ont fourni des preuves indirectes de l'intégration multimodale, même si les différentes classes de fibres moussues n'ont pas été précisément identifiées dans cette étude (Arenz et al., 2008). Dans une récente étude d'anatomie, Hantman et Jessell (2010) ont montré que les terminaisons axonales du cervelet médullaire dorsal et ventral convergent dans les mêmes *folia* et ont été fréquemment observés à proximité de la même cellule granulaire, suggérant que le traitement au niveau du cervelet implique la convergence d'afférences médullaires sur une même cellule granulaire.

Deux études récentes ont répondu directement à la possibilité d'intégration multimodale entre les cellules granulaires et les fibres moussues (Sawtell, 2010 ; Huang et al., 2013). Sawtell (2010) a montré chez le poisson électrique, que les cellules granulaires intègrent des signaux sensoriels et moteurs provenant de différentes classes de fibres moussues et que cette combinaison est importante pour le codage de l'information au niveau des cellules de Purkinje. Plus récemment, Huang et al. (2013), en utilisant des approches moléculaires chez le rongeur, ont clairement établi au niveau anatomique que les cellules granulaires reçoivent des modalités provenant de noyaux pré-cérébelleux distincts. De plus, les auteurs ont montré que les afférences provenant des noyaux du pons et les afférences proprioceptives de la capsule externe associées aux mêmes commandes motrices sont intégrées au niveau de cellules granulaires multimodales.

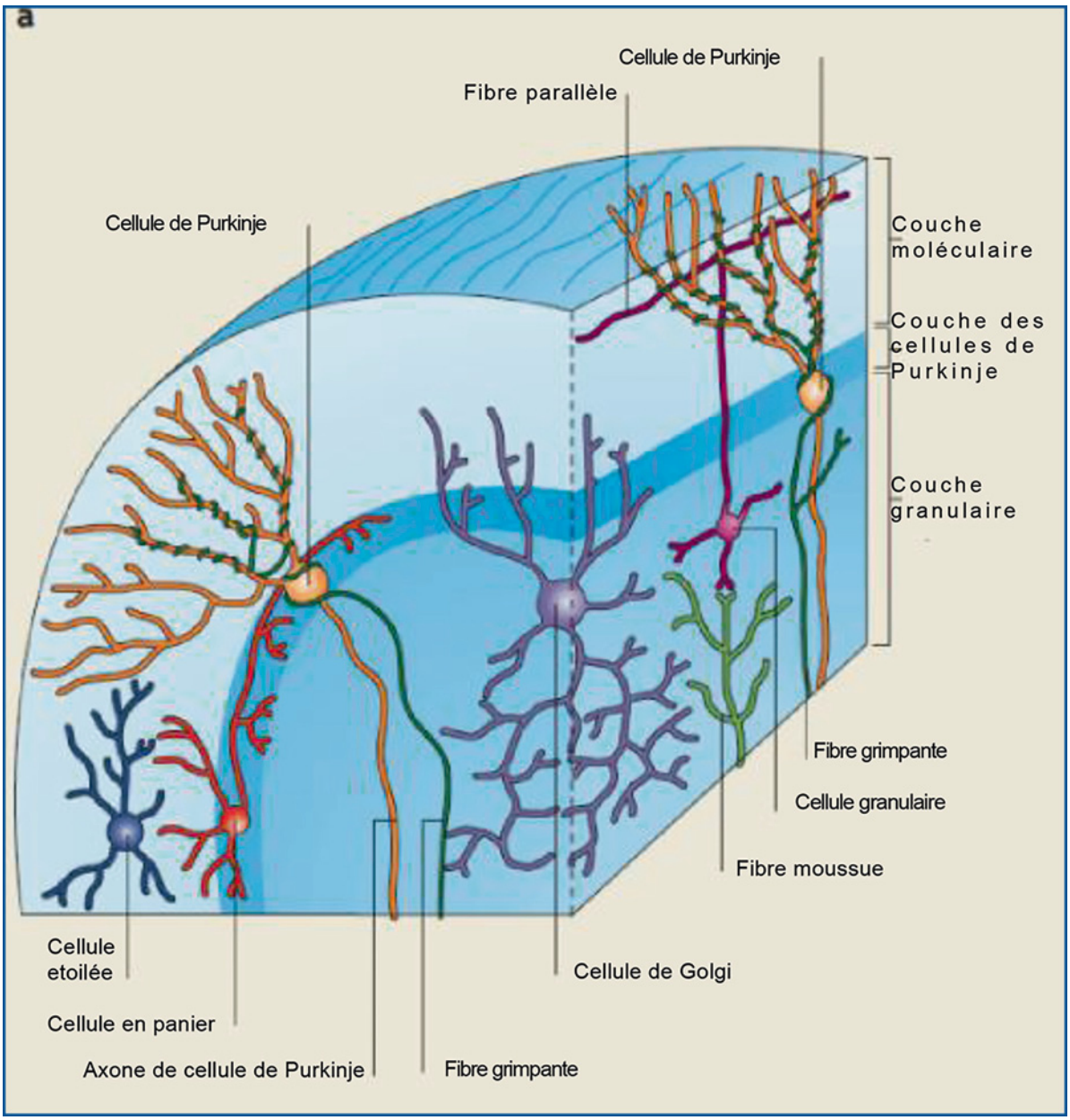


Figure 3 : représentation schématique de l'organisation cellulaire dans le cortex cérébelleux. Adapté de Dean et al. (2009).

Implication fonctionnelle de l'intégration multimodale dans le cortex cérébelleux

Déterminer si les cellules granulaires sont des intégrateurs unimodaux ou multimodaux et si les cellules de Golgi intègrent des afférences identiques ou distinctes est essentiel pour comprendre le traitement de l'information effectué au sein du cortex cérébelleux.

Malgré le nombre important d'études sur le cervelet, la façon selon laquelle les cellules granulaires effectuent le traitement de l'information suite à l'activation de leurs afférences reste controversée. Certaines études n'ont pas pu identifier une intégration multimodale au niveau des cellules granulaires (Bengtsson and Jörntell, 2009) suggérant donc que les cellules granulaires

sont des filtres à bruit synaptique et requièrent la sommation des afférences d'une même modalité pour pouvoir émettre un potentiel d'action. Cependant, de récentes études dans une structure semblable au cervelet chez le poisson électrique (Sawtell, 2010) et chez les rongeurs (Huang et al., 2013) ont montré que les cellules granulaires peuvent être des intégrateurs multimodaux permettant des fonctions plus complexes (**Fig. 4**). Un recodage clairsemé du patron d'activation des fibres moussues est un aspect important de la théorie du recodage d'expansion de Marr-Albus (Marr, 1969 ; Albus, 1971). Le recodage d'expansion consiste en un codage plus détaillé de l'information.

Les cellules granulaires sont des éléments clés de cette théorie. Le nombre important de cellules granulaires pourrait nous permettre d'apprendre à identifier un nombre important de signaux sensoriels et moteurs à condition que ces infor-

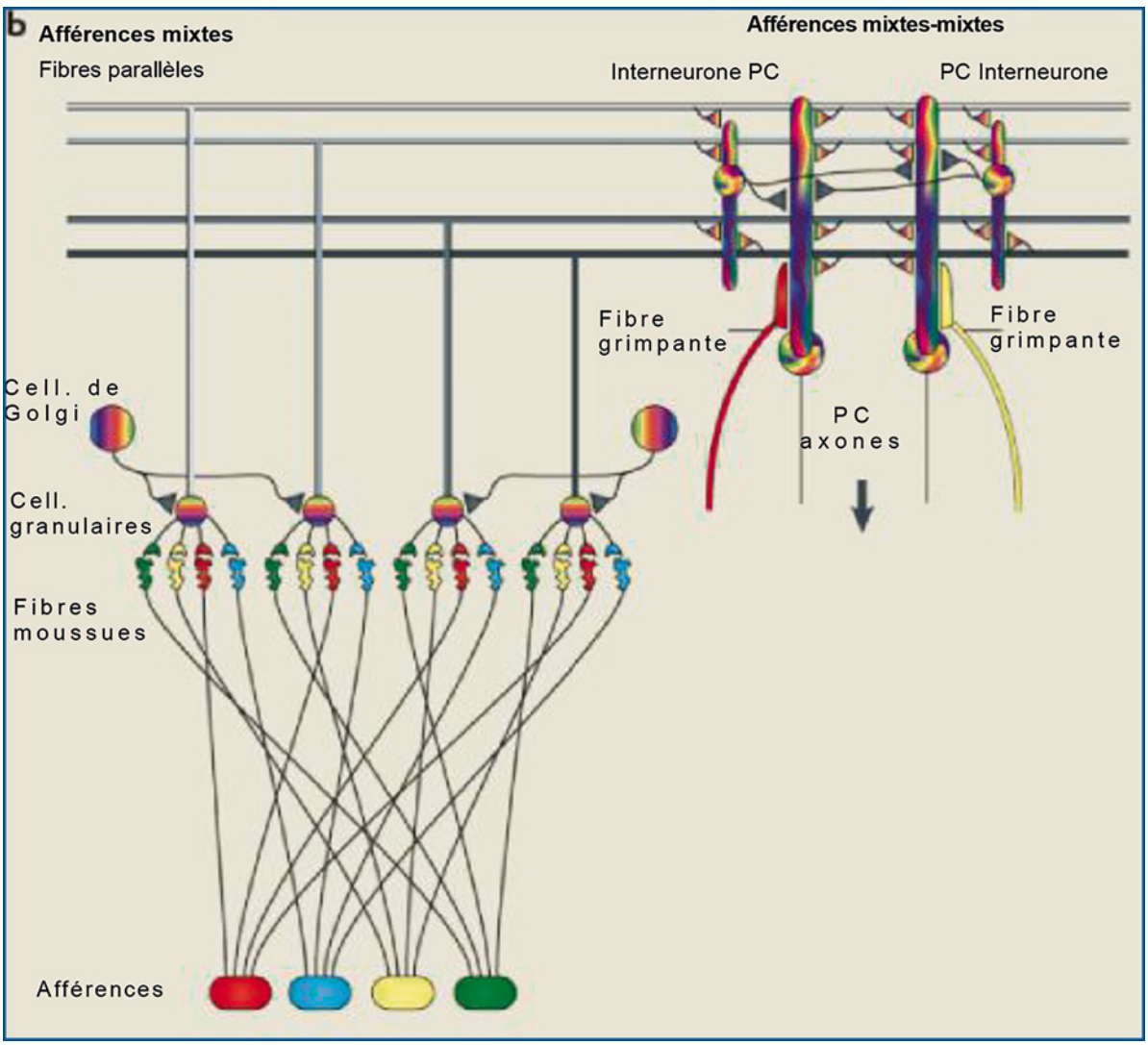


Figure 4 : micro-circuit du cervelet illustrant la multimodalité des afférences dans la couche granulaire. Les fibres moussues sont représentées de différentes couleurs afin d'illustrer le type d'information qu'elles portent (auditive, visuelle). Les cellules de Purkinje (PC) reçoivent des afférences mixtes provenant des cellules granulaires via les fibres parallèles. Cependant, une seule fibre grimpante, codant pour une seule modalité contacte une unique cellule de Purkinje ce qui est à l'origine du concept de microzone. Adapté de Dean et al. (2009).

mations arrivent de façon indépendante via les fibres moussues. Étant donné le grand nombre de cellules granulaires, chacune d'elle pourrait avoir un patron d'activation différent avec peu ou pas d'activation simultanée et donc peu d'ambiguïté. Grâce à cette ambiguïte réduite, le recodage d'expansion permet aux cellules de Purkinje d'apprendre efficacement à discriminer parmi des évènements ou des patrons d'activation. Ce recodage d'expansion n'est possible que si des fibres moussues avec des propriétés différentes convergent sur une même cellule granulaire et nécessite une sommation de ces signaux afin d'émettre un potentiel d'action.

Le cervelet contribue au contrôle moteur rapide et flexible en prédisant les conséquences sensorielles du mouvement sur une faible échelle de temps. Ces prédictions sont accessibles avant les retours visuels et proprioceptifs de l'action exécutée. Ce modèle de prédiction, basé sur les copies efférentes des commandes motrices, permet une détection rapide des erreurs et leur correction, pour la coordination motrice et la planification du mouvement (Ramnani, 2006 ; Ito, 2008). Ce modèle requiert des signaux sensoriels et des copies efférentes de l'action en cours.

Pour prédire les conséquences sensorielles, les copies efférentes doivent être converties en commandes sensorielles et ce processus prend place dans le cervelet (Lesage et al., 2012). Les cellules granulaires multimodales peuvent potentiellement émettre un potentiel d'action pour une des modalités, ce qui suggère un possible mécanisme pour convertir les afférences motrices (copies efférentes) en coordonnées sensorielles.

Cette spéculation ne prend pas en compte l'inhibition provenant des cellules de Golgi sur les cellules granulaires (Crowley et al., 2009). Les cellules de Golgi peuvent être également des intégrateurs multimodaux car les fibres moussues les contactent directement (Kanichay and Silver, 2008), ce qui génère un niveau de complexité supplémentaire dans le traitement des informations par le cortex cérébelleux. Les approches permettant l'activation sélective d'afférences identifiées comme l'optogénétique (Gunaydin et al., 2010) et l'enregistrement de neurones individuels sont indispensables pour tester cette hypothèse.

Conclusions

Le cervelet a été spécialement associé au raffinement et à la correction des mouvements en cours. Afin de réaliser une tâche, les informations sensorielles provenant de la périphérie sont intégrées avec les copies efférentes du cortex moteur, ce qui permet une correction du mouvement si nécessaire. Définir comment ces afférences sont intégrées est crucial pour une meilleure compréhension du fonctionnement du cerveau en conditions normales et pathologiques.

Les connaissances en neurosciences évoluent très rapidement d'une part au niveau moléculaire/cellulaire mais également au niveau comportemental/cognitif. Pour comprendre les mécanismes sous-jacents des fonctions cérébrales, il est essentiel de rassembler ces deux niveaux et d'acquérir des connaissances plus détaillées sur les réseaux neuronaux. Le cervelet est donc un modèle idéal pour atteindre cet objectif.

Bibliographie

- Albus JS (1971) A theory of cerebellar function.
- Apps R, Hawkes R (2009) Cerebellar cortical organization: a one-map hypothesis. Nat Rev Neurosci 10:670-681.
- Arenz A, Silver RA, Schaefer AT, Margrie TW (2008) The Contribution of Single
- Synapses to Sensory Representation in Vivo. Science 321:977-980.
- Bengtsson F, Jörntell H (2009) Sensory transmission in cerebellar granule cells relies on similarly coded mossy fiber inputs. Proceedings of the National Academy of Sciences 106:2389-2394.
- Bower JM, Woolston DC (1983) Congruence of spatial organization of tactile projections to granule cell and Purkinje cell layers of cerebellar hemispheres of the albino rat: vertical organization of cerebellar cortex. Journal of Neurophysiology 49:745-766.
- Brevik A, Leergaard TB, Svanevik M, Bjaalie JG (2001) Three-dimensional computerised atlas of the rat brain stem precerebellar system: approaches for mapping, visualization, and comparison of spatial distribution data. Anat Embryol 204:319-332.

• Cerminara NL, Aoki H, Loft M, Sugihara I, Apps R (2013) Structural Basis of Cerebellar Microcircuits in the Rat. Journal of Neuroscience 33:16427-16442.

• Crowley JJ, Fioravante D, Regehr WG (2009) Dynamics of Fast and Slow Inhibition from Cerebellar Golgi Cells Allow Flexible Control of Synaptic Integration. Neuron 63:843-853.

• Dean P, Porrill J, Ekerot CF, Jörntell H (2009) The cerebellar microcircuit as an adaptive filter: experimental and computational evidence. Nat Rev Neurosci 11:30-43.

• Dugue GP, Brunel N, Hakim V, Schwartz E, Chat M, LEvesque M, Courtemanche R, LEna C, Dieudonne S (2009) Electrical Coupling Mediates Tunable Low-Frequency Oscillations and Resonance in the Cerebellar Golgi Cell Network. Neuron 61:126-139.

• Eccles SJC, It ō; M, Szentägothai J (1967) The cerebellum as a neuronal machine.

• Glickstein M, Doron K (2008) Cerebellum: Connections and Functions. MCER 7:589- 594.

• Glickstein M, Sultan F, Voogd J (2009) Functional localization in the cerebellum. CORTEX:1-22.

• Glickstein M, Waller J, Baizer JS, Brown B, Timmann D (2005) Cerebellum lesions and finger use. MCER 4:189-197.

• Gunaydin LA, Yizhar O, Berndt A, Sohal VS, Deisseroth K, Hegemann P (2010) Ultrafast optogenetic control. Nature Publishing Group 13:387-392.

• Hantman AW, Jessell TM (2010) Clarke's column neurons as the focus of a corticospinal corollary circuit. Nat Neurosci 13:1233-1239.

• Holtzman T (2006) Different responses of rat cerebellar Purkinje cells and Golgi cells evoked by widespread convergent sensory inputs. The Journal of Physiology 574:491-507.

• Holtzman T, Mostofi A, Phuah CL, Edgley SA (2006) Cerebellar Golgi cells in the rat receive multimodal convergent peripheral inputs via the lateral funiculus of the spinal cord. The Journal of Physiology 577:69-80.

• Huang C-C, Sugino K, Shima Y, Guo C, Bai S, Mensh BD, Nelson SB, Hantman AW (2013) Convergence of pontine and proprioceptive streams onto multimodal cerebellar granule cells. Elife 2:e00400.

• Ito M (2006) Cerebellar circuitry as a neuronal machine. Progress in Neurobiology 78:272-303.

• Ito M (2008) Control of mental activities by internal models in the cerebellum. Nat Rev Neurosci 9:304-313.

• Jorntell H, Ekerot CF (2006) Properties of Somatosensory Synaptic Integration in Cerebellar Granule Cells In Vivo. Journal of Neuroscience 26:11786-11797.

• Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM (2000) Principles of neural science.

• Kanichay RT, Silver RA (2008) Synaptic and Cellular Properties of the Feedforward Inhibitory Circuit within the Input Layer of the Cerebellar Cortex. Journal of Neuroscience 28:8955-8967.

• Leergaard TB, Lillehaug S, De Schutter E, Bower JM, Bjaalie JG (2006) Topographical organization of pathways from somatosensory cortex through the pontine nuclei to tactile regions of the rat cerebellar hemispheres. Eur J Neurosci 24:2801-2812.

• Lesage E, Morgan BE, Olson AC, Meyer AS, Miall RC (2012) Cerebellar rTMS disrupts predictive language processing. Curr Biol 22:R794-R795.

• Manni E, Petrosini L (2004) A century of cerebellar somatotopy: a debated representation. Nat Rev Neurosci 5:241-249.

• Marr D (1969) A theory of cerebellar cortex. The Journal of Physiology 202:437-470.

• Matyas F, Sreenivasan V, Marbach F, Wacongne C, Barsy B, Mateo C, Aronoff R, Petersen CCH (2010) Motor control by sensory cortex. Science 330:1240-1243.

• Quy PN, Fujita H, Sakamoto Y, Na J, Sugihara I (2011) Projection patterns of single mossy fiber axons originating from the dorsal column nuclei mapped on the aldolase C compartments in the rat cerebellar cortex. J Comp Neurol 519:874- 899.

• Ramnani N (2006) The primate cortico-cerebellar system: anatomy and function. Nat Rev Neurosci 7:511-522.

• Saviane C, Silver RA (2006) Fast vesicle reloading and a large pool sustain high bandwidth transmission at a central synapse. Nature 439:983-987.

• Sawtell NB (2010) Multimodal Integration in Granule Cells as a Basis for Associative Plasticity and Sensory Prediction in a Cerebellum-like Circuit. Neuron 66:573-584.

• Serapide MF, Pantó MR, Parenti R, Zappalá A, Cicirata F (2001) Multiple zonal projections of the basilar pontine nuclei to the cerebellar cortex of the rat. J Comp Neurol 430:471-484.

• Tziridis K, Dicke PW, Thier P (2012) Pontine reference frames for the sensory guidance of movement. Cerebral Cortex 22:345-362.

• Vos BP, Volny-Luraghi A, De Schutter E (1999) Cerebellar Golgi cells in the rat: receptive fields and timing of responses to facial stimulation. Eur J Neurosci 11:2621-2634.

• Woolston DC, Kassel J, Gibson JM (1981) Trigeminocerebellar mossy fiber branching to granule cell layer patches in the rat cerebellum. Brain Research 209:255-269.

• Wu HS, Sugihara I, Shinoda Y (1999) Projection patterns of single mossy fibers originating from the lateral reticular nucleus in the rat cerebellar cortex and nuclei. J Comp Neurol 411:97-118.

Preamble

The brain can perform computational operations ranging from easy ones such as pressing a bouton to call an elevator to really complicated ones such as smashing a tennis ball with a racket while running. To perform these tasks, our brain receives multiple types of information from the outside world thanks to our different senses like the vision, touch and hearing but also copies of the signals that control muscles (motor command). These afferent inputs are brought to specialized regions of the brain, processed and sent back to our muscles in order to accomplish the task. However, these actions would not be properly coordinated without the cerebellum.

In humans, the cerebellum is located at the back of the brain underneath the cerebral hemispheres. The anatomical structure of the cerebellum has been extensively studied over the past 100 years starting with the pionneer work of Camillo Golgi and Ramòn y Cajal. The cerebellum constitutes only 10 % of the total volume of the brain but contains more than half of all its neurons. This structure is not implicated in the initiation of movement but in its coordination, synchronization and precision. The cerebellum is involved in coordinating motor tasks like balance, eye, body and limbs movements as well as movement planning and sensory information evaluation for action but also in motor learning (Ito, 2006). It influences the motor systems by assessing disparities between intention and action and by adjusting the operation of motor centers in the cortex and brainstem while a movement is in progress as well as during repetitions of the same movement (Eccles et al., 1967; Kandel et al., 2000; Glickstein et al., 2005).

This article will briefly describe our current knowledge on network organization of the cerebellum and will be focused on the afferent inputs to the cerebellum i.e. what are the different inputs; what kind of modalities are they coding for and how are the incoming inputs integrated at the cellular level?

How is the cerebellum organized?

The cerebellum performs computational operations on a variety of different inputs. The cerebellum is divided in several distinct regions, each of which receives projections from different regions of the brain and spinal cord and projects to different motor systems (Glickstein and Doron, 2008). Cerebellar lesions, extracellular recordings while stimulating various sensory inputs *in vivo* and molecular approaches have been used to map the origin and the organization of these connections in the cerebellar cortex (Apps and Hawkes, 2009).

The cerebellum has been divided in 3 different regions according to the input modalities (Kandel et al., 2000). The vestibulocerebellum regulates balance and eye movements. It receives visual inputs and information from the inner ear which senses motion of the head and its position relative to gravity. The spinocerebellum controls body and limbs movement. The afferents come from somatosensory receptors through the spinal cord. Finally, the cerebrocerebellum is involved in movement planning and sensory information evaluation for action. This region receives inputs exclusively from the cerebral cortex that arise from the pontine nuclei.

At a finer level of resolution, electrical recordings have shown that body parts, like lips, fingers and whiskers, are represented in small and discontinuous patches (Bower and Woolston, 1983; Manni and Petrosini, 2004) (**Fig. 1**).

Moreover, each body part is represented in multiple locations. The discontinuous representation of the body surface in the cerebellum is referred as a fractured map unlike the somatosensory and mortor cortex that have a relatively continuous map (Leergaard et al., 2006). The transformation from orderly somatotopic organization in the somatosensory cortex to fractured topography in the cerebellum takes place in the mossy and climbing fiber projections to the cerebellum. Climbing fiber projections are highly structured in a way that they divide the cerebellum into microzones. A microzone is defined as a region where Purkinje cells receive climbing fiber inputs from identical peripheral inputs (Apps and Hawkes, 2009; Cerminara et al., 2013). These microzones divide the cerebellar cortex into hundreds or thousands of reproducible units. This arrangement could be used for the parallel processing of sensorimotor commands and/or energy efficient information processing (Niven and Laughlin, 2008). While climbing fibers projections have been well studied, less is known about mossy fiber distribution in the cerebellar cortex.

What are the inputs to the cerebellum?

There are two main inputs to the cerebellar cortex: the climbing fibers arising from the inferior olive and the mossy fibers which are coming from different precerebellar nuclei located in the brain stem. Purkinje cells, which are the sole output of the cerebellum, are contacted directly by one climbing fiber which codes for one modality and indirectly by thousands of mossy fibers conveying informations from many different sources.

Mossy fibers are myelinated axons originating from various precerebellar nuclei located in the brain stem. They ascend to the cerebellar cortex through the white matter and give off collaterals along their entire course. Mossy fibers originate mainly from the pontine nuclei (**Fig. 2** top) but also from the nucleus reticularis tegmenti pontis, the dorsal column nuclei, the reticular nuclei of the medulla and the spinal grey (Glickstein et al., 2009). Mossy fibers convey sensory information from the various receptor organs as well as motor commands from the cerebral cortex called efferent copy signal (or corollary discharges). These signals are internal copies created with a motor

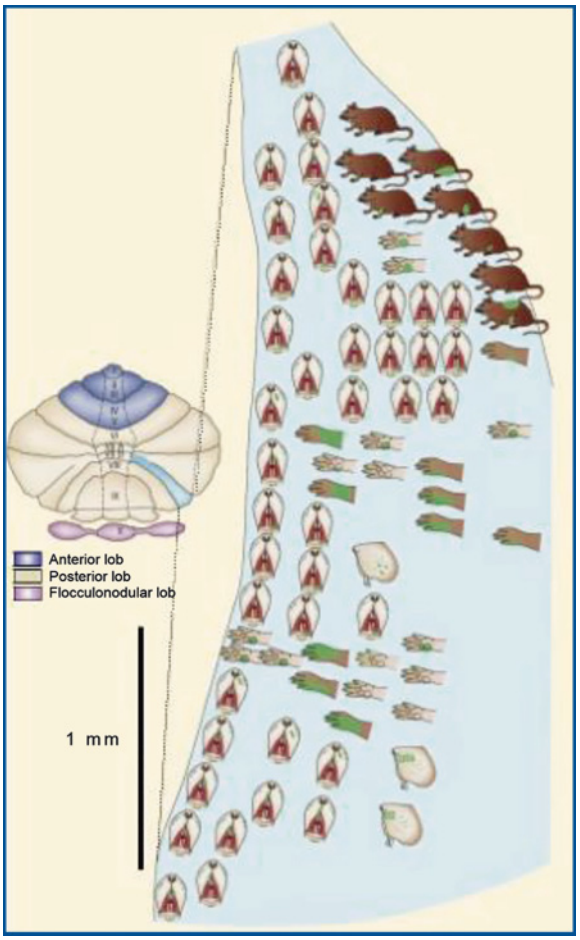


Figure 1: schematic representation of the fractured somatotopy in the rodent cerebellum in the *paramedian lobule*. Figure from Manni and Petrosini (2004).

command of its predicted movement. For example, the pontine nuclei conveys efferent copy signals from the cerebral cortex (Tziridis et al., 2012; Huang et al., 2013) whereas the external cuneate capsule and the trigeminal nuclei (Sp5) carry sensory modalities from forelimbs/upper trunk (Quy et al., 2011) and face/whiskers (Matyas et al., 2010) respectively.

The most remarkable feature of the mossy fiber inputs into the cerebellar cortex is the extraordinarily wide dispersion of the branches of a single mossy fiber (**Fig. 2** bottom). Mossy fibers originating from a single cell in a precerebellar nuclei can bifurcate and enter multiple *folia* (Woolston et al., 1981; Wu et al., 1999; Serapide et al., 2001; Quy et al., 2011). It has been estima-

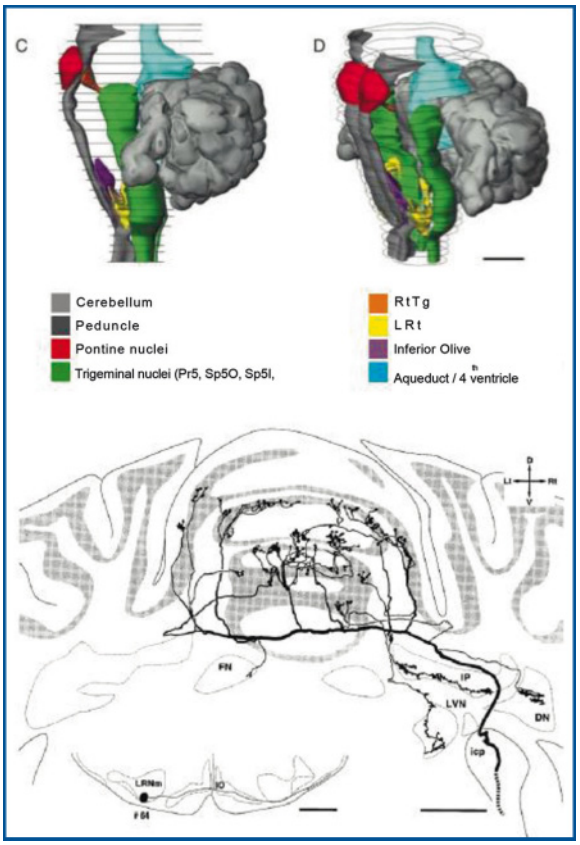


Figure 2: *top panel:* three-dimensional reconstruction of the brain stem, cerebellum and main precerebellar nuclei, shown in views from lateral (C) and oblique lateral (D). The outer surface of the brain stem is represented by contour lines and the outer boundaries of the precerebellar nuclei, the peduncle and the cerebellum are represented by solid surfaces. *LRt* lateral reticular nucleus; *RtTg* reticulotegmental nucleus of the pons. Scale bar = 2 mm. From Brevil at al. (2001). *Bottom panel:* frontal view of a completely reconstructed single axon originating from the middle part of the left magnocellular part of the lateral reticular nucleus. The reconstruction was made by using 96 serial coronal sections. Scale bars = 1 mm. From Wu et al. (1999).

ted in the primate that each mossy fiber makes about 40 synaptic contacts, and that each contact makes synapses with the dendrites from about 15 granule cells meaning that there is a divergence of synaptic excitation to 600 granule cells. Thus, the mossy fiber-granule cell connection is a divergence mechanism giving a large dispersal of the input to the cerebellar cortex by a single mossy fiber. Is there a convergence of mossy fibers coding for different informations onto a single granule cell?

Cellular organization of the cerebellar cortex

The cerebellar cortex is organized in three different layers: the molecular layer that contains two types of inhibitory interneurons (the stellate and basket cells), the Purkinje cell layer consisting of a single layer of Purkinje cell bodies (**Fig. 3**). Their axons provide the only output of the cerebellum. The third layer is the input layer or granule cell layer. It contains a vast number of granule cells and few larger inhibitory interneurons: the Golgi cells. Golgi cells are electrically coupled (Dugue et al., 2009) and provide the sole neuronal source of inhibition for granule cells (Crowley et al., 2009). These two cell types receive the major source of afferent input to the cerebellum via the mossy fibers that make excitatory glutamatergic contacts (Saviane and Silver, 2006; Kanichay and Silver, 2008).

Although the basic microcircuitry of the granule cell layer has long been established, some key aspects of the connectivity and synaptic physiology are still poorly understood. Are afferents from various sources converge at any given site of the cerebellar cortex? Is there a random character? Are there specific patterns of projections? How are mossy fiber inputs organized at the cellular level in the granule cell layer? Are mossy fibers coding for different information synapse onto the same granule/Golgi cell? For example, a cell receiving all synaptic inputs from the same mossy fiber source (i.e., "unimodal") may serve to filter noise by requiring the summation of several inputs in order to fire action potentials. A multimodal arrangement, in which an individual cell mixes inputs from different mossy fiber origins (e.g., one sensory and one motor-related precerebellar nucleus), enables more complex functions. These are key questions to understand the physiological mechanisms and the way in which the cerebellar cortex processes information.

For example, following mechanical stimulation of the face (Vos et al., 1999), whiskers (Holtzman, 2006) and limbs (Holtzman et al., 2006) spontaneously active Golgi cells can either pause their firing or less commonly fire a burst of action potentials followed by a pause. These observations can suggest differential connectivity between Golgi cells and mossy fibers. *In vivo*

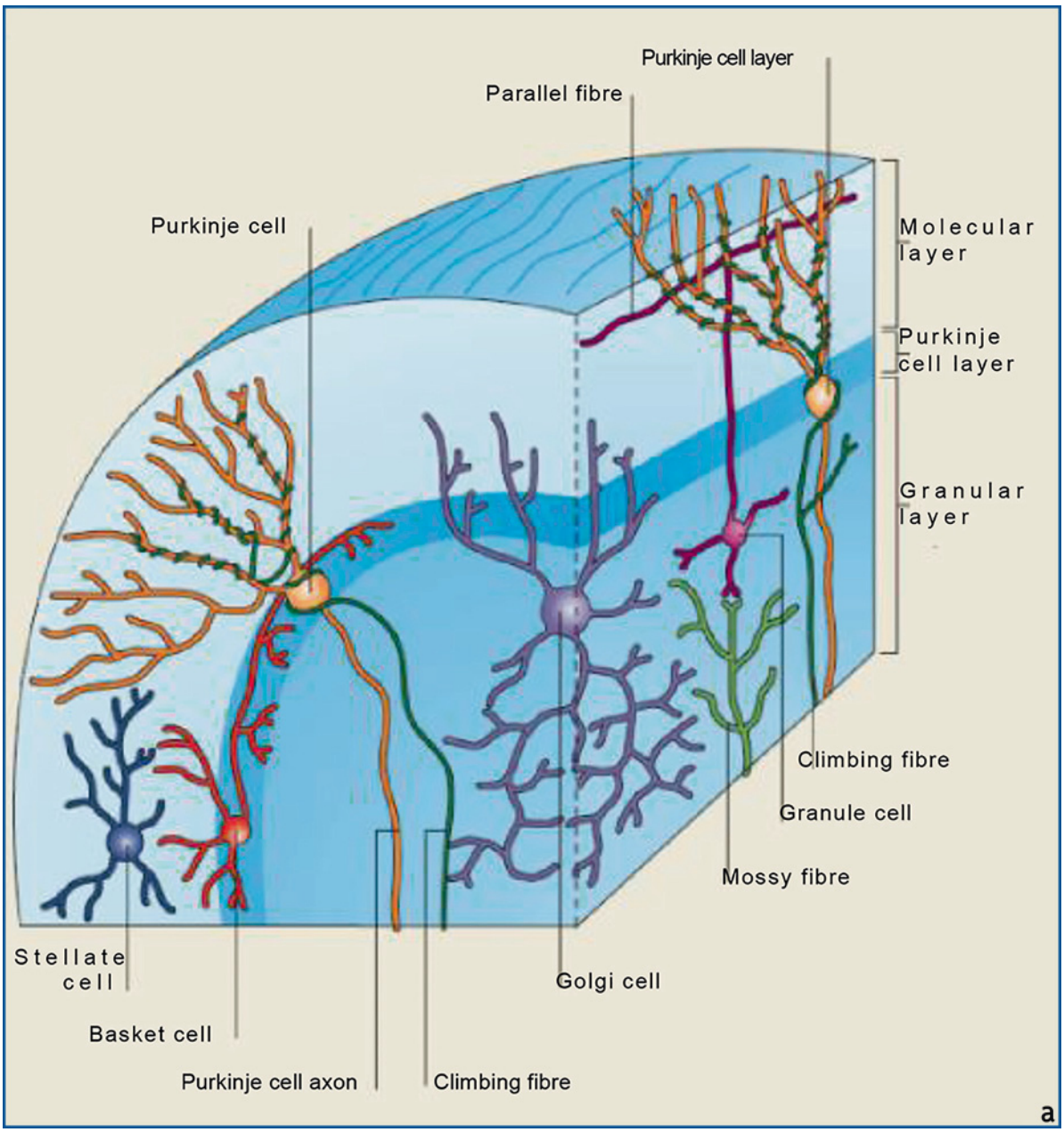


Figure 3: schematic representation of the cellular organization in the cerebellar cortex. Figure from Dean et al. (2009).

whole-cell recordings from granule cells in the cerebellum of the decerebrate cat have revealed an apparent lack of multimodal integration (Jorntell and Ekerot, 2006; Bengtsson and Jörntell, 2009). In contrast, recordings from the cerebellum of anaesthetized rodents have provided indirect evidence for multimodal integration, though different classes of mossy fibers were not systematically engaged in this study (Arenz et al., 2008). In recent genetic tracing studies, Hantman and Jessell (2010) showed that the terminals of dorsal and ventral spinocerebellar axons converge on the same cerebellar *folia* and were frequently found in proximity to the same gra-

nule cell, suggesting that cerebellar processing involves the convergence of spinal inputs onto a common granule cell target.

Two recent studies tackled directly the question of possible multimodalities between granule cells and mossy fibers (Sawtell, 2010; Huang et al., 2013). Sawtell (2010) have shown, in the mormyrid fish, that granule cells integrate sensory and motor signals from different classes of mossy fiber inputs and that this combination is important for the information coding at the Purkinje cell level. Most recently, Huang et al. (2013), by using molecular approaches in rodents, have clearly demonstrated at the anatomical level that granule cells receive multiple modalities from distinct mossy fibers arising from different precerebellar nuclei. They have shown that pontine nuclei afferents and proprioceptive streams from the externate cuneate capsule related to somatotopically similar motor output commands integrate in multimodal granule cells in the cerebellum.

Functional implication of multimodal integration in cerebellar cortex

Knowledge of whether granule cells are unimodal or multimodal integrators and whether Golgi cells integrate similar or different types of inputs is essential to understand the transformations that the cerebellar input layer performs.

Despite the high number of studies on the cerebellum, the nature of the computations which granule cells perform on incoming afferents remains controversial. Recent studies failed to positively identify multimodal inputs onto individual cells (Bengtsson and Jörntell, 2009) leading to the conclusion that granule cells act as noise filter by requiring the summation of inputs from the same modality in order to fire action potentials. However, recent papers in a cerebellum-like structure in the mormyrid-fish (Sawtell, 2010) and in rodents (Huang et al., 2013) have shown that granule cells can actually be multimodal integrators which enables more complex functions (**Fig. 4**). A sparse recoding of mossy fiber input patterns by granule cells is a critical aspect of the expansion recoding of the Marr-Albus theory of cerebellar function (Marr, 1969; Albus, 1971). Expansion recoding is coding of information in greater detail. The granule cells are the elements of the expansion recoder. The enormous number of granule cells would allow us to learn to recognize a large number of sensory or motor input signals, provided that these arrive independently via mossy fibers. Because there are so many of them, individual granule cells would have distinct patterns of activity with little or no concurrent activation, and hence very little ambiguity. Because of the low ambiguity, expansion recoding permits dowstream Purkinje cells to perform rapid, efficient learning of discriminations among events or input patterns. Such a sparse recoding could arise if mossy fibers with diverse response properties converged onto individual granule cells and were required to be active together to trigger granule cell firing.

The cerebellum contributes to fast and flexible motor control by predicting the sensory consequences of movements on a fine timescale and these predictions are available before visual or proprioceptive feedback from the executed actions. This cerebellar forward model prediction, based on efferent copy of motor commands, allows for rapid error detection and correction, for motor coordination and motor planning (Ramnani, 2006; Ito, 2008). This forward model requires sensory and efferent copy signals related to intented actions. To predict sensory consequences, efferent copies must be converted into sensory coordinates and this process seems to take place in the cerebellum (Lesage et al., 2012). Therefore, multimodal granule cells could potentially fire an action potential for one or the other modality. This suggests a plausible mechanism for converting motor inputs (efferent copies) in sensory coordinates.

This speculative mechanism does not take into account the inhibition provided by Golgi cells onto granule cells (Crowley et al., 2009). Golgi cells could also be multimodal integrators because mossy fibers synapse onto them (Kanichay and Silver, 2008). This brings one more level of complexity on the information processed in the cerebellar cortex. Modern biological techniques which allow selective activation of identified pathways like optogenetics (Gunaydin et al., 2010) and single-neuron recordings are well-suited for testing this hypothesis.

Conclusions

The cerebellum has been specifically associated with the refinement and the correction of ongoing movements. In order to perform a task, sensory information from the periphery is inte-

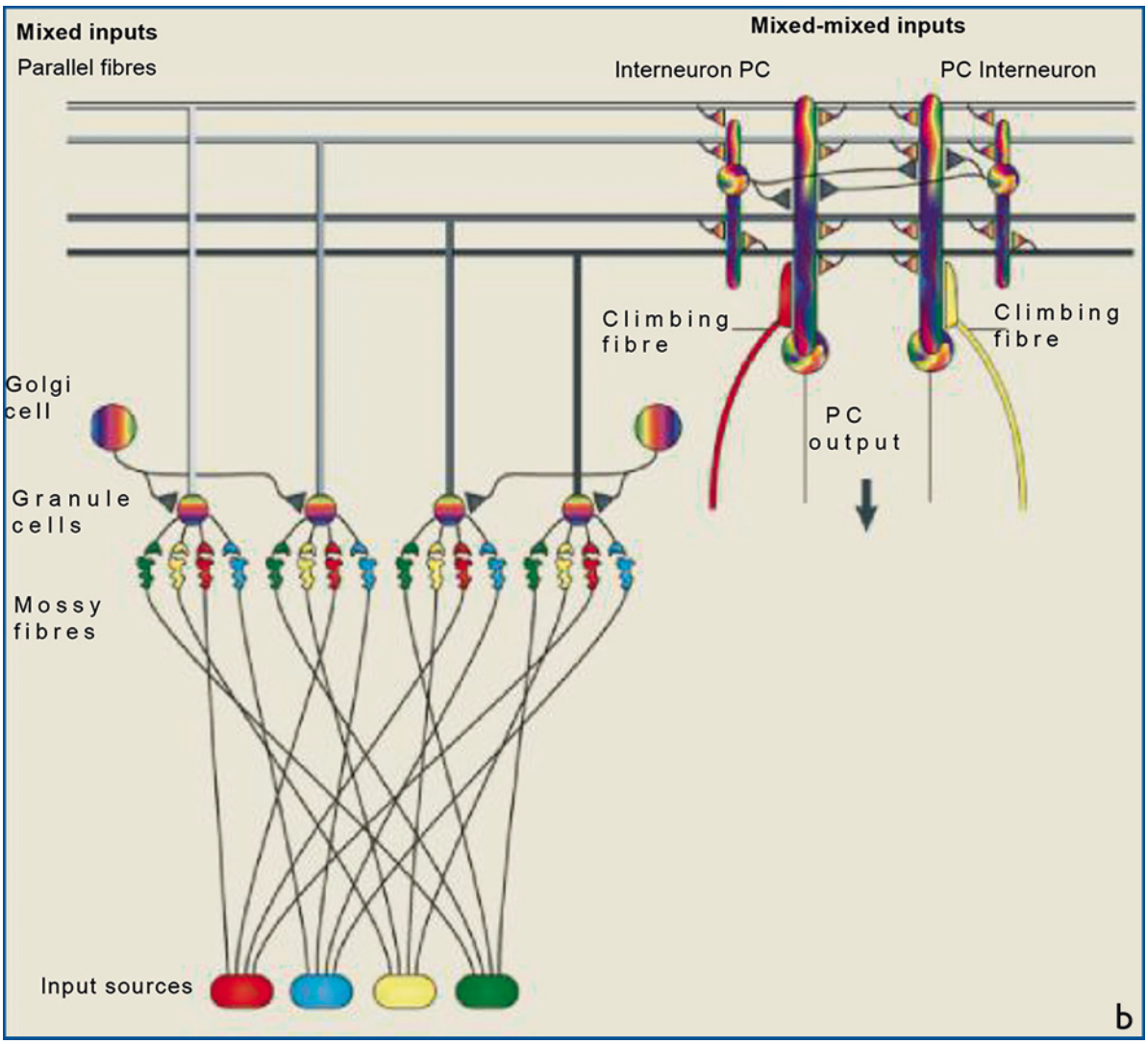


Figure 4: cerebellar microcircuit illustrating the multimodality of the inputs in the granule cell layer. Mossy fibers input are color-coded to signify the type of information that is conveyed (somatosensory, auditory, visual, motor, etc...). Purkinje cells (PC) are thought to receive mixed granule cell inputs from the parallel fibers. However, a single climbing fiber, carrying coding for one modality contacts a single Purkinje cell which forms the basis for the concept of the microzone. From Dean et al. (2009).

grated with the efference copy from the motor cortex, which allows the required corrections to be computed. Understanding how such inputs are integrated is important for understanding brain function and in the longer term, how genetic and disease-induced changes in proteins, synapses and neurons cause the aberrant network behavior that occurs during neurological disorders.

Currently, knowledge in neuroscience is advancing rapidly at the molecular/cellular level on one hand and the behavioral/cognitive level on the other hand. To understand mechanisms underlying the generation of brain functions, however, it is essential to bridge these two levels with more detailed knowledge about neuronal circuitry. The cerebellum is thus a perfect model to achieve this goal.

Quand notre cerveau réinterprète l'espace 3D : perception bistable

Marine VERNET

Post-doctorante CNRS à l'Institut du Cerveau et de la Moelle Epinière (ICM, CNRS UMR 7225, Inserm U 1127, Université Pierre et Marie Curie)

Résumé

Lorsque notre regard explore l'espace autour de nous, nous avons le plus souvent une compréhension instantanée et stable de sa structure. Notre cerveau doit cependant prendre beaucoup de décisions perceptives afin d'élaborer cette perception consciente. Des tendances opposées permettant de stabiliser notre percept ou au contraire de réinterpréter ce que nous voyons peuvent être révélées lorsque nous observons des objets bistables, objets ambigus qui donnent successivement lieu à plusieurs percepts plausibles. Nous présentons ici la littérature et nos données issues d'expériences de stimulation magnétique transcrânienne et d'électroencéphalographie soutenant l'hypothèse d'un réseau fronto-pariétal droit à l'origine des mécanismes antagonistes de stabilisation et de réinterprétation.

Mots-clés

Perception bistable, Stimulation Magnétique Transcrânienne (SMT), Electroencéphalographie (EEG), Cortex Pariétal, Cortex Préfrontal Dorsolatéral (CPFdl), Réseau, Espace 3D, Concave, Convexe, Exploration, Exploitation

When our brain interprets 3D space: bistable perception

Abstract

When our eyes explore the 3D space around us, we generally get an instantaneous and stable understanding of its structure. However, our brain has to take many perceptual decisions to develop such conscious perception. Opposite trends to stabilize or on the contrary to reinterpret our percepts are revealed when we observe bistable objects, i.e. ambiguous objects that lead successively to distinct plausible percepts. Here we present the literature, and our data obtained from experiments using transcranial magnetic stimulation and electroencephalography, supporting the hypothesis of a right fronto-parietal network subtending antagonistic mechanisms for stabilization and reinterpretation.

Keywords

Bistable perception, Transcranial Magnetic Stimulation (TMS), Electroencephalography (EEG), Parietal Cortex, Dorsolateral Prefrontal Cortex (DLPFC), Network, 3D Space, Concave, Convex, Exploration, Exploitation

Introduction : Percepts illusoires, percepts bistables

Comme souvent en sciences cognitives, l'étude de situations rares permet de mieux comprendre les mécanismes qui sous-tendent les situations usuelles. Ainsi, c'est grâce aux lésions de patients que nous pouvons isoler des processus cognitifs sous-tendus par des réseaux neuronaux endommagés. De même, c'est grâce aux illusions et autres phénomènes rares que nous pouvons mettre en évidence les chemins de notre interaction avec le monde. En effet, il n'existe pas dans notre cerveau une copie exacte du monde extérieur tel qu'il s'offre à nos yeux : nous construisons sans cesse des percepts conscients sur la base de nombreux indices internes et externes. Dans le cas de la perception de la profondeur, nous combinons des indices de disparités binoculaires (les

deux yeux reçoivent des signaux légèrement décalés), de taille (un objet plus petit est plus loin), de perspective (des lignes parallèles se resserrent dans le lointain), etc., ainsi que des connaissances a priori (un visage est convexe, « en relief », et non pas concave, « en creux »). Grâce à ces indices et même s'ils ne sont pas tous présents, nous pouvons très rapidement naviguer dans l'espace et interagir avec les objets qui s'y trouvent.

Parfois cependant, nous nous trompons. Scientifiques et artistes se sont amusés à créer des illusions nous induisant en erreur. Si vous regardez bien en face la sculpture *House I* de Roy Lichtenstein (National Gallery Sculpture Garden, Washington DC, USA), vous voyez une maisonnette. En tournant autour de la maison, vous vous apercevez bien vite que celle-ci n'est pas convexe, comme une vraie maison, mais concave. De plus, cette « maison » est bien biscornue et aucun angle n'est droit ! L'arrête du mur qui semblait pointer vers vous est en fait plus éloignée que les côtés. Le fait que cette arrête centrale soit plus grande et votre connaissance des maisons vous ont induit en erreur. Ces indices sont d'ailleurs si forts que lorsque vous retournez à votre position initiale, vous ne pouvez pas vous empêchez de voir une maison presque normale, même si vous êtes à présent plus sensible à de petites incohérences, par exemple à la façon dont la maison repose sur le sol.

Ce type d'illusions suggère que notre système perceptif utilise des heuristiques puissantes, des raccourcis cognitifs très utiles pour percevoir rapidement et correctement dans la majorité des cas. L'interprétation la plus plausible s'impose à nous. À l'extrême opposé, un autre phénomène témoigne d'une plus grande prudence dans notre manière d'appréhender le monde. Quand la somme des indices disponibles reste ambiguë et que plusieurs interprétations sont également plausibles, apparaît alors un phénomène de multistabilité (bistabilité pour deux interprétations). L'une des interprétations s'impose à nous quelques temps de manière exclusive, mais notre cerveau finit par la remettre en cause, une autre interprétation prend le relais et ainsi de suite. Bien que l'on puisse volontairement influencer le temps passé avec chaque percept, les changements interviennent de manière inévitable et aléatoire. De nombreux artistes ont créé des œuvres bistables (M.C. Escher, Sandro Del-Prete, Jos De Mey) et ce phénomène offre des stimuli instructifs pour les scientifiques qui explorent la conscience perceptive.

Deux approches scientifiques ont principalement été abordées. La première s'attache à distinguer (i) l'activité corticale générée en réponse au monde physique, activité stable si ce dernier reste stable, et (ii) l'activité reflétant le contenu de notre conscience, activité modifiée avec chaque changement de percept. Ainsi, les aires corticales de bas niveau (comme les aires visuelles primaires) encodent principalement les propriétés physiques des stimuli bistables tandis que les aires associatives de plus haut niveau (comme les cortex pariétal et frontal) semblent dédiées à la perception consciente, comme le montre par exemple une étude d'imagerie par résonnance magnétique fonctionnelle (IRMf) (Lumer & Rees, 1999).

La deuxième approche s'attache à comprendre les mécanismes concurrents à l'œuvre dans notre comportement perceptif d'exploration et d'exploitation. Exploration, car nous devons considérer les différentes possibilités, et donc permettre régulièrement au percept alternatif de détrôner le percept établi. Exploitation, car nous devons stabiliser chaque percept suffisamment longtemps afin de le considérer dans son intégrité. Les travaux que nous présentons ici s'inscrivent dans cette deuxième approche, en étudiant les phénomènes de transition et de stabilisation lorsque nous observons un dessin de « Mach Card », c'est-à-dire deux parallélogrammes qui peuvent être perçus comme l'intérieur ou la couverture d'un livre (bistabilité concave/convexe, **Fig. 1**) .

Pourquoi ne voyons-nous qu'un percept ? Pourquoi finit-il par changer ?

Plusieurs hypothèses distinctes (mais sans doute complémentaires) permettent d'expliquer la phénoménologie bistable : l'une repose sur des mécanismes ascendants (*bottom-up*) et l'autre sur des mécanismes descendants (*top-down*). Selon la première hypothèse, la perception bistable reposerait sur des processus ascendants, originaires des aires sensorielles primaires et atteignant des aires de plus haut niveau. Les deux percepts possibles seraient encodés au niveau des aires bas niveau et s'inhiberaient mutuellement. Ils ne pourraient donc pas exister simultanément avec la même intensité : le percept dominant inhibe-

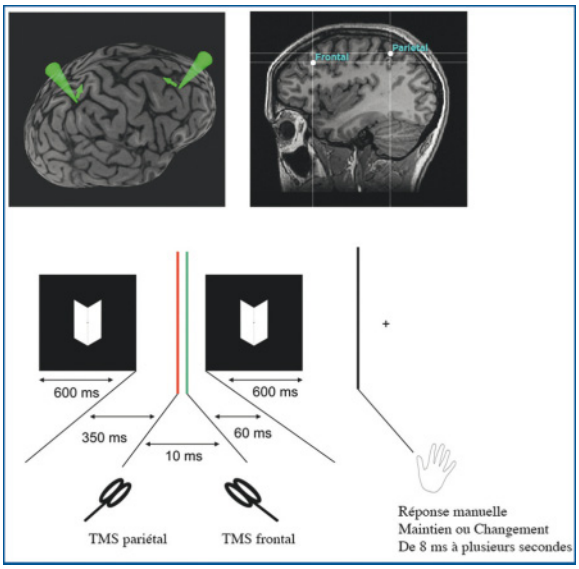


Figure 1 : Conditions expérimentales. En haut : les aires stimulées. En bas : un essai consiste en deux présentations courtes de l'image bistable, la stimulation (une impulsion sur le cortex pariétal, ou une impulsion sur le pariétal puis une impulsion sur le cortex frontal) intervenant entre ces deux présentations. Après la deuxième présentation, le participant doit indiquer si les percepts induits par chaque présentation d'image étaient similaires ou différents.

rait le percept dominé jusqu'à ce que la fatigue au sein de la population de neurones dominante permette de renverser l'équilibre. Des études avec des présentations intermittentes d'un stimulus bistable (nous reviendrons plus loin sur cette méthode) sont en faveur de ces mécanismes ascendants (Kornmeier et al., 2005). Un tel protocole permet de révéler l'instant précis où le changement de percept a lieu. En couplant ce protocole avec l'électroencéphalographie (EEG, méthode d'enregistrement, à l'aide d'électrodes disposées sur la surface du crâne, des potentiels électriques qui se propagent depuis des aires corticales), les chercheurs ont pu montrer qu'un potentiel était évoqué par les changements de percept au niveau des aires visuelles 120 ms après l'apparition du stimulus visuel. Ce potentiel intervient assez tôt pour supposer qu'il provient directement du traitement visuel du stimulus. Cette étude n'exclut cependant pas l'existence de mécanismes descendants, c'est-à-dire liés à l'influence d'aires de haut niveau sur les aires de bas niveau. L'existence de cette deuxième catégorie de mécanismes est en effet compatible avec le fait que la fréquence d'alternance peut être volontairement influencée ou encore le fait qu'un percept unique est maintenu tant que l'observateur ne sait pas que l'image est ambiguë.

Un autre cadre théorique, basé sur l'attention, permet de réconcilier ces deux approches. Les mécanismes attentionnels, qui peuvent être soit exogènes (c'est-à-dire influencés par les stimuli externes, donc ascendants), soit endogènes (c'est-à-dire influencés par des mécanismes internes, donc descendants) pourraient moduler la perception bistable (Raz et al., 2007). En effet, une étude en IRMf montre que les aires activées par des tâches de perception bistable et des tâches d'attention sont largement communes (Slotnick & Yantis, 2005) : il s'agit essentiellement du réseau fronto-pariétal droit. Par ailleurs, des enregistrements EEG ont montré qu'une succession de synchronisations entre les aires pariétales et frontales précédaient des changements de percept (Nakatani & van Leeuwen, 2006). Ces mêmes aires seraient également importantes pour encoder l'ambiguïté et résoudre des conflits perceptuels (Brouwer et al., 2009 ; Preston et al., 2009). Enfin, des lésions des aires pariétales ou frontales chez des patients peuvent donner lieu à des anormalités dans les fréquences d'alternance lors de l'observation de stimuli bistables (Ricci & Blundo, 1990 ; Meenan & Miller, 1994 ; Bonneh et al., 2004).

Les études par IRMf et EEG, essentielles pour établir un lien entre une activité corticale et un phénomène cognitif, ne permettent cependant pas d'en démontrer la causalité. Les études chez les patients avec des lésions corticales sont donc particulièrement importantes. Cependant, les lésions sont d'une part rarement limitées aux aires d'intérêt et, d'autre part, des phénomènes de plasticité corticale ont pu permettre une réorganisation corticale en réponse à l'atteinte initiale. Une autre méthode des neurosciences va nous permettre d'interagir, de manière non invasive, avec l'activité corticale et d'étudier les changements cognitifs qui en résultent : la stimulation magnétique transcrânienne.

Neurostimuler pour stabiliser ou changer de percept

La stimulation magnétique transcrânienne (SMT) est une méthode de stimulation cérébrale non invasive qui repose sur le principe de l'induction électromagnétique. Une bobine dans

laquelle circule un courant électrique bref mais intense, posée sur la tête d'un participant, induit un champ magnétique capable de traverser le crâne et d'induire dans le cerveau des courants électriques. Selon l'intensité et l'orientation des courants induits au sein du cortex, certaines populations de neurones au sein de l'aire stimulée pourront s'activer. Depuis son introduction (Barker et al., 1985), cette méthode a principalement connu deux grandes applications, utiles en recherche fondamentale comme en clinique. La première consiste à délivrer des impulsions uniques sur une ou deux aires corticales de manière à activer ou à perturber leur fonctionnement. Cette méthode, combinée avec l'exécution d'une tâche, permet de connaître avec une très grande précision temporelle l'implication d'aires corticales pour la tâche (méthode utilisée dans notre étude qui sera décrite plus loin). La seconde application de la SMT consiste à délivrer des trains d'impulsions (SMT répétitive ou SMTr) qui vont rendre l'aire stimulée plus ou moins active, selon les paramètres de stimulation, jusqu'à plusieurs dizaines de minutes après la stimulation elle-même (Pascual-Leone et al., 1998). Il est alors possible de tester, pendant cette période de temps, si la SMT a modulé le comportement du participant, par exemple en détériorant ou en améliorant ses performances lors d'une tâche pour laquelle l'aire stimulée est supposée être essentielle (méthode utilisée par d'autres équipes dans les études sur la perception bistable décrites ci-dessous).

Ces dernières années, plusieurs études ont utilisé la SMTr pour tester le rôle des aires pariétales et frontales droites dans la perception bistable. Des chercheurs ont par exemple appliqué sur le lobe pariétal supérieur (LPS) droit ou gauche une SMTr avec des paramètres qui sont supposés rendre l'aire stimulée moins active (Kanai et al., 2010). Avant et après la stimulation, ils ont testé la fréquence d'alternance reportée par des participants observant un stimulus bistable. Ce stimulus était constitué de mouvements locaux et pouvait être interprété globalement comme un objet tournant dans une direction ou dans la direction opposée. Les résultats indiquent que le LPS aurait pour rôle de favoriser le changement : en effet, son inhibition par SMT diminue la fréquence d'alternance entre les deux percepts possibles. Cependant une autre étude a montré un résultat qui soutiendrait plutôt l'hypothèse contraire, à savoir que le LPS aurait un rôle stabilisateur (Carmel et al., 2010). Le protocole SMTr était différent, mais également censé rendre le LPS droit moins actif. Le stimulus bistable consistait en une rivalité binoculaire, c'est-à-dire des images distinctes présentées à chaque œil donnant lieu à un percept conscient unifié correspondant tantôt à l'une, tantôt à l'autre image.

Plutôt que les différences de protocoles de SMTr et de types de stimulus bistable, il semblerait que les effets opposés dans les deux études proviennent du lieu exact de la stimulation. En effet, une troisième étude a réconcilié ces deux résultats apparemment contradictoires (Kanai et al., 2011). En conservant le même protocole SMTr et le même stimulus bistable que la première étude mais en visant la même aire que la deuxième étude, les chercheurs ont montré une augmentation de la fréquence d'alternance, comme dans la deuxième étude. L'aire la plus postérieure au sein du LPS, stimulée dans la première étude, favoriserait le changement, tandis qu'une partie plus antérieure du LPS, visée dans la deuxième et la troisième étude, aurait un rôle stabilisateur. Une quatrième étude vient cependant compliquer ces résultats (Zaretskaya et al., 2010). En effet, un autre protocole utilisant la SMTr (également inhibiteur), appliqué sur la partie antérieure du SPL droit, provoque une décroissance de la fréquence d'alternance dans un paradigme de rivalité binoculaire. La différence fondamentale de cette étude avec les précédentes était que les alternances étaient mesurées pendant l'application de la SMTr et non après, comme le font les protocoles standards. Il est fort probable que les effets de la SMTr soient différents pendant et après la stimulation.

Enfin, une dernière étude s'est intéressée à une autre aire hypothétiquement importante pour la phénoménologie bistable : le cortex préfrontal dorsolatéral (CPFdl) droit (De Graaf et al., 2011). Un protocole de SMTr inhibiteur sur le CPFdl droit n'a pas montré d'effet sur les fréquences d'alternance d'un stimulus bistable, lorsque les participants devaient rapporter, comme dans les études précédentes, les changements spontanés de percept. En revanche, dans une autre condition, la SMTr a détérioré la capacité des participants à contrôler volontairement les changements de percept. Cette étude suggère donc que le CPFdl n'est pas essentiel pour le

comportement d'exploration/exploitation bistable spontané, mais seulement pour son contrôle volontaire.

Moduler la physiologie du réseau fronto-pariétal à des instants critiques

Les études précédentes de SMTr ont démontré l'implication causale des aires pariétales droites dans la phénoménologie bistable. Cependant, plusieurs questions restent en suspens. Quand cette implication a-t-elle lieu ? Y a-t-il un lien entre l'activité fronto-pariétale en amont des changements de percept et les potentiels évoqués par un changement de percept ? Quel est le rôle du cortex frontal, activé dans les études en IRMf, mais dont la stimulation reste sans effet sur l'alternance spontanée ? Quel est le rôle des synchronisations pariéto-frontales avant les changements de percept ? Afin de répondre à ces questions, nous avons combiné des techniques qui avaient été utilisées jusqu'ici séparément (**Fig. 1**).

Nous avons utilisé, comme dans l'étude de Kornmeier et al. (2005), des présentations discontinues du stimulus bistable. La durée de chacune des présentations est suffisamment courte pour que la probabilité qu'un changement de percept ait lieu au cours d'une présentation soit faible. Par contre, si les deux présentations génèrent des percepts différents, le changement a certainement lieu au moment de l'apparition de la deuxième image. Ceci nous permet d'utiliser la SMT non pas de manière répétitive, mais en délivrant des impulsions isolées et synchronisées avec la tâche, afin d'explorer les mécanismes corticaux avec une grande résolution temporelle.

Par ailleurs, nous avons combiné la SMT avec l'EEG. Des progrès techniques et méthodologiques récents ont en effet permis ce couplage, qui crée une synergie entre les possibilités scientifiques de chacune de ces techniques (Ilmoniemi et al., 1997 ; Miniussi & Thut, 2010). L'EEG permet d'observer non seulement les effets physiologiques de la SMT sur l'aire stimulée mais également sur les aires qui lui sont connectées. De plus, l'EEG enregistre simultanément les signaux évoqués par la SMT et les signaux évoqués par une tâche ou un état cognitif : elle permet ainsi d'explorer comment la SMT interagit avec les processus corticaux et module la cognition. Nous avons pu ainsi estimer les potentiels qui étaient évoqués par la tâche de perception et les potentiels évoqués par la SMT, et observer l'interaction entre la SMT et la tâche (**Fig. 2**).

Enfin, nous avons utilisé la SMT bifocale, c'est-à-dire avec deux bobines de stimulation, délivrant des impulsions successivement sur le cortex pariétal et le cortex frontal. Nous avons ainsi stimulé la partie antérieur du LPS qui avait jusque là montré un rôle stabilisateur (Carmel et al., 2010). Plus précisément, une impulsion unique était appliquée sur le LPS 70 ms avant la seconde apparition de l'image bistable afin d'étudier les effets de la perturbation du cortex pariétal sur la stabilité du percept bistable. Pour certains essais, cette première impulsion était suivie d'une deuxième impulsion sur le CPFdl qui avaient montré un rôle dans le contrôle volontaire de la perception bistable (De Graaf et al., 2011). Plus précisément, cette seconde impulsion était délivrée sur le CPFdl 10 ms après la première impulsion (c'est-à-dire 60 ms avant la seconde apparition de l'image bistable) afin d'étudier les effets de la perturbation du cortex préfrontal sur la modulation de la stabilité induite par la perturbation du cortex pariétal. Pour chaque impulsion, nous estimons que la stimulation réelle perturbe les processus neuronaux et nous l'avons comparée à des conditions de stimulation factice (**Fig. 1**).

Démontrer l'interaction entre aires stabilisatrices et aires favorisant le changement

Nous avons tout d'abord confirmé le résultat de Kornmeier et al. (2005) : il existe bien, 120 ms après le début de la deuxième présentation du stimulus bistable, un potentiel lié au changement de percept (**Fig. 3**, en haut). Cependant, ces potentiels enregistrés peu de temps après un changement ne présument pas du caractère bas niveau de l'origine du changement. En effet, nous montrons également que la SMT appliquée sur le cortex pariétal 70 ms avant la deuxième présentation de l'image bistable module ces potentiels (**Fig. 3**, au milieu). Cette modulation est accompagnée d'une diminution significative de la stabilité du percept (**Fig. 4**, à gauche). Ainsi, nous avons confirmé le rôle stabilisateur de la partie antérieure du LPS. Nous montrons de plus qu'un changement de percept pourrait se préparer jusqu'à 70 ms avant le changement lui-même, par

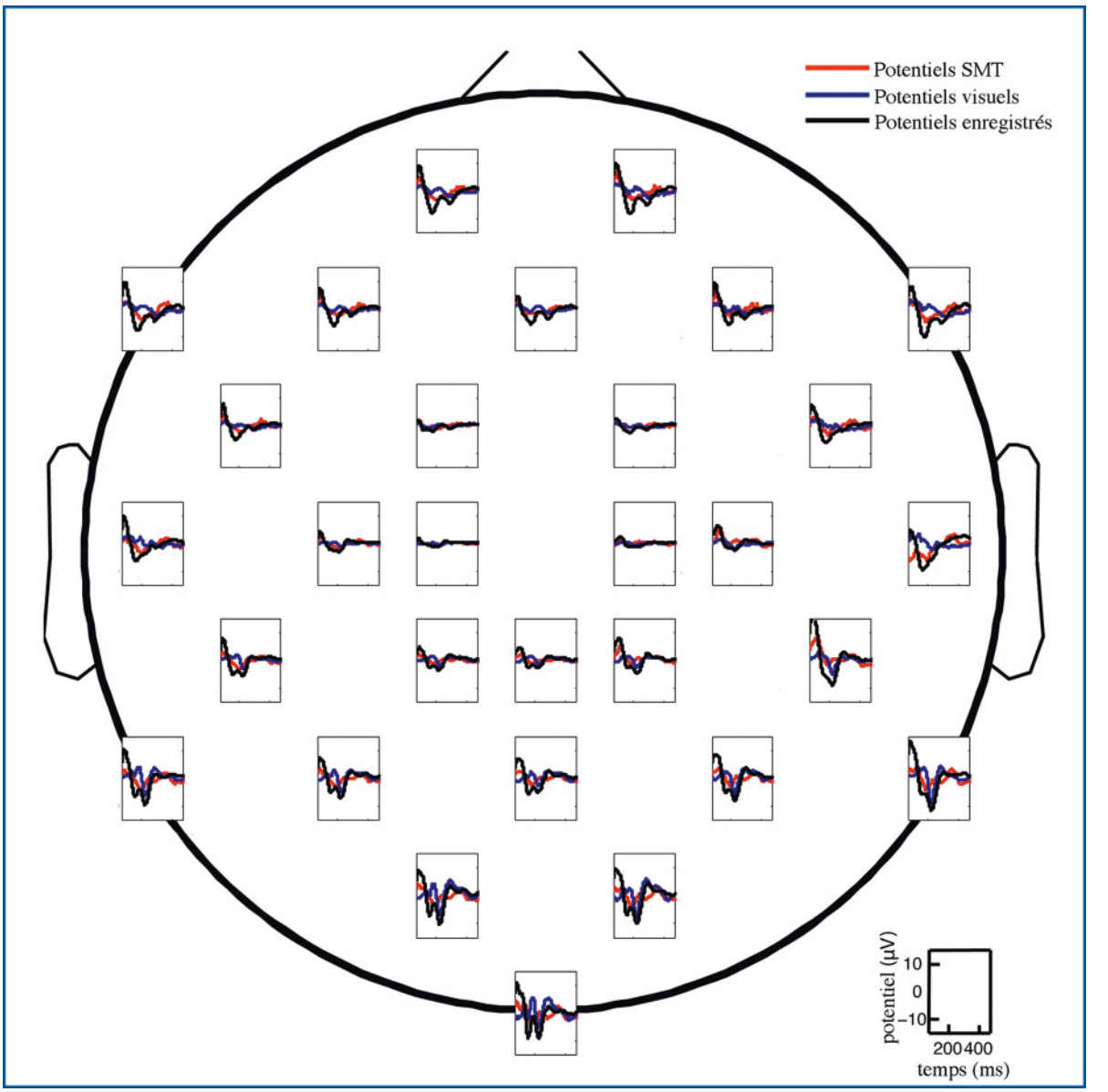


Figure 2 : Illustration des potentiels évoqués dans l'EEG. La SMT sur le pariétal à t = 0 induit des potentiels (en rouge) qui interagissent avec les potentiels induits par la tâche et en particulier l'apparition de l'image à t = 70 ms (en bleu) pour donner les potentiels enregistrés au cours de l'expérience (en noir).

inhibition des aires stabilisatrices (dont le LPS antérieur).

Par ailleurs, nous montrons que lorsqu'une deuxième impulsion vient perturber le CPFdl, les effets de la première impulsion ne sont plus significatifs ni au niveau physiologique (**Fig. 3** en bas), ni au niveau perceptif (**Fig. 4** à droite). Ce résultat est compatible avec les études chez les patients et chez les sujets sains en IRMf et EEG qui suggèrent un rôle des aires frontales ainsi que des synchronisations entre les aires pariétales et frontales à l'origine d'un changement de percept. Ces résultats sont donc compatibles avec l'hypothèse selon laquelle l'inhibition du LPS antérieur stabilisateur s'accompagne d'une levée d'inhibition des aires favorisant le changement, le LPS postérieur mais également le CPFdl. Nous suggérons que le CPFdl génère un signal déclen-

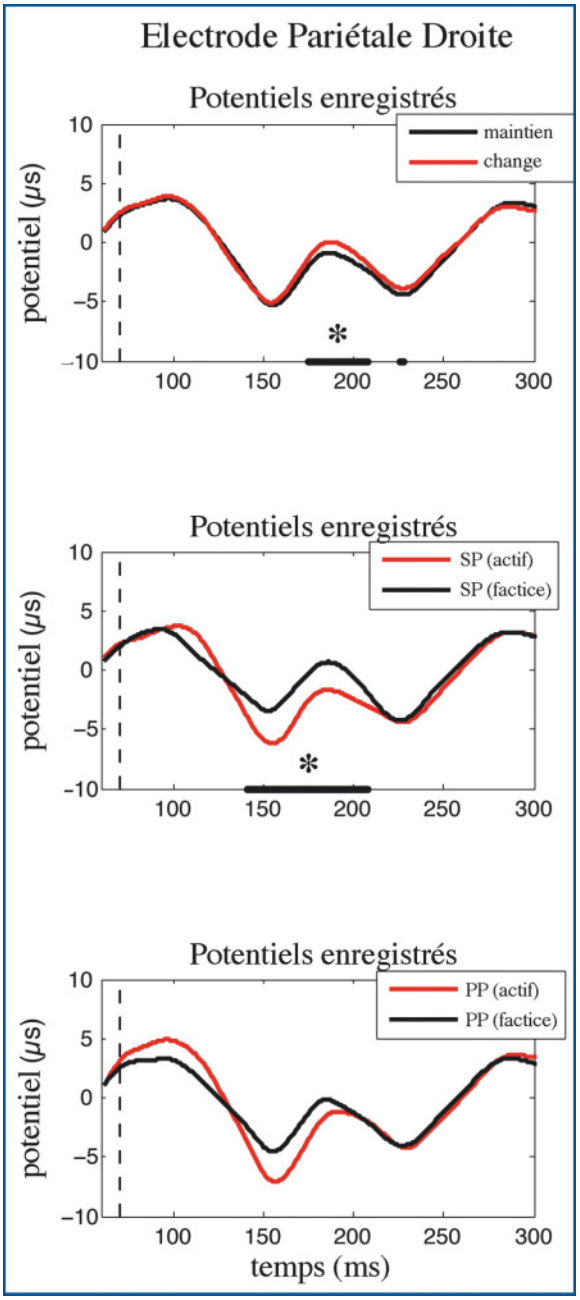


Figure 3 : Signaux EEG enregistrés sur le cortex pariétal droit. En haut : les changements de percept et maintiens de percept donnent lieu à des potentiels significativement différents autour de 190 ms (120 ms après l'apparition de l'image). Au milieu : la SMT réelle sur le cortex pariétal module significativement les potentiels par rapport à la SMT factice. En bas : quand cette stimulation est suivie par une deuxième SMT réelle sur le cortex frontal, cette modulation n'est plus statistiquement significative.

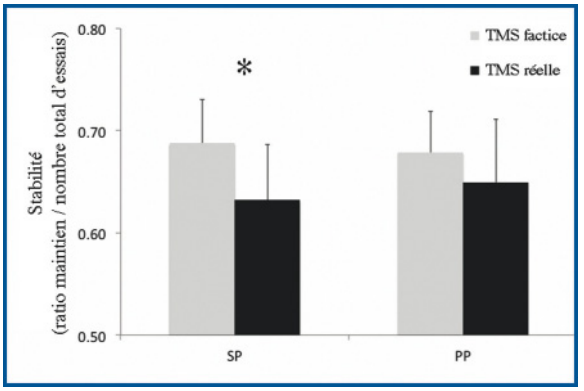


Figure 4 : Résultats comportementaux. La SMT réelle sur le cortex pariétal droit induit une baisse de la stabilité du percept par rapport à la SMT factice. Par contre, quand cette stimulation est suivie par une deuxième SMT réelle sur le cortex frontal droit, la baisse n'est plus statistiquement significative.

cheur permettant au changement d'avoir effectivement lieu.

Cette hypothèse permet également d'expliquer l'absence apparente de rôle du CPFdl dans l'alternance spontanée (De Graaf et al., 2011). En effet, une stimulation inhibitrice sur le CPFdl pourrait n'être efficace que lorsque celui-ci est déjà activé, soit parce que le participant tente de contrôler volontairement son percept, soit parce qu'un changement devient possible suite à l'inhibition des aires stabilisatrices.

Conclusion

Cette étude nous a permis d'apprendre que notre cerveau « reconstruit » l'espace dans lequel nous naviguons en élaborant des percepts cohérents, unifiés et stables. Cependant, il existe un mécanisme qui permet de réinterpréter ce que nous voyons si des ambiguïtés subsistent. Pour cela, le réseau attentionnel fronto-pariétal droit est sollicité. Des aires stabilisatrices s'inhibent, des aires favorisant le changement s'activent, ces évènements s'influençant mutuellement. L'importance relative de chaque aire et sa primauté sur les autres aires sont modulées en fonction du contexte. Dans cette recherche, nous démontrons particulièrement que les changements spontanés sont favorisés par une perturbation d'une aire pariétale stabilisatrice et l'absence de perturbation d'une aire frontale déclenchant un changement de percept. Ainsi, exploiter ou explorer dans notre conscience l'espace qui s'offre à

nous provient de modulations de l'activité au sein d'un réseau distribué, qu'elles soient spontanées, contrôlées volontairement, ou manipulées par neurostimulation.

Remerciements

Je remercie la Fondation Fyssen pour l'aide qu'elle m'a attribuée, le Professeur Alvaro Pascual-Leone qui m'a accueillie dans son laboratoire à Boston (Berenson-Allen Center for Noninvasive Brain Stimulation, Harvard Medical School, Beth Israel Deaconess Medical Center) ainsi que les membres de ce laboratoire qui m'ont aidée à réaliser ce projet : Anna-Katharine Brem et Faranak Farzan, ainsi que Shahid Bashir, Christa Villari, Qingua (Rocky) Luo pour leur participation à l'acquisition des données et Andrea Vatulas, Ann Connor et Jennifer Perez pour l'aide administrative.

Bibliographie

- Barker AT, Jalinous R, Freeston IL (1985) Non-invasive magnetic stimulation of human motor cortex. Lancet 1 :1106-1107.
- Bonneh YS, Pavlovskaya M, Ring H, Soroker N (2004) Abnormal binocular rivalry in unilateral neglect : evidence for a non-spatial mechanism of extinction. Neuroreport 15 :473-477.
- Brouwer GJ, Tong F, Hagoort P, van Ee R (2009) Perceptual incongruence influences bistability and cortical activation. PLoS One 4 :e5056.
- Carmel D, Walsh V, Lavie N, Rees G (2010) Right parietal TMS shortens dominance durations in binocular rivalry. Curr Biol 20 :R799-800.
- de Graaf TA, de Jong MC, Goebel R, van Ee R, Sack AT (2011) On the functional relevance of frontal cortex for passive and voluntarily controlled bistable vision. Cereb Cortex 21 :2322-2331.
- Ilmoniemi RJ, Virtanen J, Ruohonen J, Karhu J, Aronen HJ, Naatanen R, Katila T (1997) Neuronal responses to magnetic stimulation reveal cortical reactivity and connectivity. Neuroreport 8 :3537-3540.
- Kanai R, Bahrami B, Rees G (2010) Human parietal cortex structure predicts individual differences in perceptual rivalry. Curr Biol 20 :1626-1630.
- Kanai R, Carmel D, Bahrami B, Rees G (2011) Structural and functional fractionation of right superior parietal cortex in bistable perception. Curr Biol 21 :R106-107.
- Kornmeier J, Bach M (2005) The Necker cube-an ambiguous figure disambiguated in early visual processing. Vision Res 45 :955-960.
- Lumer ED, Rees G (1999) Covariation of activity in visual and prefrontal cortex associated with subjective visual perception. Proc Natl Acad Sci U S A 96 :1669-1673.
- Meenan JP, Miller LA (1994) Perceptual flexibility after frontal or temporal lobectomy. Neuropsychologia 32 :1145-1149.
- Miniussi C, Thut G (2010) Combining TMS and EEG offers new prospects in cognitive neuroscience. Brain Topogr 22 :249-256.
- Nakatani H, van Leeuwen C (2006) Transient synchrony of distant brain areas and perceptual switching in ambiguous figures. Biol Cybern 94 :445-457.
- Pascual-Leone A, Tormos JM, Keenan J, Tarazona F, Canete C, Catala MD (1998) Study and modulation of human cortical excitability with transcranial magnetic stimulation. J Clin Neurophysiol 15 :333-343.
- Preston TJ, Kourtzi Z, Welchman AE (2009) Adaptive estimation of three-dimensional structure in the human brain. J Neurosci 29 :1688-1698.
- Raz A, Lamar M, Buhle JT, Kane MJ, Peterson BS (2007) Selective biasing of a specific bistable-figure percept involves fMRI signal changes in frontostriatal circuits : a step toward unlocking the neural correlates of top-down control and self-regulation. Am J Clin Hypn 50 :137-156.
- Ricci C, Blundo C (1990) Perception of ambiguous figures after focal brain lesions. Neuropsychologia 28 :1163-1173.
- Slotnick SD, Yantis S (2005) Common neural substrates for the control and effects of visual attention and perceptual bistability. Brain Res Cogn Brain Res 24 :97-108.
- Zaretskaya N, Thielscher A, Logothetis NK, Bartels A (2010) Disrupting parietal function prolongs dominance durations in binocular rivalry. Curr Biol 20 :2106-2111.

Introduction: Illusory percepts, bistable percepts

As often in cognitive science, studying rare situations might help to better understand the mechanisms underlying common brain func-

tions. For instance, brain lesions in patients can help us isolate cognitive processes that are associated with the damaged neural networks. Similarly, illusions and other rare phenomena can highlight how we usually interact with the world. Indeed, our brain does not contain an exact copy of the outside world: it has to constantly build conscious percepts based on many internal and external cues. In the case of depth perception, our brain combines binocular disparity cues (the slight offset between the two images received by the eyes), size cues (the fact that farther objects appear smaller), perspective cues (the fact that parallel lines get closer when going farther), etc., as well as a priori knowledge (a face is convex, not concave). Even if not all are present at the same time, these clues help us quickly navigate through 3D space and interact with the objects therein.

Sometimes however, we get it wrong. Scientists and artists played and created illusions to trick our brain. If you look straight ahead to the sculpture *House 1* by Roy Lichtenstein (National Gallery Sculpture Garden, Washington DC, USA), you simply see a house. Turn around the house and you will quickly realize that it is not convex, like a real house, but instead concave. In addition, this "house" is quirky and there is not a single right angle! The edge wall that seemed pointing towards you is actually farther than the sidewalls. You were misled by the larger size of this edge and your prior general knowledge about houses. These spatial cues are so strong that when you return to your original position, you can not prevent yourself from seeing again an almost normal house, even if you are now more sensitive to small inconsistencies, e.g., to how the house reposes on the ground.

Such illusions suggest that our perceptual system uses powerful heuristics, i.e., useful cognitive shortcuts to quickly, and in the majority of cases correctly, perceive the world. The most plausible interpretation is imposed on us. At the opposite extreme, another phenomenon reflects that we can be more cautious in the way we understand the world. When the sum of available evidence is ambiguous and several interpretations are equally plausible, a phenomenon of multistability arises (bistability in the case of two interpretations). Only one interpretation is imposed on us at a time, but our brain ends up questioning it, another interpretation takes over and so on. While we can voluntarily influence the time spent with each percept, changes will inevitably and unpredictably occur. Many artists created bistable works (e.g., MC Escher, Sandro Del-Prete, Jos De Mey), providing informative stimuli for scientists exploring perceptual consciousness.

In this context, two scientific approaches have been mainly addressed. The first approach aims at dissociating (i) the cortical activity generated in response to the physical world, which remains stable as long as the world remains stable, and (ii) the activity reflecting the content of our consciousness, which changes with every perceptual change. It has been shown with experiments using functional magnetic resonance imaging (fMRI) that low-level cortical areas (e.g., primary visual cortex) mainly encode physical properties of bistable stimuli, while higher-level associative areas (namely parietal and frontal cortices) are dedicated to conscious perception (Lumer & Rees 1999).

The second approach aims at understanding the competing mechanisms at work during our exploring/exploiting perceptual behavior. Exploration allows us to consider all the available alternatives, and thus to regularly dethrone an established percept and reveal an alternative one. Exploitation allows us to stabilize each percept long enough to gather a maximum of information about it. The work presented here follows this second approach, focusing on the transition and stabilization phases during observation of a "Mach Card", e.g., two parallelograms that can be perceived either as the inside of a book or as its cover (concave/convex type of bistability, **Fig. 1**).

Why do we see only one percept at a time? Why do percepts change?

Several distinct (but probably complementary) hypotheses can explain the bistable phenomenology: one relies on bottom-up while the other relies on top-down processes. First, bistable perception might rely on bottom-up processes, such as processes originating from primary sensory areas reaching higher-level areas. The two possible percepts would be encoded within low-level brain areas and would mutually inhibit each other. The two percepts would be encoded with different intensities, the dominant one inhibiting the weaker one until fatigue within the dominant population of neurons would produce a balance shift. Some studies with protocols presenting

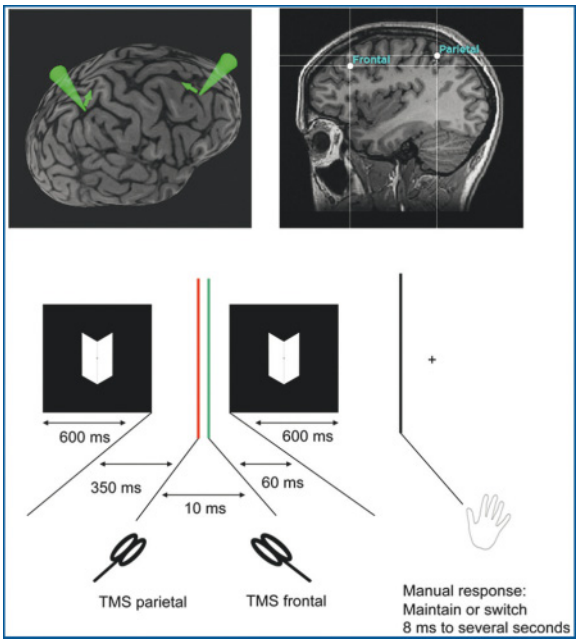


Figure 1: Experimental conditions. Top: areas stimulated. Bottom: a trial consists of two short presentations of the bistable image; the stimulation (a pulse on the parietal cortex, or a pulse on the parietal followed by a pulse on the prefrontal cortex) is delivered between the two image presentations. After the second image presentation the participant indicates whether the percepts induced by the two image presentations were similar or different.

intermittent bistable stimuli (we will later return to this method) are in favor of such bottom-up mechanisms (Kornmeier et al., 2005). Such protocols are able to reveal the precise moment at which perceptual changes occur. Combining such protocols with electroencephalography (EEG, a recording method using electrodes at the surface of the skull to record electrical potentials propagating from active cortical areas), researchers were able to demonstrate the existence of potentials evoked by perceptual changes within visual areas 120 ms after the onset of the visual stimulus. This potential occurred early enough to assume that it originated directly from visual processing of the stimulus. However, this study does not exclude the existence of top-down mechanisms, which is related to the influence of higher-level areas on low-level areas. The existence of this second type of mechanisms is indeed compatible with the fact that switching frequency can be voluntarily influenced, or that a single percept is maintained as long as the observer does not know that the image is ambiguous.

The bottom-up and top-down approaches can be reconciled within another theoretical framework based on attention. Indeed both exogenous attention (i.e., bottom-up, influenced by external stimuli) and endogenous attention (i.e., top-down, influenced by internal mechanisms) seem to modulate bistable perception (Raz et al., 2007). Functional MRI studies showed that areas activated by bistable perception tasks and attention tasks are largely overlapping and concern mostly the right fronto-parietal network (Slotnick & Yantis, 2005). In addition, EEG recordings showed a cascade of fronto-parietal synchronizations preceding perceptual changes (Nakatani & van Leeuwen, 2006). These areas are also known to encode perceptual ambiguity and participate in conflict resolution (Brouwer et al., 2009; Preston et al., 2009). Finally, lesions within the parietal or frontal cortex lead to abnormal switching rates during bistable perception (Ricci & Blundo, 1990; Meenan & Miller, 1994; Bonneh et al., 2004).

Studies using fMRI and EEG are essential to establish a correlational link between cortical activity and cognition, but do not demonstrate causal relations. Studies in patients with cortical lesions are thus of particular importance. However, lesions are rarely limited to the areas of interest; moreover plastic reorganization of the brain occurs in response to initial damages. Overcoming these limitations, transcranial magnetic stimulation (TMS) is a neuroscientific method that noninvasively interacts with cortical activity and can be applied to modify a specific neural process and thus the corresponding behavior.

Stimulating the brain to stabilize or modify our percept

TMS is based on the principle of electromagnetic induction. A short-lasting but intense current circulates through a coil held against the head of a participant; such current creates a transient magnetic field passing through the skull and inducing electric currents within brain tissues. Depending on the strength and orientation of the induced current within the neural tissue, specific subpopulation of neurons will be activated. Since its introduction (Barker et al., 1985), two general categories of TMS protocols have been designed

for application in fundamental and clinical research. The first one involves delivering single pulses in order to activate or disturb one or two brain areas at a precise timing. When combined with the execution of a task, TMS can reveal with a very high temporal resolution whether and when the stimulated areas are involved in the task (method used in our study which will be later described). The second use of TMS involves delivering trains of pulses (i.e., applying repetitive TMS or rTMS), leading, depending on stimulation parameters, to enhancement or suppression of the stimulated area for up to several tens of minutes after the end of the stimulation (Pascual-Leone et al., 1998). During this period of time, rTMS effects on behavior, e.g., deteriorating or improving task performance, can be assessed (method used in studies on bistable perception performed by other research groups and described below).

Recently, several studies used rTMS to test the role of frontal and parietal areas in bistable perception. Researchers applied rTMS to the right or left superior parietal lobe (SPL) with parameters expected to suppress activity within the stimulated area (Kanai et al., 2010). Switching rate was evaluated before and after stimulation, while participants observed a bistable stimulus. The stimulus consisted of multiple moving dots that can be globally interpreted as a 3D object turning in one direction or another. The results suggested that the role of the SPL is to promote perceptual change. Indeed, inhibiting SPL with rTMS reduced the frequency of alternation between the two possible percepts. However, another study showed the opposite result, namely that the SPL has a stabilizing role (Carmel et al., 2010). Although different rTMS protocols were used in each study, the rTMS protocol in the study by Carmel et al. was also supposed to suppress activity within the SPL. The bistable stimulus was based on binocular rivalry, i.e., separate images presented to each eye, leading to a unified percept corresponding alternatively to one or the other image.

Instead of between-studies differences in the rTMS protocols or types of bistable stimuli, it seems that the exact location of stimulation within the SPL is responsible for the opposite effects of these two studies. Indeed, a third study reconciled these two apparently contradictory results (Kanai et al., 2011). Using the same rTMS protocol and the same bistable stimulus as in the first study but applying rTMS to the exact same area as the second study, this third study showed an increase in switching rate, as had been found in the second study. The most posterior part of the SPL, stimulated in the first study, might therefore promote change, while the most anterior part of SPL, stimulated in the second and third studies, might have a stabilizing role. However, a fourth study questioned these results (Zaretskaya et al., 2010). Indeed, another rTMS protocol (also supposed to suppress activity), applied on the anterior part of the right SPL, decreased switching rate of binocular rivalry. The fundamental difference of this study with earlier studies was that the effects were measured during the application of rTMS and not, as generally done, after. Most likely, rTMS effects are different during and after stimulation.

Finally, one study explored the role of the right dorsolateral prefrontal cortex (DLPFC), hypothetically important for bistable phenomenology (De Graaf et al., 2011). An inhibitory rTMS protocol applied over the right DLPFC showed no effect on switching rate when participants had to report, as in previous studies, spontaneous changes in percept. In contrast, in another condition, rTMS worsened the participants' ability to voluntarily control changes of percept. This study therefore suggests that the DLPFC is not essential for spontaneous exploration/exploitation behavior during bistable perception but rather for its voluntary control.

Modulating fronto-parietal network physiology at critical timings

Previous rTMS studies showed the causal involvement of right parietal areas in bistable phenomenology. However, several questions remain unanswered. When does this involvement occur? Is there a link between fronto-parietal activity before perceptual changes and potentials evoked by perceptual changes? What is the role of frontal cortex, which is activated in fMRI studies, but whose stimulation has no effect on spontaneous alternation? What is the role of fronto-parietal synchronizations before perceptual changes? To answer these questions, we combined techniques that were previously used separately (**Fig. 1**).

We used, as in Kornmeier et al. (2005), discontinuous bistable stimulus presentations. The duration of each presentation was short enough to ensure a low probability of perceptual change during each presentation. In contrast, if the two presentations generated different percepts, the change most probably occurred at the onset of the second image. This allowed us to apply single pulses of TMS (instead of rTMS) and to synchronize stimulation delivery with the task in order to explore cortical mechanisms with a high temporal resolution.

In addition, we combined TMS with EEG. Recent technical and methodological improvements enabled this coupling, creating a synergy between the scientific possibilities of each of these techniques (Ilmoniemi et al., 1997; Miniussi & Thut, 2010). EEG enables observing physiological effects of TMS not only in the stimulated area but also in areas that are structurally or functionally connected to the stimulated area. In addition, EEG signals can reveal both TMS-evoked and task-evoked signals, allowing us to explore how TMS interacts with cortical processes to impact cognition. Using such methods, we could distinguish the potentials related to the perceptual task and the potentials evoked in response to TMS, and therefore observe the interaction between TMS and the task (**Fig. 2**).

Finally, we used bifocal TMS, i.e., with two stimulation coils delivering pulses successively over the parietal and the frontal cortex. We stimulated the anterior part of the SPL which previously showed a stabilizing role (Carmel et al., 2010). More precisely, a single pulse was applied to SPL 70 ms before the second onset of the bistable image to study the effect of disrupting parietal activity on the stability of bistable percept. For some trials, this first pulse was followed by a second pulse over the DLPFC which previously showed a role in voluntary control of bistable perception (De Graaf et al., 2011). More precisely, this second pulse was applied to the DLPFC 10 ms after the first pulse (i.e., 60 ms before the second onset of the bistable image) to study the effect of disrupting prefrontal activity on the stability modulation induced by parietal disruption. For both pulses, real stimulation was expected to disturb ongoing processes and was compared with sham stimulation (**Fig. 1**).

Demonstrating the interaction between stabilizing areas and transition areas

We confirmed the result of Kornmeier et al. (2005): an EEG potential, building up 120 ms after the onset of the second bistable stimulus presentation, was related to perceptual change (**Fig. 3**, top). However, this potential recorded shortly after image presentation does not prove a low-level nature of the perceptual switch. On the contrary, we also showed that TMS applied to the parietal cortex 70 ms before the onset of the second image presentation modulated this potential (**Fig. 3**, middle). This modulation was paralleled by a significant decrease in perceptual stability (**Fig. 4**, left). Thus, we confirmed the stabilizing role of the anterior portion of the right SPL. We further showed that a perceptual change could be influenced up to 70 ms before the change itself, by inhibition of a stabilizing area (the anterior SPL).

Furthermore, we showed that when a second pulse disturbed the DLPFC, the effects of the first pulse were no longer significant at the physiological level (**Fig. 3** below), or at the perceptual level (**Fig. 4** right). This result is consistent with patient studies and fMRI and EEG studies with healthy participants, suggesting a role of frontal areas, as well as fronto-parietal synchronizations, at the origin of perceptual switches. Our study is consistent with the hypothesis that inhibition of stabilizing areas (such as the right SPL) should be concurrent with disinhibiting areas for transition (namely the right posterior SPL but also the right DLPFC). We suggest that the DLPFC generates a trigger signal allowing the change to actually happen.

This hypothesis would explain the apparent lack of DLPFC contribution in spontaneous alternation previously shown with TMS (De Graaf et al., 2011). Indeed, inhibitory stimulation on DLPFC could be effective only when DLPFC is already activated, either because participants attempt to voluntarily control their percept, or because a change became possible following the inhibition of stabilizing areas.

Conclusion

This study allowed us to learn that our brain is "building" 3D space by developing coherent, uni-

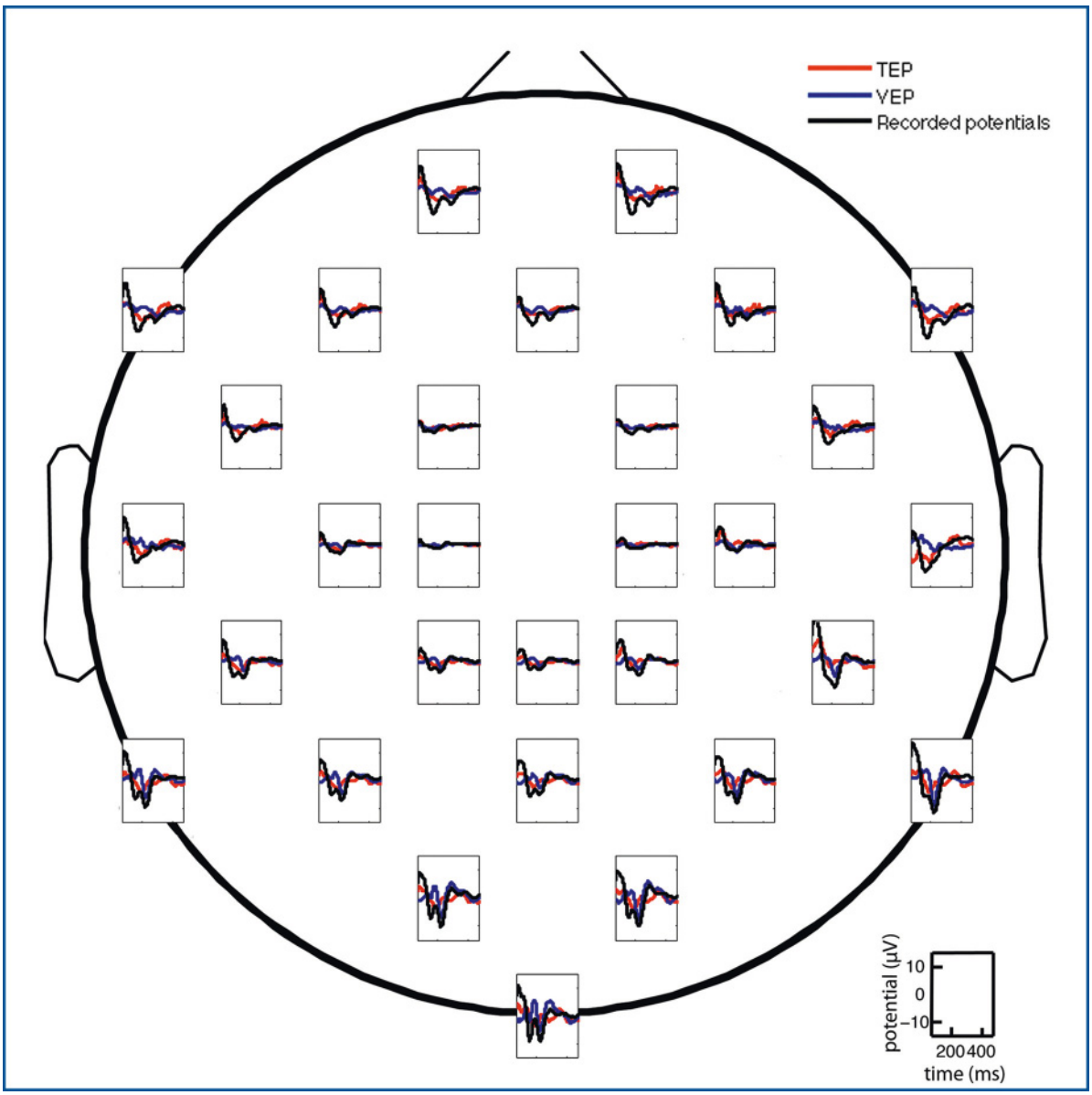


Figure 2: Illustration of evoked-potentials in the EEG. TMS applied on the parietal cortex at t = 0 induces a potential (in red) which interacts with the potential induced by the task and especially by the image onset at t = 70 ms (in blue) to produce the final potential recorded during the experiment (in black).

fied, and stable percepts. However, some mechanisms enable reinterpretation of the visual world in case of persisting ambiguities. These mechanisms are supported by a right fronto-parietal attentional network. Stabilizing areas are inhibited, areas for transition are activated, and those events mutually influence each other. The relative importance of each area and its primacy over other areas are context-dependent. In this research, we specifically demonstrated that spontaneous changes are favored by disrupting a stabilizing parietal area and not disturbing a frontal area important for transition. Thus, exploiting and exploring the 3D space within our consciousness is based on activity within a distributed network, which is modulated either spontaneously, voluntarily, or else with neurostimulation.

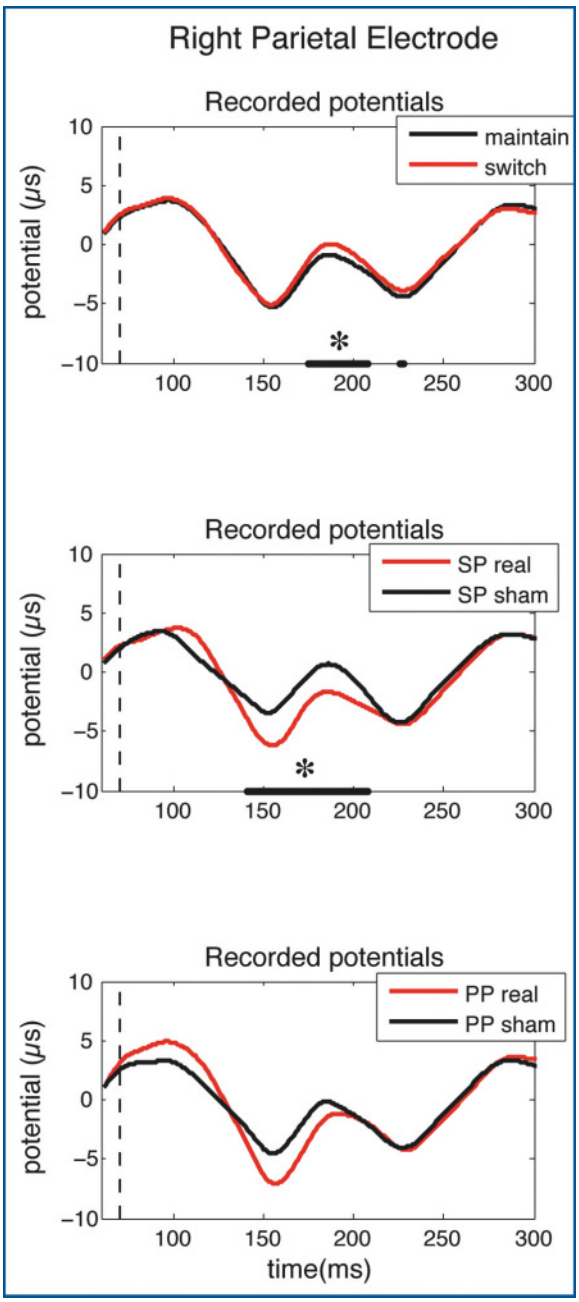


Figure 3: EEG signals recorded over the right parietal cortex. Top: changing or maintaining the percept leads to significantly different potentials around 190 ms (120 ms after image onset). Middle: compared to sham TMS, real TMS over parietal cortex significantly modulates EEG potentials. Bottom: when such stimulation is followed by a second TMS pulse over the frontal cortex, this modulation is no longer statistically significant.

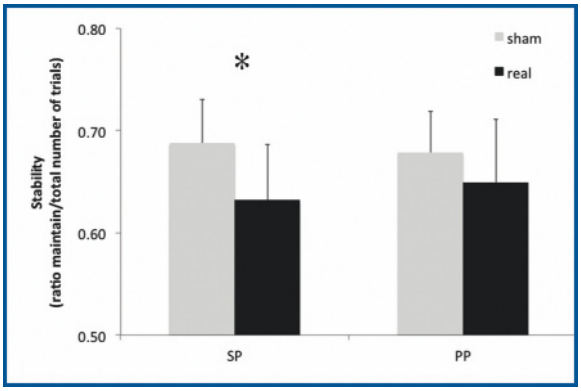


Figure 4: Behavioral results. Compared to sham TMS, real TMS over the right parietal cortex induces a decrease in perceptual stability. In contrast, when the stimulation is followed by a second TMS pulse over the right frontal cortex, the decrease is not statistically significant.

Acknowledgement

I thank the Fyssen Foundation, which supported this work with a fellowship, Professor Alvaro Pascual-Leone who welcomed me in his lab in Boston (Berenson-Allen Center for Noninvasive Brain Stimulation, Harvard Medical School, Beth Israel Deaconess Medical Center), and all the members of the laboratory who helped me with this project: Anna Katharine Brem and Faranak Farzan, as well as Shahid Bashir, Christa Villari, Qingua (Rocky) Luo for their participation in data acquisition, and Andrea Vatulas, Ann Connor, and Jennifer Perez for their administrative support.

Premiers Thuléens, derniers Dorsétiens : expansion démique et/ou acculturation indigène des peuples de l'Arctique de l'Est canadien ?

Claire HOUMARD

Post-doctorante au département de la recherche et de l'enseignement, Musée du quai Branly ; UMR 7055 Préhistoire et technologie, Nanterre

Résumé

L'exploitation des matières animales est centrale dans le mode de vie des peuples arctiques. C'est à partir de ce support privilégié que mes recherches aspirent à retracer les mécanismes d'adaptation ainsi que les dynamiques de peuplement des deux principales populations en présence, paléoesquimaude (prédorsétienne/dorsétienne) et néoesquimaude (thuléenne). Par une étude typologique et technologique visant à retrouver les comportements techniques et les traditions culturelles, l'objectif est de comprendre les modalités de remplacement des Dorsétiens par les Thuléens autour du XIIIe siècle de notre ère. L'industrie en matières dures d'origine animale des Dorsétiens est bien connue, tel n'est pas le cas pour celle des Thuléens. Bien que des discontinuités soient observées entre ces deux traditions culturelles, mes premiers résultats montrent que la rupture populationnelle proposée, notamment par les généticiens, ne se traduit pas aussi nettement dans l'exploitation technique des matières osseuses.

Mots-clés

Archéologie, Arctique canadien, technologie osseuse, Dorsétien, Thuléen

First Thule, last Dorset: demic expansion and/or indigenous adoption of Arctic Canadian people?

Abstract

Osseous exploitation is central in the way of life of Arctic people. My research aims at reconstructing the adaptation proxies as well as the peopling dynamics of the two main populations who settled in the Canadian Arctic: the Pre-Dorset/Dorset Palaeo-Eskimos and the Thule Neo-Eskimos. By using a combined typological and technological approach, our goal is to retrieve their technical behaviors and cultural traditions to better understand the modalities of the Dorset/Thule peopling replacement which occurred around the 13th century AD. The Dorset osseous industry is already pretty well known, but not the Thule one. Whereas discontinuities could be observed between the two cultural traditions, the results that I obtained by looking at the technological exploitation of the osseous remains do not clearly evidence the population break-up suggested by the genetics studies.

Keywords

Archaeology, Canadian Arctic, bone technology, Dorset, Thule

Introduction

Les régions arctiques sont caractérisées par un climat rigoureux, une végétation clairsemée et des ressources alimentaires essentiellement animales. L'animal est une ressource capitale pour les sociétés traditionnelles de l'Arctique, abondamment exploité pour sa chair, sa peau, ses os, ses dents et, quand il en possède, ses bois, ses cornes ou ses fanons. L'exploitation de l'ensemble de ces matières dures et souples

est centrale dans le mode de vie des peuples inuit. Connaître leur disponibilité près des implantations humaines est donc un paramètre important.

L'industrie issue des matières dures d'origine animale occupe une place prépondérante dans la culture matérielle ; les milliers d'objets retrouvés sur chaque site, généralement très bien conservés, couvrent un large panel d'activités : chasse, activités domestiques, transport et activités symboliques. C'est à partir de ce support privilégié, qui fait le lien entre l'homme et son environnement, que mes recherches aspirent à retracer les mécanismes d'adaptation ainsi que les dynamiques de peuplement de l'Arctique oriental canadien et groenlandais. Ma recherche se base sur une étude typologique et technologique visant à retrouver les comportements techniques et les traditions culturelles des deux principales populations en présence, paléoesquimaude (prédorsétienne/dorsétienne) et néoesquimaude (thuléenne).

État de la question

La plupart des chercheurs s'accordent sur le déroulement général du peuplement de l'Arctique, qui a connu deux temps forts. Suite au retrait progressif de l'inlandsis laurentien qui recouvrait le Canada, ces contrées arides et dépourvues de végétation ont connu une première vague de migration vers 2500 B.C., puis une seconde pendant l'Optimum climatique médiéval, autour du XI^{e}-XIII^{e} siècle A.D. (**Fig. 1**). Dans les deux cas, les migrants ont quitté les côtes d'Alaska pour peupler assez rapidement l'Arctique oriental, longeant les côtes canadiennes et groenlandaises (Irving 1968 ; McGhee 1984 ; Gulløv et McGhee 2006). Les datations radiocarbone et la quantité de sites occupés sur une courte durée, sous forme de campements saisonniers de chasseurs, appuient cette hypothèse (Bielawski 1982 ; Maxwell 1984, 1985 ; McGhee 1984, 1996 ; Plumet 1996).

La première vague de peuplement, appelée paléoesquimaude, s'est probablement déroulée

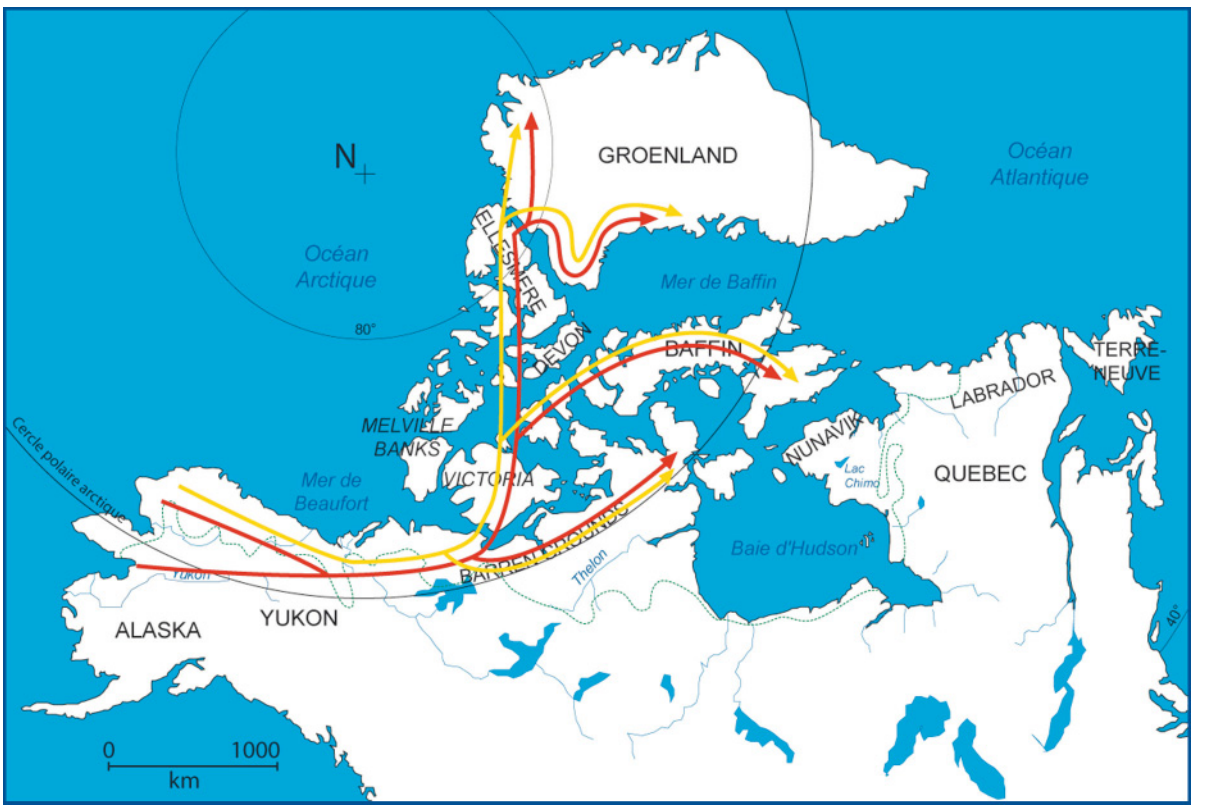


Figure 1 : Cartographie des migrations arctiques, en rouge paléoesquimaude, en jaune néoesquimaude (d'après Gilbert *et al.*, 2008)

en plusieurs étapes. La population paléoesquimaude canadienne (~ 2500 B.C. ~ 1400 A.D.), appelée prédorsétienne, semble avoir évolué *in situ*, sans réelles influences des sociétés arctiques alaskiennes et/ou subarctiques amérindiennes (Taylor 1965, 1968 ; Helmer 1994 ; Odess 2005 ; Houmard 2011*a*). Les Prédorsétiens deviennent progressivement les Dorsétiens, autour de 500 B.C. ; ils vivent pour l'essentiel de l'exploitation des ressources marines (phoques, morses), saisonnièrement complétées par les espèces migratrices (caribous, oiseaux, poissons). Cette population paléoesquimaude, qui a su s'adapter et évoluer dans l'Arctique canadien et groenlandais pendant trois millénaires, semble disparaître subitement au cours du dernier millénaire (~ 1400 A.D.), sans que les raisons de cette extinction soient bien comprises. La disparition des derniers Dorsétiens semble coïncider avec l'arrivée de nouveaux groupes venus eux aussi d'Alaska, appelés Thuléens. C'est le début de la période néoesquimaude. L'expansion thuléenne couvre la presque totalité du territoire précédemment occupé par les Dorsétiens.

Les premiers indices de l'expansion thuléenne ont d'abord été datés autour de l'an mille (Mathiassen 1927*a*, 1927*b* ; McGhee 1969/1970, 1984, 2000 ; McCartney 1988 ; Morrison 1999). Depuis quelques années cependant, au vu des nouvelles analyses et interprétations des datations radiocarbone, les chercheurs pensent que la migration se serait plutôt produite au cours du XIII^{e} siècle A.D. (McGhee 2000, 2004, 2009*b* ; Gulløv et McGhee 2006 ; Friesen et Arnold 2008 ; Morrison 2009). Cette expansion vers l'Est aurait été motivée par une volonté de fuir des conflits liés à une forte pression démographique (Mason 1998 ; Maschner 2000 ; Harritt 2004) et/ou par la recherche de nouveaux matériaux, comme le fer du Groenland, qu'il soit d'origine météoritique, tellurique ou européenne (McGhee 1984, 2004, 2009*a*, 2009*b* ; McCullough 1989). Actuellement, les chercheurs privilégient les enjeux commerciaux pour justifier ces déplacements (Gulløv et McGhee 2006 ; McGhee 2009*b*).

Premiers Thuléens, derniers Dorsétiens : y a-t-il eu acculturation ou expansion démique ?

La recherche que j'ai entreprise sur le fait anthropologique vise à retracer l'origine de ce remplacement de population. La migration thuléenne s'explique-t-elle par une expansion démique et/ou par une acculturation des Dorsétiens ?

A l'heure actuelle, deux scénarios sont envisagés :

- L'hypothèse dominante est celle de l'acculturation des Dorsétiens. De nombreux chercheurs défendent l'hypothèse de contacts et transferts de technologie entre les derniers Dorsétiens et les premiers Thuléens (Gulløv 1996 ; Appelt *et al.* 1998). Les Dorsétiens auraient ainsi transmis aux Thuléens l'art de construire des maisons de neige, attestés par le couteau à neige et la sonde (Ford 1959). Ils auraient incité les Thuléens à travailler de nouveaux matériaux, tels que l'ardoise et la stéatite (Jordan 1979). Enfin, ils auraient inspiré les morphologies de certaines têtes de harpon, de patins de traîneau, de sculptures (Maxwell 1985) et de certains styles de vêtements (Hickey 1986). De leur côté, les Thuléens auraient apporté l'idée des tunnels d'entrée et des plateformes de couchage surélevées pour les maisons d'hiver (Bielawski 1979), ainsi que l'utilisation plus fréquente d'outils en métal (McGhee 1984).
- L'hypothèse alternative défend l'extinction « naturelle » des Dorsétiens, déstabilisés par l'arrivée des Thuléens jugés techniquement « supérieurs ». Les Dorsétiens, moins bien équipés pour de longs déplacements et plus dépendants de ressources locales fluctuantes, se seraient éteints car moins adaptés. Pour les uns, un contact éphémère entre Dorsétiens et Thuléens n'aurait pas permis une réelle acculturation (Bielawski 1979 ; Maxwell 1985 ; McGhee 1997 ; Friesen 1999). Plus radicalement, Robert Park envisage même une absence de contact (1993, 2000), considérant que les analogies observées dans l'habitat et la chasse au phoque relèvent de simples convergences. Les figurines animales seraient une idée empruntée aux Dorsétiens, tout comme la réalisation de têtes de harpon de forme thuléenne mais avec un trou de ligne parallèle aux faces, concept copié des modèles dorsétiens. En effet, quelle que soit la période considérée, aucune tête de harpon alaskienne ne possède un trou de ligne parallèle aux faces (**Fig. 2**) ; il n'y aurait pas eu transmission de savoir-faire car ce type de tête de harpon thuléenne n'est présent que sur des sites assez récents (XIV^{e}-

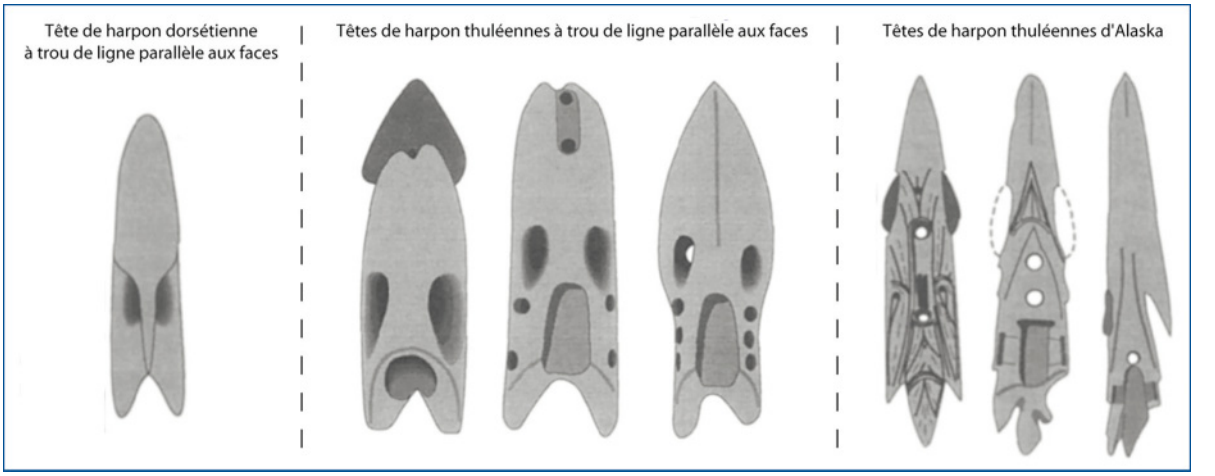


Figure 2 : Têtes de harpon dorsétiennes et thuléennes (d'après Park, 1993)

XVIII^e siècles A.D.) et ne se retrouvent pas dans les occupations jugées contemporaines du Dorsétien (*ibid.*).

L'interprétation des mêmes éléments de la culture matérielle varie donc fortement selon les chercheurs. La plupart des transferts de technologie dorsétienne/thuléenne rapportés reposent sur de simples observations visuelles, en termes de présence/absence ou d'analogies stylistiques. Quelle est la nature réelle de ces transferts ? L'étude technologique sera essentielle pour apporter de nouveaux éléments de réponse. En associant les processus de fabrication et les informations stylistiques, l'objectif de ma recherche est de caractériser les modalités de transmission des savoirs et savoir-faire afin de distinguer ce qui relève de simples copies (reproduction de morphologies en utilisant des savoir-faire propres), d'emprunts de certains traits et/ou techniques, ou du transfert de technologie (transmission de savoir-faire pour une copie à l'identique).

Apports de la génétique et de la linguistique

Des analyses génétiques, effectuées sur de l'ADN ancien mitochondrial des trois populations arctiques (Dorsétiens, Thuléens et Inuit actuels), montrent que certains échantillons dorsétiens n'appartiennent pas au même haplogroupe mitochondrial que ceux des thuléens (Hayes *et al.* 2005 ; Gilbert *et al.* 2008). Les Inuit actuels semblent descendre directement des Thuléens, à l'exception du groupe Sadlermiut, aujourd'hui disparu, qui a occupé la région de l'île Southampton et le nord-ouest de la Baie d'Hudson jusqu'au tout début du XX^e siècle et s'est éteint en 1903 suite à une épidémie. Les Sadlermiut ne se distinguent pas aussi clairement ; les analyses les placent entre Dorsétiens et Thuléens. Une partie de la population dorsétienne pourrait donc avoir localement survécu et avoir interagi avec les Thuléens avant d'être assimilée par eux (*ibid.*).

Certaines études linguistiques semblent aussi aller dans le sens d'un métissage. Le dialecte parlé sur la côte Est du Groenland semble venir du Nord mais résulter d'un mélange entre deux langues dont l'une n'a pas encore été identifiée. Certains chercheurs pensent que cette langue de provenance inconnue aurait une origine dorsétienne et qu'un processus d'acculturation aurait eu lieu à cet endroit (Gulløv et McGhee 2006). Selon les régions, plusieurs scénarios de colonisation semblent alors devoir être distingués, impliquant des métissages plus ou moins importants entre Dorsétiens et Thuléens.

Datations radiocarbone

Le degré de précision des datations absolues ne permet pas pour l'instant de privilégier l'un ou l'autre des scénarios (acculturation *versus* extinction) ; celles-ci se superposent en effet pour les sites dorsétiens et thuléens entre 800 et 1400 A.D. (Friesen 2004). Est-ce le reflet de la réalité ou est-ce lié à l'imprécision inhérente aux méthodes actuelles de datation radiocarbone ? Les échantillons marins sont en effet affectés par un effet réservoir, qui les vieillit de 400 à 700 ans par rapport aux échantillons terrestres et aucune

courbe de calibration fiable ne permet encore de redresser les résultats (Dumond et Griffin 2002 ; Ascough *et al.* 2007). Les échantillons terrestres pourraient aussi être affectés par ce phénomène, mais dans une moindre mesure (Taylor *et al.* 1999 ; Kapel 1999 ; Sutcliffe et Blake 2000 ; Nelson et McGhee 2002).

L'apport encore limité des datations radiocarbone incite à un retour à l'étude de la culture matérielle ; celle-ci devrait permettre d'établir une meilleure chronologie relative entre les différentes occupations dorsétiennes et thuléennes, ainsi qu'une meilleure caractérisation des relations entretenues par ces deux populations.

Caractérisation culturelle des sociétés paléo- et néoesquimaude

Une meilleure caractérisation des traditions techniques et stylistiques des Dorsétiens et Thuléens permettra d'obtenir des critères de diagnose solides pour définir leurs identités culturelles respectives, et les comparer. L'industrie en matières dures d'origine animale des Dorsétiens commence à être bien connue (LeMoine et Darwent 1998 ; LeMoine 2005 ; Houmard 2011*a*, 2011*b*). Tel n'est pas le cas pour celle des Thuléens. Actuellement, seules quelques études typologiques ont été réalisées, surtout pour les têtes de harpon (Collins 1951 ; Ford 1959 ; Gulløv 1997 ; Mason 2009). Globalement, le mode vie des Thuléens ne semble pas très éloigné de celui des Dorsétiens. Dans l'Arctique oriental, ils vivent essentiellement de l'exploitation des mammifères marins, complémentée saisonnièrement par celle d'espèces migratrices. Les Thuléens possèdent en plus des chiens domestiques, utilisés pour tirer leurs traîneaux, et commencent à chasser les cétacés, ce qui ne paraît pas être le cas auparavant. Ces deux populations semblent surtout se différencier par leur technologie : les Dorsétiens maîtrisent la taille de la pierre et la construction des maisons de neige alors que les Thuléens semblent être de piètres tailleurs et préfèrent utiliser des outils en métal, même s'ils ne maîtrisent pas la ferronnerie et dépendent d'apports extérieurs d'objets en métal (asiatiques et/ou européens).

Mes premières études post-doctorales, financées par la Fondation Fyssen, m'ont fait réaliser qu'une révision générale du cadre chrono-culturel du Thuléen était nécessaire. L'étude du site de Naujan, dont les collections sont conservées au Musée National du Danemark à Copenhague, a permis par exemple de différencier au moins deux phases d'occupation bien distinctes alors que toutes les occupations étaient jusqu'alors considérées comme contemporaines (Mathiassen 1927*a*, 1927*b*). L'une daterait du début du Thuléen (XIII^{e}-XIV^{e} s. A.D.), l'autre serait très récente (~ XIX^{e} s. A.D.). J'ai découvert en effet un objet européen qui était passé jusqu'à présent inaperçu dans l'une des habitations (maison VI). Il s'agit d'une brosse à dents britannique, probablement de l'époque victorienne, portant l'inscription « Imperial brush factory », qui a été recyclée par les Inuit en fourchette à viande **(Fig. 3)**.

Figure 3 : Fourchette à viande thuléenne trouvée dans la maison VI du site de Naujan (XIX^{e} A.D.)

Premiers résultats issus de l'étude technologique du site de Naujan

L'étude technologique menée sur des collections dorsétiennes et thuléennes m'a permis de confirmer l'existence d'une discontinuité évidente en termes d'outils utilisés. Les Dorsétiens emploient des outils lithiques (sauf peut-être à la toute fin de la période), les Thuléens préfèrent les outils en métal. En revanche, une continuité s'observe dans les gestes effectués qui, comme les actions techniques, restent semblables au cours du temps : rainurage, raclage, percussion lancée tranchante (**Fig. 4**). De même, pour les méthodes de perforation, j'ai noté un passage progressif du rainurage (exclusif au Dorsétien, présent au Thuléen ancien) vers le foret (d'abord lithique au Thuléen ancien, puis lithique ou métallique au Thuléen récent). Les techniques de fabrication évoluent donc peu sur 4500 ans. Ainsi, bien que des discontinuités soient observées, la rupture populationnelle proposée, notamment par les généticiens, ne se traduit pas aussi nettement dans l'exploitation technique des matières osseuses. Les changements, lorsqu'ils se produisent, semblent progressifs. Est-ce le signe d'un métissage plus important que postulé entre Dorsétiens et Thuléens ? Ou est-ce le témoignage d'une très lente évolution des techniques et méthodes de fabrication au point d'origine de la migration thuléenne, c'est-à-dire en Alaska ? Les causes, processus et mécanismes de remplacement des Dorsétiens par les Thuléens demandent encore à être éclaircis.

Conclusion

Ces exemples permettent de montrer le fort potentiel informatif de la technologie pour la caractérisation culturelle des sociétés. C'est notamment grâce à l'étude des modalités de transmission des savoir-faire mis en jeu qu'il sera possible de discriminer les phénomènes de copies, d'emprunts et/ou de transferts de technologie d'une population vers l'autre. La poursuite de l'étude comparative des comportements et adaptations des sociétés arctiques face à des conditions climatiques et environnementales changeantes, ainsi que des processus et mécanismes d'acculturation d'une population par une autre, permettra de mieux comprendre les mécanismes de remplacement d'une population par une autre sur un temps court et d'aborder directement l'analyse des processus évolutifs de l'espèce humaine, en précisant le rôle que peuvent jouer de nouveaux arrivants dans le déclin d'une population. La question de ce rôle renvoie à celles plus générale des mécanismes sous-jacents à l'évolution culturelle qui se ferait soit par sélection des groupes, soit par emprunt de traits culturels (Shennan 2009).

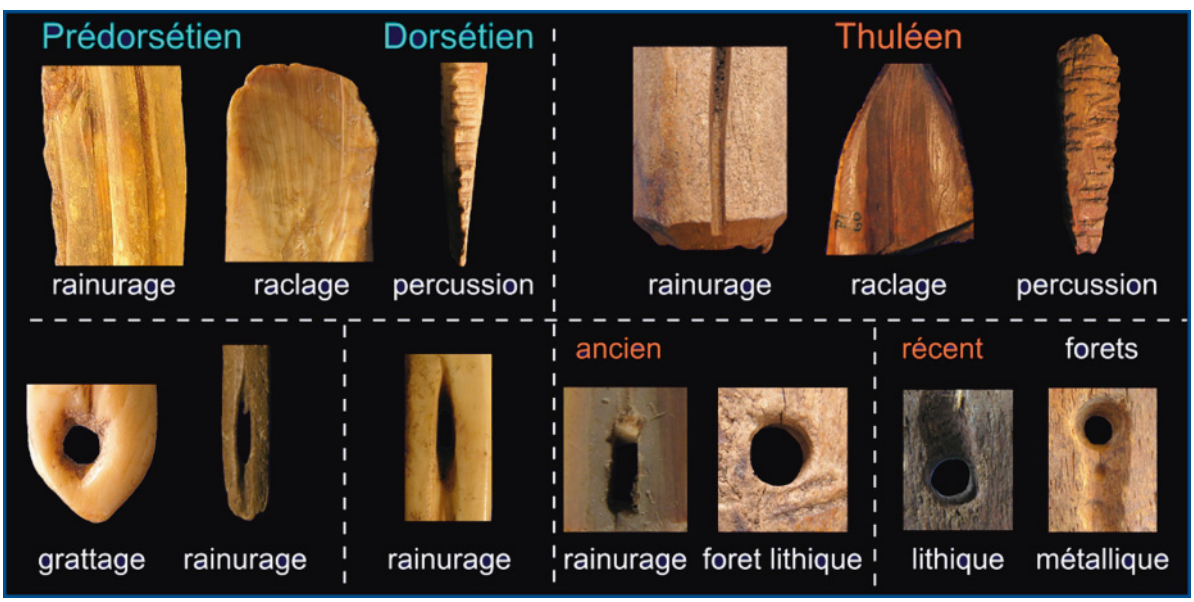


Figure 4 : Principales techniques utilisées sur l'ensemble de la séquence chronologique, du Prédorsétien au Thuléen.

Bibliographie

- Appelt, M., Gulløv, H.C. et Kapel, H. 1998, The Gateway to Greenland, Report on the field Season 1996, *in* J. Arneborg et H.C. Gulløv eds., *Man, Culture and Environment in Ancient Greenland, Report on a Research Programme*, Danish Polar Center Publication, vol. 4, Dansk Polar Center, Copenhague: 136-153.
- Ascough, P.L., Cook, G.T., Dugmore, A.J. et Scott, E.M. 2007, The North Atlantic marine reservoir effect in the Early Holocene: Implications for defining and understanding MRE values, *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research* B 259: 438-447.
- Bielawski, E. 1979, Contactual Transformation: The Dorset-Thule Succession, *in* A.P. McCartney ed., *Thule Eskimo Culture: An Anthropological Retrospective*, Mercury Series Paper nº 88, Canadian Museum of Civilization, Archaeological Survey of Canada, Ottawa: 100-109.
- Bielawski, E. 1982, Spatial behaviours of prehistoric Arctic hunters: analysis of site distribution on Aston Bay, Somerset Island, N.W.T., *Canadian Journal of Archaeology* 6: 33-44.
- Collins, H.B. 1951, The Origin and Antiquity of the Eskimos, *Annual Report of the Smithsonian Institution 1950*, Washington.
- Dumond, D.E. et Griffin, D.G. 2002, Measurements of the Marine Reservoir Effect on Radiocarbon Ages in the Eastern Bering Sea, *Arctic*, vol. 55, nº 1: 77-86.
- Ford, J.A. 1959, *Eskimo Prehistory in the Vicinity of Point Barrow, Alaska*, Anthropological Papers vol. 47, American Museum of Natural History, New York.
- Friesen, T.M. 1999, Resource structure, scalar stress, and the development of Inuit social organization, *World Archaeology* 31(1): 21-37.
- Friesen, T.M. 2004, Contemporaneity of Dorset and Thule Cultures in the North American Arctic: New Radiocarbon Dates from Victoria Island, Nunavut, *Current Anthropology* 45(5): 685-691.
- Friesen, T.M. et Arnold, C. 2008, The timing of the Thule migration: new dates from the Western Canadian Arctic, *American Antiquity* 73(3): 527-538.
- Gilbert, M.T., Kivisild, T., Grønnow, B., Andersen, P.K., Metspalu, E., Reidla, M., Tamm, E., Axelsson, E., Götherström, A., Campos, P.F., Rasmussen, M., Metspalu, M., Higham, T.F.G., Schwenninger, J.-L., Nathan, R., De Hoog, C.-J., Koch, A., Møller, L.N., Andreasen, C., Meldgaard, M., Villems, R., Bendixen, C. et Willerslev, E. 2008, Palaeoeskimo mtDNA Genome Reveals Matrilineal Discontinuity in Greenland, *Science*, vol. 320, Juin 2008: 1787-1789.
- Gulløv, H.C. 1996, In Search of the Dorset Culture in the Thule Culture, *in* B. Grønnow ed., *The Paleo-Eskimo Cultures of Greenland – New Perspectives in Greenlandic Archaeology*, Pulication nº 1, Danish Polar Center, Copenhague: 201-214.
- Gulløv, H.C. 1997, *From Middle Ages to Colonial Times: Archaeological and Ethnohistorical Studies of the Thule Culture in Southwest Greenland, 1300-1800 AD*, Medelelser om Grønland, Man & Society 23, 501 p.
- Gulløv, H.C. et McGhee, R. 2006, Did Bering Strait people initiate the Thule migration ?, *Alaska Journal of Anthropology* 4(1-2): 54-63.
- Harritt, R. 2004, A Preliminary reevaluation of the Punuk-Thule interface at Wales, Alaska, *Arctic Anthropology* 41(2): 163-176.
- Hayes, M.G., Coltrain, J.B. et O'Rourke, D.H. 2005, Molecular archaeology of the Dorset, Thule, and Sadlermiut: ancestor-descendant relationships in Eastern North American Arctic Prehistory, *in* P.D. Sutherland ed., *Contributions to the Study of Dorset Palaeo-Eskimos*, Canadian Museum of Civilization, Archaeological Survey of Canada, Mercury Series Paper 167, Gatineau: 11-32.
- Helmer, J.W. 1994, Resurrecting the Spirit(s) of Taylor's "Carlsberg Culture": Cultural Traditions and Cultural Horizons in Eastern Arctic Prehistory, *in* D. Morrison et J.-L. Pilon eds., *Threads of Arctic Prehistory: Papers in Honour of William E. Taylor, Jr.*, Archaeological Survey of Canada, Mercury Series Paper nº 149, Canadian Museum of Civilization, Hull, Québec: 15-34.
- Hickey, C.G. 1986, The Archaeology of Arctic Canada, *in* R.B. Morrison and C.R. Wilson eds., *Native Peoples: The Canadian Experience*, McClelland and Stewart, Toronto: 73-97.
- Houmard, C. 2011*a*, *L'exploitation des matières dures d'origine animale au Paléoesquimau dans l'Arctique*, Thèse de doctorat, Université Paris-

Ouest Nanterre La Défense, Université Laval, 480 p.

• Houmard, C. 2011*b*, L'exploitation du morse au cours du Dorsétien dans l'Arctique canadien : apports de l'étude du site de Tayara (KbFk-7, Nunavik, Canada), *In* D. Vialou dir., *Peuplements et préhistoire de l'Amérique*, CTHS : 167-178.

• Irving, W.N. 1968, The Arctic Small Tool tradition, *Proceedings of the 8th Annual International Congress of Anthropological and Ethnological Sciences*, volume 3, Tokyo et Kyoto : 340-342.

• Jordan, R.H. 1979, Inugsuk Revisited: An Alternative View of Neo-Eskimo Chronology and Culture Change in Greenland, *in* A.P. McCartney ed., *Thule Eskimo Culture: An Anthropological Retrospective*, Mercury Series Paper nº 88, Canadian Museum of Civilization, Archaeological Survey of Canada, Ottawa: 149-170.

• Kapel, C.M.O. 1999, Diet of Arctic Foxes (*Alopex Lagopus*) in Greenland, *Arctic* 52(3): 289-293.

• LeMoine, G.M. 2005, Understanding Dorset from a different perspective: worked antler, bone and, ivory, *in* P.D. Sutherland ed., *Contributions to the Study of the Dorset Palaeo-Eskimos*, Canadian Museum of Civilization, Archaeological Survey of Canada, Mercury Series nº 167, Gatineau : 133-145.

• LeMoine, G.M. et Darwent, C.M.1998, The Walrus and the Carpenter: Late Dorset ivory working in the High Arctic, *Journal of Archaeological Science* 25(1): 73-83.

• Maschner, H. 2000, Catastrophic change and regional world system, *in* M. Appelt, J. Berglund et H.C. Gulløv eds., *Arctic Identities and Culture Contacts*, Danish Polar Center, Copenhague: 252-265.

• Mason, O.K. 1998, The contest between the Ipiutak, Old Bering Sea and Birnik polities and the origin of whaling during the First Millenium AD along Bering Strait, *Journal of Anthropological Archaeology* 17: 240-325.

• Mason, O.K. 2009, "The Multiplication of Forms": Bering Strait Harpoon Heads as a Demic and Macroevolutionary Proxy, *in* A. Prentiss, I. Kujit et J.C. Chatters dir., *Macroevolution in Human Prehistory. Evolutionary Theory and Processual Archaeology*, Springer, New York: 73-107.

• Mathiassen, T. 1927*a*, Archaeology of the Central Eskimos, I, Descriptive Part, *Report of the Fifth Thule Expedition, 1921-1924*, 4(1) Descriptive Part.

• Mathiassen, T. 1927*b*, Archaeology of the Central Eskimos, II, Analytical Part, *Report of the Fifth Thule Expedition*, 1921-1924, 4(2) Analytical Part.

• Maxwell, M.S. 1984, Pre-Dorset and Dorset prehistory of Canada, *in* D. Damas ed., *Handbook of North American Indians 5: Arctic*, Smithsonian Institute Press, Washington, D.C.: 359-368.

• Maxwell, M.S. 1985, *Prehistory of the Eastern Arctic*, New York, Academic Press Inc, 327 p.

• McCartney, A.P. 1988, Late Prehistoric metal use in the New World Arctic, *in* R.D. Shaw, R.K. Harritt et D.E. Dumond (eds.), The Late Prehistoric Development of Alaska's Native People, Aurora, *Alaska Anthropological Association Monograph Series* 4: 57-79.

• McCullough, K. 1989, The Ruin Islanders: Early Thule Culture Pioneers in the Eastern High Arctic, National Museums of Canada, Archaeological Survey of Canada, *Mercury Series* 141, National Museum of Man, Ottawa.

• McGhee, R. 1969/70, Speculations on Climatic Change and Thule Culture Development, *Folk* 11/12: 173-184.

• McGhee, R. 1984, *La Préhistoire de l'Arctique*, Musée national de l'Homme, Musées nationaux du Canada, 146 p.

• McGhee, R. 1996, *Ancient People of the Arctic*, UBC Press, Vancouver, 244 p.

• McGhee, R. 1997, Meetings Between Dorset Culture Palaeo-Eskimo and Thule Culture Inuit: Evidence from Brooman Point, *in* R. Gilberg et H.C. Gulløv eds., *Fifty Years of Arctic Research: Anthropological Studies from Greenland to Siberia*, Ethnographical Series vol. 18, Department of Ethnography, National Museum of Denmark, Copenhagen: 209-213.

• McGhee, R. 2000, Radiocarbon dating and the timing of the Thule migration, *in* M. Appelt, J. Berglund et H.C. Gulløv eds., *Identities and Cultural Contacts in the Arctic*, Danish Polar Center, Copenhague: 181-191.

• McGhee R. 2004, The *Last Imaginary Place: A Human History of the Arctic World*, Key Porter, Toronto.

• McGhee, R. 2009*a*, The Population Size and Temporal Duration of Thule Culture in Arctic Canada, *in* B. Grønnow (éd.), On the track of the Thule Culture from Bering Strait to East Greenland, Proceedings of the SILA Conference "The Thule Culture – New Perspectives in Inuit Prehistory", Copenhagen, October 26th-28th, 2006. Papers in Honour of Hans Christian Gulløv, Publications from the National Museum, *Studies in Archaeology & History*, vol. 15, Copenhague, 263 p.

• McGhee, R. 2009*b*, When and Why Did the Inuit Move to the Eastern Arctic ?, *in* H. Maschner, O. Mason et R. McGhee eds, *The Northern World AD 900-1400*, The University of Utah Press, Salt Lake City: 155-157.

• Monchot, H. et Gendron, D. 2011, Fox Exploitation by the Paleoeskimo at The Tayara Site, Nunavik, *Arctic Anthropology*, vol. 48, nº 1: 15-32.

• Monchot, H., Houmard, C., Dionne, M.-M., Desrosiers, P.M.et Gendron D.2013, The *modus operandi* of walrus exploitation during the Palaeoeskimo at the Tayara site (South shore, Hudson Strait, Canada), *Anthropozoologica*: 15-36.

• Morrison, D. 1999, The Earliest Thule migration, *Canadian Journal of Archaeology* 22(2): 139-156.

• Morrison, D. 2009, The "Arctic Maritime" Expansion: A View from the Western Canadian Arctic, *in* H. Maschner, O. Mason et R. McGhee eds, *The Northern World AD 900-1400*, The University of Utah Press, Salt Lake City: 164-178.

• Müller-Beck, H.J. (éd.) 1977, *Excavations on Banks Island, N.W.T., 1970 and 1973, Preliminary Report*. Urgeschichtliche Materialhefte 1. Tübingen.

• Murray, M.S. 1996, *Economic Change in the Palaeoeskimo Prehistory of the Foxe Basin, N.W.T.*, PhD Thesis, McMaster University, 153 p.

• Nelson, D.E. et McGhee, R. 2002, Aberrant Radiocarbon Dates on an Inuit Arrowhead, *Arctic*, vol. 55, nº 4: 345-347.

• Odess, D. 2005, One of these Things is not like the Other: Typology, Chronology, and the Concept of Middle Dorset, *in* P.D. Sutherland ed., *Contribution to the Study of the Dorset Palaeo-Eskimos*, Archaeological Survey of Canada, Mercury Series Paper nº 167, Canadian Museum of Civilization, Hull, Québec: 81-91.

• Park, R.W. 1993, The Dorset-Thule Succession in Arctic North America: Assessing Claims for Culture Contact, *American Antiquity* 58(2): 203-234.

• Park, R.W. 2000, The Dorset-Thule Succession Revisited, *in* M. Appelt, J. Berglund et H.C. Gulløv, *Identities and Cultural Contacts in the Arctic*, National Museum of Denmark, Danish Polar Center Publication nº 8, Copenhague: 192-205.

• Plumet, P. 1996, L'esquimau : essai de synthèse de la préhistoire de l'Arctique esquimau, *Revista de Arqueologia Americana* 10: 7-51.

• Sutcliffe A.J. et Blake, W. Jr. 2000, Biological activity on a decaying caribou antler at Cape Herschel, Ellesmere Island, Nunavut, High Arctic Canada, *Polar Record* 36(198): 233-246.

• Taylor, R.E., Haynes, C.V. Jr., Kirner, D.L. et Southon, J.R. 1999, Radiocarbon Analyses of Modern Organics at Monte Verde Chile: No Evidence for a Local Reservoir Effect, *American Antiquity* 64(3): 455-460.

• Taylor, W.E. Jr. 1965, *The Arnapik and Tyara sites ; an archaeological study of Dorset culture origins*, Thèse de Doctorat, University of Michigan.

• Taylor, W.E. Jr. 1968, The Arnapik and Tyara sites. An archaeological study of Dorset Culture Origins. Memoirs of the Society for American Archaeology, *American Antiquity* 33 (4), part. 2, Salt Lake City, University of Utah, 129 p.

Background

Most archaeologists consider that two main peopling migrations occurred in the North American Arctic. Further to the disappearance of the Laurentian glacier, the Palaeo-Eskimos travelled from Alaska to Canada and Greenland around 2500 BC, then the Neo-Eskimos did so during the Medieval Climatic Optimum around the 11th-13th century AD (**Fig. 1**). In both cases, migrants quickly peopled the Eastern Arctic (Irving 1968; McGhee 1984; Gulløv & McGhee 2006). Radiocarbon datings and the numerous seasonal sites occupied within a short period of time support this hypothesis (Bielawski 1982; Maxwell 1984, 1985; McGhee 1984, 1996; Plumet 1996).

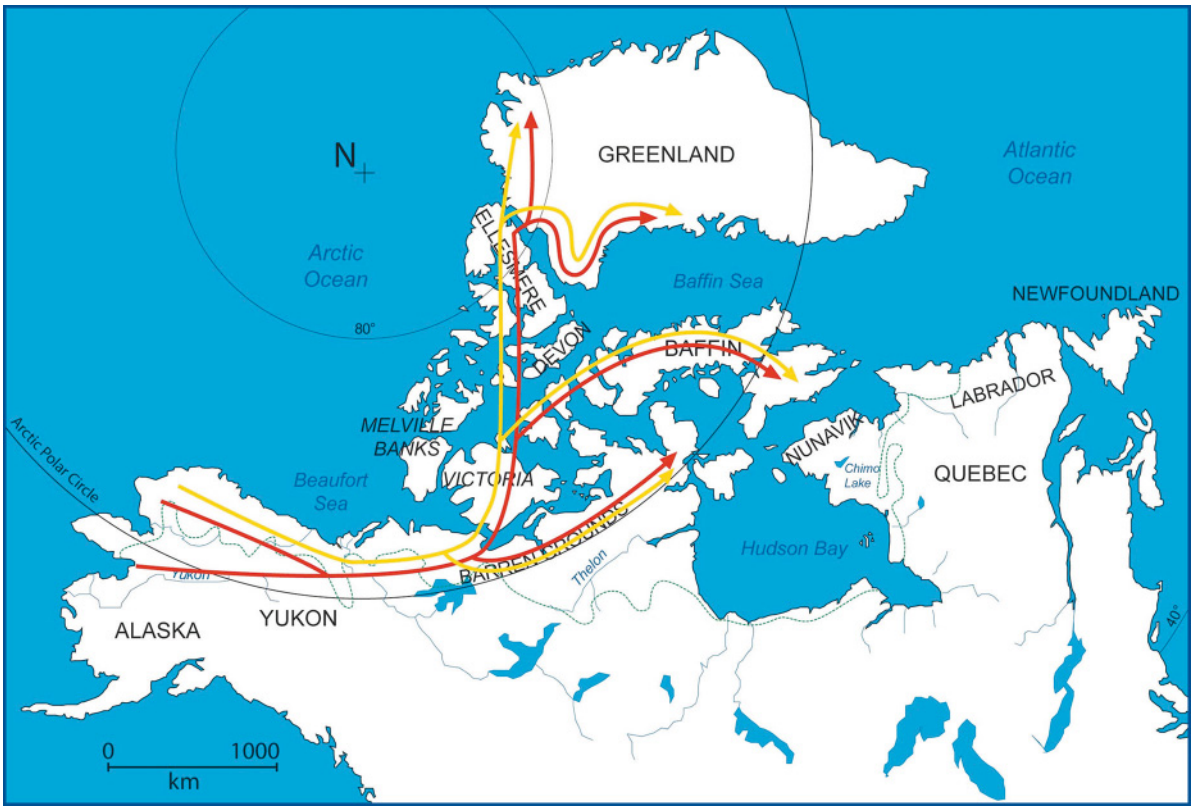


Figure 1: Arctic migrations; in red Palaeo-Eskimo, in yellow Neoeskimo (from Gilbert *et al.*, 2008).

The Palaeo-Eskimos (~ 2500 BC~AD 1400) exhibit a cultural evolution from Pre-Dorset to Dorset which probably occurred *in situ* around 500 BC, without influences coming from surrounding peoples, Alaskan and/or Subarctic Amerindians (Taylor 1965, 1968; Helmer 1994; Odess 2005; Houmard 2011*a*). They mostly lived on the marine resources exploitation (seals, walrus), seasonally completed by migratory species (caribous, birds, fishes). This Palaeo-Eskimo people who were able to survive for 3000 years seem to abruptly disappear around AD 1400. The reasons for this extinction are unclear but their disappearance seems to coincide with the arrival of the Thule Neo-Eskimo migrants who arrived from Alaska. This Thule expansion seemingly overlaps the previous Dorset territories.

The first indications of the Thule expansion were dated around the 11th century (Mathiassen 1927*a,* 1927*b*; McGhee 1969/1970, 1984, 2000; McCartney 1988; Morrison 1999). But since several years, the new studies and interpretations of the radiocarbon dates favor a postponing for the beginning of this migration to the 13th century AD (McGhee 2000, 2004, 2009*b*; Gulløv & McGhee 2006; Friesen & Arnold 2008; Morrison 2009). This Eastern expansion could have resulted from conflicts and/or demographic pressure in Alaska (Mason 1998; Maschner 2000; Harritt 2004) and/or search for new raw materials such as Greenlandic iron, whether of meteoric, telluric or European origin (McGhee 1984, 2004, 2009*a*, 2009*b*; McCullough 1989). Actually most archaeologists justify these moves by exchange issues (Gulløv & McGhee 2006; McGhee 2009*b*).

First Thule, last Dorset: acculturation and/or demic expansion?

The aim of the study presented here is to retrieve processes and proxies for this population replacement. Could the Thule migration be explained by a demic expansion and/or a Dorset acculturation?

Presently, two scenarios are promoted:

– Most archaeologists favor a Dorset acculturation based on contacts and technological trans-

fers between last Dorset and first Thule (Gulløv 1996; Appelt *et al.* 1998). Thule could have adopted snow house construction, as identified by snow knives and snow probes, from a Dorset practice (Ford 1959), as well as the work of new raw materials such as slate and steatite (Jordan 1979). They similarly could have influenced certain harpoon heads, sled runners, or sculpture morphologies (Maxwell 1985), as well as clothing styles (Hickey 1986). The new Thule migrants could have brought with them the idea of the entrance tunnels and/or the elevated sleeping platforms (Bielawski 1979), as well as a more extensive use of iron tools (McGhee 1984).

– Alternatively the Dorset extinction could have been "natural" because of the arrival of the technologically "superior" Thule people. Less equipped for long trips, Dorset people would have been more dependent upon local fluctuating resources causing their disappearance. Some archaeologists think that a short-lived contact between Dorset and Thule would not have allowed a real acculturation (Bielawski 1979; Maxwell 1985; McGhee 1997; Friesen 1999). More radically, Robert Park even postulates a lack of contact (1993, 2000) the analogies observed in the methods of construction and/or hunting practices being interpreted as convergences. Animal figurines would be copied from Dorset models, as well as Dorset parallel holed harpoon head styles. Indeed, it seems that no Alaskan harpoon head possesses parallel holes (**Fig. 2**), which excludes any know-how transmission. Moreover, these Thule parallel holed harpoon heads (type 5) were only found in the recent occupations (14^{th}-18^{th} centuries AD) sites and not in those contemporary with Dorset.

The same elements of material culture thus lead to two opposite interpretations. However most of the deduced Dorset/Thule technological transfers relies on simple visual observations, and are only based on presence/absence criteria and stylistic analogies. What is the real nature of these transfers? A technological study is required for bringing new elements to this discussion. By combining a careful analysis of the manufacturing processes and stylistic information, this work aims at characterizing knowledge and know-how transmissions so as to distinguish copies (reproduction of the same morphologies using different processes) from borrowings of characteristics and/or techniques, and from technological transfers (transmission of know-how allowing the production of a true replicate).

Contributions from genetics and linguistics

Genetic analyses from ancient mitochondrial DNA of three different Arctic populations (Dorset, Thule, and actual Inuit) show that some Dorset samples do not belong to the same mitochrondrial haplogroup than Thule ones (Hayes *et al.* 2005; Gilbert *et al.* 2008). Actual Inuit seem to directly originate from Thule ancestors except for the presently extinct Sadlermiut group, who occupied Southampton Island and the northwest coast of

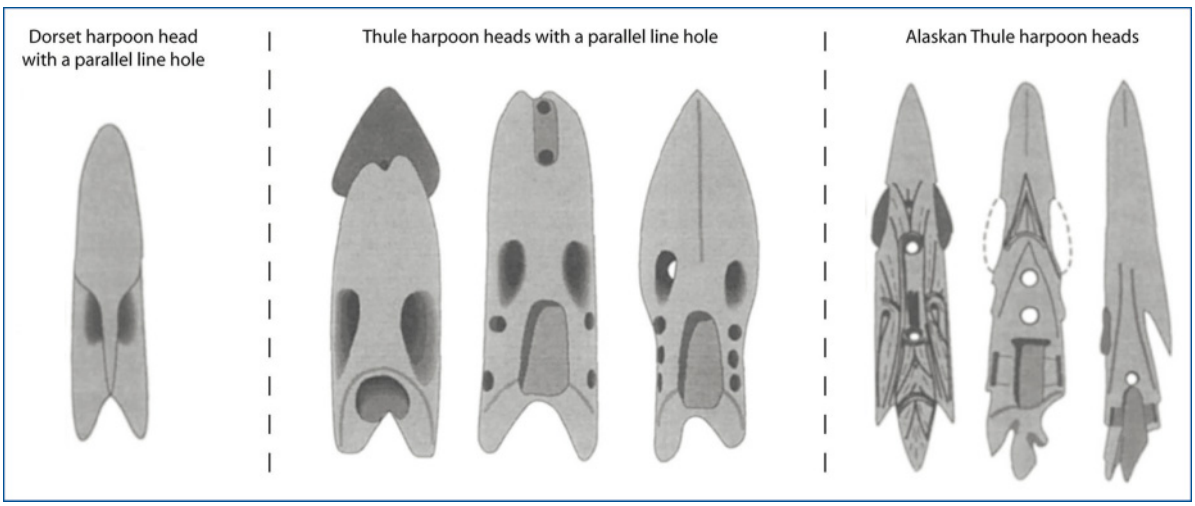


Figure 2: Dorset and Thule parallel holed harpoon heads (from Park, 1993).

the Hudson Bay until the beginning of the 20th century. They were decimated by an epidemic disease in 1903. Indeed there DNA sequencing suggests miscegenation between Dorset and Thule people. Part of the Dorset people could thus have continued to exist locally and interact with incoming Thule groups before assimilation (*ibid.*).

Some linguistic studies also suggest interbreeding between Dorset and Thule people on the Eastern coast of Greenland. A dialect probably originating from the North could be a mix of different languages, one of them remaining unknown. This enigmatic language could have been that of Dorset groups, which suggests an acculturation process at this place (Gulløv & McGhee 2006). Thus, several distinct scenarios of colonization could be distinguished with possible interbreedings in different geographical areas.

Radiocarbon datings

The degree of precision of the radiocarbon datings does not at the moment allow to favor one or the other scenarios (acculturation *versus* extinction). Some indeed overlap for the Dorset and Thule occupations between AD 800 and AD 1400 (Friesen 2004). Do they reflect reality? Marine samples for example are unfortunately affected by the reservoir effect which ages them from 400 to 700 years compared to terrestrial samples (Dumond & Griffin 2002; Ascough *et al.* 2007). The latter could also be affected by this phenomenon but to a lesser extent (Taylor *et al.* 1999; Kapel 1999; Sutcliffe & Blake 2000; Nelson & McGhee 2002).

Absolute datings still are of limited use which prompts us to deeply analyze the material culture for getting better information and chronology of the different Dorset and Thule occupations, as well as a better understanding of the relationships between the two.

Cultural characterization of the Palaeo- and Neo-Eskimo societies

A better characterization of the Dorset and Thule technical and stylistic traditions will permit to obtain solid diagnosis criteria so as to better define and compare their respective cultural identities. The Dorset osseous industry is better known than the Thule one (LeMoine and Darwent 1998; LeMoine 2005; Houmard 2011*a*, 2011*b*). At present, data on Thule equipment essentially derive from harpoon head typology

Figure 3: Thule meat fork found in House VI at the Naujan site (~ 19th century AD).

studies (Collins 1951; Ford 1959; Gulløv 1997; Mason 2009). Based on the typology and functional categories present in each assemblage, the Thule way of life does not very much differ from the Dorset one. It essentially lies on the exploitation of the marine resources with some seasonal support from migratory species (birds, seals, caribous). In addition, opposite to the Dorset people, Thule groups use domestic dogs to travel by sleds and hunt whales. These two populations could thus be distinguished essentially by their technological equipment: Dorset people are good flint knappers and are used to build snow houses while Thule craftsmen seem to preferentially use metal tools even if they cannot melt it, and more rely on foreign exchanges with Asia and/or Europe.

My postdoctoral results funded by a Fyssen Foundation's grant tend to confirm that a global revision of the culture historical framework is needed for the Thule period. For example the study of the Naujan site, for which collections are stored at the National Museum of Denmark in Copenhagen, permits to distinguish at least two different phases of occupation for this site whereas eighty years ago Therkel Mathiassen considered all the houses as contemporary (Mathiassen 1927*a*, 1927*b*). The first occupation could be rather old (13th-14th century AD) whereas the second could be very recent (~ 19th century?). Indeed I discover in House VI an object of European origin which was not identified before. It is a toothbrush probably manufactured during the Victoria reign as attested by the inscriptions «Imperial brush factory» written on the proximal end of the handle. As already seen by T. Mathiassen, this object was secondly recycled as a meat fork by Thule people (**Fig. 3**).

First results obtained through a technological study of the Naujan site

The technological study performed on Dorset and Thule collections allows me to confirm the existence of a real discontinuity in terms of toolkit. Dorset craftsmen essentially employ lithic tools except maybe at the very end of the period, while Thule people preferred metal tools. However signs of continuity could also be evidenced because the gestures and technical practices remain the same over time: grooving, scraping and launching technique are the most common techniques employed in both cases (**Fig. 4**). The same holds true for making a hole in the objects. A progressive change from grooving to drilling techniques could be seen: grooving is used during all the Palaeo-Eskimo period and the beginning of the Thule one; the drilling technique seems to appear at the beginning of the Thule period - drills being obtained first by lithic material and then with either a lithic or a metal tip. Thus, the techniques employed to manufacture osseous materials seem to show a very slight evolution during 4500 years of human occupation in the Eastern Canadian Arctic. The population replacement defended by genetics and archaeological analyses is not so clearly observed when looking at bone technology. The changes which occurred seem to have been more progressive than expected. Is it the sign of a greater interbreeding between Dorset and Thule people? Or is it because the Alaskan craftsmanship follows a very slow evolution of the techniques and manufacturing processes? The causes, processes and proxies of the Dorset/Thule replacement need to be better understood.

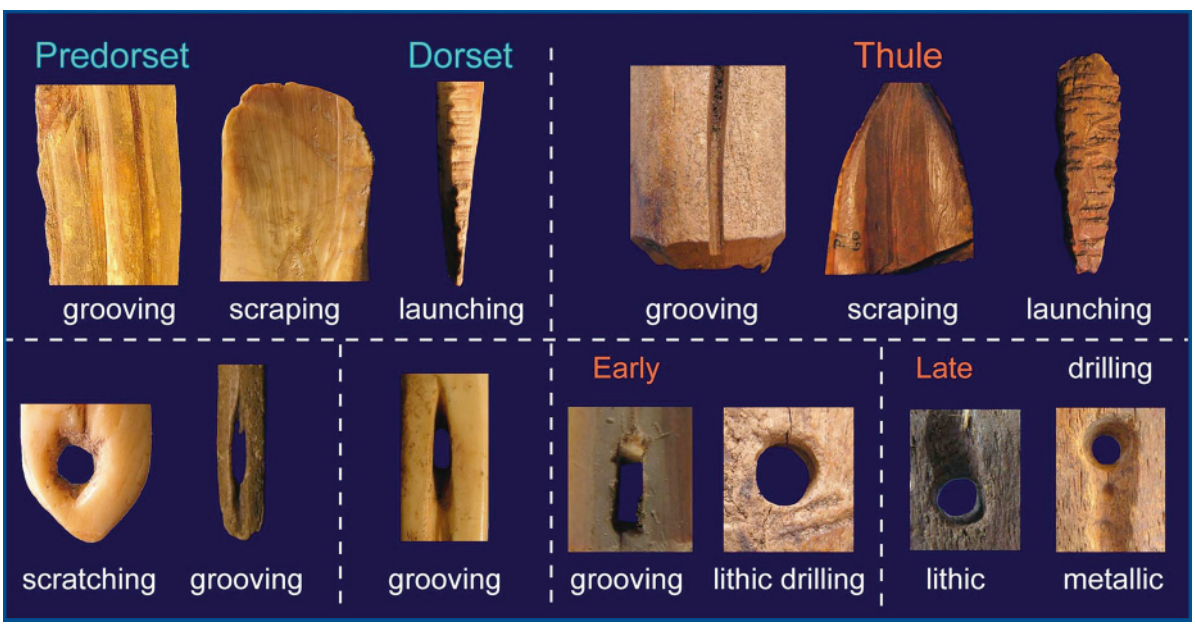


Figure 4: Main techniques used by the craftsmen from Pre-Dorset to Thule periods.

Conclusion

These few examples illustrate how efficient the technological approach could be for the cultural characterization of the Arctic societies. The study of the know-how transmission modalities would certainly be very useful to distinguish copies from borrowings and/or technological transfers between Dorset and Thule people. It is important to pursue comparative analyses to better understand the evolution of the behaviors and the adaptation of the Arctic societies to climatic and environmental changes. They will permit to highlight the Dorset/Thule replacement as well as the acculturation processes and proxies.

Les transferts techniques en Méditerranée orientale durant L'Âge du Bronze. L'exemple de la vaisselle de pierre (3-2e millénaires avant J.-C.)

Elise MORERO

Post-doctorante au Khalili Research Centre (Université d'Oxford)

Résumé

En Méditerranée orientale, l'Âge du Bronze est marqué par l'émergence d'une nouvelle organisation, centralisée par le palais. Ce phénomène est accompagné par le développement des industries de luxe, dont la vaisselle de pierre, et l'établissement d'artisanats spécialisés. Outre les objets, l'intensification des contacts, durant cette période a permis aux idées, aux savoir-faire, mais aussi aux personnes, de voyager, permettant l'introduction d'innovations morphologiques, stylistiques ou techniques. Afin d'identifier les savoir-faire employés dans les différents centres, 469 vases de pierre provenant d'Égypte, de Crète, Grèce continentale, des Cyclades, de Chypre et du Levant ont été étudiés. Une approche pluridisciplinaire a été adoptée, qui combine les données obtenues par la tribologie et l'archéologie aux informations issues de l'ethno-archéologie et des reconstitutions des techniques anciennes.

L'identification des procédés de fabrication dans les centres de la Méditerranée orientale et leur comparaison indiquent principalement l'utilisation de savoir-faire locaux. Toutefois, l'existence de transferts apparaît également. Le système d'introduction des techniques étrangères révèle par ailleurs différentes attitudes concernant leur sélection et adoption. En effet, certains centres séparent la morphologie et le style des techniques utilisées pour leur réalisation, d'autres en revanche ont adopté les nouveaux procédés et les formes comme un tout indissociable. Ainsi, l'étude des transferts techniques offre la vision contrastée de régions partageant des valeurs communes, mais ayant des goûts esthétiques variées. Ils ont réussi à réorganiser des éléments étrangers, afin de les adapter au mieux à leurs attentes et aux contraintes rencontrées.

Mots-clés

Artisanat lapidaire, vases de pierre, Âge du Bronze, Méditerranée orientale, innovations et transferts techniques, techniques de fabrication, expérimentation

The technological transfers in the Eastern Mediterranean during the Bronze Age. The example of the stone vessels industry (3rd- 2nd millenium BC).

Abstract

In the eastern Mediterranean area, the Bronze Age was marked by the emergence of a new organisation, centralised by the palace. This phenomenon was accompanied by the development of luxury craft productions, such as the stone vessels industries, as well as specialised craftsmanship. With the intensification of contacts, artefacts, ideas, know-how and people travelled, introducing morphological, stylistic or technological innovations. To identify the techniques employed in the different centres, 469 stone vessels from Egypt, Crete, mainland Greece, Cyclades, Cyprus and Levant were studied. A multidisciplinary approach was adopted, which combines data obtained by tribology and archaeology with information from ethnoarchaeology, and experimental reconstructions of ancient processes.

The identification of the techniques in the eastern Mediterranean centres and their comparison indicate mainly the use of local knowledge. However, the existence of transfers emerges as well. The introduction of foreign techniques reveals also different ways of dealing with their selection and

adoption: some centres dissociated morphology and style from the techniques used for their realisation, others adopted the new processes and shapes wholesale. Thus, the study of the technical transfers offers the contrasting vision of regions sharing common values, but having varied aesthetic tastes. They were able to rearrange foreign elements, to adapt them to their expectations and constraints.

Keywords

Lapidary craftsmanship, stone vessels, Bronze Age, Eastern Mediterranean, innovations and technical transfers, manufacturing processes, experimentation

Introduction

L'Âge du Bronze, en Méditerranée orientale, est marqué par l'avènement d'un nouveau système politique, social et économique, centralisé autour d'une élite palatiale. Cette nouvelle organisation atteint son apogée dès les 3-2e millénaires av. J.-C. Le développement des élites locales amène un accroissement des demandes en produits de luxe et conduit à l'essor des activités artisanales, telles que le travail de l'ivoire, de l'or, de la faïence ou des vases de pierre, mais aussi à la spécialisation des artisans, qui dépendent de l'autorité centrale.

Ces évolutions politiques, économiques et sociales sont accompagnées de la multiplication des contacts diplomatiques, commerciaux et culturels entre les différentes régions. Ils ont permis aux élites des différentes contrées de se doter en biens de prestige confectionnés dans d'autres régions, mais aussi en diverses matières premières exotiques destinées à leur réalisation[1]. Outre les objets et les matières premières, les idées, les savoir-faire et les hommes voyagent apportant des évolutions morphologiques, stylistiques ou technologiques dans les différents artisanats locaux. Au sein des industries de luxe en plein essor, celle des vases de pierre connaît un développement intense (**Fig. 1** et **2**). Les principaux centres de cette production sont l'Égypte, la Crète, les Cyclades, le Continent grec, et le Levant nord et sud. Pour chaque région, des productions communes, d'usage domestique et/ou funéraire, généralement fabriquées dans les ateliers des villes, voisinent des productions de luxe mobilisant des techniques complexes. Ils ont été vraisemblablement confectionnés pour une clientèle royale, par des artisans experts, dans les ateliers du palais.

Ces procédés, quel que soit leur foyer d'origine, impliquent une phase de développement plus ou

Figure 1 : Jarre égyptienne en serpentine (musée du Louvre)

[1] Par exemple les roches précieuses et semi-précieuses, l'ivoire, les œufs d'autruche et les métaux.

Figure 2 : Triton en chlorite de Malia (Crète)

moins longue et la mise en place de stratégies mentales spécifiques. Ensuite, si certains centres de production ignorent les savoir-faire des autres régions, d'autres les adoptent, mais en les adaptant à leurs valeurs esthétiques et leurs compétences techniques. Ainsi, comme nous le verrons ci-dessous, l'observation des évolutions typologiques, et surtout technologiques, dans les principaux centres producteurs, durant l'Âge du Bronze, apporte des éléments de réponse importants pour la reconstitution d'une diffusion des procédés de fabrication en Méditerranée orientale.

1. Les données archéologiques

Au total 469 éléments de vaisselle de pierre (couvercles, fragments ou vases entiers) achevés ou en cours de fabrication ont été étudiés. La majeure partie (175 objets) regroupe des récipients mis au jour en Crète, dont le répertoire morpho-stylistique se situe entre le Minoen Ancien II et le Minoen Récent II (3-2e millénaires av. J.-C.) selon la typologie établie par P. Warren (1969). Ce large ensemble regroupe principalement des bols de différents types, des lampes, des gobelets, des *kernoi*, des fragments de rhyton, mais aussi des imitations de vases aux formes égyptisantes, comme une coupe à anses en gabbro (vase No. AE 204 de l'Ashmolean Museum ; Warren 1969 : 74, P398 ; Lilyquist 1996 : Pl. 10). Une partie des vases étudiés provient des réserves de l'Ashmolean Museum d'Oxford, mais nous avons également pris en compte l'analyse du matériel issu de quatre sites minoens de différents types, dans la mesure où cela pouvait avoir eu un impact sur la production de vaisselle de pierre. L'ensemble des sites choisis a livré les traces de l'existence d'un ou plusieurs ateliers de fabrication de vaisselle de pierre (Morero 2009). Ainsi un échantillon de vases provient du site de Myrtos-Pyrgos (Hankey 1980), situé sur la côte sud de la Crète, qui est essentiellement représenté par l'établissement d'une villa minoenne (Cadogan 1981). Un troisième groupe provient du Quartier Pi de Malia, quartier résidentiel voisinant un palais. Nous avons également étudié un groupe de vases provenant d'une zone résidentielle située dans la ville de Palaikastro, à l'est de l'île (Evely 2012). Finalement un dernier groupe, provient du sanctuaire de sommet du Mont Youktas (Karetsou 1981).

Le corpus provenant de Grèce continentale est surtout représenté par le matériel provenant du site de Mycènes, qui a par ailleurs livré l'essentiel de la vaisselle de pierre de cette époque (Wace 1932 ; Sakellarakis 1976 ; Tournavitou 1995). Il regroupe 28 vases de pierre, principalement des jarres mycéniennes en serpentine, marbre ou brèche, ainsi que des jarres d'importations égyptiennes et minoennes, en albâtre, diorite et chlorite[2]. Ces jarres peuvent être divisées en deux groupes. Le premier provient des tombes à fosses Mycènes, et date de l'Helladique Moyen III-Helladique Récent I (1700-1500 av. J.-C.). Il se compose principalement de vases importés de Crète ou d'Égypte. Le second, plus récent (Helladique Récent II-III, 2e moitié du 2e millénaire av. J.-C.) compte un large nombre de pièces de confection locale et provient des Maisons aux ivoires de Mycènes (Tournavitou 1995). Le matériel cycladique analysé a été essentiellement mis au jour dans les cimetières de Naxos[3]. 50 pièces ont ainsi été étudiées, principalement des palettes, bols, gobelets, *kandiles* et pyxides en marbre et chlorite.

Un groupe important est celui des vases égyptiens. 122 jarres, gobelets, pots à kohol et alabastres ont été analysés, dont la période de confection apparaît entre la période Prédynastique et le Nouvel Empire (du 4e au 2e millénaire av. J.-C.)[4].

Du mobilier sud-levantin a également pris en compte avec un groupe de 120 vases[5]. Ce corpus,

[2] Ce matériel est actuellement conservé au musée du site et au Musée National d'Athènes.

[3] Ce groupe de vases est actuellement conservé aux musées National d'Athènes, d'Art cycladique (Athènes) et l'Ashmolean.

[4] Ces pièces proviennent du Petrie Museum de Londres et du Musée des Beaux Arts de Lyon.

[5] Les vases étudiés provenant des collections de l'Ashmolean Museum, du University College London (UCL) et du Louvre.

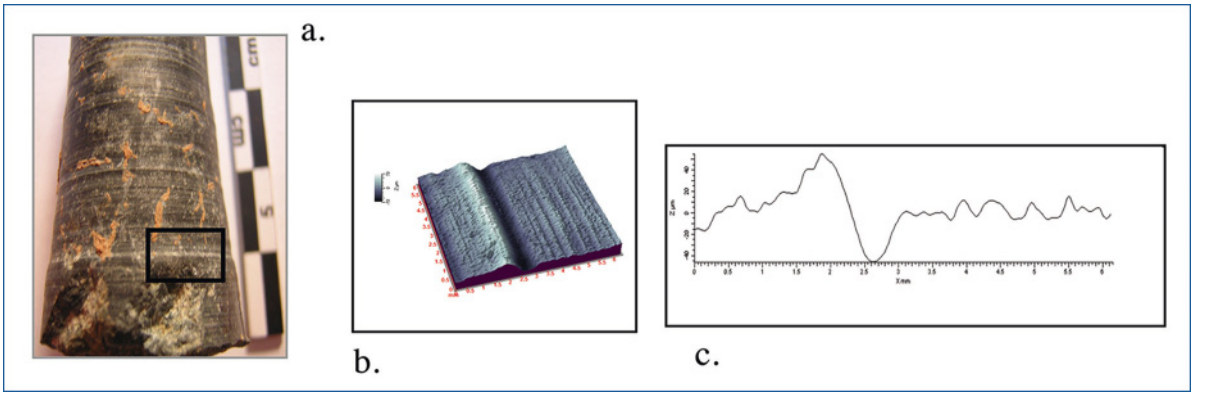


Figure 3 : Exemple de l'analyse des surfaces au rugosimètre (Vargiolu 2008)

daté du Bronze Moyen et Récent, est composé essentiellement de jarres ovoïdes, alabastres et de *tazze* en calcite ou en gypse. Le matériel peut être divisé en deux groupes. Le premier est composé de vases aux formes issues du répertoire local et le second, de vases de morphologies égyptiennes/égyptisantes, dont l'étude est primordiale en ce qui concerne l'analyse des transferts techniques. En effet, un grand nombre de vases égyptiens ont circulé en Méditerranée orientale. Mais si dans un premier temps les chercheurs ont envisagé une origine égyptienne de ces productions, il est très tôt apparu qu'il s'agissait en partie de copies locales[6], comme l'indiquait l'observation de variations plus ou moins importantes du style, de la matière première[7] et/ou de techniques utilisées[8]. Ces copies apparaissent principalement en Mésopotamie, dans le monde égéen, mais aussi au Levant et à Chypre. Nous avons étudié un échantillon provenant du Levant nord et sud, et de Chypre.

D'ailleurs, la production de vases de pierre chypriote est assez peu répandue à l'Âge du Bronze. Elle est essentiellement représentée par quelques exemples des jarres égyptisantes façonnées en gypse à la fin de l'Âge du Bronze – début de l'Âge du Fer. Nous avons pu observer deux exemplaires de jarres à tenons en gypse, l'une provenant de l'Ashmolean et l'autre du Musée National d'Athènes, ainsi qu'une jarre égyptisante ovoïde à petit col. En revanche nous n'avons pas été en mesure d'observer des copies égyptisantes provenant de Crète[9].

2. Méthodes d'étude des techniques

Nous avons adopté une approche pluridisciplinaire liant la tribologie, l'archéologie et l'ethnoarchéologie[10]. La tribologie est définie comme la science qui étudie les phénomènes produits lorsque deux corps en contact sont animés de mouvements relatifs. Elle recouvre, entre autres, tous les domaines du frottement, de l'usure et de la lubrification (Georges 2000). Or, les procédés de fabrication dont relève la vaisselle de pierre (opérations de découpe, raclage, abrasion et forage principalement) découlent de processus d'usure. Ainsi, en premier lieu, nous avons procédé à une observation à différentes échelles du mobilier archéologique afin de dresser une typologie des traces de fabrication. Une première analyse à l'œil nu a été effectuée, complétée par une observation microscopique **(Fig. 3)** des micros traces d'usure (micro stries et micro polis) au Laboratoire de Tribologie et de Dynamique des Systèmes de l'École Centrale de Lyon (LTDS – UMR

6 Par exemple, pour le Levant : Petrie (1931 : 40) et Woolley (1955 : 272).

7 Les copies locales sont généralement façonnées dans des roches blanches (calcaire et gypse), imitant ainsi l'albâtre égyptien (ou calcite, également appelée travertine).

8 Les études du mobilier égyptisant palestinien menées par Ben Dor (1945), de Kamid el Loz par Lilyquist (1996), ainsi que l'étude du mobilier levantin par Sparks (2007), sont parmi les rares analyses à tenir compte des éléments techniques.

0 Nous n'avons observé qu'un unique exemple de vase minoen imitant une jarre égyptienne, en gabbro, conservé à l'Ashmolean Museum (No. AE 204 ; Warren 1969 : 74, P 398 ; Lilyquist 1996 : Pl. 10). Les techniques de fabrication qu'il présente semblent minoennes.

10 Avec les études d'ateliers traditionnels égyptiens et iraniens : Hester, Heizer 1981 ; Wulff 1966.

5513). L'usure des surfaces de certains exemplaires a pu être caractérisée grâce à l'application de la méthode des ondelettes continues développées par les chercheurs du LTDS.

Afin d'interpréter les stigmates de fabrication observés sur le matériel archéologique, une confrontation avec un référentiel expérimental s'est avérée indispensable. Des tests expérimentaux ont donc été réalisés en laboratoire (au LTDS), complétés par une série d'expérimentations de terrain **(Fig. 5-7)**. Outre l'élargissement du référentiel, ces tests ont permis d'appréhender les contraintes liées au geste technique et par-delà, d'obtenir des informations concernant l'organisation de la production et des ateliers de fabrication, mais aussi l'apprentissage des artisans. Ainsi, nous avons pu mettre en évidence les techniques et les chaînes opératoires utilisées pour la fabrication des vases dans les principaux sites de production de Méditerranée orientale.

3. Restitution des techniques et chaînes opératoires et leur évolution au cours de l'Âge du Bronze

Les premières industries de vases de pierre se mettent en place dès le Néolithique[11] de façon autonome dans chaque région. Les procédés de confections, relativement rudimentaires, utilisés pour ces premières productions, sont tous généralement basés sur les principes de percussion et abrasion. Par la suite, les différents centres ont enrichi et développé leur propre répertoire morphologique et des techniques plus complexes font leur apparition comme le forage mécanique. Divers types de forets sont alors utilisés dans les ateliers **(Fig. 4-7)**.

À l'encontre de l'image répandue dans les publications, d'une *koinè* technique, nous avons identifié des particularismes et des savoir-faire distincts au sein des différents centres de production de Méditerranée orientale, mais aussi des savoirs partagés, impliquant des transferts de techniques spécifiques. Quels sont les processus mentaux présidant au choix ou au rejet de ces savoir-faire ? C'est ce que nous allons tenter d'éclairer en présentant ci-dessous les principaux aspects techniques des productions de Méditer-

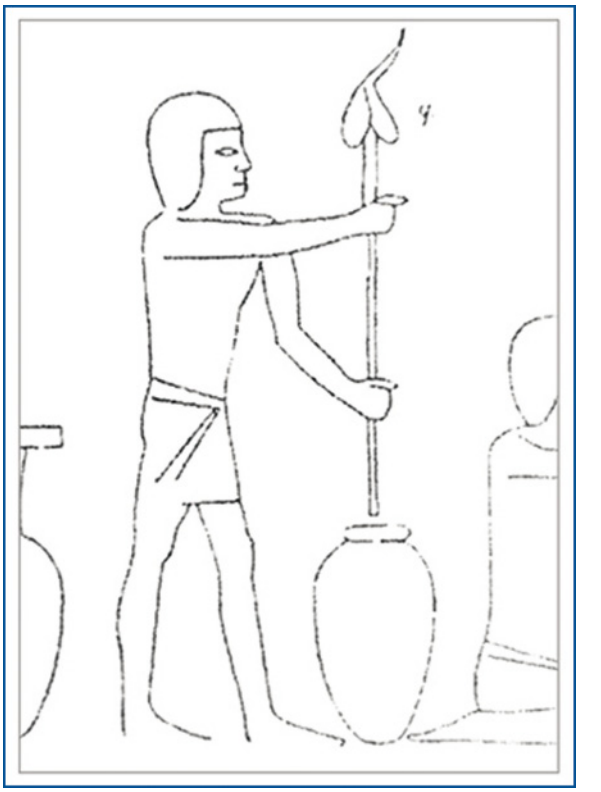


Figure 4 : Représentation d'un foreur de vases provenant de la tombe d'Aba à Deir el-Gebrâwi (d'après Davies 1902 : Pl. XIV)

Figures 5 et 6 : Reconstitutions expérimentales de forets à poids égyptiens

[11] À l'exception de la Crète qui débutera sa production au Minoen Ancien II (Warren 1969).

Figure 7 : Reconstitutions expérimentales de forets à archet

ranée orientale ainsi que les transferts identifiés au cours de notre étude. Pour notre restitution des anciens procédés, nous nous sommes concentrés sur l'analyse des techniques de forage et de polissage, ces deux catégories étant les mieux documentées dans l'ensemble des productions.

3.1. L'Égypte

La fabrication de vaisselle de pierre en Égypte est certainement l'une des mieux documentées par une riche iconographie[12] et les découvertes d'ateliers (par exemple Herakonpolis, *cf.* Quibell, Green 1898), mais aussi d'outils (Caton-Thomson, Gardner 1934 : 105, 131 ; Quibell, Green 1898 : 6). La production débute au Néolithique (Lucas, Harris 1962 : 421), mais son développement est intimement lié à l'émergence d'une élite dirigeante à l'époque protodynastique (fin du 4e millénaire av. J.-C.) et l'apparition d'artisans spécialisés (Bavay 2000 : 66). La production de vases de pierre se transforme en une industrie florissante souvent exportée, parfois offerte aux autres cours royales en tant que cadeau diplomatique. Pour toutes ces raisons, on a souvent pensé que l'Égypte seule avait transmis son savoir-faire aux autres régions. Ainsi un schéma de transfert unique était souvent présenté, or nous avons pu mettre en évidence une méthode de travail différente, mais aussi des techniques, évoluant au cours du temps, et qui sont radicalement dissemblables de celles des autres sites de Méditerranée orientale.

Figure 8 : Croissant de silex égyptien (Petrie Museum)

Au contraire de la technologie minoenne qui emploie le bois (*cf.* ci-dessous), le forage égyptien est centré en grande partie sur l'usage des mèches en pierre. Pourtant, contrairement aux restitutions généralement publiées, l'analyse du mobilier sur une large période chronologique, ainsi que nos tests expérimentaux, nous ont permis d'identifier une évolution des techniques et des outils de forage.

Le travail des roches dures débute à l'époque prédynastique. Les traces relevées sur le matériel, après confrontations avec notre référentiel expérimental, indiquent l'emploi de mèches en pierres grenues, en forme de huit, pour le travail d'élargissement de leur cavité (**Fig. 9**). Cette identification est par ailleurs confirmée par les découvertes de ce type de mèches dans des

[12] Il s'agit de nombreuses peintures ou bas-reliefs présents dans les tombes égyptiennes de Mera, Saqqarah ou Thèbes, par exemple. Elles représentent des artisans à l'ouvrage et offrent un témoignage des outils employés dans les ateliers de fabrication des vases en pierre.

Figure 9 : Mèche en forme de huit (Petrie Museum)

Figure 10 : Jarre égyptienne (Petrie Museum)

contextes pré-protodynastiques, comme dans l'atelier de Hiérakonpolis (Quibell, Green 1898 : 6), par exemple. Ce n'est qu'à l'époque protodynastique que les croissants de silex (**Fig. 8**) entrent dans la production, uniquement destinés au travail des roches tendres comme le calcaire ou la calcite. Leur apparition a été associée à l'augmentation de la demande à partir de cette période (Caneva 1970). Selon nos tests, les croissants de silex ont pu être utilisés en série, en vue d'un élargissement horizontal de la cavité, mais aussi pour le creusement de cavités coniques ouvertes. On peut ainsi envisager la coexistence de plusieurs types d'ateliers protodynastiques, avec d'une part les ateliers travaillant aussi bien les pierres dures que tendres avec des mèches en forme de huit et d'autre part, les ateliers voués au travail des roches tendres au moyen de croissants de silex. Il est également très probable que les ateliers ayant recours aux têtes de foret en forme de huit aient eu un caractère permanent tandis que ceux employant les mèches en silex seraient mobiles. En effet, lors de notre étude du matériel de Memphis au Petrie Museum, nous avons pu constater que les mèches en forme de huit ont une certaine longévité et qu'elles ont été trouvées dans des ateliers construits. Au contraire, la répartition de grandes quantités de croissants de silex, taillés de façon plus rudimentaire, suggère des zones d'activités temporaires en plein air. Toutefois, après la 4e dynastie, les croissants de silex disparaissent et aucune mèche en pierre n'est mentionnée avant la période ptolémaïque.

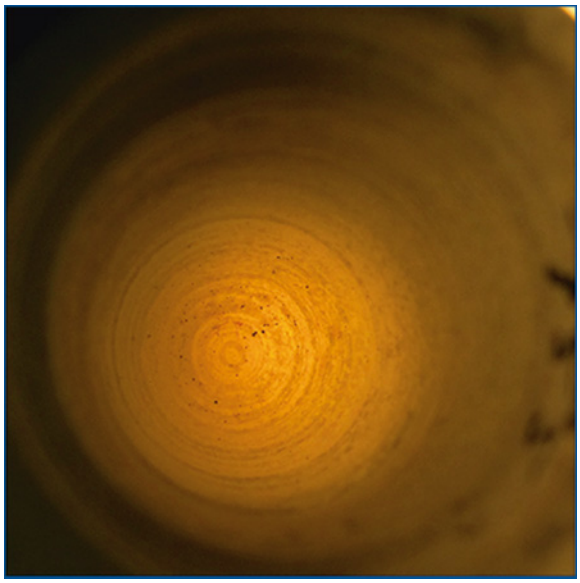


Figure 11 : Traces annulaires de forage de la jarre Fig. 12

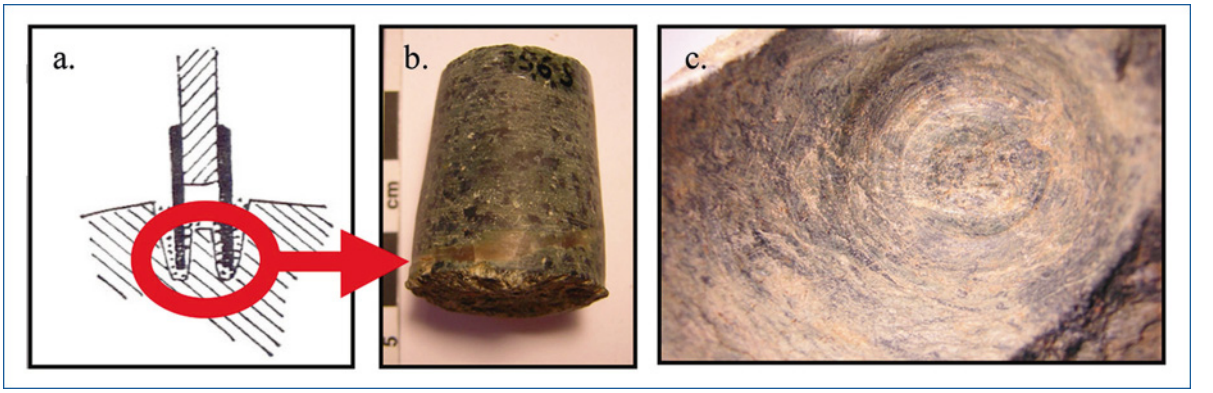


Figure 12 : a) Principe du forage tubulaire ; b) Carotte de forage (Malia) ; c) Traces d'ablation de la carotte de forage dans le fond du vase (Malia)

Les traces relevées dans plusieurs vases appartenant à cette période suggèrent toutefois une généralisation possible de l'emploi de mèches en forme de huit, aussi bien pour le travail des roches tendres que dures. Ainsi est-il possible que ce type de tête de foret soit fabriqué dans un matériau périssable comme le bois. L'emploi de ce procédé en Crète ainsi que la présence attestée d'artisans crétois en Égypte[13], nous permettent l'hypothèse d'une transmission d'un savoir-faire minoen. Par ailleurs on note l'apparition d'un nouveau type de traces, au Moyen et surtout au Nouvel Empire, dans les cavités globulaires ou ovoïdes. Il s'agit certainement d'une technique particulière de polissage ou bien encore de l'emploi d'une nouvelle technique de forage au moyen de baguettes souples en bois, comme nous l'avons proposé pour des alabastres globulaires égyptiens à embouchure très étroite importés à Qatna en Syrie (Morero 2011b). Les auteurs signalent également une régularisation et une finesse accrue des stries annulaires de forage au Moyen Empire. Ces caractéristiques nouvelles sont généralement associées à l'introduction du foret à poids unique (**Fig. 6**). Notre étude permet d'émettre des doutes sur l'identification de l'origine de ces nouvelles traces. D'une part, nous avons noté beaucoup d'irrégularités dans la morphologie des stries de forage pour les vases du Moyen Empire. D'autre part, bien que le foret à poids unique permette une manipulation facile et rapide, les stigmates qui résultent de son usage ne sont pas différents de ceux liés à l'utilisation du foret à deux poids (**Fig. 4-5**). Ainsi, la plus grande régularité et finesse indiquées semblent sans lien avec le foret à poids unique et pourrait être due à l'usage d'un autre type d'abrasif, plus fin.

3.2. La Crète

Dès la mise en place de cette industrie, de manière autonome durant la première moitié du 3e millénaire av. J.-C., au Bronze Ancien II (Warren 1969 : 9 et 182 ; Evely 1993 : 172), les artisans minoens ont fait preuve d'indépendance en développant leur propre répertoire morphologique, mais aussi leur propre méthode de travail[14] et techniques de fabrication. Une même méthode de travail a pu être mise en évidence pour l'ensemble des centres de production de l'île. En revanche, si le répertoire technique est identique, on observe des tendances ou préférences régionales (Morero, *à paraître [a]*) ainsi qu'une variation en fonction du type de production (*cf.* ci-dessous). Outre sa méthode de travail, l'originalité de la production crétoise réside dans certains des outils de forage utilisés. En effet, au contraire des autres centres de Méditerranée orientale, le forage des vases de pierre est largement axé sur l'usage de mèches en bois plein (**Fig. 15-16**) associées à un lubrifiant (eau) et des abrasifs (corindon, sable, etc.).

On constate également la mise en place d'une distinction technologique concernant le forage tubulaire (**Fig. 12-13**), selon la nature de la roche

[13] Avec par exemple les fresques un peu plus tardives (Nouvel Empire) de Tell el-Dab'a (Bietak 2000).

[14] Nous entendons ici par méthode de travail (ou chaînes opératoires) la succession des opérations techniques nécessaires à la confection du vase.

(Morero 2009). En effet, pour les roches plus denses et dures que le calcaire (par exemple la serpentine), s'il n'est pas exclu qu'elles aient pu être forées au moyen de roseaux, elles ont plus certainement été creusées avec un tube en cuivre enduit de cire (**Fig. 14**), des abrasifs et de l'eau. En revanche, pour le forage des roches tendres (comme le calcaire tendre par exemple), l'utilisation d'un tube en cuivre seul et d'une pâte abrasive à base de corindon en poudre et de calcite (Lazzarini 2001) est fort probable.

Figure 13 : Exemple de carotte de forage expérimentale se formant au centre du forage tubulaire

Figure 14 : Foret tubulaire expérimental en cuivre enduit de cire

3.3. Les Cyclades

Les Cyclades connaissent la vaisselle de marbre, en quantité et dans un nombre de types limités dès le Néolithique Récent. Le Bronze Ancien marque la période d'apogée de la production. La

Figure 15 : Extrémité d'une mèche de foret pleine, expérimentale, en bois

Figure 16 : Mèche en forme de huit en bois expérimentale, pour l'élargissement des cavités

grande majorité des récipients a été façonnée dans le marbre, mais avec le 2e millénaire av. J.-C. (Cycladique Ancien II) apparaît la vaisselle en roches très tendres : la chlorite ou schiste chloritique (Getz-Preziosi 1977 : 102). Contrairement aux autres centres de Méditerranée orientale, la production cycladique connaît une homogénéité très importante des formes, des méthodes et des techniques utilisées. Ces dernières sont très standardisées du Néolithique au Cycladique Ancien I-II. Comme en Crète, une adaptation technique s'est mise en place et s'est développée en fonction du type de roche traitée.

En effet, deux groupes techniques différents ont dû se mettre en place pour deux productions très différentes. Nous avons pu identifier des procédés d'évidement très distincts, par-

faitement adaptés à la nature de ces deux types de roches. En effet, la vaisselle de marbre, plus dure, a été forée comme l'indiquent les stries annulaires visibles dans les cavités des gobelets et des *kandiles*, par exemple. Les mèches de foret utilisées pour cette action n'ont jamais été découvertes. Cependant, selon les stigmates et les formes des cavités associées que nous avons observées, nous suggérons l'emploi de mèches en pierre. Ces dernières ont peut-être été confectionnées dans une roche abrasive friable destinée à être recyclée après utilisation, comme la pierre ponce. Cette dernière pouvait ainsi être broyée pour en faire une poudre abrasive, une fois la mèche jugée inutilisable, ou bien utilisée comme outil d'abrasion actif. En revanche, le second groupe de vase en roche tendre chloritique a entièrement été évidé au ciseau, sans aucune régularisation de sa cavité au moyen de forets. L'emploi de différents matériaux et la réalisation de formes distinctes témoignent de savoir-faire cloisonnés et adaptés à chacun des deux groupes. L'existence d'ateliers spécialisés, dévolus à l'une ou l'autre de ces productions, est ainsi fortement suggérée.

Durant le Cycladique Ancien III la production de vases de marbre décline fortement. Ce n'est que durant le milieu du 2e millénaire av. J.-C. (Cycladique Récent), phase marquée par une forte influence crétoise (Barber 1987 : 194-195), qu'un nouveau type de production apparaît. Durant cette période des vases de pierre de morphologies minoennes (Barber 1987 : 161 ; Poursat 1990 : 124-127) sont produits sur place dans des roches locales. D'après notre étude, les techniques utilisées pour leur production sont également minoennes. Ces savoir-faire semblent par ailleurs très bien maîtrisés, ce qui suggère la présence d'artisans crétois établis sur place, produisant peut-être pour une clientèle minoenne.

3.4. Le continent grec

Le continent possède une production de vaisselle de pierre dès le Néolithique (Devetzi 1996 : 135-136). Toutefois, ce n'est qu'avec le Bronze Moyen III-Bronze Récent I (1700-1500 av. J.-C.), que l'industrie apparaît de façon plus substantielle, particulièrement en Argolide. Il s'agit surtout d'importations de vases minoens, mais aussi égyptiens, destinés à la nouvelle aristocratie guerrière.

La phase suivante (Helladique Récent IIA) voit la mise en place définitive des principaux traits constitutifs de la civilisation mycénienne, et à partir de l'Helladique Récent IIIA1 (premier quart du 14e siècle), on assiste à l'avènement des palais. La présence d'objets mycéniens sur tous les rivages de Méditerranée marque l'apogée de cette civilisation. Durant le Minoen Récent II-III la Crète passe également sous domination mycénienne. C'est dans ce contexte nouveau qu'une production de luxe locale se met en place qui, bien qu'elle témoigne d'influences minoennes, développe ses propres particularités morphologiques et techniques. D'un point de vue technique, on constate pour le forage des vases l'emploi d'une démarche purement locale, unique en Méditerranée orientale. Les artisans mycéniens, qu'il s'agisse de l'aménagement de la cavité du vase ou bien même du décor, ont employé uniquement le forage tubulaire. Pour l'évidement des jarres ovoïdes et globulaires, une série de forages tubulaires, plus ou moins organisés de façon circulaire est effectuée **(Fig. 17-18)**.

Par ailleurs, l'organisation des ateliers est totalement différente de ce que l'on connaît ailleurs en Méditerranée orientale et notamment en Crète. En effet, la conception même de l'objet, en un élément morcelé (col et anses fabriqués séparément du corps et assemblés par la suite), est propre au continent et ne se retrouve pas avec une telle récurrence dans les autres régions de Méditerranée orientale. À Mycènes l'organisation même de la production s'articule autour de cette pratique (Morero 2011a).

3.5. Le Levant nord et sud

Malgré la présence des vases en pierre pendant le Néolithique acéramique, la vaisselle de pierre est peu fréquente durant cette période. Mais durant l'Âge du Bronze, les vases de pierre deviennent des objets de prestige, qui se rencontrent principalement dans les contextes royaux (Caubet 1991, Sparks 2007), au Bronze Moyen et surtout Récent. Notre étude du mobilier levantin laisse apparaître l'existence de deux groupes distincts. Le premier rassemble le mobilier de morphologie locale (petits flacons à une anse, assiettes, petites jarres, etc.), généralement taillé dans des roches vertes (chloritique, serpentine ou stéatite) tendres (Caubet 1991 : 206), dont au moins

Figures 17 et 18 : Les traces de forage relevées dans la cavité de la jarre 54-410 indiquent deux tailles de tubes

une partie de la production a été évidée par forage mécanique (Woolley 1955 : 293). Un deuxième groupe de récipients rassemble des vases aux formes égyptiennes/égyptisantes. Pour opérer une distinction entre les ouvrages égyptiens et les vases imités, les chercheurs se sont généralement appuyés sur l'observation des distinctions morphologiques et le type de roche utilisée (Lilyquist 1996). Cependant, les ateliers égyptiens ont pu générer des variations morphologiques[15]. Par ailleurs, les analyses pétrographiques sont assez rares et ne constituent pas un élément décisif. En effet, tout comme les objets et les hommes, les matières brutes ont voyagé[16]. Ainsi, si ces critères peuvent apporter un doute sur l'origine de l'objet, les techniques de fabrication dont il découle constituent un indice supplémentaire important (Ben Dor 1945). Ainsi, les vases égyptiens ou égyptisants se scindent en 3 groupes : 1) des vases de formes et technologie égyptiennes, 2) des récipients de formes égyptisantes dont les techniques de fabrication affichent un savoir-faire égyptien, 3) de la vaisselle de morphologie égyptisante, mais aux procédés non égyptiens. Ainsi l'industrie d'imitation relève de deux groupes techniques distincts. Le premier (usage de techniques égyptiennes) est la particularité des ateliers du Levant nord. Le second (usage de techniques locales) se retrouve également au Levant nord, mais il semble bien plus fréquent au Levant sud, dont la production est organisée autour de ce principe. Il est donc possible que les vases de ce type, mis au jour au Levant nord, soient des importations du Levant sud. Ces deux régions ayant utilisé des savoir-faire différents pour la production des imitations égyptisantes, nous les traiterons à part.

3.5.1. Le Levant nord

Un certain nombre de copies égyptiennes/égyptisantes a été produit selon des techniques égyptiennes, comme l'indique la morphologie des traces de forage (Morero 2011a et b). Les distinctions morphologiques récurrentes (certaines petites jarres sont souvent de plan ovale au Levant alors qu'elles apparaissent circulaires en Égypte) ou bien de petites variations dans la chaîne opératoire de forage apportent de fortes présomptions sur une origine levantine de ces objets (Morero 2011a et b). Il s'agit généralement de petites jarres à col, d'alabastres ovoïdes ou plats, mais aussi de petites jarres ou cruchettes à anses qui ont pu être taillées dans des blocs de calcaire ou de calcite, d'origine locale ou importés d'Égypte, et plus rarement en gypse. Il s'agit donc

[15] En effet, dans le but de rectifier une erreur ou bien pour la création d'une nouvelle variante d'une forme préexistante, par exemple.

[16] Ainsi trouve-t-on dans les palais minoens des roches brutes, provenant des Cyclades ou du continent grec, vouées à être transformées en vases de pierre (Evans 1930 : 268-269 ; Van Effenterre 1980 : 476-477). De même, certains vases de pierre égyptiens ont pu être réutilisés en tant que matière première pour la confection de pendentifs, comme à Myrtos-Pyrgos (Hankey 1980 : Pl. 78, 79a).

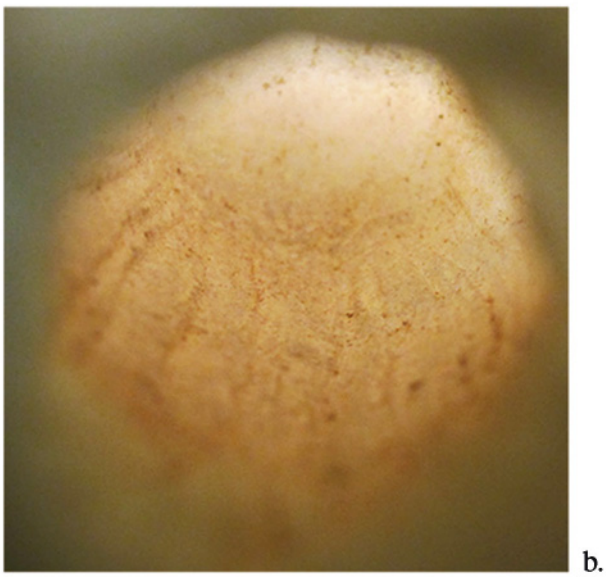
d'une production spécifique qui devait jouir d'un statut haut de gamme. En effet, la copie de formes et des techniques égyptiennes, dans des matériaux physiquement proches, devait conférer une valeur ajoutée à l'objet. De tels ateliers ont pu exister au Levant sud, mais nous avons plutôt observé ce type de produits au Levant nord, en particulier à Ras Shamra et à Qatna. À côté de ces productions locales, le support, la forme et la technique de forage (et de finition) de certains vases indiquent une origine égyptienne. C'est donc une coexistence de différents types d'atelier qui apparaît pour le Levant nord.

3.5.2. Levant sud

L'industrie sud-levantine est principalement connue pour la confection de copies en gypse, très standardisée et dans un rang de formes très limitées (jarres ovoïdes et *tazze* en gypse principalement), selon cette fois, des techniques radicalement différentes. En effet, seul le ciseau est utilisé pour l'évidemment des vases (**Fig. 19-20**). On est donc dans un schéma technique et cognitif totalement différent des autres centres. Ici nous avons dissociation parfaite entre l'emprunt d'une forme ou d'un élément formel et la technique employée pour sa réalisation.

Figure 19 : Copie sud-levantine d'une *tazza* (UCL)

a.



b.

Figure 20 : a) Copie sud-levantine d'une jarre de forme égyptienne (Ashmolean Museum)
b) Traces d'évidement au ciseau dans sa cavité

3.6. Chypre

La production de vases de pierre est relativement limitée à l'Âge du Bronze et apparaît principalement au Bronze Récent. Une grande partie de la vaisselle est alors de type égyptien ou égyptisant dont un certain nombre est certainement, comme au Levant et en Crète, de fabrication locale. Ces récipients sont taillés dans un gypse local pulvérulent de pauvre qualité. Les techniques employées sont, comme au Levant sud, différentes de celles identifiées en Égypte. On trouve surtout l'emploi du ciseau, mais aussi parfois de ce qui semble être une technique hybride entre ciseau et forage, ou combinant creusement à la main et forage (Bevan 2007). Un forage grossier a été exécuté en premier lieu puis élargi et complété par des découpes au ciseau.

4. Les transferts techniques à l'Âge du Bronze et les contacts entre artisans

L'introduction de techniques exogènes révèle des comportements différents face à la sélection et l'adoption de ces savoir-faire. Alors que certains centres de production dissocient la forme et le style du vase exogène et les techniques dont il relève, d'autres adoptent les nouveaux procédés et les nouvelles morphologies, comme un ensemble. À travers quelques exemples d'emprunts techniques, nous tenterons de discuter ces différents comportements.

4.1. L'introduction du forage tubulaire dans le monde égéen

Les modalités d'introduction du forage tubulaire dans le monde égéen, pour l'industrie des vases de pierre, varient selon les centres de production[17]. Ses premières attestations proviennent de Crète. Après la mise en place de l'industrie, de nouvelles techniques apparaissent au Minoen Ancien II, accompagnées par la création de nouvelles formes. L'emploi du forage mécanique apparaît pour la première fois pour des petits vases funéraires à Mochlos et à Archanès. Le forage à mise en rotation mécanique, avec une mèche pleine ou tubulaire, apparaît de façon synchrone dans l'île, durant le Minoen Ancien II-IIB/III (Evely 1993 : 84, 188). Aucun témoignage du forage tubulaire antérieur à son utilisation pour les vases en pierre n'est attesté en Crète. Quelles sont les modalités de son adoption ? Dans un premier temps, l'hypothèse d'une transmission du forage tubulaire, effectuée indépendamment de l'industrie des vases, nous oriente principalement vers l'Anatolie ou la Grèce continentale, régions avec lesquelles la Crète a noué des contacts, comme en témoigne par exemple Mochlos au Minoen Ancien II/III et peut-être même au Minoen Ancien I (Warren 1975 : 49-58). Toutefois, dans ces régions le tube est appliqué à la fabrication des haches ou des masses d'arme. De même, une transmission depuis la Mésopotamie peut également être considérée, car cette région emploie le foret tubulaire dès le 4e millénaire pour perforer des masses en basalte (Tobler 1950 : 204, Pl. XCVII a. No. 2). Cependant, aucun indice ne permet pour l'instant de proposer l'emploi d'un tel procédé pour l'évidement de vases en pierre durant le Bronze Ancien. Ainsi, nous envisageons une transmission depuis l'Égypte, où ces techniques étaient déjà appliquées sur cette industrie. L'hypothèse d'une transmission égyptienne est renforcée par les ressemblances morphologiques entre les petites jarres mis au jour à Mochlos et les vases égyptiens[18]. Il ne s'agit pas d'imitations, mais de récipients inspirés des formes égyptiennes. Par ailleurs, les petits vases égyptiens sont forés par un seul canal tubulaire comme une petite amphore miniature de Mochlos (Warren 1969 : Fig. D199). Ainsi, en l'état actuel de la recherche, l'Égypte s'avère être le premier centre de Méditerranée orientale à faire usage du forage tubulaire pour le creusement des vases en pierre et à y associer un procédé d'élargissement considérant le vase comme une unité, ne nécessitant pas sa division en deux moitiés. Si la méthode d'élargissement semble avoir été adoptée par les Minoens, les outils d'élargissement égyptiens (mèches lithiques en forme de huit ou les croissants de silex) ont été écartés et ne seront jamais adoptés[19] au

[17] Pour illustrer le principe du forage tubulaire voir **Fig. 12-14**.

[18] Seager 1912 : 102-104, Pl. II No. M3, IIj et o, Pl. III No. XXIIIa, Pl. VII No. IV6 ; Evans 1921 : 65-67, 85-93.

[19] Un élément en pierre découvert à Cnossos a été interprété comme étant une mèche en forme de huit de style égyptien (Evely 1984 : 228, Pl. 227 : 7, No. M199). Toutefois, après examen de la pièce, l'absence de traces techniques permettant de la lier à une activité de forage et la nature même de la roche (lisse et peu résistante), exclue cette identification. Il s'agit plus certainement d'un polissoir.

profit de mèches en forme de huit en bois (**Fig. 16**). Nous n'aurions alors emprunté que quelques éléments techniques, mais en aucun cas la totalité de la chaîne opératoire et des savoir-faire égyptiens.

De même, la Crète ne semble pas avoir adopté le foret à poids (**Fig. 5-6**), caractéristique de l'Égypte, mais utilise le foret à archet (**Fig. 7**). Si les premières productions minoennes, attestant de l'usage du foret tubulaire, copient des éléments formels égyptiens, l'outil est pourtant très vite intégré dans la sphère technique crétoise pour la confection de vases aux formes et au style purement locaux. Par la suite, à l'époque des premiers palais, l'emploi du forage tubulaire se généralise. Les minoens semblent donc opérer une véritable distinction entre technologie et répertoire formel et stylistique.

4.2. Transmission technique vers les Cyclades

Des savoir-faire minoens ont été transmis et adoptés dans d'autres régions à partir du 2e millénaire, dont le forage tubulaire, appliqué à la fabrication de vases en pierre, fait partie. En effet, nous avons vu ci-dessus qu'au Bronze Récent, l'artisanat des vases de pierre dans les Cyclades revêt une démarche totalement différente de celle des époques précédentes. Les principaux sites de production (Haghia Irini ou Akrotiri) livrent des formes et des techniques entièrement minoennes. Or la parfaite reproduction de la méthode, de l'ensemble des techniques de fabrication, mais aussi des formes de récipients, comme un tout indissociable, implique en toute certitude la présence, permanente ou temporaire, d'artisans minoens dans ces centres. L'exportation de produits finis seule ne peut en aucun cas expliquer cette implantation des savoir-faire et l'adoption d'un répertoire morphologique minoen.

4.3. Transmission technique vers la Grèce continentale

Une transmission des procédés minoens vers le continent est également proposée. La Grèce continentale livre des traces de production de la vaisselle de pierre dès le Néolithique où les vases sont fabriqués par piquetage/martelage et abrasion. Aucun récipient ne témoigne de l'emploi du forage tubulaire bien que cette technique soit employée pour la perforation des masses d'arme ou des haches à l'Helladique Ancien III et l'Helladique Moyen. Il est peu probable que le transfert technique soit effectué depuis cet artisanat vers l'industrie lapidaire du début du Bronze Récent. En effet, les productions mycéniennes présentent, dès leur apparition, une manufacture parfaitement maîtrisée. Plusieurs techniques identifiées sur les vases des Maisons aux ivoires de Mycènes révèlent l'emploi de procédés employés en Crète (et dans les Cyclades) dès le Minoen Récent I, comme le forage tubulaire multiple en séries de perforations juxtaposées[20]. Ainsi, si un lien existe entre la technologie minoenne et celle du continent pour les créations de luxe, le continent a adopté et sélectionné au fur et à mesure certaines méthodes qu'il a adapté aux exigences du répertoire helladique. Par ailleurs, si la confection des vases en plusieurs parties utilisée dans les ateliers continentaux est une pratique minoenne attestée dès le Minoen Moyen III-Minoen Récent I (Evely 1993 : 186), elle se généralise dans le monde mycénien durant la phase suivante, la période palatiale (Helladique Récent III). En effet, une industrie de modification ou de finition par l'adjonction d'anses est détectée à Mycènes. Cette méthode de travail est également attestée pour la confection mycénienne des vases métalliques (Laffineur 1977 : 75-76). Ainsi, si les récipients mycéniens témoignent d'éléments techniques communs avec la Crète, les méthodes de travail et les formes se différencient. Au contraire de la production cycladique du Bronze Récent, une dissociation entre la forme et les procédés de fabrication peut être observée.

Le procédé de sélection des techniques pourrait également être différent et bien plus lent qu'il n'avait été auparavant pour l'adoption du tube en Crète. En effet, l'introduction de ces savoir-faire relève probablement de l'installation d'artisans minoens sur le contient à l'Helladique Moyen III/Helladique Récent I. De fait, cette période est marquée par un grand intérêt pour la vaisselle de pierre. Il est difficile de savoir si tous les vases de type crétois se trouvant sur le continent ont été importés. Il est possible que des artisans minoens, installés à Mycènes, aient travaillé dès cette époque pour l'élite mycénienne émergente. Par la suite, la domination mycé-

[20] Technique également utilisée en Égypte pour le creusement de sarcophages (Stocks 1999).

nienne de la Crète marque la disparition des arts palatiaux sur l'île à partir de l'Helladique Récent IIB (Poursat 1997 : 388) et l'envoi des artisans minoens dans les ateliers continentaux (Demakopoulou 1997 : 111-112). Ainsi, dans un premier temps, les artisans crétois ont introduit leur savoir-faire ainsi que leur répertoire stylistique et formel dans les ateliers continentaux. Une phase d'apprentissage et d'assimilation de ces nouveaux éléments s'en est suivie, donnant lieu à des productions jugées parfois un peu maladroites par les spécialistes[21]. Ce type de démarche est illustrée par les travaux de réparation entrepris sur un vase en stéatite minoen à décor de poulpe et de rochers, provenant de la tombe à chambre 26 (Helladique Récent II) de Mycènes (Sakellarakis 1976 : 184, Pl. XI : 31). Les deux parties du vase, fabriquées dans deux matériaux différents, témoignent d'une exécution distincte (le relief est plus important et le polissage moins prononcé pour la partie basse). Il est fort probable que la partie haute soit une œuvre minoenne et que la partie basse soit la production d'un atelier continental. Le travail de l'artisan mycénien révèle un savoir-faire bien moins maîtrisé que celui de l'artisan minoen. Cet acte de réparation isolé pourrait donc suggérer la présence d'artisans minoens transmettant leur savoir-faire à des apprentis mycéniens, comme cela est suggéré par Krzyszkowska pour les sceaux continentaux. L'Helladique Récent IIIA marque un tournant dans l'industrie des vases de pierre, avec la mise en place d'une production locale au répertoire formel purement mycénien. Ce phénomène apparaît également dans le domaine de la glyptique, où les artisans locaux se détachent de la tutelle artisanale minoenne au profit d'un style et de formes distincts reflétant une nouvelle esthétique propre aux élites mycéniennes. Ainsi, pour la glyptique, cette période est marquée par l'apparition d'un style mycénien appelé *Mainland Popular Group* (Krzyszkowska 2005 : 235-236). Il est donc possible que la sélection, l'adaptation et l'intégration des nouveaux savoir-faire aient été réalisées très progressivement, pour la confection de formes locales au sein des ateliers palatiaux.

[21] Krzyszkowska 2005 : 235-236 pour les sceaux ; Laffineur 1977 : 83-85 pour la vaisselle métallique.

4.4. Les modalités de transfert des savoir-faire

L'introduction de procédés étrangers a certainement nécessité des contacts directs entre les artisans. En effet, au contraire d'une forme ou d'un style, qui peuvent être dupliqués par simple observation d'un objet fini, reproduire une technique nécessite un apprentissage auprès d'un spécialiste, particulièrement dans le cas de savoir-faire complexes comme le forage tubulaire. Au minimum l'observation d'un opérateur à l'ouvrage est requise. Or les contacts entre artisans d'une même région, ou entre les différents centres de la Méditerranée orientale, ont été certainement nombreux. En effet, une documentation abondante indique l'existence d'envoi permanent ou temporaire d'artisans royaux dans les autres cours (Zaccagnini 1983). Au niveau archéologique nous avons pu mettre en évidence des indices de la présence d'artisans égyptiens à Malia (Crète) concernant la production de vases de pierre (Morero, *à paraître [b]*, par exemple[22]. De même la présence de fabricants de vases de pierre minoens apparaît au levant nord, à Alalakh (Woolley 1955 : 294), dans les Cyclades ou sur le continent grec (*cf.* ci-dessus). Ceci suggère donc la possibilité de transferts techniques directs.

Par ailleurs, contrairement aux idées reçues, il ne semble pas que l'introduction de savoir-faire étrangers suive nécessairement le schéma d'une transmission technique depuis un centre dominant vers un centre plus modeste. Si la transmission des savoir-faire égyptiens en Crète, puis de la Crète aux autres régions de l'Égée est certes attestée, la Crète a également transmis un certain nombre de techniques aux ateliers égyptiens florissants. Ainsi, des artisans minoens itinérants, voire installés en Égypte, ont peut-être introduit les forets d'élargissement en bois (**Fig. 16**). La présence d'artisans minoens au Levant et en Égypte est également attesté par les fresques (Niemeier 1991 : 196, 199 ; Bietak 2000).

[22] L'influence et les contacts avec des artisans égyptiens ont également été mis en avant pour d'autres artisanats, en particulier dans l'adoption et l'adaptation minoenne d'éléments iconographiques égyptiens (Poursat 1980 : 116-118 ; Warren 2005 : 221-226).

Mais si les techniques ne semblent pas nécessairement jouir d'une image de marque, le style et les formes en revanche revêtent une forte valeur symbolique. Les récipients fabriqués en Égypte ont été placés dans les tombes royales en Crète ou au Levant, et ont également été, comme nous venons de le voir, imités. Le phénomène des copies soulève plusieurs questions concernant les transferts techniques. En effet différents comportements ont été mis en avant. Pourquoi au Levant nord, les techniques ont-elles été adoptées en même temps que les formes et non pas au Levant sud ou à Chypre ? Doit-on envisager l'installation permanente ou temporaire d'artisans égyptiens à Qatna ou Ras Shamra, réalisant ces productions ou tout du moins assurant la transmission de leurs connaissances techniques ? En effet, le déplacement d'artisans minoens semble également être à l'origine du changement radical de production dans les Cyclades au cours du Bronze Récent. En revanche, l'absence de contacts directs entre artisans au levant sud et à Chypre aurait conduit à la mise en place de propres réponses technologiques pour l'imitation des formes égyptiennes ?

De même si une technique peut être adoptée pour son efficacité (gain de temps d'exécution, en énergie investie, de matières premières, etc.), son introduction reflète un milieu technique favorable. Son rejet, par contre, montre que ce milieu ne possède pas encore les moyens pour la recevoir (Leroi-Gourhan 1945). En effet, le forage tubulaire est extrêmement pratique, car il permet de creuser les roches dures en un minimum de temps. Il est également assez simple et rapide à maîtriser[23]. Pourtant, si la Crète, les Cyclades et le continent vont l'adopter, le Levant sud et nord, ainsi que Chypre, semblent l'ignorer totalement aussi bien dans les industries de formes locales que pour les imitations égyptisantes. L'exception est peut-être le levant nord où une partie de la production d'imitation pourrait témoigner de son usage. De même une lampe, en cours de confection, de forme minoenne a été mise au jour à Alalakh (Levant nord) qui témoigne de l'usage isolé de ce procédé. Dans ce dernier cas il est donc difficile de dire s'il ne s'agit pas de l'ouvrage d'un artisan minoen. Par ailleurs, doit-on supprimer de la liste des éléments liés à ce choix de l'introduction, celui des contraintes matérielles et techniques ? En effet, l'exemple de l'emploi du corindon comme abrasif en Méditerranée orientale mérite d'être mentionné. Tout comme le forage tubulaire, le corindon est connu comme l'abrasif le plus efficace qui apporte un avantage non négligeable dans le travail des roches dures. Les seules sources exploitées à cette époque sont situées en Anatolie et dans les Cyclades, à Naxos (Boleti 2009). Les ateliers minoens vont en faire usage dès le Minoen Récent I (Warren 1969 : 160 ; Lazzarini 2001), ainsi que les ateliers de cornaline du Levant nord, qui vont importer cet abrasif nécessaire à leurs industries. Or, l'un des plus gros centres de production de vaisselle en roches dures (roche porphyrique, etc.) de cette période, l'Égypte, ne va pas véritablement l'adopter. En absence de contraintes d'approvisionnement, à cette période où les matières circulent à longues distances, l'emploi marginal du corindon en Égypte semble, à ce stade, plutôt lié au poids de traditions techniques locales.

Concernant la transmission des techniques au sein d'une même aire culturelle nos travaux doivent se poursuivre. Mais déjà, la Crète montre un artisanat issu de méthodes et techniques communes. Toutefois, pour la production de vaisselle de pierre ordinaire, l'usage de certaines chaînes opératoires de forage, ainsi que de certains particularismes techniques, reflètent des « préférences » locales ou régionales[24] (Morero, *à paraître [a]*). En revanche, si les productions de luxe témoignent elles aussi de l'emploi des mêmes techniques et chaînes opératoires de base, elles montrent également l'usage de savoir-faire techniques extrêmement raffinés détenus et maîtrisés par un petit nombre d'artisans spécialisés, travaillant pour les palais. Ceci suggère une transmission des savoir-faire à plusieurs niveaux. Ainsi, un contact entre artisans d'une même région devrait être relativement fréquent. En effet, si de futures études pétrographiques permettront de déterminer la validité de cette

[23] Au cours de nos tests expérimentaux nous avons été capables de réaliser des forages tubulaires après quelques heures d'apprentissage dans le maniement des différents forets.

[24] Ces préférences régionales ont également été mises en évidence pour d'autres artisanats et aspects de la culture matériel (par exemple : Knappett 1999 ; Poursat, Knappett 2005 ; Cadogan 2011).

hypothèse, il est très possible que les fabricants d'une même région viennent s'approvisionner en matières premières locales dans les mêmes gisements. Or une partie de la production elle-même a certainement également pris place directement sur la zone d'extraction[25], permettant ainsi le partage d'une même méthode (Morero 2009). En revanche, les techniques raffinées des palais peuvent se transmettre d'un palais à l'autre par le déplacement des artisans palatiaux, comme nous l'avons vu pour la Méditerranée orientale.

Conclusion

La restitution des techniques des différents centres de production en Méditerranée orientale nous a permis de rejeter l'image d'un artisanat aux techniques identiques et de montrer au contraire, l'emploi de savoir-faire distincts.

Par ailleurs, au-delà des répertoires formels et technologiques, nous avons pu remarquer l'existence de conceptions esthétiques très différentes d'une région à l'autre. Il ne fait aucun doute que la valeur d'un vase repose sur sa dimension symbolique, sa haute technicité (technique de décoration complexe, finition achevée) et sa recherche esthétique (roches rares/belles) ; la large diffusion de vases égyptiens en méditerranée orientale en témoigne. Certains vases en roches exotiques (porphyre) ont même acquis en Crète une valeur certainement prophylactique[26]. C'est en partie pour le statut privilégié dont elle a joui que la vaisselle égyptienne a été copiée. Mais l'aspect esthétique recherché varie. En effet, certains vases présentent des surfaces irrégulières et rugueuses. Plusieurs vases minoens, mycéniens, égyptiens et levantins ont même conservé des traces relevant du processus de mise en forme. Toutefois, ces récipients ont été jugés comme achevés par le fabricant dans la mesure où la surface a malgré tout été polie. Ainsi, la perception du degré de finition et de la « qualité » des ouvrages, varie selon les contextes de production. Par exemple les minoens, les Mycéniens et Égyptiens ont fait usage d'une substance modifiant la couleur et la brillance de certaines roches. Les artisans utilisaient de la cire pour rendre artificiellement la serpentine ou les roches vertes plus sombres et/ou brillantes. Ce procédé crée alors l'illusion d'une surface homogène et lisse, grâce à la réflexion de la lumière (radiance). Nous ajouterons même que l'état de la surface, qui peut parfois porter des stries grossières, est secondaire pour ces centres guidés par la recherche de la brillance « artificielle ». En revanche d'autres régions, comme le Levant sud, ont exécuté ses copies égyptisantes sans le recours à une modification de la brillance des surfaces. Le gypse utilisé, plus ou moins bien lissé par les polissages successifs est laissé mat. Les Cyclades semblent également avoir dénigré l'usage d'une technique modifiant l'aspect de surface de la roche, bien que le polissage soit assez souvent achevé. Nous aurions donc également des conceptions différentes de ce qui fait l'achèvement d'un objet ? Pour certains il s'agit avant tout, d'une sensation visuelle plus que tactile, passant par la brillance des surfaces, alors que pour les autres, à l'inverse, les surfaces recherchées étaient plus douces au toucher mais plus mates visuellement (Procopiou *et al.* 2013 ; Procopiou 2013). Le degré d'achèvement peut également concerner le creusement intérieur. Certains objets ont été parfaitement achevés extérieurement, mais n'ont pas été creusés. Nous avons observé ce type de pièces en Égypte, généralement placées dans les tombes modestes, ou en Crète, parmi le corpus du sanctuaire du Youktas. Pour ce dernier site, nous avons même relevé l'existence d'objets sans aucune transformation. Il s'agit d'éléments en pierre ramassés dont la forme évoque simplement la forme des cuillères minoennes, qui sont par la suite placés en offrande avec les autres cuillères, qui pour leur part ont été entièrement fabriquées par un lapidaire. Ainsi, dans certaines régions un « rudiment » ou hersâtes de vases de pierre est suffisant pour faire, effectivement, un vase de pierre. Par ailleurs, ces différentes productions, relevant d'investissements et de niveaux de technicité différents, sont le témoignage de la coexistence d'ateliers différents, réalisant des productions destinées à des clientèles distinctes. Ainsi, la question des transferts techniques en Méditerranée orientale offre la vision contrastée, de régions partageant des valeurs communes, tout en ayant des goûts, conceptions

[25] En effet ce type d'organisation est très fréquent dans les ateliers lapidaires traditionnels iraniens ou égyptiens, par exemple (Hester, Heizer 1981 ; Wulff 1966).

[26] Cette hypothèse est soutenue par la conservation (et transformation) de fragments de vaisselle de porphyre égyptienne dans le sanctuaire de la villa minoenne de Myrtos-Pyrgos (Cadogan 1981).

esthétiques et technologies variées. Il s'agit de sociétés également ouvertes, capables d'absorber, puis de remanier des éléments étrangers en les adaptant à leur attente.

Bibliographie

- Barber R. L. N. (1987). *The Cyclades in the Bronze Âge*, Londres.
- Bavay L. (2000). La pierre et le pouvoir dans l'Égypte prépharaonique et des premières dynasties. *In* Karlshausen C., De Putter T. (éds.), *Pierres égyptiennes, chefs-d'œuvre pour l'éternité*, Mons, 63-67.
- Ben Dor I. (1945). Palestinian Alabaster Vases, *Quarterly of the Department of Antiquities of Palestine* 11, 93-112.
- Bevan A. (2007). Stone Vessels and Values in the Bronze Age Mediterranean, Cambridge.
- Bietak M. (2000). Minoan Paintings in Avaris Egypt. *In* Sherratt S. (éd.), *The Wall Paintings of Thera, Vol.* I., Athènes, 33-42.
- Boleti A. (2009). *L'exploitation de l'émeri en Égée et dans la Méditerranée orientale à l'Âge du Bronze,* Thèse de Doctorat, Université de Paris I.
- Cadogan G. (1981). A Probable Shrine in the Country House at Pyrgos. *In* Hägg R. & Marinatos N. (éds.), *Sanctuaries and Cults in the Aegean Bronze Age*, Stockholm, 169-171.
- Cadogan G. (2011). Behind the façade: what social and political realities are behind the cultural regionalities of Middle Minoan Crete ?. *In Pepragmena tou D'Diethnous Kritologikou Synedriou,* Chania, 127-139.
- Caneva I. (1970). I Crescenti litici del Fayum, *Origini* 4, 161-202.
- Caton-Thomson G & Gardner E. W. (1934). *The Desert Fayum*, Londres.
- Caubet A. (1991). Répertoire de la vaisselle de pierre, Ougarit 1929-1988. *In* Yon M. (éd.), *Arts et industries de la pierre, Ras Shamra-Ougarit, Vol.* IV, Paris, 205-263.
- Davies N.G. (1902). *The Rock Tombs of Deir el Gebrâwi, Vol.* I, Londres.
- Demakopoulou K. (1997). Crete and the Argolid in the LM II/LH IIB to IIIA1 Periods. Evidence from Kokla. *In* Driessen J. & Farnoux A. (éds.), *La Crète mycénienne. Actes de la Table Ronde internationale organisée par l'École française d'Athènes, 26-28 mars 1991, Bulletin de Correspondance Hellénique, Supplément* 30, Athènes, 101-112.
- Devetzi T. (1996). Stone Vessels. *In* Papathanassopoulos G. A. (éd.), *Neolithic Culture in Greece,* Athènes, 135-136.
- Evans A. (1921). *The Palace of Minos. A comparative account of the successive stages of the early Cretan civilization as illustrated by the discoveries at Knossos, Vol.* I, Londres.
- Evans A. (1930). *The Palace of Minos: a comparative account of the successive stages of the early Cretan civilization as illustrated by the discoveries at Knossos, Vol.* III, Londres.
- Evely D. (1984). The Other Finds of Stone, Clay, Ivory, Faience, Lead etc. *In* Popham M. R. (éd.), *The Minoan Unexplored Mansion at Knossos*, Athènes, 223-259.
- Evely D. (1993). *Minoan Craft Tools and Techniques: An Introduction* 1, *SIMA* 92, Götelarg.
- Evely D. (2012). Small finds. *In* Knappett C. & Cunningham T. (éds), *Palaikastro Block M. The Proto- and Neopalatial Town, Annual of the British School at Athens, Supplement* 47, Devon, 227-294.
- Georges J.-M. (2000). *Frottement, usure et lubrification. La tribologie ou science des surfaces*, Paris.
- Getz-Preziosi P. (1977). Early Cycladic Stone Vases. *In* Thimme J., Getz-Preziosi P., Otto Br. (éds.), *Art and Culture of the Cyclades*, Chicago – Londres, 95-108.
- Hankey Vr. (1980). Stone Vessels at Myrtos Pyrgos. *In Pepragmena tou D'Diethnous Kritologikou Synedriou,* Athènes, 210-215.
- Hester T. & Heizer R. (1981). *Making Stone Vases: Ethnoarchaeological Studies at an Alabaster Workshop in Upper Egypt,* Malibu.
- Karetsou A. (1981). The Peak Sanctuary of Mt. Juktas. *In* Hägg R. & Marinatos N. (éds.), *Sanctuaries ands Cults in the Aegean Bronze Age, Proceedings of the First International Symposium at the Swedish Institute in Athens, 12-13 May, 1980*, Stockholm, 137-205.
- Knappett C. (1999). Assessing a polity in Protopalatial Crete: the Malia-Lasithi state. *American Journal of Archaeology* 103, 615-639.
- Krzyszkowska O. (2005). *Aegean seals*, Londres.

• Laffineur R. (1977). *Les vases en métal précieux à l'époque mycénienne*, Göteborg.

• Lazzarini L. (2001). I vasi in pietra minoici di Festòs: primi dati sulla natura e provenienza dei materiali lapidei, *I Cento anni dello scavo di Festòs, Atti dei Convegni Lincei. 13-14 dicembre 2000, Roma*, Rome, 574-595.

• Leroi-Gourhan A. (1945). *Milieu et techniques*, Paris.

• Lilyquist C. (1996). Stone vessels at Kamid El-Loz, Lebanon. Egyptian, Egyptianizing, or non-Egyptian ? A Question at Site from the Sudan to Iraq to the Greek Mainland. *In* Hachmann R. (éd.), *Kamid el-Loz, "Schatzhaus"-Studien, Vol.* XVI, Bonn, 134-173.

• Lucas A. & Harris J.R. (1962). *Ancient Egyptian materials and industries*. Londres.

• Morero E. (2009). *L'artisanat lapidaire en Crète minoenne ; la production de vases de pierre.* Thèse de Doctorat, Université de Paris I.

• Morero E. (2011a). Transferts techniques en Méditerranée orientale. L'exemple de la fabrication des vases de pierre à l'Âge du Bronze, *Syria* 88, 207-224.

• Morero E. (2011b). Les techniques de fabrication des vases de pierre. *In* Pfälzner P. (éd.), *Interdisziplinäre Studien zur Königsgruft von Qatna, Qatna Studien, Vol.* I., Tuebingen, 275-291.

• Morero E. (2013). Les techniques de fabrication des vases de pierre. *In* Poursat J.-Cl. (éd.), *Les Fouilles exécutées à Malia, Le Quartier Mu V, Vie quotidienne et techniques au Minoen Moyen II*, Paris, 67-85.

• Morero E. (*à paraître [a]*). Les techniques de fabrication des vases de pierre de Myrtos-Pyrgos.

• Morero E. (*à paraître [b]*). Les techniques de fabrication des vases de pierre. *In* Darcque P. (éd.), *Les Fouilles exécutées à Malia, Les Abords Nord-Est du Palais*, Paris.

• Niemeier W.-D. (1991). Minoan Artisans Travelling Overseas. *In* Laffineur R. & Basch L. (éds.), *Thalassa, L'Égée préhistorique et la mer. Actes de la 3e Rencontre égéenne internationale de l'Université de Liège, Station de recherches sous-marines et océanographiques (StaReSo), Calvi, Corse, 23-25 avril 1990, Aegaeum 7*, Liège, 187-200.

• Petrie W. M. F. (1931). *Ancient Gaza I, Tell el Ajjūl, Vol.* I, Londres.

• Poursat J.-Cl. (1980). Reliefs d'applique moulés. *In* Detournay B., Poursat J.-Cl., Vandenabeele Fr. (éds.), *Fouilles exécutées à Mallia. Le Quartier Mu* II. *Vases de pierre et de métal, vannerie, figurines et reliefs d'applique, éléments de parure et de décoration, armes, sceaux et empreintes*, Paris, 116-132.

• Poursat J.-Cl. (1990). Craftsmen and Traders at Thera: A View from Crete. *In* Hardy D. A (éd.), *Thera and the Aegean World, Vol.* III, Londres, 124-127.

• Poursat, J.-Cl. (1997). La fin des arts « palatiaux » dans la Crète mycénienne. *In* Driessen J. & Farnoux A. *La Crète mycénienne. Actes de la Table Ronde internationale organisée par l'École française d'Athènes, 26-28 mars 1991, Bulletin de Correspondance Hellénique, Supplément* 30, Athènes, 387-390.

• Poursat J.-Cl. & Knappett C. (2005). *Fouilles exécutées à Malia. Le Quartier Mu* IV. *La poterie du Minoen Moyen II : production et utilisation*, Paris.

• Procopiou H., Morero E., Boleti A., Vargiolu R., Zahouani H. (2013). Tactile and visual perception during polishing: an ethnoarchaeological study in India (Mahabalipuram Tamil Nadu), *Wear* 301, 144-149.

• Procopiou H. (2013), *Techniques, sens et émotions : Autour du polissage en Méditerranée orientale durant l'âge du Bronze*, Habilitation à diriger des recherches, Université de Paris 1.

• Quibell J. E. & Green F. (1898). *Hierakonpolis, Egyptian Research Account, Vol.* II, Londres.

• Sakellarakis J. A. (1976). Mycenaean Stone Vases, *Studi Micenei ed Egeo-Anatolici* 17, 173-187.

• Seager R. B. (1912). *Explorations in the Island of Mochlos*, Philadelphie.

• Sparks R. (2007). *Stone Vessels in the Levant*, Maney.

• Stocks D. (1999). Stone Sarcophagus Manufacture in Ancient Egypt, *Antiquity* 73, 918-922.

• Tobler A. J. (1950). *Excavations at Tepe Gawra, Vol.* II, Londres.

• Tournavitou I. (1995). *The "Ivory houses" at Mycenae*, Londres.

• Vargiolu R. (2008). *De la fabrication à l'utilisation d'objets archéologiques. Apports de la tribologie*, Thèse de Doctorat, École Centrale de Lyon.

Introduction

The Bronze Age, in the eastern Mediterranean area, was marked by the emergence of a new political, social and economic system, centralised by the palace. The new organisation flourished during the 3-2nd millennium BC. This phenomenon was accompanied by the development of luxury craft productions, such as ivory carving, gold working, finest pottery and stone vessels industries, as well as craftsmen working for the palaces. The intensification of the commercial exchanges, the diplomatic and cultural contacts between the eastern Mediterranean elites permitted to acquire luxury goods and exotic raw materials[27]. But beyond the artefacts themselves, ideas, know-how and people travelled as well, introducing morphological, stylistic or technological innovations. The development of the stone vases industry is one of the more relevant (**Fig. 1** and **2**). The main centres of production were certainly Egypt, Crete, Cyclades, mainland Greece, and the Levant. For each region, common productions made for domestic and/or funeral purposes appeared as well as luxury productions, which required a high degree of specialisation. The first category was usually made in urban workshops, while the second was the product of experts and skilled craftsmen, in workshops, for a royal clientele.

These manufacturing processes require a phase of development and the establishment of specific cognitive abilities. Then, if some centres of production ignored exogenous techniques others adopted and adapted them to their proper aesthetic and technical repertoires. Thus, as we shall see below, the identification of the typological and, more particularly, technological developments, during the Bronze Age, provides important data for reconstructing the patterns and mechanisms of diffusion of the know-how in the eastern Mediterranean.

1. Archaeological data

A total of 469 stone vessels (lids, vases fragments or complete vessels), finished or not, were studied. The majority (175 pieces) includes vessels from Crete, from the Early Minoan II and Late Minoan II periods (3-2nd millennium BC)

Figure 1: Egyptian jar in serpentine (Louvre Museum)

Figure 2: Triton shell in chlorite form Malia (Crete)

[27] The precious and semi precious stones, ivory, ostrich eggs and metal ingots, were frequently exchanged between the different regions.

according to the morpho-stylistic classification of P. Warren (1969). This wide range of forms includes mainly bowls of different types, lamps, goblets, *kernoi*, fragments of *rhyton*, but also imitations of Egyptian/Egyptianizing shapes, such as a jar in gabbro with roll handles on the shoulder (Ashmolean Museum piece No. AE 204; Warren 1969: 74, P398; Lilyquist 1996: 10). Part of the vessels studied comes from the Ashmolean Museum in Oxford, but we also analysed the material from four Minoan sites. A local production of stone vases is attested within these settlements (Morero 2009). Thus, we studied a sample of vessels from the site of Myrtos-Pyrgos (Hankey 1980), located on the southern coast of Crete, which is essentially represented by the establishment of a Minoan villa (Cadogan 1981). A third group comes from the Quartier Pi of Malia, which is a residential area close to the palace. We also analysed a group from the town of Palaikastro, in the eastern part of the island (Evely 2012). Finally, a last group comes from the peak sanctuary of the mount Yuktas (Karetsou 1981). For the mainland, the material comes from Mycenae, the major centre of stone vessels production for this period (Wace 1932; Sakellarakis 1976; Tournavitou 1995).

This group is composed of 28 vases, predominantly Mycenaean jars (in serpentine, marble or breccia), as well as Egyptian and Minoan imports (in alabaster, diorite and chlorite)[28]. The jars can be divided into two groups. The first group comes from the Mycenae's Shaft Graves, is dated to the Middle Helladic III-Late Helladic I (1700-1500 BC) and is exclusively composed of vases imported from Crete or Egypt. The second group dated to the Late Bronze Age (Late Helladic II-III, 2nd half of the 2nd millennium BC), is constituted of pieces found in the Ivory Houses of Mycenae (Tournavitou 1995) and produced locally. The samples of Cycladic vases analysed come from the cemeteries of Naxos[29]. 50 marble and chlorite pieces, mainly palettes, bowls, cups, *kandiles* and *pyxides*, were studied. The most important group is represented by the Egyptian artefacts: 122 jars, cups, pots and kohl jars were examined[30], certainly produced between the Predynastic period and the New Kingdom (4th to 2nd millennium BC).

The South Levant production was also considered with an assemblage of 120 vases[31], dated to the Middle and Late Bronze Age. This group is largely constituted of *tazze*, ovoid and bag-shaped jars in calcite or gypsum. The material of Palestine can be divided into two groups. The first consists of local shapes and the second one of Egyptian/Egyptianizing morphologies.

The production of stone vases in Cyprus was quite uncommon in the Bronze Age. It is essentially represented by a few examples of Egyptianizing jars made in gypsum at the end of the Bronze Age-Early Iron Age. Two items, one from the Ashmolean Museum and the other from the National Museum in Athens, were studied. The study of the Egyptian/Egyptianizing imitations is crucial for the analysis of technical transfers. Indeed, a large number of Egyptian vases circulated in the eastern Mediterranean. However, if the first publications indicated generally an Egyptian origin, some of these vases were then reconsidered as local imitations[32]. These identifications were based on the analyses of the raw material[33] and the existence of more or less significant stylistic and/or technological variations on the materiel concerned[34], compared to the vases produced in Egypt. Thus, the copies were mainly executed in Mesopotamia, in the Aegean world, but also in the Levant and Cyprus.

---

28 These vessels are currently stored in the museum of the site and the National Museum of Athens.

29 This corpus is currently stored in the National Museum of Athens, the Museum of Cycladic Art (Athens) and the Ashmolean Museum (Oxford).

30 The vessels come from the Petrie Museum in London (University College London – UCL) and the Museum of Fine Arts of Lyon (France).

31 The vessels were sampled in the collections of the Ashmolean Museum, the UCL and the Louvre Museum.

32 For the Levant: see Petrie 1931: 40 and Woolley 1955: 272.

33 The local reproductions were generally carved into white stones (limestone and gypsum), imitating the Egyptian alabaster (also called calcite or travertine).

34 The studies of the Egyptianazing assemblages from Palestine, conducted by Ben Dor (1945), of Kamid el Loz by Lilyquist (1996), and the analyses of the Levantine stone vases by Sparks (2007), are among the rare works which pay also attention to the manufacturing techniques.

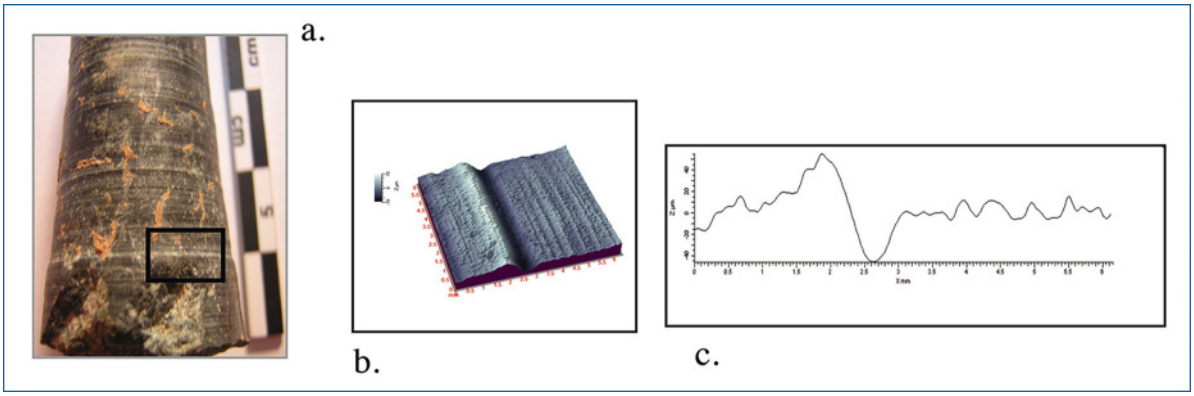


Figure 3: Example of the analyses of a surface with a confocal rugosimeter (Vargiolu 2008)

If the sample analysed takes into account imitations from the North and South Levant as well as Cyprus, it was not possible to examine copies from Crete[35].

2. Research methodology

To identify the techniques employed, a multidisciplinary approach was adopted, which combines data obtained by tribology[36] and archaeology with information from ethnoarchaeology, more particularly the studies of traditional workshops in India[37], Egypt (Hester, Heizer 1981), and Iran (Wulff 1966). These data allowed us to develop a series of working hypotheses tentatively identifying the tools and manufacturing processes. These assumptions were then tested and reproduced in field experiments in order to obtain a database of the different traces diagnostic of each technique[38].

The traces of manufacture on the archaeological objects were observed at different scales of magnification. A first, macroscopic, examination was performed with the naked eye, which allowed us to determine and select samples of the more representative manufacturing traces. These marks were then recorded by taking impressions in silicone rubber to examine the micro traces **(Fig. 3)**. The replicas were analysed at the Laboratoire de Tribologie et de Dynamique des Systèmes de l'École Centrale de Lyon (LTDS – UMR 5513), using specific roughness parameters, and measured with a confocal rugosimeter and with an interferometer. Then, these results were compared with the traces obtained during the experiments.

Indeed, to interpret the manufacturing traces recorded on the archaeological material, a comparison with a database of experimental traces is necessary. Series of tests for reconstructing the wear processes were performed in the laboratory (LTDS), which were completed by a series of field experiments **(Fig. 5-7)**. These tests allowed us to complete the database of technological traces, but they also provided a better understanding of

35 We have studied a single example of a Minoan imitation of an Egyptian jar, in gabbro, from the Ashmolean Museum (No. AE 204; Warren 1969: 74, P398; Lilyquist 1996: Pl. 10). The manufacturing techniques observed in the piece are certainly Minoan.

36 Tribology can be defined as the science and engineering of interacting surfaces in relative motion. It includes the study and application of the principles of friction, lubrication and wear (Georges 2000). This branch of mechanical engineering and materials science has generally industrial applications. The manufacturing processes used for the stone vessels industry (mainly cutting, scraping, abrasion and drilling processes) involve different wear processes studied by the tribologists.

37 Research project on the role of tactile perception in processes of manufacturing in Aegean prehistory sponsored by the French National Agency for the Research (ANR) – CNRS, (dir. Dr H. Procopiou, Université de Paris 1 Pantheon-Sorbonne, UMR 7041).

38 This method was developed for the reconstruction of stone drilling technologies in eastern Mediterranean (Crete, Egypt, and Levant) during the Bronze Age (Morero 2009, 2011, 2013). The post-doctoral project, sponsored by a research fellowship of the Fyssen Foundation, was carried out at the Research Laboratory for Archaeology and History of Art (RLAHA), Oxford. The data obtained provided the basis for the comparison and identification of the Mycenaean know-how.

the possible constraints linked to the movements and gesture of the craftsman during the manufacturing process. The reconstitution of ancient know-how brought also information on the processes of transmission of the new techniques, as well as the organisation of production within the workshops (e.g. space organisation, etc.). Information on the production, space organisations in the workshop and the system of apprenticeship were obtained.

3. Reconstruction of the techniques and manufacturing sequences and their evolution during the Bronze Age

The first stone vases industries appeared generally during the Neolithic, independently in each region[39]. The relatively rudimentary manufacturing processes were generally based on the association of abrasion and percussion. Thereafter, the centres enlarged and developed their own range of local morphologies and a more sophisticated range of techniques emerged, as the mechanical drilling process. Then, various types of drill were used in the workshops (**Fig. 4-7**).

The identification of the drilling processes and techniques in the eastern Mediterranean centres and their comparison indicate mainly the use of local knowledge. The common picture of a technological *koine* in the eastern Mediterranean needs to be really adjusted. However, further centres of the region share some techniques and tools, which indicates the existence of transfers. What were the mental processes implied in the selection or rejection of these techniques?

3.1. Egypt

The production of stone vessels in Egypt is certainly one of the best documented by different types of sources: a rich iconography[40] but also the remains of workshops (e.g. Herakonpolis, *cf.* Quibell, Green 1898) and tools (Caton – Thompson, Gardner 1934: 105, 131; Quibell, Green 1898: 6, for example). The production begins in the Neo-

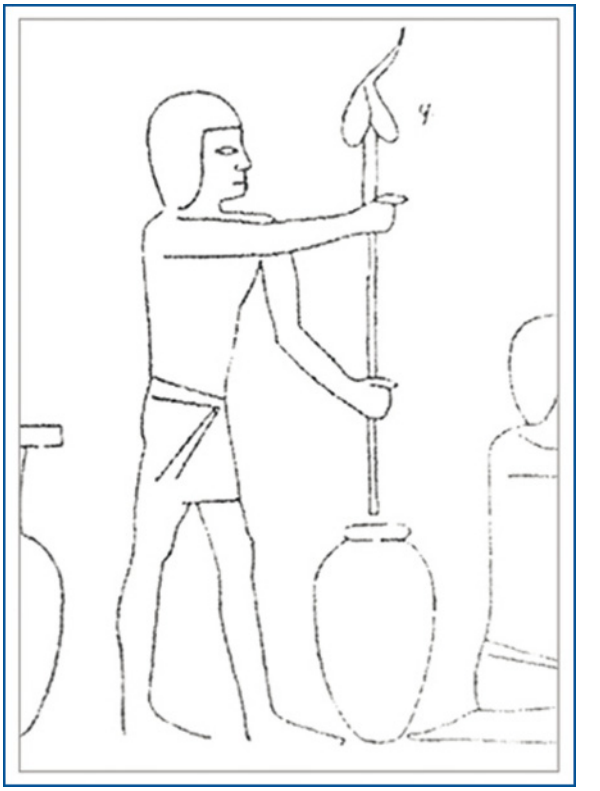


Figure 4: Representation of a craftsman drilling a stone vase, Tomb of Aba, Deir el-Gebrawi (Davies 1902: Pl. XIV)

Figures 5 and 6: Experimental reconstitutions of Egyptian drilling tools

[39] However, the Minoan production begins during the Early Bronze Age II (Warren 1969).

[40] Numerous paintings and bas-reliefs occur in the Egyptian tombs at Mera, Saqqara or Thebes, depicting craftsmen with their tools. They represent the principal source of information concerning the tool-kit of the stone vessels industry.

Figure 7: Experimental reconstitution of a bow drill

lithic period (Lucas, Harris 1962: 421), and reaches its highest technological expertise during the Predynastic period (late 4th millennium BC). The development of this industry was undoubtedly directly connected to the emergent elite and craftsmen's specialisation (Bavay 2000: 66). The production of stone vessels became a flourishing industry and Egyptian stone vases were often exported in the region, sometimes sent to other royal courts as a diplomatic gift. For all these reasons, Egypt was generally estimated as the principle centre able to transmit its know-how to the other regions. Thus, a single scheme of transfer was often suggested. However, in the present study we have identified different manufacturing sequences and techniques, which have evolved over time, and were radically different from those of the other centres of the eastern Mediterranean.

If the Minoan technology was mainly based on the use of wooden drill bits (see below), the Egyptian drilling processes were largely based on the use of stone borers. Therefore, unlike the data generally published, the analysis of the archaeological material, on a wide chronological period, shows an evolution of the techniques and drilling tools. Indeed, the work of hard stones began with the Predynastic time. The traces recorded on stone vases, after comparisons with our experimental database, indicate the use of figure of eight shaped stone borers for the enlargement of the interior space **(Fig. 9)**. This identification is confirmed by the occurrences of these tools in Pre- Protodynastic contexts, such as in the workshop of Hierakonpolis (Quibell, Green, 1898: 6). It is only during the Protodynastic phase that the crescents flint **(Fig. 8)** appear, barely for working

Figure 8: Egyptian flint crescent (Petrie Museum)

Figure 9: Eight shaped stone borer (Petrie Museum)

Figure 10: Egyptian jar (Petrie Museum)

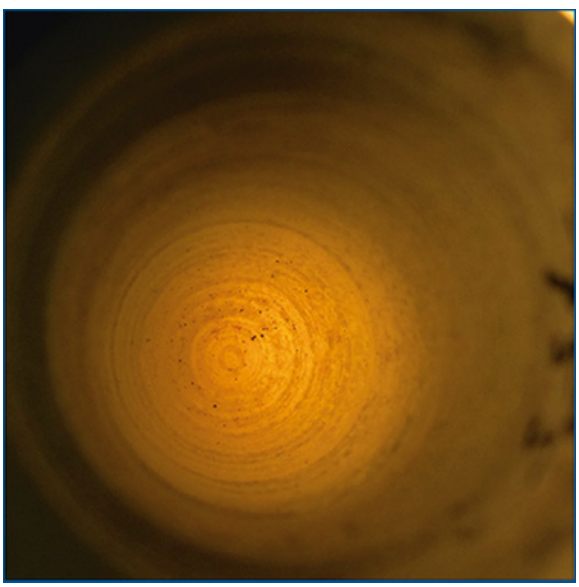


Figure 11: Annular grooves resulting of the drilling process of the jar Fig. 12

soft stones such as limestone or calcite. Their appearance was associated with the increasing demand in stone vessels at this period (Caneva 1970). According to our tests, series of flint crescents of different sizes could be used successively, for enlarging the cavity in a globular shape, or simply to hollow open conical cavities. Thus, it is possible to recognise the coexistence of several types of workshops during the Protodynastic period. On the one hand, workshops were involved in both hard and soft stones productions, using the figure of eight shaped stone borers. In the another hand, workshops were dedicated to the manufacture of soft stones vessels exclusively, employing the crescents flint. The first category of workshops was probably permanent, while those using the flint borers were certainly mobile or temporary. Indeed, the eight shaped stone borers of Memphis, from the Petrie Museum, were carefully made and had a long service life. They also were found in workshops built. On the opposite, the large amounts of roughly shaped crescents suggests the existence of areas used, for temporary crafts activities in outdoor areas.

However, after the 4th dynasty, the flint crescents and the stone borers seem to disappear until the Ptolemaic period. However, marks observed in several stone vases suggest a generalisation of the figure of eight shaped borers, both for working soft and hard stones. In this case, it is possible that this tool was made of a perishable material such as wood. The use of this process in Crete and the attested presence of Cretan craftsmen in Egypt[41], suggest the transmission of a Minoan know-how. Furthermore, the emergence of new types of traces on the vessels dated to the Middle and New Kingdoms, especially in globular or ovoid cavities, must to be noted. These traces suggest a new polishing technique as also the use of a new drilling technique using flexible wooden sticks, as suggested by the study of a series of Egyptian globular jars in alabaster, characterised by a very narrow and long neck, imported to Qatna in Syria (Morero 2011b). The annular grooves of drilling are also usually describing as finer and more regular in

[41] For example the later frescos (New Kingdom) of Tell el-Dab'a (Bietak 2000).

the vessels of the Middle Kingdom. These new features are generally associated with the introduction of the crank borer with a single central weight (**Fig. 6**). But this identification seems finally to be doubtful. We noted that many irregularities appeared in the morphology of the drilling traces of the Middle Kingdom's vessels. Although the traces of the single-weight and double weight drill appear very similar (**Fig. 4-5**). The regularity and smoothness observed on vessels of the Middle Kingdom could derive from the use of a finer abrasive.

3.2. Crete

At the beginning of the industry, during the Early Bronze Age (the first half of the 3rd millennium BC; Warren 1969: 9 and 182; Evely 1993: 172), the Minoan craftsmen demonstrated their independence by developing their own range of local shapes and manufacturing techniques. The different centres of production in the island apply the same manufacturing sequences. However, if the technical repertoire is identical, regional preferences or tendencies could be observed (Morero, *forthcoming [a]*) as well as a variation related to the type of production (see below). More than a specific manufacturing sequence, the originality of the Cretan production consists in the employment of particular drilling tools. Indeed, unlike other centres of the eastern Mediterranean, the hollowing techniques are largely based on the use of solid wooden borers (**Fig. 15-16**), with a lubricant (water) and abrasives (corundum, sand, etc.).

The use of different types of tubular drilling could also be identified (**Fig. 12**), depending on the nature of the rock (Morero 2009). Indeed, stones harder than limestone (e.g. serpentine) were probably drilled with a hollow reed or with a copper tube coated with wax (**Fig. 14**), abrasive and water. However, for the drilling of soft rocks (such as soft limestone, for example), the use of a copper tube and an abrasive paste, made of grounded corundum and calcite (Lazzarini 2001), is the most probable hypothesis.

3.3. Cyclades

The Cyclades have produced marble vessels, both in quantity and in a limited range of shapes, since the Late Neolithic. The Early Bronze Age marked the most flourishing period of stone vessels production in the area. At the 2nd millennium BC (Early Cycladic II) a limited production in soft stones (chlorite and schist) appeared (Getz-Preziosi 1977: 102). Unlike the other centres of the eastern Mediterranean, the Cycladic production shows a very high homogeneity in the forms, methods and techniques used and a high level of standardisation from the Neolithic to the Early Cycladic I-II. As in Crete, different techniques were developed, adapted to the raw material. Indeed, two distinctive hollowing processes, perfectly adapted to the nature of the two stones, were identified. The marble, which is harder, was drilled. The traces of this operation (annular grooves) were observed, for example, in the cups and *kandiles*. The drilling tools used have not been discovered. However, according to the traces and the shapes of the cavities examined, the use of stone drill bits can be assumed. These tools were made in an abrasive rock, possibly recycled after use, such as pumice. Then, once the drill bits

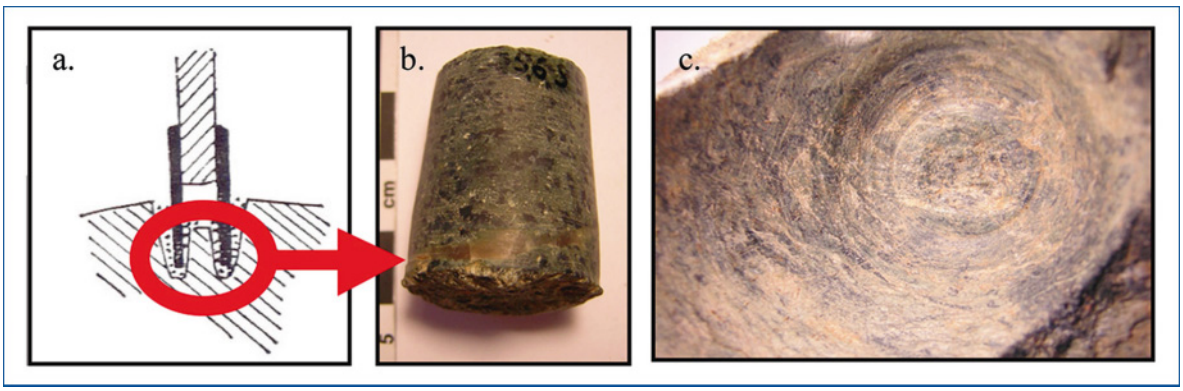


Figure 12: a) Principle of the tubular drilling; b) Bore core (Malia); c) Traces resulting of the ablation of the bore core in the bottom of the vase (Malia)

Figure 13: Experimental bore core which appears in the centre of the tube during the drilling operation

Figure 14: Experimental copper tube coated with wax

Figure 15: End of a solid wooden drill bit

Figure 16: Eight shaped borer in wood used to enlarged the cavity during experiments

were estimated unsuitable and ineffective, the friable stone could be ground into abrasive powder, or used as a polishing tool. On the contrary, the soft chlorite/schist vases were completely hollowed with chisel. The use of really different materials for the realisation of different range of morphologies reflects the existence of very specialised (and adapted) know-how, dedicated to each group. The presence of specialised workshops assigned to these distinct productions is strongly suggested.

During the Early Cycladic III period, the production of marble vessels declines drastically. It is only in the middle of the 2nd millennium BC (Late Cycladic) under a strong Minoan influence (Barber 1987: 194-195) that a new significant production occurs. During this period, stone vases of Minoan morphologies (Barber 1987: 161; Poursat 1990: 24-127) were produced in the Cycladic workshops, in local stones. The technological study indicates the use of Minoan know-how as well. The abilities and techniques observed suggest the presence of Minoan craftsmen settled in the area, producing perhaps for a Minoan clientele.

3.4. Greek mainland

The mainland has a production of stone vessels as early as the Neolithic (Devetzi 1996: 135-136). However, it is only at the Middle Helladic III-Late Helladic I transition (1700-1500 BC) that a more substantial production emerged, especially in the Argolid. This industry was undoubtedly directly connected to the establishment of the Mycenaean culture and was certainly promoted by the emer-

gent elite. The corpus of this period is mainly represented by importations of Minoan and Egyptian stone vessels.

During the Late Helladic IIA period the main features of the Mycenaean civilization, were finally developed and by the Late Helladic IIIA1 (14th c. BC), the centralised Mycenaean palatial system has been firmly established. Then and later Mycenaean overseas trade burgeoned. During the Late Helladic II-III, Crete also passed under Mycenaean domination.

At this period a Mycenaean industry of luxury goods appeared intimately related with the Minoan technology. Indeed, the possibility that expatriate craftsmen had gradually transmitted to local Mycenaean apprentices their knowledge is extremely strong.

Thus, a great part of the Mycenaean know-how derives (use of the tubular drilling in series for the hollowing process, production of the vessels in several parts) from contacts with Minoan craftsmanship. However, the Mycenaeans seem to have quickly developed their own approach – with their own technological emphases, serving purely Mycenaean forms. The single-tool approach developed for the drilling process (for hollowing the interior of the vessels and for cutting the inlay decoration of the exterior), entirely based on the use of the tubular drill, is purely a native one and is uncommon in the eastern Mediterranean vessel traditions (**Fig. 17-18**).

Similarly, the vases made with elements created separately, was a Minoan approach but became a proper mainland concept, far less common in the other regions of the eastern Mediterranean (Morero 2011a). The vase was made of several pieces (neck and handles) attached to the body later.

3.5. North and South Levant

Despite the presence of stone vases during the Pre Pottery Neolithic periods, the stone vessels were rare in the Levant at this period. During the Bronze Age, considered as goods of prestige, the stone vases mainly occurred in royal contexts (Caubet 1991; Sparks 2007), especially during the Middle and Late Bronze Age. The study of the Levantine pieces reveals the existence of two distinct groups. The first is composed of products of local morphologies (small flask with handle, plates, small jars, etc.), usually carved in soft greenstone like chlorite, serpentine or soapstone (Caubet 1991: 206). At least a part of this production was hollowed by mechanical drilling techniques (Woolley 1955: 293). A second group includes the Egyptian/Egyptianizing shapes of vessels. Several authors, in order to make a distinction between the vases made in Egypt and the Levantine imitations, have generally focused their analyses on the observation of the morphological distinctions and on the type of stone used (Lilyquist 1996). However, Egyptian workshops could have produced a variability of

Figures 17 et 18: The drilling traces recorded in the jar 54-410 indicate the use of 2 sizes of tube

forms[42]. Furthermore, petrographic analyses are rare and do not represent a decisive factor in the identification of the origin of the pieces. Indeed, as objects and men, raw materials circulated[43]. However, manufacturing techniques are a reliable criterion of provenance recognition (Ben Dor 1945). Thus, Egyptian or Egyptianizing vases are divided into 3 groups: 1) vases with Egyptian shapes and technology, 2) vessels with Egyptianizing shapes and Egyptian manufacturing techniques, 3) objects with Egyptianizing morphologies but a non- Egyptian know-how. The employment of Egyptian manufacturing techniques is specific to the workshops of the North Levant. The use of a local know-how, also attested in the North Levantine production, is much more common in Palestine. It is therefore possible that the vessels of this type, discovered in the North Levant, were in fact imports from the South. These two regions have used different techniques for the production of Egyptianizing copies, which will be discussed below.

3.5.1. North Levant

A number of Egyptian/Egyptianizing copies were produced using Egyptian techniques, as indicated by the morphology of the drilling traces (Morero 2011a and b). The observations of recurrent variations in the shapes (some small jars are often oval in plan in Levant and are circular in Egypt) or the drilling sequences provide strong evidence of a Levantine origin of these objects (Morero 2011a and b). The small jars with collar, the ovoidal or baggy jars, and the small juglets were generally carved into local limestone or calcite blocks imported from Egypt. The use of gypsum is rare. The production was probably considered as a luxury one. Indeed, copying Egyptian shapes and techniques as well as Egyptian stones should add a certain value to the object. Such workshops might have existed in the South Levant, but we rather observed this type of products in the North, especially in Ras Shamra and Qatna. But apart these local imitations, the stones, shapes and drilling techniques of some stone vases indicate a genuine Egyptian origin. Consequently, the North Levant is characterised by the coexistence of different types of workshop.

3.5.2. South Levant

The South Levantine industry is mainly known from gypsum copies highly standardised, produced in a very limited range of shapes (ovoid jars and *tazze* especialy) and with radically different type of techniques. Indeed, the chisel is the only tool used for hollowing out the vases (**Fig. 19-20**). It is therefore the demonstration of a technical and cognitive scheme totally different. In this case, we can observe the perfect separation between the copy of a shape or a part of the morphologies and the techniques used for its realisation.

Figure 19: South Levantine copy of an Egyptian *tazza* (UCL)

3.6. Cyprus

The stone vessels production is relatively limited in the Bronze Age and appears mainly during the Late Bronze Age. Much of the vases are of

[42] For the rectification of a mistake in the shaping process or for the creation of a new form, for example.

[43] Raw blocks of stone were found in the Palaces, imported form the Cyclades or the Greek mainland, before their transformation into stone vases (Evans 1930: 268-269; Van Effenterre 1980: 476-477). Moreover, some Egyptian stone vases were certainly reused as raw material, as the pendant of Myrtos-Pyrgos (Hankey 1980: Pl. 78, 79a).

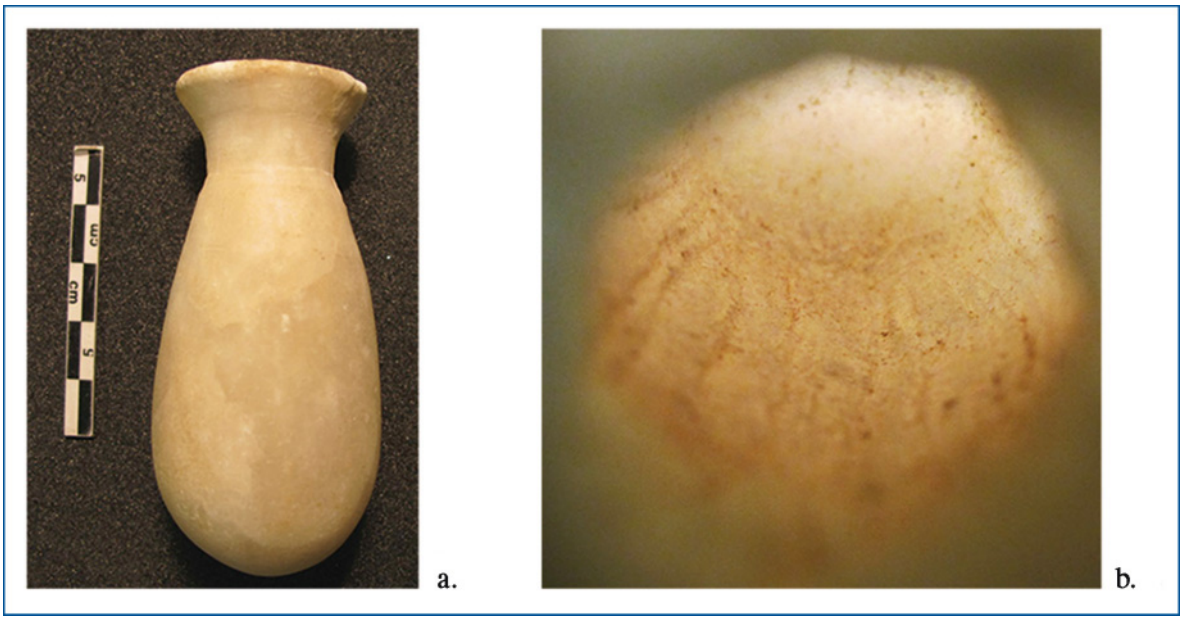


Figure 20: a) Palestinian imitation of an Egyptian jar
b) Traces of the chisel used for the hollowing process

Egyptian- Egyptianizing types and, as the Levant and Crete, some of them were certainly made in local workshops. The jars were carved in poor quality local gypsum. The techniques used are, as in the South Levant, different from those identified on the Egyptian material. The chisel seems to be particularly used, but sometimes a kind of hybrid technique, based on the employment of chisel and drilling processes (Bevan 2007), can be observed. A rough drilling operation was run and was enlarged and achieved by carving with chisels.

4. Technical transfers of the Bronze Age and the contacts between craftsmen

The introduction of foreign techniques reveals different ways of dealing with the selection and adoption of this know-how. While some centres of production dissociated morphology and style from the techniques used for their realisation, others adopted the new processes and shapes wholesale. Through the analyses of some examples of foreign techniques introduction, the two different approaches will be discussed below.

4.1. The introduction of the tubular drilling in the Aegean world

The means of introduction of the tubular drilling in the Aegean world, in the stone vessels industry, vary according to the region concerned[44]. The first attestations come from Crete. Soon after the beginning of the industry, a group of new techniques emerged during the Early Minoan II, accompanied by the creation of new shapes. The use of the mechanical drilling process appeared for the first time, in connexion with the small funerary vases of Mochlos and Archanes emerged. The use of a solid drill bit and tube emerged simultaneously in the island during the Early Minoan II-IIB/III (Evely 1993: 84, 188). What are the means of its adoption? The introduction of this device could be the result of a diffusion from Anatolia or the Greek mainland. Indeed, evidences of interactions occurred on sites like Mochlos during the Early Minoan II/III and perhaps even as early as the Early Minoan I (Warren 1975: 49-58). However, in these regions the tube was applied to the manufacture of axes or mace heads. Similarly, a transmission from Mesopotamia may also be considered, as the region used the tubular drilling technique since the 4th millennium BC to drill the basalt mace head (Tobler 1950: 204, Pl. XCVII a. No. 2). However, until today there is no evidence to suggest the use of such a

[44] For principle of the tubular drilling see **Fig. 12-14**.

method for the hollowing process of stone vases during the Early Bronze Age. Thus, a transmission from Egypt, where the technique was already applied to the stone vessels industry, can be assumed.

The hypothesis of an Egyptian diffusion is reinforced by the morphological similarities between the vases discovered at Mochlos and the early Egyptian vases[45]. The Minoan shapes are inspired from the Egyptian ones, but are not exact replicas. Furthermore, small Egyptian vases were often hollowed out with a single tubular drilling operation, as it was observed in a miniature amphora from Mochlos (Warren 1969: Fig. D199). At present, if Egypt appears to be the first centre of the eastern Mediterranean area to employ the tubular drill for hollowing out stone vases, Egyptian workshops were also the first using an enlargement method of the interior which not divides the vase in two parts. If the enlargement method seems to have been adopted by the Minoans as well as the tube, the Egyptians tools used for this operation (stone drill bits) were ignored and were never adopted[46]. Cretan craftsmen preferred wooden eight shaped borers (**Fig. 16**). Only specific technical elements were introduced and not the totality of the Egyptians manufacturing sequences and techniques. Similarly, Crete does not employ the crank borer (**Fig. 5-6**), characteristic of the Egyptian production, but the bow drill (**Fig. 7**).

If the first Minoan productions, which attest of the tubular drilling use, have imitated some Egyptian formal elements, the tool was shortly employed for producing purely local shapes and style. Thereafter, during the first palaces period, its use spreads. Thus, Minoans have made a real distinction between technology and repertoires of shapes and style.

4.2. Technical transmission to the Cyclades

Minoan know-how were transmitted and adopted in other regions during the 2nd millennium BC. The tubular drilling, applied to the manufacture of stone vases, was included in these transfers. Indeed, as mentioned above, the Late Bronze Age stone vessels industry in the Cyclades was marked by the adoption of a completely new approach. Vases of Minoan shapes and techniques occurred in the main sites of production (Haghia Irini and Akrotiri). Although the perfect reproduction of the manufacturing sequences and processes, but also the morphologies wholesale, indicates certainty the presence, permanent or temporary, of Minoan craftsmen in these centres. The exchange of finished products cannot explain the adoption of Minoan know-how and repertoire of shapes on its own.

4.3. Technical transmission to the mainland Greece

The transmission of Minoan processes to the Greek mainland is also strongly assumed. A production of stone vessels occurred on the mainland during the Neolithic. The pieces were generally made by pecking/hammering and abrasion processes. The only attestations of the tubular drilling technique appear on the stone mace heads or axes industries during the Early Helladic III and Middle Helladic periods. Thus, the idea of a technical transfer operated from this craftsmanship to the Early Bronze Age stone vases industry seems very uncertain.

Indeed, the first Mycenaean vases demonstrate a perfectly mastered manufacturing techniques and sequences. Several processes, identified on the stone vessels of the Ivory Houses of Mycenae, reveal the use of methods employed in Crete (and the Cyclades) from the Late Minoan I. Among these techniques, as we have seen just above, the hollowing process (carried out by a series of juxtaposed perforations made with tubes), can be sited as an example[47]. Thus, if a connexion with the Minoan technology is detectable, the craftsmen of the mainland adopted and selected some specific techniques. They were then adapted to the local range of shapes and

[45] Seager 1912: 102-104, Pl. II No. M3, IIj and o, Pl. III No. XXIIIa, Pl. VII No. IV6; Evans 1921: 65-67, 85-93.

[46] A stone tool found in Knossos was interpreted as a local eight shaped borer of Egyptian style (Evely 1984: 228, Pl. 227: 7, No. M199). However, after examination of the piece, the absence of specific traces connected to the drilling practice and the nature of the stone itself (too smooth and soft), exclude this identification. This is more likely a polishing tool.

[47] The technique was also used in Egypt for the carving of granite sarcophagi (Stocks 1999).

stylistic specificities. Moreover, if the manufacture of stone vases, made in several parts, was used in the Helladic workshops this practice started in Crete with the Middle Minoan III–Late Minoan I period (Evely 1993: 186). This know-how seems to be more common in the Mycenaean world during the palatial period (Late Helladic III). Indeed, an industry based on the transformation or the achievement of the vessels, founded on the adjunction of elements made separately (e.g. handles, collar), can be detected at Mycenae. But this working method occurs also in the Mycenaean metal vases industry (Laffineur 1977: 75-76). Thus, if the Mycenaean stone vessels show common technical characteristics with the Minoan production, the manufacturing sequences and morphologies are different. Unlike the Cycladic workshops of the Late Bronze Age, a clear dissociation appears between forms and techniques. However, the selection of the processes could be different and slower in the mainland than it was in the Cyclades. The introduction of the new know-how is certainly connected to Minoan craftsmen settled in Argolid, during the Middle Helladic III/Late Helladic I. This period was marked by the acquisition of goods of prestige, like the luxury stone vessels imported from Crete. However it is often unclear if the entire group of Minoan vessels, discovered on the Mainland, was imported from Crete. Indeed, the hypothesis of Minoan craftsmen settled in Mycenae, working for the emerging Mycenaean elite, is also plausible. Thereafter, from the Late Helladic IIB, the Mycenaean domination on Crete marked the disappearance of the palatial arts on the island (Poursat 1997: 388) and Minoan craftsmen were sent to the mainland workshops (Demakopoulou 1997: 111-112). At first, the expatriated Cretans introduced in the local workshops their know-how for the realisation of pieces in Minoan style and shapes. A phase of transmission and assimilation of these new components has certainly followed, characterised by the production of artefacts considered more or less awkward by some specialists[48]. This approach may be observed in the repair work executed on the two parts vase in chlorite, decorated with an octopus and a rocky seascape, from the chamber tomb 26 (Late Helladic II) of Mycenae (Sakellarakis 1976: 184, Pl. XI:31). These two parts reveal distinctive technical know-how and were carved in different blocks of stone (the relief decoration is less pronounced and the polishing less achieved on the lower half). The upper half was the last vestige of the original piece and is a Minoan work. The execution of the lower part shows a lower level of expertise and skill than the upper putative Minoan part (Sakellarakis 1976: 84). This could therefore suggest the presence of Minoan craftsmen transmitting their know-how to Mycenaean apprentices, as suggested by Krzyszkowska for the seal production on the mainland in Middle Helladic III/Late Helladic I. However, the Late Helladic IIIA is characterised by the establishment of a local production based on a purely Mycenaean range of vessel shapes. The Mycenaeans seem to have gradually abandoned the Minoan style and know-how to develop their own approach – with their own technological emphases, serving purely Mycenaean forms. This phenomenon appears also for the glyptic production with the appearance of a Mycenaean style called Mainland Popular Group (Krzyszkowska 2005: 235-236). Thus, the selection, adaptation and integration of the Cretan techniques was realised very gradually.

4.4. The means of transfer

The introduction of foreign processes required direct contacts between craftsmen. Indeed, unlike a form or a style, which can be replicated by the simple observation of a finished object, reproducing a technique involves an apprenticeship, particularly in the case of complex skills such as the tubular drilling. At least, the observation of an operator at work is required. Contacts between craftsmen in the eastern Mediterranean are attested from textual evidence, indicating the presence permanent or temporary of royal craftsmen sent to other courses (Zaccagnini 1983). The presence of Egyptian lapidary craftsmen was also possible in Minoan sites like Malia (Morero, *forthcoming [b]*[49]. Similarly, the presence of Minoan craftsmen, for the produc-

[48] Krzyszkowska 2005: 235-236 for the seals; Laffineur 1977: 83-85 for the vessels of metal.

[49] The influences and contacts with Egyptian craftsmen were also suggested in other industries, particularly for the adoption and the adaptation of the Egyptian iconography by the Minoans (Poursat 1980: 116-118; Warren 2005: 221-226).

tion of stone vases, appears in the Near East, at Alalakh (Woolley 1955: 294), in the Cyclades or the Greek mainland (see above). This suggests the possibility of direct transfers of technology.

But the introduction of a foreign know-how did not necessarily follow the traditional scheme of transmission, that is to say from a dominant centre to a more modest one. If the diffusion of Egyptian techniques to Crete and other regions of the Aegean world is attested, Crete also transmitted a number of processes to the flourishing Egyptian workshops such as the figure of eight shaped wooden drill bits (**Fig. 16**). The presence of Minoan craftsmen in the Levant and Egypt is also attested by the frescoes (Niemeier 1991: 196, 199; Bietak 2000). But if the techniques were not necessarily intended as a direct mark of prestige, the style and shapes, however, were the first elements for the expression of the symbolic value. As a matter of fact, the vessels made in Egypt were placed in royal tombs in Crete and the Levant, and were also, as we have seen, imitated.

The industry of copies involved several questions concerning the technical transfers. Indeed, different ways of dealing with the foreign techniques were identified. Why the North Levant adopted in the same time techniques and shapes wholesale and not the South Levant or Cyprus? Should we consider the permanent or temporary settled Egyptian craftsmen at Ras Shamra or Qatna making these productions, or at least ensuring the transmission of the technological knowledge? Indeed, the migration of Minoan craftsmen seems also to be at the origin of the radical mutation of the Cycladic production during the Late Bronze Age. However, does the absence of direct contacts between craftsmen in Palestine and Cyprus conducted to specific technological solutions for the imitation of Egyptian forms?

Similarly, if a technique can be adopted for its efficiency (gain of time, energy invested, raw materials, etc.), its introduction reflects the existence of a favourable technical environment. On the contrary, when the technique is rejected, this environment does not yet have the means to receive the new process (Leroi-Gourhan 1945). Indeed, the tubular drilling is extremely convenient, as it allows working the hard rocks in a minimum of time. It is also quite simple and quick to learn[50]. However, if Crete, the Cyclades and the mainland will adopt this technique, South and North Levant, as well as Cyprus, seem to ignore it completely for both local and imitation industries. The exception is perhaps the North Levant, where some examples of Egyptian imitations may suggest its use. Similarly, an unachieved lamp of Minoan shape at Alalakh (North Levant), represents an isolated occurrence of the use of the tube and could be the work of a Minoan craftsman. Moreover, how should we consider the place of the technical constraints in the process of introduction/rejection of a new know-how? Indeed, the use of corundum as an abrasive in the eastern Mediterranean requires attention. The corundum powder is known as the most efficient abrasive that provides a significant advantage in hard rock working. The principle sources were located in Anatolia and on the island of Naxos (Boleti 2009). This abrasive was imported and exploited as early as the Late Minoan I by the Minoan workshops (Warren 1969: 160; Lazzarini 2001), but also by North Levantine workshops for the manufacture of carnelian beads. However Egypt, which was one of the largest centres of production of hard stone vases (porphyritic rock, etc.) seems to ignore it concerning that industry. The marginal employment of this abrasive powder in Egypt could be more related to local technical traditions than to constraints concerning the supplying in corundum.

The transmission of techniques requires further investigations. But we can already state that Crete shows a craftsmanship with common manufacturing sequences and techniques. However, for the common production of domestic stone vessels, the use of specific drilling processes, for certain pieces, could reflect the existence of local or regional "preferences"[51] (Morero, *forthcoming [a]*). However, if the luxury production revealed generally the use of the same manufacturing techniques, it shows also the employment

[50] During our experimental reconstitutions of the ancient drilling techniques, we were able to perform tubular drilling operations after few minutes of training.

[51] These regional "preferences" seem also present in other industries and aspects of the material culture (see for example: Knappett 1999; Poursat, Knappett 2005; Cadogan 2011).

of a restricted range of complex know-how. These processes are extremely refined and probably mastered by a small number of skilled craftsmen, working for the palace. Thus, the transfers of know-how have certainly existed at different levels. Indeed, the contact between craftsmen in the same region should be relatively common. If future petrographic studies would determine the validity of this assumption, it is very possible that the artisans used the same local sources of raw materials. Furthermore, the preliminary phases of manufacture were done on the sites of extraction[52], allowing the transmission of the same unique manufacturing sequences (Morero 2009). However, the refined techniques of the palatial workshops were probably spread from one court to another by the movement of the palatial employees, like it was observed in the eastern Mediterranean.

Conclusion

The reconstruction of the manufacturing techniques employed in the different centres of the eastern Mediterranean area allowed us to re-evaluate the traditional picture of a craftsmanship using the same know-how. On the contrary, this study shows the existence of various processes. Beyond the differences that appeared in the diverse repertoires of shapes and technologies, the existence of very distinctive concepts emerges concerning stone vases aesthetic. There is no doubt that the value of a vase was based on its symbolic meaning, the high skilled techniques employed (complex decoration, quality of its final polishing process) and simply aesthetic elements (rare/beautiful stones). The wide distribution of Egyptian vessels in the eastern Mediterranean attests this phenomenon. Some vases in exotic rocks (porphyry) have certainly acquired in Crete a prophylactic meaning[53]. It is partly for this status of exotica that the Egyptian vessels were copied. But the desired *aesthetic* appearance varied. Indeed, some vases present an irregular and rough surface. The traces generated by the shaping process remain intact on several Minoan, Mycenaean, Egyptian and Levantine pieces. These artefacts were estimated finished by the operator, and the surface was polished. Thus, the perception of the level and the "quality" of the achievement of the piece vary, depending on the context of production. For example, Minoans, Mycenaeans and Egyptians seemed to use a substance for changing the colour and brightness of some rocks. The craftsmen used wax to make the serpentine artificially darker and/or glossy. This process creates the illusion of a surface homogeneous and smooth, reflecting light (radiance). The presence of deep and rough striation marks on these surfaces, is finally secondary in regard to the glossy effect desired.

On the opposite, other centres of production as the South Levant produced the Egyptian imitations without changing the brightness of the surfaces. The gypsum was more or less smoothed by successive polishing operations but the surfaces were left mate. The Cyclades seem also denigrated the use of a technique for modifying the appearance of the surface, although the polishing process was complete.

Thus, the definition itself of what makes an object achieved would be also different? For some workshops this is mostly linked to the visual perception, as the brightness of the surfaces. For other centres, however, the tactile reading predominates (Procopiou *et al.* 2013, Procopiou 2013).

The degree of achievement may also involve the hollowing of the interior of the vessels. Some objects present a totally finished external shape and surface, but the interior remains un-carved. We observed this practice on Egyptian vases from modest graves, and in Crete, on few pieces from the Yuktas Peak sanctuary. For the latter site, we even noted the existence of objects without any traces of transformation. Raw stone elements with a form, which simply evokes the shape of the Minoan ladles for example, were picked and placed with the other votive vessels entirely manufactured. Thus, in some regions, the "rudiments" or ersatzs of stone vessels seem to be enough to make a genuine stone vase or an offering. Moreover the coexistence of different levels of investment and technology, suggest the presence of distinct workshops/craftsmen, producing vases for different customers. Thus, the

[52] Indeed, this kind of organisation is very common in the traditional lapidary workshops in Iran and Egypt, for example (Hester, Heizer 1981; Wulff 1966).

[53] This hypothesis is reinforced by the preservation (and transformation) of Egyptian vase fragments made in porphyry, in the sanctuary of the Minoan villa of Myrtos-Pyrgos (Cadogan 1981).

study of the technical transfers in the eastern Mediterranean offers the contrasting vision of regions sharing common values, but having varied tastes aesthetic, expectations as well as technologies. These societies were able to rearrange foreign elements, to adapt them to their expectations. Then, the new «hybrid» technique was absorbed in the local technological sphere.

Topologie défensive et représentation spatiale des cités de l'Orient Ancien

Sébastien REY

Chercheur post-doctorant, Université de Liège

Résumé

L'âge du Bronze est une période importante de l'histoire des cités de l'Orient ancien. Les III^e^ et II^e^ millénaires avant notre ère sont marqués, en effet, par une intense expérimentation du fait urbain, ponctués de crises et d'échecs. La notion de topologie défensive – qui englobe un certain nombre d'éléments identifiables tour à tour par l'archéologie et la télédétection ou l'analyse d'images satellitaires – transparaît dans les documents écrits de l'âge du Bronze comme un élément essentiel de conceptualisation de l'urbain : la cité mésopotamienne y apparaît de fait comme un espace complexe défini par sa structure défensive. Le propos de la présente étude est de comparer ces modèles urbains, perceptibles à travers cette documentation épigraphique abondante, à l'ensemble des données archéologiques et des sources documentaires inédites du Fragile Crescent Project (dir. T. Wilkinson & G. Philip, Durham University). L'objectif ainsi fixé est double : étudier en croisant l'ensemble de ces données d'origine variée les différents modes anciens de représentations spatiales des cités de l'Orient ancien et définir un certain nombre de critères structurels relatifs à la topologie défensive pour en établir une classification.

Mots-clés

Orient, âge du Bronze, Mésopotamie, Levant, fortifications, villes, archéologie, épigraphie, images satellites

Defensive Topology and Spatial Representation of Cities in the Ancient Near East

Abstract

The Bronze Age was an important period in the history of cities in the Ancient Near East. The Third and Second Millenniums witnessed a sequence of major experimentations in the urban phenomenon, including crises and collapses. The concept of defensive topology – comprising a set of criteria identifiable by archeological methods and remote sensing – appears in the epigraphic documents of the Bronze Age as an essential element of conceptualizing the urban landscape : the Mesopotamian city was indeed perceived as a complex fortified space primarily defined by its defensive layout. This article's main purpose is to compare these urban paradigms based on the epigraphic records to the abundant archaeological evidence of the Bronze Age, and to the documentary sources of the Fragile Crescent Project (dir. T. Wilkinson & G. Philip, Durham University). The principal aim is to present different modes of early spatial representations of ancient Oriental cities and set a number of structural criteria to establish a classification.

Keywords

Orient, Bronze Age, Mesopotamia, Levant, fortifications, cities, archaeology, epigraphy, satellite imagery

L'âge du Bronze est une période importante de l'histoire des cités dans l'Orient ancien. La période qui s'échelonne du début du 30ème siècle avant notre ère à la fin du 12ème est marquée, en effet, par une intense expérimentation du phénomène urbain, ponctuée de crises, d'échecs et de ruptures. Le fameux document d'Ur qui commémore la prise d'Ebla et le sac d'Armanum par Naram-Sîn est indirectement le fruit de cette expérimentation et l'expression évidente du haut degré de conceptualisation et de rationalisation de l'urbain atteint dès cette époque ancienne (Frayne 1993). Ce document est une copie paléo-babylonienne d'une inscription royale de l'époque d'Akkad (2400-2200 av. J.-C.). L'inscription ornait originellement une statue de Naram-Sîn déposée, d'après les « notes » du scribe-copiste, dans le temple de Sîn, à proximité d'une seconde statue façonnée à l'image du roi de Larsa, Sîn-eribam, et orientée par rapport au temple Ekisalamma. La statue de Naram-Sîn comportait vraisemblablement une représentation annotée de la cité d'Armanum dont seuls auraient été retranscrits sur la tablette paléo-babylonienne les renseignements relatifs aux dimensions des fortifications et à la disposition relative de leurs différents éléments (**Fig. 1**).

Dans les archives du palais royal de Mari du 18ème siècle avant notre ère, la cité est définie, de façon analogue, par sa topologie défensive, qui constitue un élément structurel déterminant (Durand 1998 ; Charpin 1993). La terminologie paléo-babylonienne distingue par exemple l'*adaššum* du *kirhum* ; le premier terme est généralement traduit par « ville basse » et le second terme par « ville haute » ou « citadelle » (Dossin 1972). Ce dédoublement topographique de l'espace urbain semble manifestement avoir été une constante au cours des IIIe et IIe millénaires avant notre ère. Nous proposons de confronter ici ces modèles perceptibles à travers les textes – Armanum à la fin du IIIe millénaire, Mari, Razamâ, etc. au début du second – tour à tour à la documentation archéologique abondante de l'âge du Bronze (près de 160 sites fortifiés représentatifs) et aux sources documentaires inédites du « Fragile Crescent Project » (FCP, dir. T. Wilkinson & G. Philip) collectées dans un système d'information géographique (images satellites à très haute résolution). L'objectif est de présenter différents modes anciens de représentations spatiales des cités de l'Orient ancien et définir un certain nombre de critères structurels pour en établir une classification.

*

Il faut préalablement dire un mot des nouvelles sources documentaires du FCP et présenter certaines considérations méthodologiques utilisées ici. Le FCP rassemble dans des bases thématiques un nombre considérable de données nouvelles d'origine extrêmement variée (images satellites Corona, Landsat, Gambit, etc.) (Wilkinson et al. 2009). Les photographies Corona datent des années 1960 donc avant la période des grands

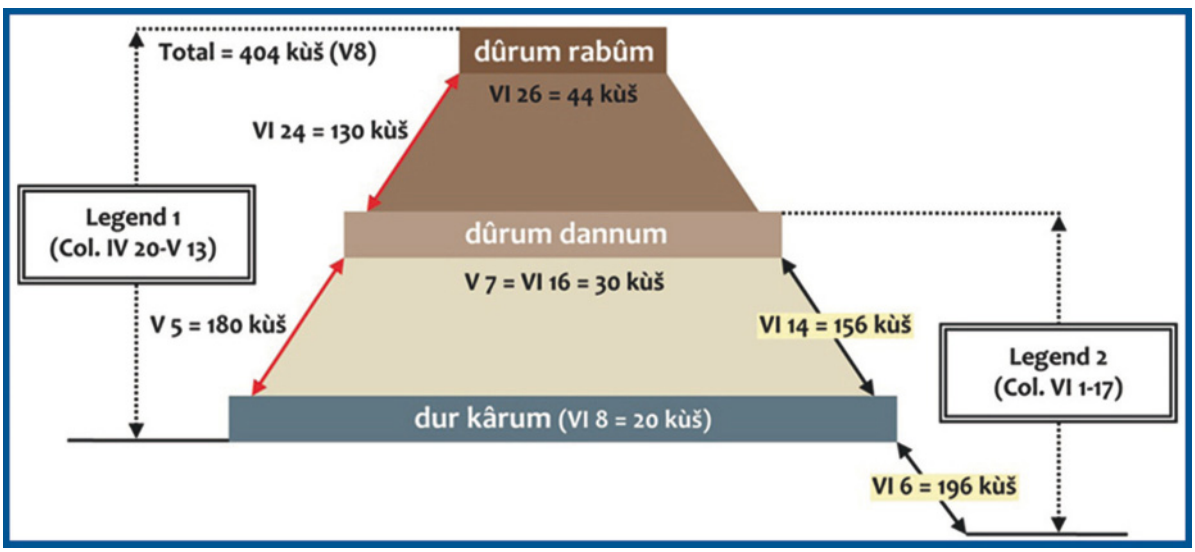


Figure 1 : Schéma de la cité d'Armanum d'après l'inscription de Naram-Sîn d'Akkad.

travaux d'aménagement du territoire et de construction de barrages sur l'Euphrate. Des centaines de sites ont été complètement détruits dans les 1970 et 80 en Turquie, Syrie et Iraq. Les images satellites Corona en sont donc les derniers témoignages. Le protocole établi en collaboration avec les chercheurs du FCP permet d'identifier de façon précise des centaines de sites aujourd'hui disparus ainsi que pour d'autres sites fouillés depuis des décennies des fossiles topographiques complètement inédits. Pourtant, ces documents constituent des outils analytiques extrêmement importants pour l'étude de la topologie défensive des sites de l'Orient ancien.

*

La notion de topologie défensive englobe une série de critères identifiables tour à tour par l'archéologie et la télédétection : le nombre de périmètres défensifs, l'agencement des structures à caractère défensif situées à l'intérieur de l'espace urbain ou servant à délimiter celui-ci, l'organisation du tissu intra-muros en relation avec son enveloppe et la superficie des espaces fortifiés. Ces derniers sont étroitement intégrés à la morphologie artificielle de la ville et s'ordonnent en fonction de la topographie naturelle du site. Nous proposons d'établir une classification composée de cinq catégories **(Fig. 2)** : 1. Ville double fortifiée ; 2. Ville fortifiée à citadelle ; 3. Ville simple fortifiée ; 4. Ville ouverte à forteresse ; 5. Place forte **(Fig. 3)**. Nous entendons par l'appellation « ville double fortifiée » **(Fig. 4 – A)** toute agglomération constituée de deux périmètres défensifs indépendants – une ligne fortifiée intérieure qui délimite une ville haute d'une superficie de plus de 15 ha (*kirhum*) ; une seconde ligne extérieure de défense, en contrebas, qui enserre une ville basse (*adaššum*). L'appellation « ville fortifiée à citadelle » **(Fig. 4 – B)** s'applique également aux établissements composés de deux périmètres défensifs ; elle diffère fondamentalement du précèdent type en ce que la ligne fortifiée intérieure, placée sur le point le plus haut du site, délimite une acropole – véritable citadelle par sa configuration structurelle et d'une superficie de moins de 15 ha. Nous entendons par l'appellation « *ville simple fortifiée* » **(Fig. 4 – C)** tout établissement pourvu d'un seul périmètre défensif – une ligne fortifiée – qui délimite l'espace urbain d'une superficie de plus de 5 ha. Ce qui caractérise avant tout la « *ville ouverte à forteresse* » **(Fig. 4 – D)** est l'absence de toute ligne de fortification extérieure. Le système défensif repose dans ce cas sur deux éléments structurellement différents : d'une part, l'habitat périphérique conçu et disposé de façon à faciliter la défense de l'agglomération ; d'autre part, une structure fortifiée indépendante située soit à la périphérie du site, soit au centre sur une élévation. L'appellation « *place forte* » **(Fig. 4 – E)**

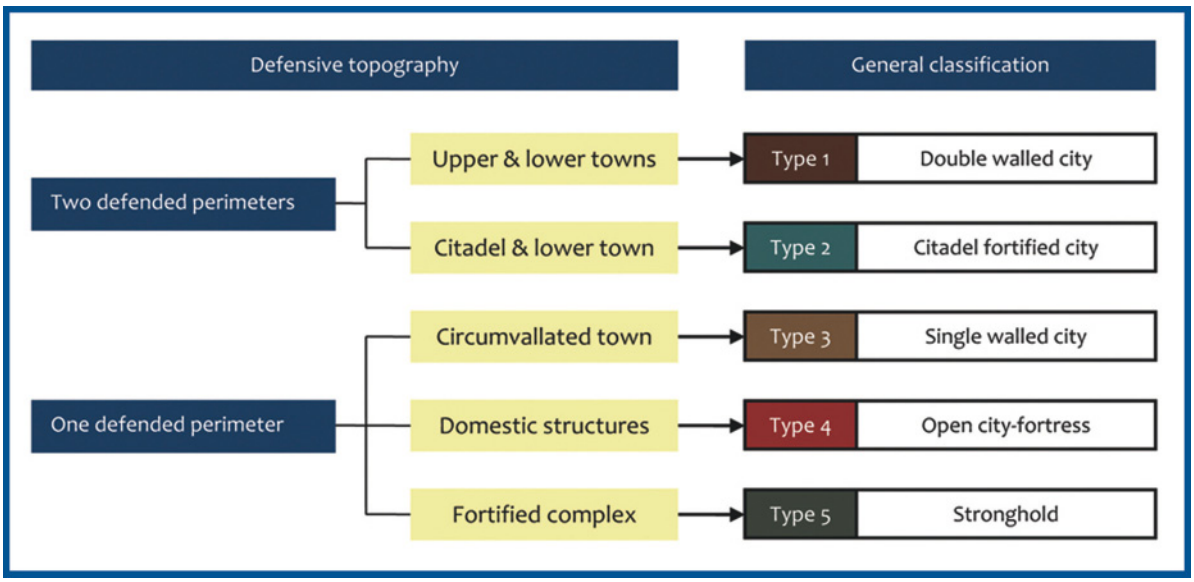


Figure 2 : Les éléments de classification des sites fortifiés.

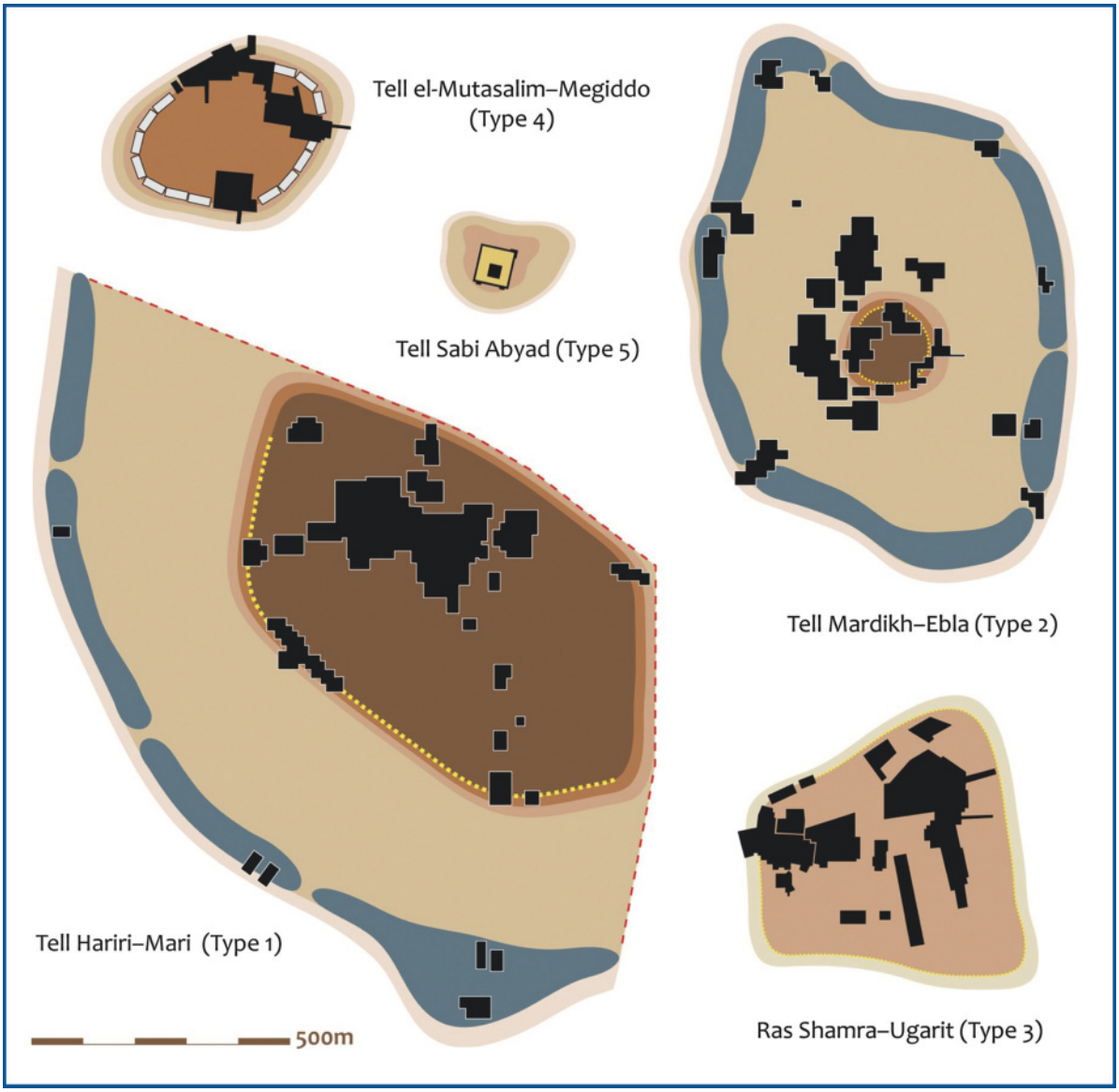


Figure 3 : Typologie des sites fortifiés.

s'applique enfin aux établissements dotés d'une ligne fortifiée qui délimite et ordonne un complexe défensif cohérent de moins de 5 ha.

*

La notion de topologie défensive transparaît dans les documents écrits de l'âge du Bronze comme un élément important de conceptualisation de l'urbain : la ville y apparaît manifestement comme un espace fortifié complexe défini par sa structure défensive. Au Bronze ancien (époque d'Akkad), Armanum en Mésopotamie du Nord est dotée d'une ville basse délimitée par un système défensif en profondeur composé d'un avant-mur (« rempart du quai » ? ou « rempart extérieur » ?) et d'une première enceinte (« rempart puissant ») ; elle est pourvue d'une acropole ou d'un tell fortifié enserré par une seconde enceinte (« grand rempart »). Ainsi, Armanum apparaît à l'époque de Naram-Sîn comme une ville fortifiée à citadelle. Au Bronze moyen (époque amorrite) et au Bronze récent (époque mitannienne), certaines agglomérations, mentionnées dans les archives de Mari ou dans celles de Nuzi,

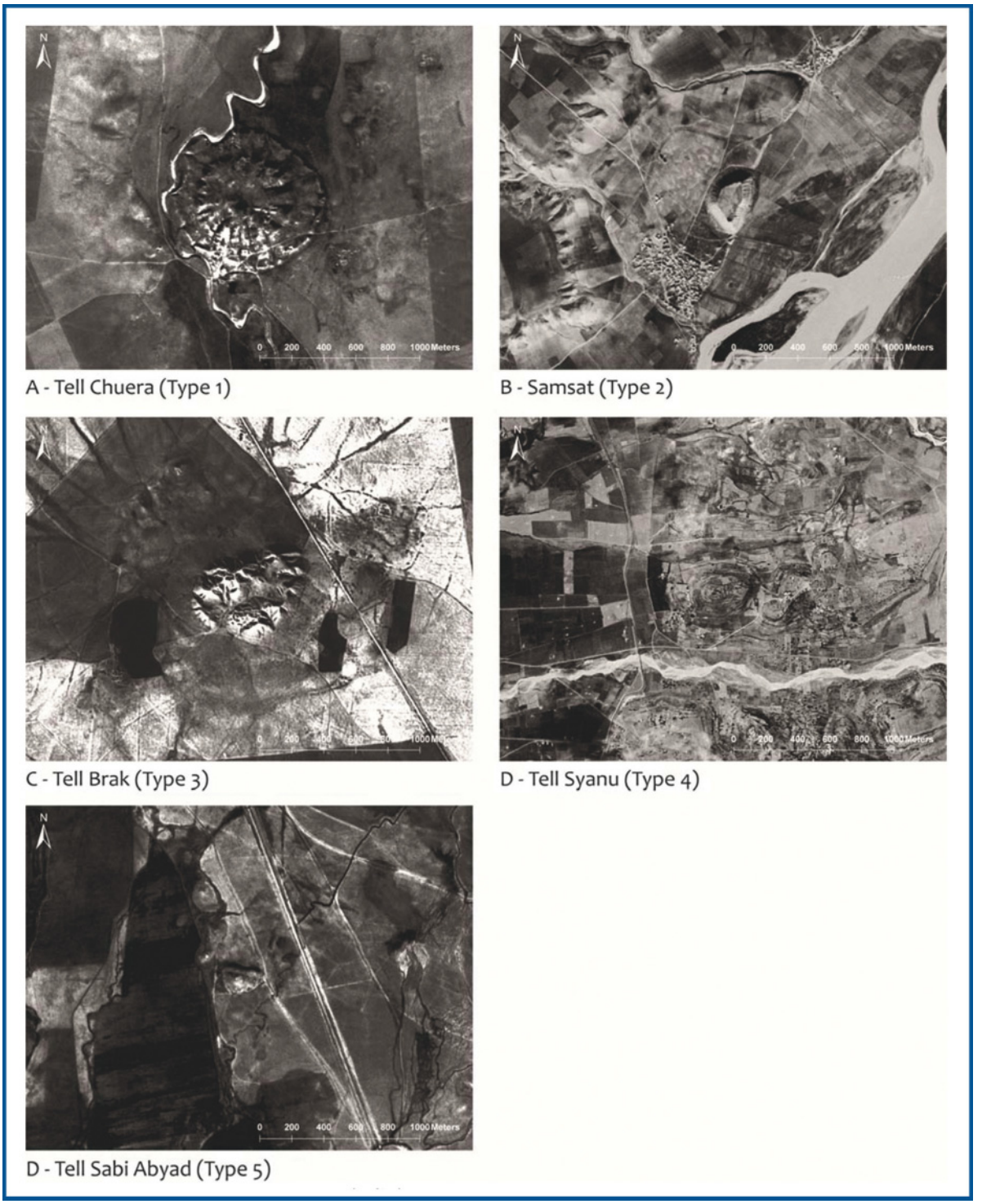


Figure 4 : Images satellites Corona (FCP).

sont pourvues, de façon analogue, nous l'avons dit, d'une ville basse (*adaššum* à Mari) et/ou d'une citadelle – acropole fortifiée – ou d'une ville haute (*kirhum* à Mari – *kerhu* à Nuzi). Mari,

bien sûr, est dotée d'un *kirhum* et d'un *adaššum*. Lorsque le gouverneur Itûr-Asdu, par exemple, fut informé par des messagers en provenance de Babylone que le roi de Kurdâ, Simah-ilânê, se rendrait à Mari escorté de 200 soldats, il ordonna de dresser pour ces derniers un camp provisoire dans l'*adaššum* de Mari ; si l'armée de Simah-ilânê était composée de plus de 300 hommes, elle aurait dû camper hors des remparts (*kîdum*). Quant au roi de Kurdâ et ses proches, ils étaient autorisés à séjourner dans le *kirhum* de Mari. Une lettre de Yar'ip-Dagan à Šunuhra-Hâlû, une autre, co-écrite par Manatân, responsable de la garde, et Yasîm-Sûmû, administrateur des ergastules, laissent supposer que l'*adaššum* de Mari était délimitée par la « grande muraille » (bàd^{ki} gal) alors que son *kirhum* était enserré par le « mur du milieu » (*dûrum qablûm*) (Ziegler 1994).

Le récit du siège de Razamâ-du-Yussân est composé des lettres de Yaqqim-Addu, gouverneur de Saggarâtum, de Yamṣûm, commandant des armées mariotes d'Ilân-ṣurâ et de Zimrî-Addu, gouverneur de Qaṭṭunân (Charpin 1993 ; Durand 1998). Cette ville fortifiée était située au-delà du Djebel Sindjar, entre Šubat-Enlil et le Tigre. On a émis l'hypothèse qu'il pourrait s'agir de Tell al-Hawa en Djézireh irakienne (Joannès 1990). On notera ici qu'au Bronze moyen, Tell al-Hawa (80 ha), pourvu d'une ville basse (64 ha) et d'une ville haute (16 ha), apparaît à nos yeux comme une ville double fortifiée. Les textes montrent que la topographie défensive de Razamâ était fondée sur deux espaces fortifiés : une ville basse–*adaššum* et une ville haute/citadelle–*kirhum* : une lettre de Yaqqim-Addu à Zimrî-Lîm montre en effet qu'Atamrum a procédé à l'édification d'une rampe d'assaut contre l'enceinte–*dûrum* de son *adaššum*.

Une tablette d'argile (M.288) tout à fait insolite et atypique des archives du palais royal de Mari (**Fig. 5**) présente le plan d'une agglomération fortifiée quadrangulaire dotée d'une ville haute/ citadelle–*kirhum* et d'une ville basse–*adaššum* (Charpin 1993). La matérialisation sur un schéma du 18ème siècle avant notre ère de ces divers éléments de topographie défensive constitue manifestement une des plus anciennes représentations cognitives de l'espace urbain. L'inscription cunéiforme énonce, de surcroît, les données d'un problème de calcul du volume

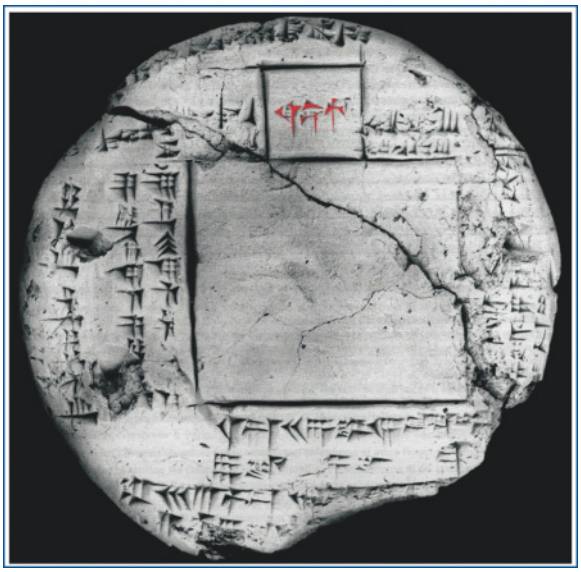


Figure 5 : Tablette M.288 des archives royales de Mari.

de terre et de la force de travail nécessaires à l'édification d'imposantes fortifications en terre.

Ainsi, Mari, Razamâ, etc. sont composées de deux périmètres défensifs indépendants – une ligne fortifiée intérieure qui délimite un espace–*kirhum* ; une seconde ligne extérieure de défense, en contrebas, qui enserre un espace–*adaššum*. D'autres agglomérations dotées d'une enceinte fortifiée unique (*dûrum*) apparaissent comme des *villes simples fortifiées*. Le binôme *kirhum*–*adaššum* n'est documenté, par exemple, ni pour Karanâ ni pour Terqa. L'enceinte–*dûrum* de Karanâ, décrite de façon circonstanciée par le gouverneur Bahdî-Lîm à Zimrî-Lîm – doublée d'un avant-mur – apparaît comme l'unique ouvrage défensif du périmètre urbain (Durand 1998). Une lettre envoyée par le gouverneur Kibri-Dagan au roi, montre que Terqa était protégée par une enceinte–*dûrum* – nulle part il n'est fait état dans sa correspondance, au sujet de Terqa, d'un *kirhum* ou d'un *adaššum*. Les *places fortes* – parfois *dannâtum* à Mari et *dimtu* à Nuzi – sont généralement nommées « Forteresse (*Dûr*– de NP–roi » : Dûr-Yahdun-Lîm, Dûr-Samsî-Addu, etc. Les *villes ouvertes à forteresse* apparaissent de façon exceptionnelle dans les documents écrits : on citera par exemple une lettre du palais royal d'Ugarit, envoyée peu avant la « grande

catastrophe » par le roi d'Alašia–Chypre à 'Ammurapi, dernier roi d'Ugarit, qui montre que certaines villes du royaume, dont la capitale, étaient dépourvues d'enceinte :

> « Ce que tu m'as écrit : « On a vu des bateaux de l'ennemi en mer », même si c'est vrai, demeure ferme. En effet, en ce qui concerne tes troupes et tes chars, où donc sont-ils ? Ne sont-ils pas auprès de toi ? Non ? Qui te pousse derrière l'ennemi ? Entoure de remparts tes villes, fais-y entrer troupes et chars, et attends-y fermement l'ennemi » (Nougayrol 1963).

Les documents écrits offrent ainsi une image dynamique des systèmes défensifs et complètent – dans une certaine mesure – les reconstitutions des cités rendues possibles par les résultats des fouilles et l'analyse des données satellitaires.

*

Nous proposons d'élaborer maintenant un tableau de classification **(Fig. 6)** qui ordonne près de 160 sites fortifiés nord-mésopotamiens et levantins de l'âge du Bronze. Ces derniers, classés dans tel ou tel type d'après les critères relatifs à la topologie défensive, sont ordonnés chronologiquement en tenant compte des périodisations adoptées et du morcellement géographique du Proche-Orient. Les sites fortifiés sont répartis dans cinq groupes de superficie établis empiriquement sur la base d'un coefficient multiplicateur 3.

En dépit de quelques problèmes inhérents à une démarche volontairement généraliste, ce tableau impose d'emblée plusieurs observations importantes :

– La ville double fortifiée apparaît comme un type exclusivement nord–mésopotamien, attesté essentiellement au Bronze ancien (Mari, Tell Mozan, Tell Leilan ou Tell Chuera) ; le type est moins présent au Bronze moyen et, surtout, il n'est pas attesté au Bronze récent.

– La ville fortifiée à citadelle est un type qui n'existe, au III^{e} millénaire, qu'en Mésopotamie du Nord. En revanche, c'est un type caractéristique des sites importants du Levant, au II^{e} millénaire (Ebla, Qatna, Tell Afis ou Hazor).

– La ville simple fortifiée : le type de base, est bien sûr attesté dans l'ensemble du Proche-Orient, du Bronze ancien au Bronze récent.

– En revanche, la ville ouverte à forteresse est un type quasi-exclusivement du Bronze récent ; attesté essentiellement au Levant (Ugarit, Megiddo, Lachish ou Gezer). La quasi-totalité des villes ouvertes à forteresse ne sont pas des fondations ex nihilo ; la plupart d'entre elles dérivent des villes simples fortifiées du Bronze moyen (Ugarit ou Gezer).

– Enfin, la place forte – qu'on peut considérer comme une variante du type de base – est également attestée dans l'ensemble du Proche-Orient du Bronze ancien au Bronze récent.

Ainsi, cette classification des sites fortifiés est par définition structurelle – conçue uniquement à partir d'un ensemble de critères relatifs à la structure défensive – mais, elle est aussi, indirectement ou extrinsèquement, diachronique et géographique. Il est donc possible – dans une certaine mesure – de reconstituer les principales étapes d'une évolution urbaine fondée sur des modèles de répartition des sites par types.

Un schéma **(Fig. 7)** montre par exemple la répartition, au Bronze ancien, des sites Nord–mésopotamiens et Sud–levantins en fonction de leur type et de leur groupe de superficie. Le modèle Nord–mésopotamien est structurellement très différent du modèle Sud–levantin. Composé de plusieurs rangs, il est caractérisé par un pourcentage relativement élevé (environ 30 %) de villes doubles fortifiées de plus de 80 ha de superficie. Le modèle Sud–levantin est composé de trois rangs ; le premier rang regroupe plus de 50 % des sites qui entrent tous dans la même catégorie des villes simples fortifiées de 9 à 27 ha de superficie.

Le Bronze moyen est une période de « ré–urbanisation » massive et de construction de nouveaux modèles urbains. Le Proche-Orient des Dynasties amorrites est caractérisé globalement par une intégration politique, économique et sociale. La répartition des sites fortifiés, vers 1800, en Mésopotamie du Nord et au Levant est assez homogène. L'évolution est particulièrement significative au Levant Sud où on observe désormais une hiérarchisation importante des villes fortifiées **(Fig. 8)**.

Le Bronze récent est marqué, enfin, en Mésopotamie du Nord et au Levant par un bouleversement du jeu géopolitique dont la conséquence est la matérialisation de l'idée impériale et de ses principaux rouages sur la scène du Proche-Orient. La période est marquée par un changement important dans la structure des modèles urbains apparus au Bronze moyen. Deux éléments sont frappants : 1. Les sites du type 1 ne

Z.	Sites	BA I	BA II	BA III	BA IVA	BA IVB	BM I	BM II	BR I	BR II	G.
1	Mari		Type 1								5
	Emar							Type 3			4
	Hadidi, Tell				Type 1		Type 3				4
	Tuttul		Type 3					Type 3			4
	Sweyhat, Tell es-				Type 2						4
	Carchemish						Type 2				4
	Umm el-Marra				Type 3			Type 2	Type 3		3
	Bazi, Tell				Type 2				Type 2		3
	Banat, Tell el-		Type 3 ?						Type 4 ?		3
	Terqa		Type 3								3
	Halawa, Tell		Type 3								3
	Munbaqa, Tell			Type 5				Type 5	Type 2		3
	Selenkahiye, Tell				Type 3						3
	Qitar, Tell el-							Type 3			2
	Jerablus Tahtani		Type 3								2
	Faq'ous, Tell									Type 3	2
	'Abd, Tell el-			Type 3			Type 3				2
	Habuba K. Tell		Type 3								2
	Amarna, Tell				Type 5						1
	Kannas, Tell				Type 5						1
	Haradum							Type 5			1
2	Beydar, Tell		Type 1								3
	Mu'ezzar, Tell			Type 2 ?							2
	Bderi, Tell	Type 3								Type 3	2
	'Atij, Tell		Type 5								1
	Abu Hafur, Tell		Type 5								1
	Rad Shaqrah, Tell		Type 5								1
	Mulla Matar, Tell		Type 5								1
	Kerma, Tell		Type 5								1
3	Taya, Tell		Type 1								5
	Mozan, Tell		Type 1								5
	Hamoukar, Tell	Type 1									5
	Khoshi, Tell			Type 1							5
	Leilan, Tell				Type 1		Type 1				5
	Chuera, Tell	Type 3	Type 1			Type 3					5
	Hawa, Tell al-				Type 1						4
	Mohamad Diab						Type 1				4
	Rimah, Tell al-							Type 3			4
	Billah, Tell		Type 2								4
	Hammam, Tell				Type 3			Type 3			2
	Hamad, Tell				Type 3						2
	Rajim, Tell							Type 5			1
	Sabi Abiad, Tell								Type 5		1
	Nemrik								Type 5		1
	Fakhar, Tell al-								Type 5		?
4	Ebla				Type 3			Type 2			4
	Afis, Tell							Type 2			3
	Tuqan, Tell					Type 3		Type 2			3
	Gindaris, Tell							Type 3			3
	Rawda, El-				Type 3						3
	Abou Danné, Tell	Type 3				Type 4		Type 3			2
	Khan Sheikhoun				Type 3						1
5	Qatna							Type 2			5
	Tunip							Type 2			4
	Nasrihey, Tell an-							Type 2			4
	Kadesh							Type 2			3
	Sour, Tell es-							Type 2			3
	Alalakh								Type 3		3
	Sefinat-Nouh, Tell								Type 3		3
	Mašin, Tell							Type 3			2

Z.	Sites	BA I	BA II	BA III	BA IVA	BA IVB	BM I	BM II	BR I	BR II	G.
6	Ugarit						Type 3			Type 4	3
	Kazel, Tell						Type 3		Type 4		3
	Kumidi							Type 3			2
	Byblos			Type 3							2
	ʻArqa, Tell				Type 4			Type 3			2
	Biruta						Type 5				1
	Fadous-, Tell		Type 5								1
	Ras Ibn Hani									5	?
7	Bosra							Type 3			3
	Salihiyah, Tell es-						Type 3				2
	Umbashi, Khirbet	Type 3									2
	Debbeh, Tell						Type 3				2
	Khabiye, Deir						Type 3				2
	Laboué, El-	Type 3									2
	Ferzat, Tell						Type 5				1
	Rukais							Type 5			1
	Sakka, Tell							Type 5			?
	Hebike							Type 5			?

Z.	Sites	BA II	BA III	BA IV	BM I	BM IIA	BM IIB	BR I	BR IIAB	G.
8	Hazor					Type 2			3	4
	Ashkelon					Type 3				4
	Kabri, Tell						Type 3			4
	Ekron						Type 2		Type 3	3
	Yavneh-Yam					Type 3				3
	ʻErani, Tel		Type 3							3
	Acco, Tel					Type 3		Type 4	Type 3	3
	Bira, Tel					Type 3				3
	Burga, Tel					Type 3				3
	Dan, Tel		Type 3			Type 3				3
	Shimron, Tel						Type 2			3
	ʻAjjul, Tell el-					Type 3		Type 4		3
	Aphek, Tel	Type 3				Type 3	Type 4		4	3
	Poran, Tel	Type 3				Type 3				3
	Megiddo		Type 3			Type 2		Type 4		3
	Hesi, Tell el-		Type 3						5	3
	Ashdod, Tel						Type 3			2
	Achzib						Type 3			2
	Keisan, Tell	Type 3					Type 3			2
	Zeror					Type 3				2
	Taʻanach	Type 3					Type 3		Type 4	2
	Nagila, Tel						Type 3			2
	Jokneam					Type 3		Type 4		2
	Hefer, Tel					Type 3				2
	Dalit, Tel	Type 3								2
	Abu Hawam, Tell							Type 3		2
	Nahariya, Tel						Type 3		4	2
	Jaffa						Type 3		4	2
	Gerisa, Tel					Type 3			5	1
	Poleg, Tel					Type 5				1
	Qashish, Tel	Type 5				Type 5			5	1
	Mor, Tel								Type 5	1
	Balah, Deir el-								5	1
	Zurekiyeh, ʻAin					Type 5				1
	Michal, Tel							Type 5		1
	Mevorakh, Tel					Type 5				1
	Meʻona	Type 5								?
9	Yarmouth, Tel	Type 3								3
	Lachish	Type 3					Type 3		4	3
	Gezer					Type 3			Type 4	2
	Far'ah (N.), Tell	Type 3					Type 3			2

Z.	Sites	BA II	BA III	BA IV	BM I	BM IIA	BM IIB	BR I	BR IIAB	G.
9	Dothan, Tel	Type 3					Type 3			2
	Beit Mirsim, Tell					Type 3			Type 3	2
	Beth-Shemesh						Type 3	Type 4		1
	Batash, Tel						Type 3	Type 4		1
	Kheibar, Khirbet						Type 5			1
	Kebara, El-						Type 5			1
10	'Ai	Type 3								3
	Arad, Tel	Type 3								3
	Hebron, Tel	5				Type 3				2
	Shechem						Type 3			2
	Jérusalem						Type 3		Type 4	2
	Shiloh, Tel						Type 3			2
	Beth-El					Type 5				1
	Beth-Zur						Type 5			1
	Halif, Tel		Type 5							1
	Makhruq, Kh.	Type 5	Type 3							?
11	Haror, Tel						Type 3		4	3
	Jemmeh, Tell						Type 3			2
	Far'ah (S.), Tell						Type 3		5	2
	Sera', Tel						Type 3		Type 4	1
	Masos						Type 5			1
	Malhata, Tel						Type 5			1
12	Beth-Yerah	Type 3								3
	Abu Kharaz, Tell	Type 3					Type 3			3
	Beth-Shean, Tel					Type 3	Type 5			2
	Jéricho	Type 3			Type 3			Type 4		2
	Pella					Type 3				2
	Bab edh-Dhra'	Type 3								2
	Hammah, Tell el-					Type 5				1
	Kitan, Tel						Type 5			1
	Deir 'Alla, Tell						Type 5			1
	Nimrin, Tell						Type 5			?

Figure 6 : Table de classification des sites fortifiés.

Légende de la table de classification

Zone 1	Vallée de l'Euphrate
Zone 2	Vallée du Khabour
Zone 3	Djézireh
Zone 4	Syrie du Nord
Zone 5	Vallée de l'Oronte
Zone 6	Méditerranée Nord
Zone 7	Syrie du Sud
Zone 8	Méditerranée Sud
Zone 9	Samarie/Shephelah
Zone 10	Montagnes de Judée
Zone 11	Désert du Néguev
Zone 12	Vallée du Jourdain
Zone 13	Transjordanie

Type 1	Ville double fortifiée
Type 2	Ville fortifiée à citadelle
Type 3	Ville simple fortifiée
Type 4	Ville ouverte à forteresse
Type 5	Place forte

Groupe 1	< 3 ha
Groupe 2	3 - 9 ha
Groupe 3	9 - 27 ha
Groupe 4	27- 81 ha
Groupe 5	> 81 ha

Note sur les superficies :

Les groupes sont établis empiriquement sur la base d'un coefficient multiplicateur 3

sont plus attestés en Mésopotamie du Nord **(Fig. 9)** ; 2. Les sites du type 4 apparaissent et sont attestées essentiellement au Levant Sud **(Fig. 10)**. La redistribution des « forces centralisatrices » est donc particulièrement saillante en Mésopotamie du Nord, où les anciens « pôles » du système politique – les villes doubles fortifiées – ont été évincés. Au Levant Sud, l'influence impérialiste est exprimée de façon concrète par un pourcentage élevé de villes dépourvues d'enceinte. Le démantèlement des fortifications a souvent été considéré, en effet, comme une des conséquences de la politique expansionniste de l'Égypte à partir de Thoutmosis III.

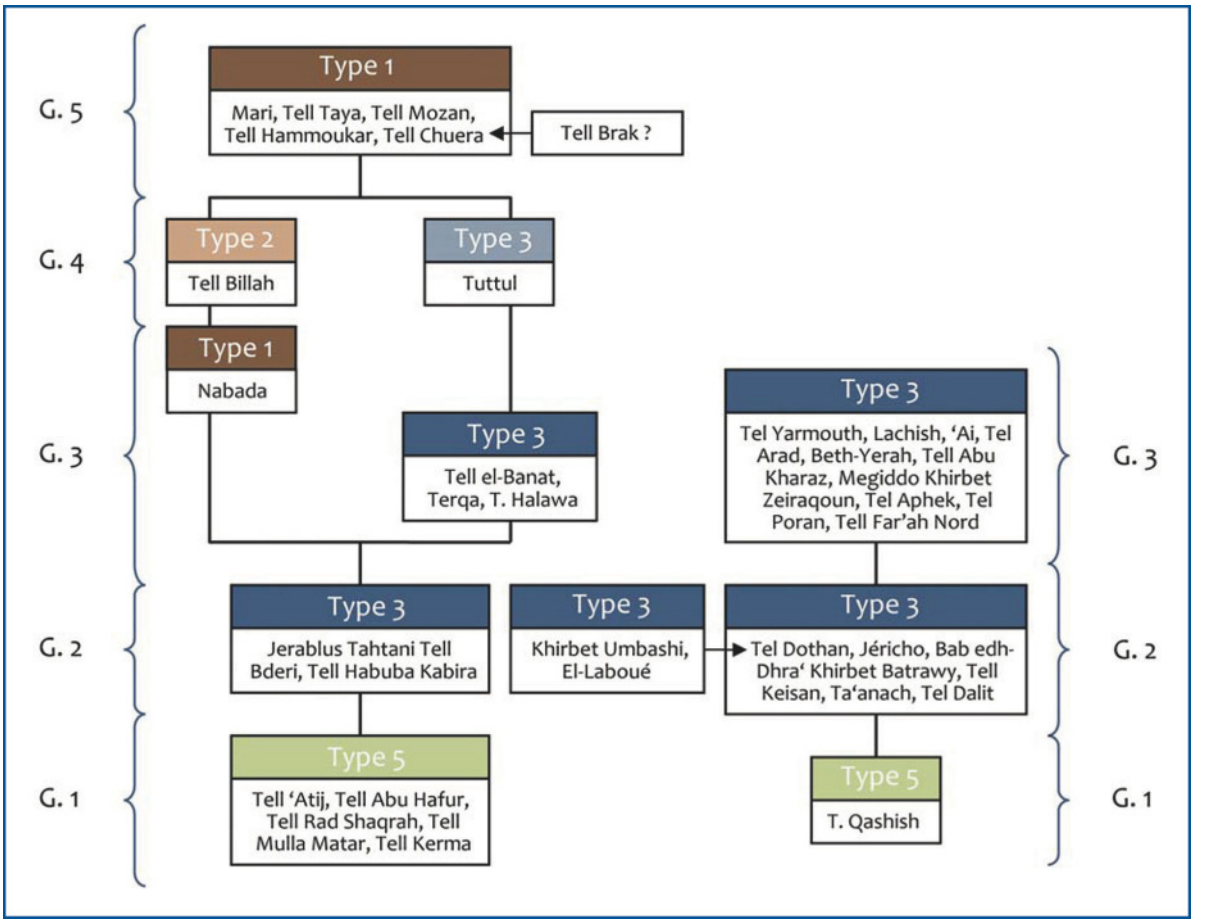


Figure 7 : Modèles de répartition des sites fortifiés par type et par superficie en Mésopotamie du Nord (à gauche) et au Levant Sud (à droite) vers 2600 av. J.–C.

***

Rappelons pour conclure les points importants avancés au cours de cette étude : notre classification est fondée sur des critères relatifs à la topologie défensive ; cette notion englobe une série d'éléments identifiables par l'archéologie ; la notion de topologie défensive est d'autant plus intéressante qu'elle transparaît dans les documents épigraphiques comme un élément important de représentation de l'urbain ; cette classification est par définition structurelle mais, elle est aussi, indirectement ou extrinsèquement, diachronique et géographique ; enfin, l'évolution urbaine, dont les principales étapes ont pu être reconstituées à partir de modèles de répartition des sites fortifiés par types, s'inscrit dans un contexte socioéconomique multiforme et reflète, sur la longue durée (de 3000 à 1200 av. J.-C.), l'évolution géopolitique complexe de l'Orient ancien.

Bibliographie

- Charpin, D. 1993 Données nouvelles sur la poliorcétique à l'époque paléo-babylonienne, *Mari Annales de Recherches Interdisciplinaires* 7, Éditions Recherche sur les Civilisations, Paris : 193-203.
- Dossin, G. 1972 *Adaššum* et *kirhum*, textes de Mari, *Revue d'Assyriologie et d'Archéologie Orientale* 66 : 111-130.
- Durand, J.-M. 1998 *Les documents épistolaires du palais de Mari* 2,Littératures Anciennes du Proche-Orient 17, Éditions du Cerf, Paris.

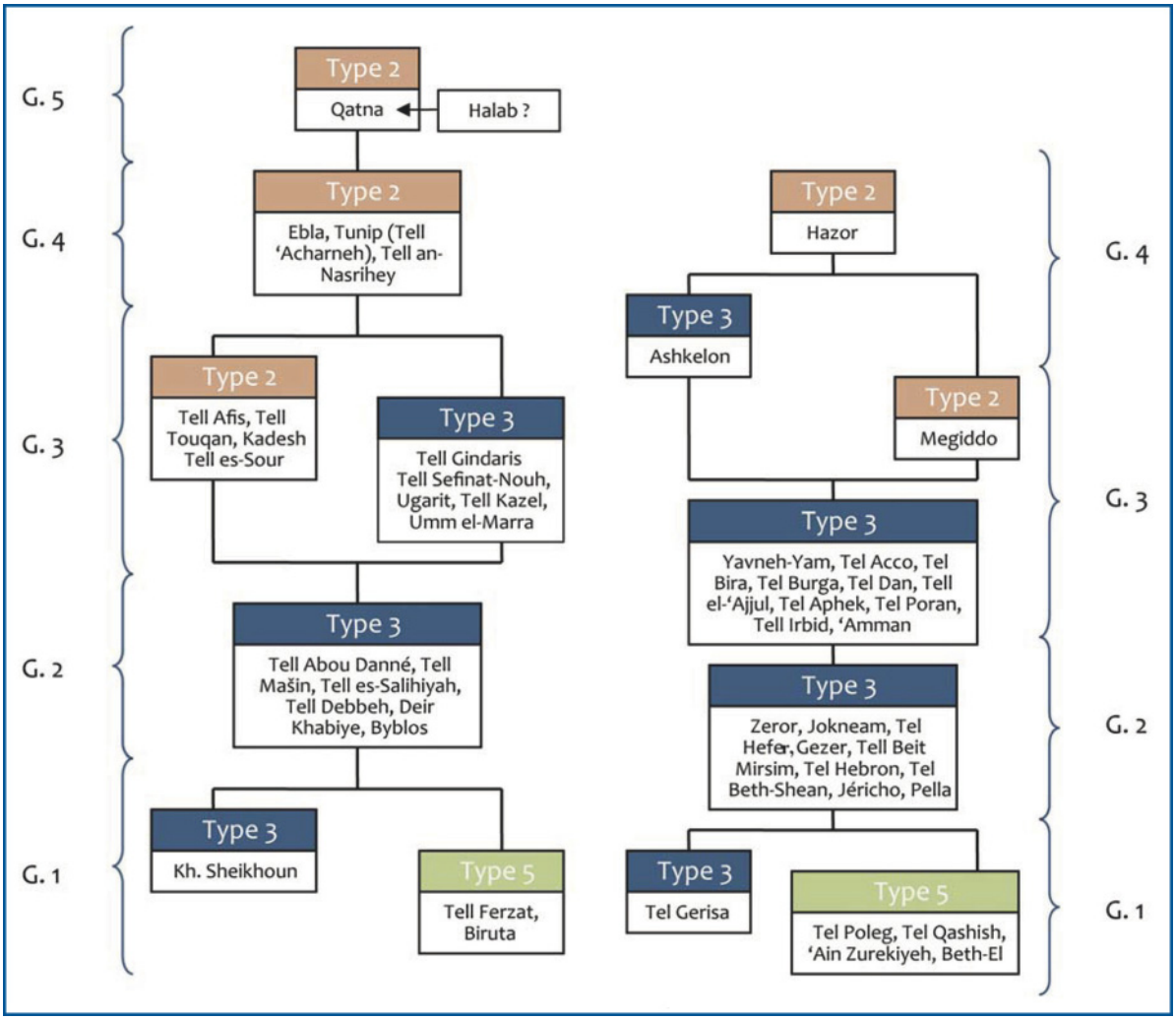
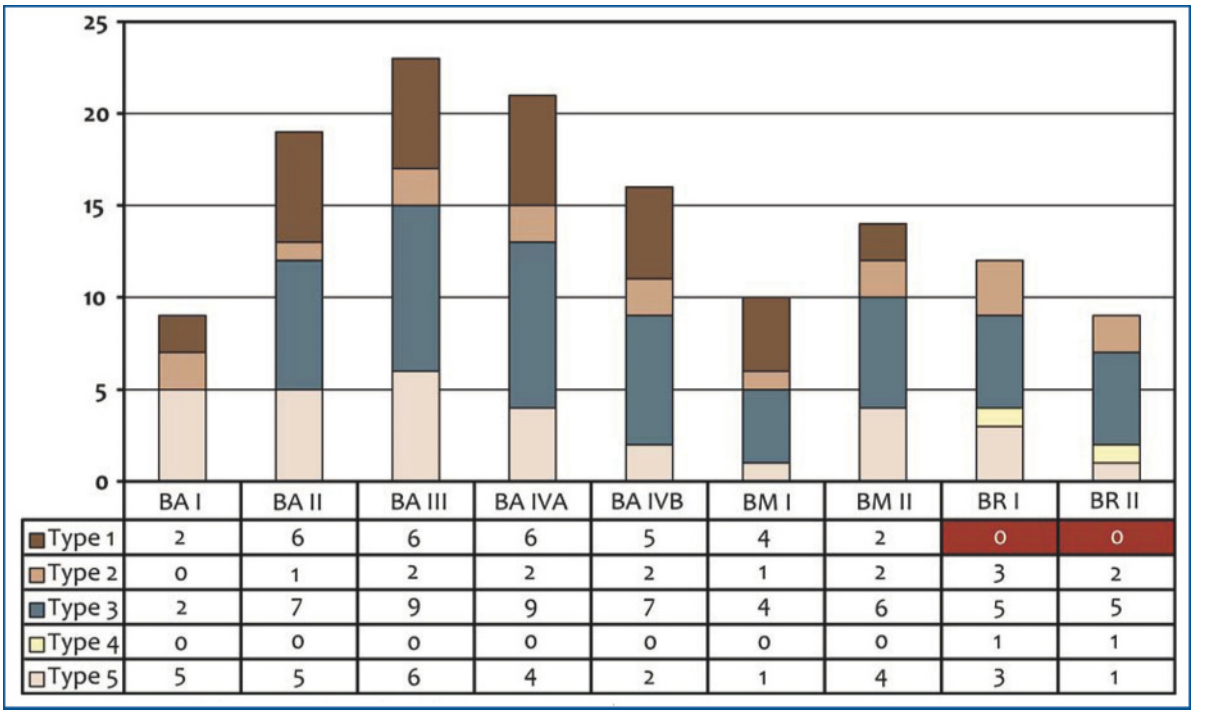


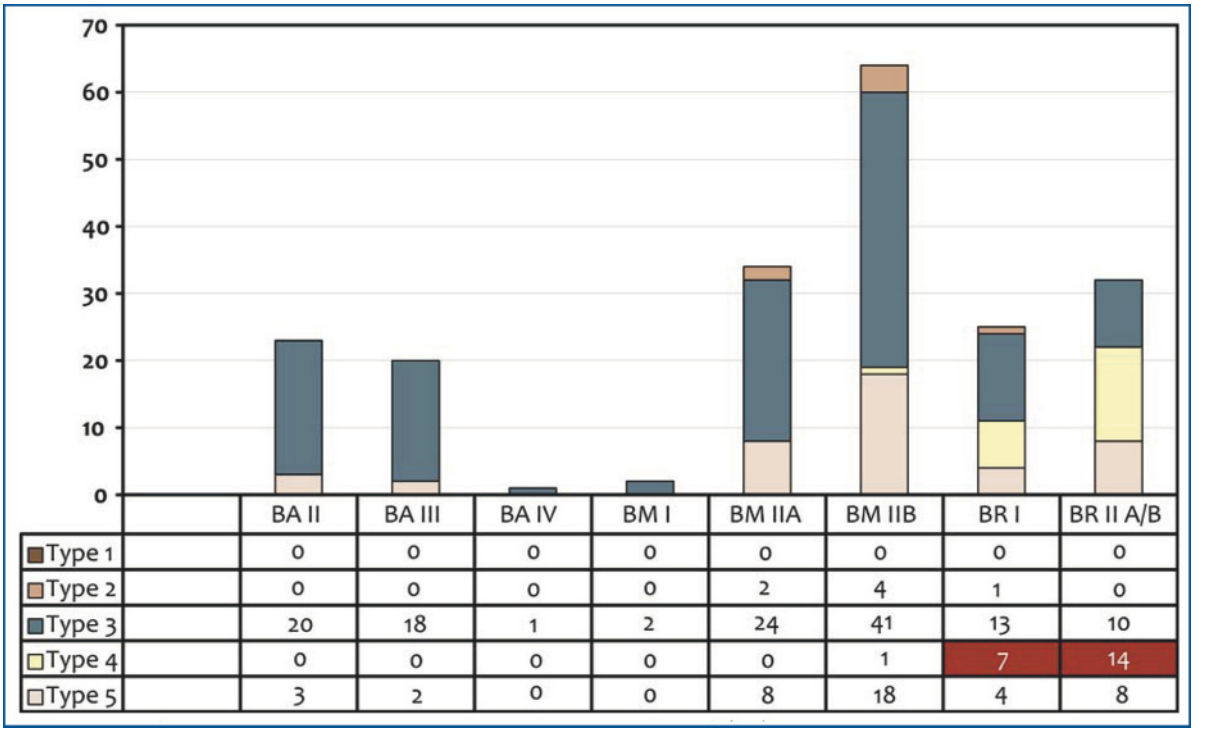
Figure 8 : Modèles de répartition des sites fortifiés par type et par superficie au Levant Nord (à gauche) et au Levant Sud (à droite) vers 1800 av. J.–C.

- Frayne D. 1993 *Sargonic and Gutian Periods (2334-2113 BC)*, The Royal Inscriptions of Mesopotamia, Early Periods, 2, University of Toronto Press, Toronto.
- Joannès, F. 1990 Une expédition dans la région de Šubat-Enlil, *Dossiers d'Archéologie* 155 : 64-71.
- Nougayrol, J. 1963 Guerre et paix à Ugarit, *Iraq* 25/2 : 110-123.
- Wilkinson, T. et al. 2009 The Fragile Crescent Project (FCP) : Analysis of Settlement Landscapes Using Satellite Imagery. *Computer Applications to Archaeology* : 1-15.
- Ziegler, N. 1994 Deux esclaves en fuite à Mari (Textes 1 et 2), *Recueil d'études à la mémoire de Maurice Birot*, Charpin, D. et Durand, J.-M. (éds.), Florilegium Marianum 2, Mémoires de N.A.B.U. 3, Paris : 11-21.



	BA I	BA II	BA III	BA IVA	BA IVB	BM I	BM II	BR I	BR II
Type 1	2	6	6	6	5	4	2	0	0
Type 2	0	1	2	2	2	1	2	3	2
Type 3	2	7	9	9	7	4	6	5	5
Type 4	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Type 5	5	5	6	4	2	1	4	3	1

Figure 9 : Répartition des sites fortifiés par type et par périodes en Mésopotamie du Nord.



	BA II	BA III	BA IV	BM I	BM IIA	BM IIB	BR I	BR II A/B
Type 1	0	0	0	0	0	0	0	0
Type 2	0	0	0	0	2	4	1	0
Type 3	20	18	1	2	24	41	13	10
Type 4	0	0	0	0	0	1	7	14
Type 5	3	2	0	0	8	18	4	8

Figure 10 : Répartition des sites fortifiés par types et par périodes au Levant Sud.

The Bronze Age was an important period in the history of cities in the Ancient Near East. The epoch between the beginning of the 30th century B.C. and the end of the 12th indeed witnessed a sequence of major experimentations in the urban phenomenon, including crises and collapses. The famous document of Ur commemorating the conquest of Ebla and the razing of Armanum by Naram-Sîn is, though incidentally, the result of these experimentations and a clear expression of the high degree of conceptualization and rationalization of urbanism achieved in that early period (**Fig. 1**) (Frayne 1993).

It is a copy of an Old Babylonian royal inscription of the Akkadian period (2400-2200 B.C.). The inscription ornamented originally a statue of Naram-Sîn which was located, according to the 'notes' of the scribe-copyist, in the temple of Sîn, nearby a second statue of the king of Larsa, Sîn-eribam, and oriented towards the Ekisalamma temple. The statue of Naram-Sîn probably featured a schematic representation of the city of Armanum. The Amorite tablet gives information relating to the dimensions of the fortifications and their general layout.

In the Mari royal archives of the 18th century B.C., the city is also defined by its defensive topology (Durand 1998; Charpin 1993). In Akkadian, the expression 'to fortify a city' is *âlam epêšum* – 'make a city out of a place' as if the walls (*dûrum*) transformed any area into a city. Old Babylonian terminology distinguishes the *adaššum* from the *kirhum*, the first term is usually translated as 'lower city' and the second term as 'upper city' or 'citadel' (Dossin 1972). This particular topographical layout clearly seems to have been rather common in the Third and Second Millennia B.C. Hence, this article's main purpose is to compare these urban paradigms based on the epigraphic records – Armanum in the late Third Millennium, Mari, Razamâ, etc. in the early Second – to the abundant archaeological evidence of the Bronze Age (ca. 160 representative sites), and to the documentary sources of the 'Fragile Crescent Project' (hereafter FCP, dir. T. Wilkinson & G. Philip, Durham University) collected in a Geographic Information System (e.g., the declassified Cold War-era code-named Corona space photographs). The principle aim is to present different modes of early spatial representations of ancient Oriental cities and set a number of structural criteria to establish a classification.

*

Yet, it is necessary before to describe briefly the new set of data from the FCP and to present some of the methodological considerations applied in the present article. The FCP includes in thematic-kind databases a considerable amount of data of various types, such as Corona satellite imagery, Landsat, Gambit, etc. (Wilkinson et al. 2009). In the Near East declassified 1960s-era Corona satellite imagery in particular has proven to be a key resource for identification and mapping of archaeological sites and features of various

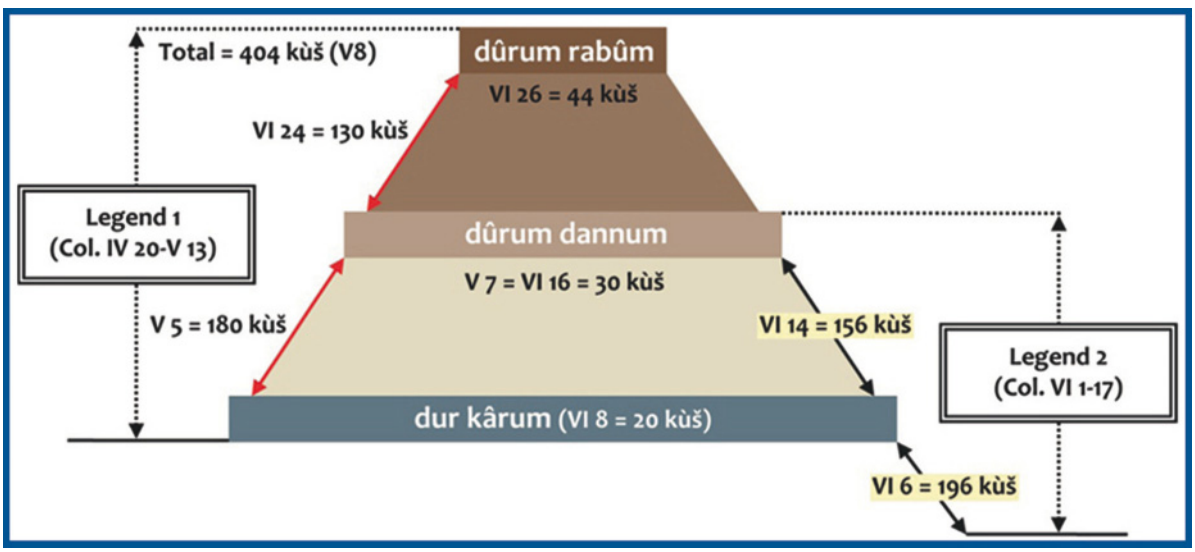


Figure 1: Armanum after the royal inscription of Naram-Sîn of Akkad.

periods, largely because it preserves a picture of the landscape prior to major transformations of recent decades (i.e., urban expansion, agricultural intensification, and reservoir construction). Therefore, these relatively high resolution satellite images have become extremely important analytical tools for studying the defensive topology of archaeological sites in the Ancient Near East.

*

The concept of defensive topology comprises a set of criteria identifiable both by archeological methods and remote sensing, that is, the number of defensive perimeters, the layout of fortification features situated within the proper urban space, or circumvallating it, the spatial organization of intramural domestic quarters in relation to their envelope, and the size of the walled areas. They are closely connected to the artificial morphology of the city and are ordered according to the natural topography of the site. Based on these principal elements of city planning, namely topography, layout and fortifications, it is possible to establish five main categories (**Fig. 2**): 1. The double walled city; 2. The citadel walled city; 3. The single walled city; 4. The open city fortress; 5. The stronghold city (**Fig. 3**). The double walled city (or double fortified city) consists of two independent defensive perimeters – a fortified line enclosing an upper city with a surface of over 15 hectares and a second outer line of defense circumvallating a lower city (**Fig. 4 – A**). The terminology citadel walled city (or citadel fortified city) also applies to sites composed of two defensive perimeters, but it differs fundamentally from the preceding type in that the inner line of fortifications, placed on the highest point of the site, delimits a fortified acropolis or citadel covering an area of less than 15 hectares (**Fig. 4 – B**). The single walled city (or single fortified city) terminology encompasses any site including a single defensive perimeter enclosing an urban space covering an area of more than 5 hectares (**Fig. 4 – C**). The open city fortress is mainly characterized by the absence of any external line of fortification; the defensive system relies on two different elements: first, the peripheral habitat designed and arranged to facilitate the defense of the city and second, a fortified structure either located at the periphery of the site, or at the center (**Fig. 4 – D**). The terminology stronghold applies to sites with a fortified line that delimits a coherent defensive complex under 5 hectares (**Fig. 4 – E**).

*

The concept of defensive topology appears in the epigraphic documents of the Bronze Age as an essential element of conceptualizing the urban landscape. The city in the Ancient Near East was indeed perceived as a complex fortified space primarily defined by its defensive layout. In the Early Bronze Age (i.e., in Akkadian times),

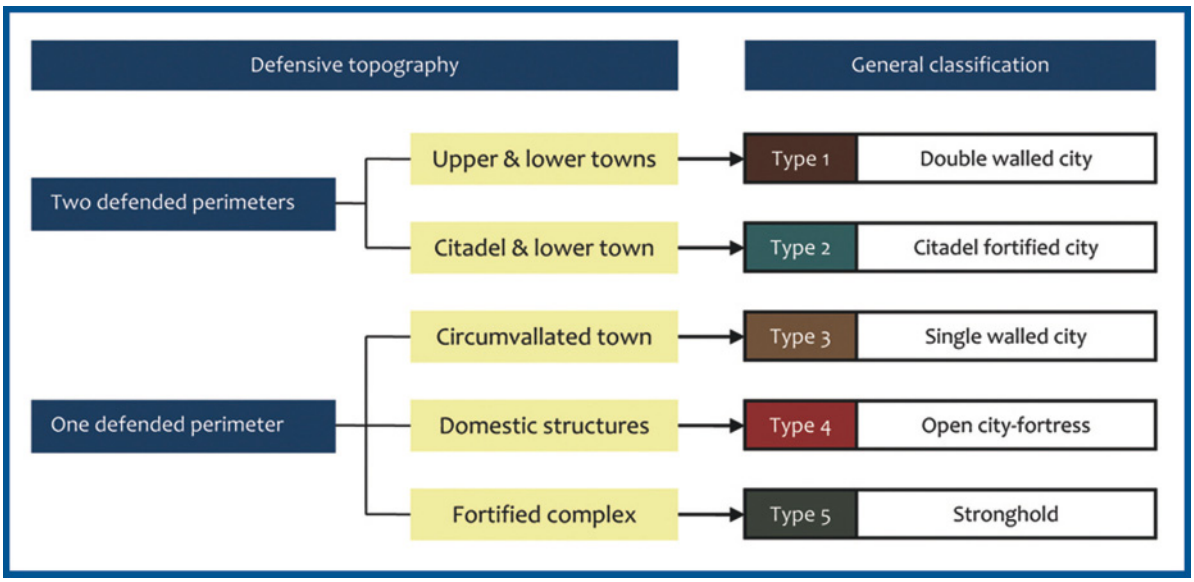


Figure 2: Classification of fortified sites.

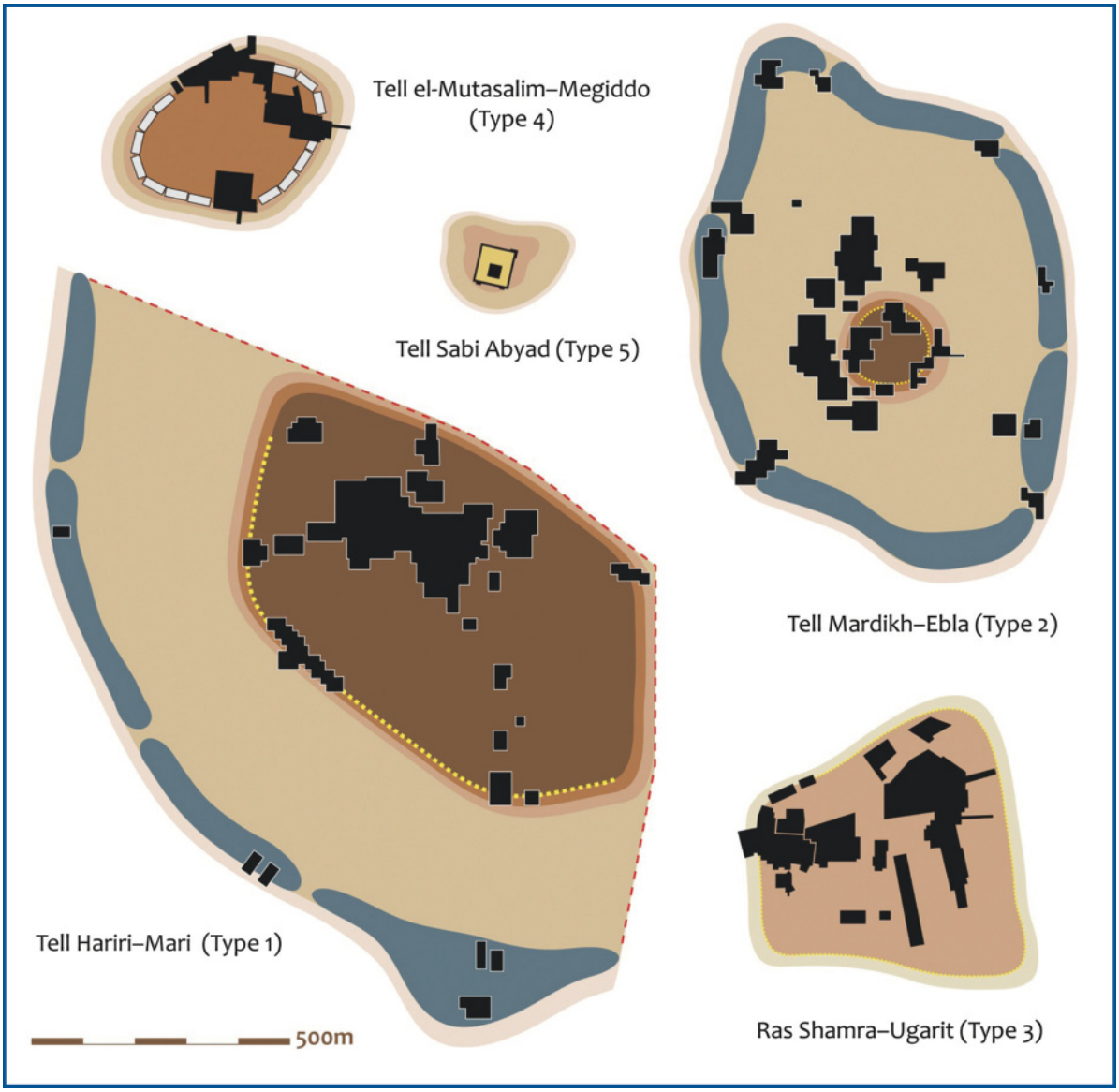


Figure 3: Typology of fortified sites.

Armanum in Northern Mesopotamia included a lower town enclosed by a defensive system consisting of an advanced wall (the 'rampart of the quay' or the 'exterior rampart') and a first enclosure (the 'mighty rampart'), and it had a fortified acropolis enclosed by a second city wall (the 'great rampart'). Thus, in the reign of Naram-Sîn, Armanum appears to be a citadel fortified city. In the Middle Bronze Age (i.e., the Amorite period) and the Late Bronze Age (i.e., the Mitanian period), several cities mentioned in the Mari and Nuzi archives also included a lower town (*adaššum* at Mari) and a citadel or an upper town (*kirhum* at Mari – *kerhu* at Nuzi). Of course Mari itself included a *kirhum* and an *adaššum*. When a mariot governor named Itûr-Asdu, for example, was informed by messengers from Babylon that the king of Kurdâ, Simah-ilânê, would travel to Mari escorted by 200 soldiers, he ordered a temporary camp to be built in the *adaššum* of Mari. If the allied army was over 300 soldiers, it would have camped outside the outer walls – in the *kidum*. The king Simah-ilânê was allowed to stay in the *kirhum* of Mari. Several

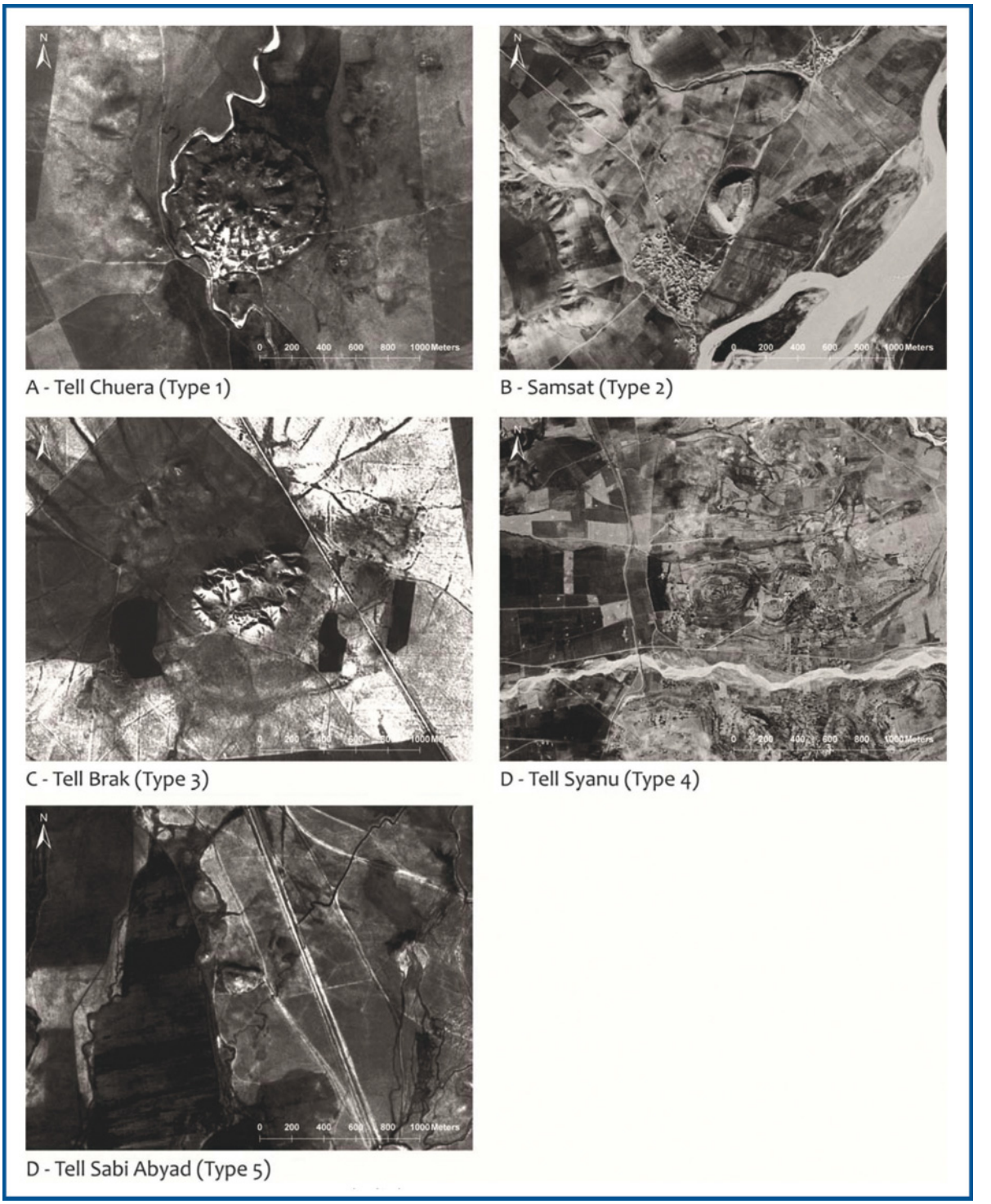


Figure 4: Corona satellite imagery (FCP).

epistolary documents also suggest that the *adaššum* was enclosed by the 'great rampart' (bàd^{ki} gal) and the *kirhum* by the 'middle rampart' (*dûrum qablûm*) (Ziegler 1994).

The account of the siege of Razamâ of Yussân includes several letters of Yaqqim-Addu, the governor of Saggarâtum, of Yamṣûm, the chief of the Mari army based in Ilân-ṣurâ, and of Zimrî-Addu, the governor of Qaṭṭunân (Charpin 1993; Durand 1998). Located beyond the Jebel Sinjar, between Šubat-Enlil and the Tigris, Razamâ may have been Tell al-Hawa in the Iraqi Jezirah (Joannès 1990). In the Middle Bronze Age, Tell al-Hawa (80 hectares) included a lower town (64 hectares) and an upper town (16 hectares). The Mari letters show that the defensive topology of Razamâ was based on two separate fortified areas. One of the letters of Yaqqim-Addu to Zimrî-Lîm, for example, shows that Atamrum undertook the construction of a siege ramp against the enclosure of the *adaššum*. A letter from the general Yamṣûm, written perhaps two or three months after the siege began, suggest that the king of Allahad managed to seize the lower town and that the Razameans had to retreat in the *kirhum*. Razama of Old Babylonian times appears, therefore, to be a double walled city.

The Mari tablet M.288 is a unique epigraphic document **(Fig. 5)**. The text indicates the amount of earth and the number of workers necessary for the construction of the fortifications of a space–*adaššum* (Charpin 1993). The city has a square plan and the *kirhum* is located east of the *adaššum*. This early Second Millennium city plan with different elements of its defensive topology certainly is one of the earliest known cognitive representations of the urban space. Hence, Mari, Razamâ, etc., included two defensive perimeters – an interior line of fortification circumvallating a space–*kirhum*, and a second line of walling enclosing a space–*adaššum*.

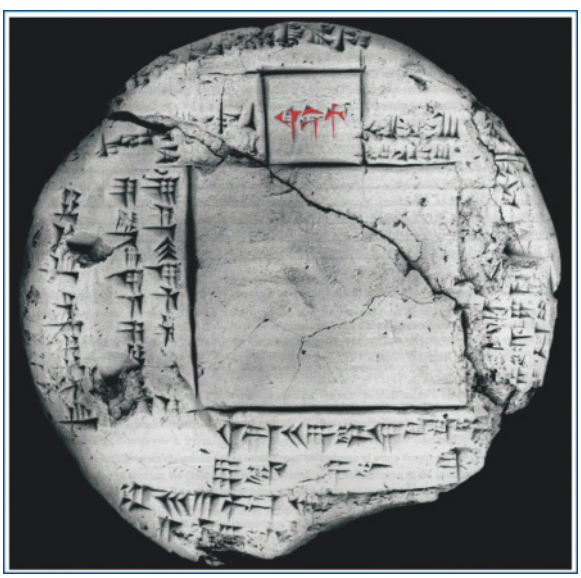


Figure 5: Tablet M.288 of Mari royal archives.

Other cities featuring a single enclosure (*dûrum*) appear however in the Mari archives as single fortified cities. The binomial *kirhum*–*adaššum*, for example, is not documented for Karanâ and Terqa. The enclosure-*dûrum* of Karanâ protected by an outer wall and a moat represents the only defensive work of the urban perimeter (Durand 1998). A letter sent by the governor Kibri-Dagan to the king of Mari shows that Terqa was protected by a *dûrum*-enceinte. Nowhere however is mentioned in his correspondence about the city, a *kirhum* or an *adaššum*. The strongholds – sometimes *dannâtum* at Mari and *dimtu* at Nuzi – are usually called 'Fortress (Dur-) followed by the name of the King' (e.g., Dûr-Yahdun-Lîm, Dûr-Samsî-Addu, etc.). The open city fortresses appear but exceptionally in the written documents. One may mention a letter from the Palace of Ugarit sent by the king of Alašia–Cyprus to the king 'Ammurapi, last ruler of Ugarit, informing that several towns in the kingdom, and probably the eponymous capital, were not protected by proper city walls before the collapse of the 12th century B.C.:

> What you wrote to me: 'we have seen enemy ships at sea', even if it is true, remain firm. Indeed, with regard to your troops and war chariots, so where are they? Are they not with you? No? Who pushes you behind the enemy? Surround your cities with walls, gather your troops and war chariots, and wait firmly for the enemy (Nougayrol 1963).

Overall, the epigraphic records of the Bronze Age provide a dynamic picture of defensive systems and complement – to some extent – the reconstructions of ancient Near Eastern cities from the results of excavations and analyses of satellite imagery.

*

Having completed our brief presentation of the concept of defensive topology from archaeological and epigraphic perspectives, it is possible to offer some general conclusions about the development of cities in the Ancient Near East from about 3000 to 1200 B.C. Our classification table **(Fig. 6)** includes ca. 160 Bronze Age sites of

Z.	Sites	EB I	EB II	EB III	EB IVA	EB IVB	MB I	MB II	LB I	LB II	G.
1	Mari	Type 1									5
	Emar							Type 3			4
	Hadidi, Tell				Type 1		Type 3				4
	Tuttul		Type 3					Type 3			4
	Sweyhat, Tell es-				Type 2						4
	Carchemish						Type 2				4
	Umm el-Marra				Type 3			Type 2	Type 3		3
	Bazi, Tell				Type 2				Type 2		3
	Banat, Tell el-		Type 3 ?						Type 4 ?		3
	Terqa		Type 3								3
	Halawa, Tell		Type 3								3
	Munbaqa, Tell			Type 5				Type 5	Type 2		3
	Selenkahiye, Tell				Type 3						3
	Qitar, Tell el-							Type 3			2
	Jerablus Tahtani		Type 3								2
	Faq'ous, Tell									Type 3	2
	'Abd, Tell el-			Type 3			Type 3				2
	Habuba K. Tell			Type 3							2
	Amarna, Tell				Type 5						1
	Kannas, Tell				Type 5						1
	Haradum							Type 5			1
2	Beydar, Tell		Type 1								3
	Mu'ezzar, Tell			Type 2 ?							2
	Bderi, Tell	Type 3								Type 3	2
	'Atij, Tell		Type 5								1
	Abu Hafur, Tell		Type 5								1
	Rad Shaqrah, Tell		Type 5								1
	Mulla Matar, Tell		Type 5								1
	Kerma, Tell		Type 5								1
3	Taya, Tell		Type 1								5
	Mozan, Tell		Type 1								5
	Hamoukar, Tell	Type 1									5
	Khoshi, Tell			Type 1							5
	Leilan, Tell				Type 1		Type 1				5
	Chuera, Tell	Type 3	Type 1			Type 3					5
	Hawa, Tell al-				Type 1						4
	Mohamad Diab						Type 1				4
	Rimah, Tell al-							Type 3			4
	Billah, Tell		Type 2								4
	Hammam, Tell				Type 3			Type 3			2
	Hamad, Tell				Type 3						2
	Rajim, Tell							Type 5			1
	Sabi Abiad, Tell								Type 5		1
	Nemrik								Type 5		1
	Fakhar, Tell al-								Type 5		?
4	Ebla				Type 3		Type 2				4
	Afis, Tell						Type 2				3
	Tuqan, Tell					Type 3	Type 2				3
	Gindaris, Tell						Type 3				3
	Rawda, El-				Type 3						3
	Abou Danné, Tell	Type 3				Type 4	Type 3				2
	Khan Sheikhoun				Type 3						1
5	Qatna						Type 2				5
	Tunip						Type 2				4
	Nasrihey, Tell an-						Type 2				4
	Kadesh						Type 2				3
	Sour, Tell es-						Type 2				3
	Alalakh							Type 3			3
	Sefinat-Nouh, Tell						Type 3				3
	Mašin, Tell						Type 3				2

Z.	Sites	EB I	EB II	EB III	EB IVA	EB IVB	MB I	MB II	LB I	LB II	G.
6	Ugarit						Type 3			Type 4	3
	Kazel, Tell						Type 3			Type 4	3
	Kumidi							Type 3			2
	Byblos			Type 3							2
	'Arqa, Tell				Type 4			Type 3			2
	Biruta						Type 5				1
	Fadous-, Tell		Type 5								1
	Ras Ibn Hani									5	?
7	Bosra							Type 3			3
	Salihiyah, Tell es-						Type 3				2
	Umbashi, Khirbet	Type 3									2
	Debbeh, Tell						Type 3				2
	Khabiye, Deir						Type 3				2
	Laboué, El-	Type 3									2
	Ferzat, Tell						Type 5				1
	Rukais							Type 5			1
	Sakka, Tell							Type 5			?
	Hebike							Type 5			?

Z.	Sites	EB II	EB III	EB IV	MB I	MB IIA	MB IIB	LB I	LB IIAB	G.
8	Hazor					Type 2			3	4
	Ashkelon					Type 3				4
	Kabri, Tell						Type 3			4
	Ekron						Type 2		Type 3	3
	Yavneh-Yam					Type 3				3
	'Erani, Tel		Type 3							3
	Acco, Tel					Type 3		Type 4	Type 3	3
	Bira, Tel					Type 3				3
	Burga, Tel					Type 3				3
	Dan, Tel		Type 3			Type 3				3
	Shimron, Tel						Type 2			3
	'Ajjul, Tell el-					Type 3		Type 4		3
	Aphek, Tel	Type 3				Type 3	Type 4		4	3
	Poran, Tel	Type 3				Type 3				3
	Megiddo		Type 3			Type 2		Type 4		3
	Hesi, Tell el-		Type 3						5	3
	Ashdod, Tel						Type 3			2
	Achzib						Type 3			2
	Keisan, Tell	Type 3					Type 3			2
	Zeror					Type 3				2
	Ta'anach	Type 3					Type 3		Type 4	2
	Nagila, Tel						Type 3			2
	Jokneam					Type 3		Type 4		2
	Hefer, Tel					Type 3				2
	Dalit, Tel	Type 3								2
	Abu Hawam, Tell							Type 3		2
	Nahariya, Tel						Type 3		4	2
	Jaffa						Type 3		4	2
	Gerisa, Tel					Type 3			5	1
	Poleg, Tel					Type 5				1
	Qashish, Tel	Type 5				Type 5			5	1
	Mor, Tel								Type 5	1
	Balah, Deir el-								5	1
	Zurekiyeh, 'Ain					Type 5				1
	Michal, Tel							Type 5		1
	Mevorakh, Tel					Type 5				1
	Me'ona	Type 5								?
9	Yarmouth, Tel	Type 3								3
	Lachish	Type 3					Type 3		4	3
	Gezer					Type 3			Type 4	2
	Far'ah (N.), Tell	Type 3					Type 3			2

Z.	Sites	EB II	EB III	EB IV	MB I	MB IIA	MB IIB	LB I	LB IIAB	G.
9	Dothan, Tel	Type 3					Type 3			2
	Beit Mirsim, Tell					Type 3			Type 3	2
	Beth-Shemesh						Type 3	Type 4		1
	Batash, Tel						Type 3	Type 4		1
	Kheibar, Khirbet						Type 5			1
	Kebara, El-						Type 5			1
10	'Ai	Type 3								3
	Arad, Tel	Type 3								3
	Hebron, Tel	5				Type 3				2
	Shechem						Type 3			2
	Jérusalem						Type 3		Type 4	2
	Shiloh, Tel						Type 3			2
	Beth-El					Type 5				1
	Beth-Zur						Type 5			1
	Halif, Tel		Type 5							1
	Makhruq, Kh.	Type 5	Type 3							?
11	Haror, Tel						Type 3		4	3
	Jemmeh, Tell						Type 3			2
	Far'ah (S.), Tell						Type 3		5	2
	Sera', Tel						Type 3		Type 4	1
	Masos						Type 5			1
	Malhata, Tel						Type 5			1
12	Beth-Yerah	Type 3								3
	Abu Kharaz, Tell	Type 3					Type 3			3
	Beth-Shean, Tel					Type 3	Type 5			2
	Jéricho	Type 3				Type 3		Type 4		2
	Pella					Type 3				2
	Bab edh-Dhra'	Type 3								2
	Hammah, Tell el-					Type 5				1
	Kitan, Tel						Type 5			1
	Deir 'Alla, Tell						Type 5			1
	Nimrin, Tell						Type 5			?

Figure 6: Table of classification of sites.

Legend of the Classification Table

Zone 1	Euphrates Valley
Zone 2	Khabur Valley
Zone 3	Djezireh
Zone 4	Northern Syria
Zone 5	Orontes Valley
Zone 6	North Mediterranean
Zone 7	Southern Syria
Zone 8	South Mediterranean
Zone 9	Samaria/Shephelah
Zone 10	Judean Mountains
Zone 11	Negev Desert
Zone 12	Jordan Valley
Zone 13	Transjordan

Type 1	Double-walled City
Type 2	Citadel fortified City
Type 3	Single-walled City
Type 4	Open City fortress
Type 5	Stronghold

Group 1	< 3 ha
Group 2	3 - 9 ha
Group 3	9 - 27 ha
Group 4	27- 81 ha
Group 5	> 81 ha

Note on area :

Groups are established empirically on the basis of a multiplier of 3

Northern Mesopotamia and the Levant. The sites listed by type according to criteria relating to their defensive topology, are ordered chronologically taking into account the adopted periodization and geographic fragmentation of the Ancient Near East. Fortified sites are divided into five surface groups empirically established on the basis of a multiplier of 3.

Despite problems inherent of a deliberately generalist approach, the classification table immediately imposes several important observations:

– The double fortified city appears exclusively as an Upper Mesopotamian type, attested mainly during the Early Bronze Age (Mari, Tell Mozan, Tell Leilan and Tell Chuera). It is less present in

the Middle Bronze Age and not attested at all in the Late Bronze Age.

– The citadel fortified city only exists in the Third Millennium in Northern Mesopotamia. However it is characteristic of big sites in the Levant in the Second Millennium (Ebla, Qatna, Tell Afis or Hazor).

– The single fortified city: the basic type, of course, is attested throughout the Near East from the Early Bronze Age to the Late Bronze Age.

– But in contrast the open city fortress is almost exclusively Late Bronze Age, mainly attested in the Levant (Ugarit, Megiddo, Gezer and Lachish). Open city fortresses are not ex nihilo foundations. Most of them were founded as single walled cities in the Middle Bronze Age (e.g., Ugarit or Gezer).

– The stronghold – which should be considered as a variant of the basic type – is also attested throughout the Near East during the entire Bronze Age.

Thus, our classification of fortified sites is structural by definition – that is, designed only from a set of criteria relating to the defensive structure – but it is also, indirectly or extrinsically, diachronic and geographical. It is therefore possible – of course to some extent – to reconstruct the main stages of the urban development based on models of distribution of sites by type.

A schema (**Fig. 7**) shows for example the distribution, in the Early Bronze Age, of sites in Northern Mesopotamia and Southern Levant according to their type and size. The Upper Mesopotamian model is structurally very different from the Southern Levantine one. Composed of several ranks, it is characterized by a relatively high percentage (about 30 %) of double walled cities of more than 80 hectares. The Southern Levantine model consists of three ranks; the first

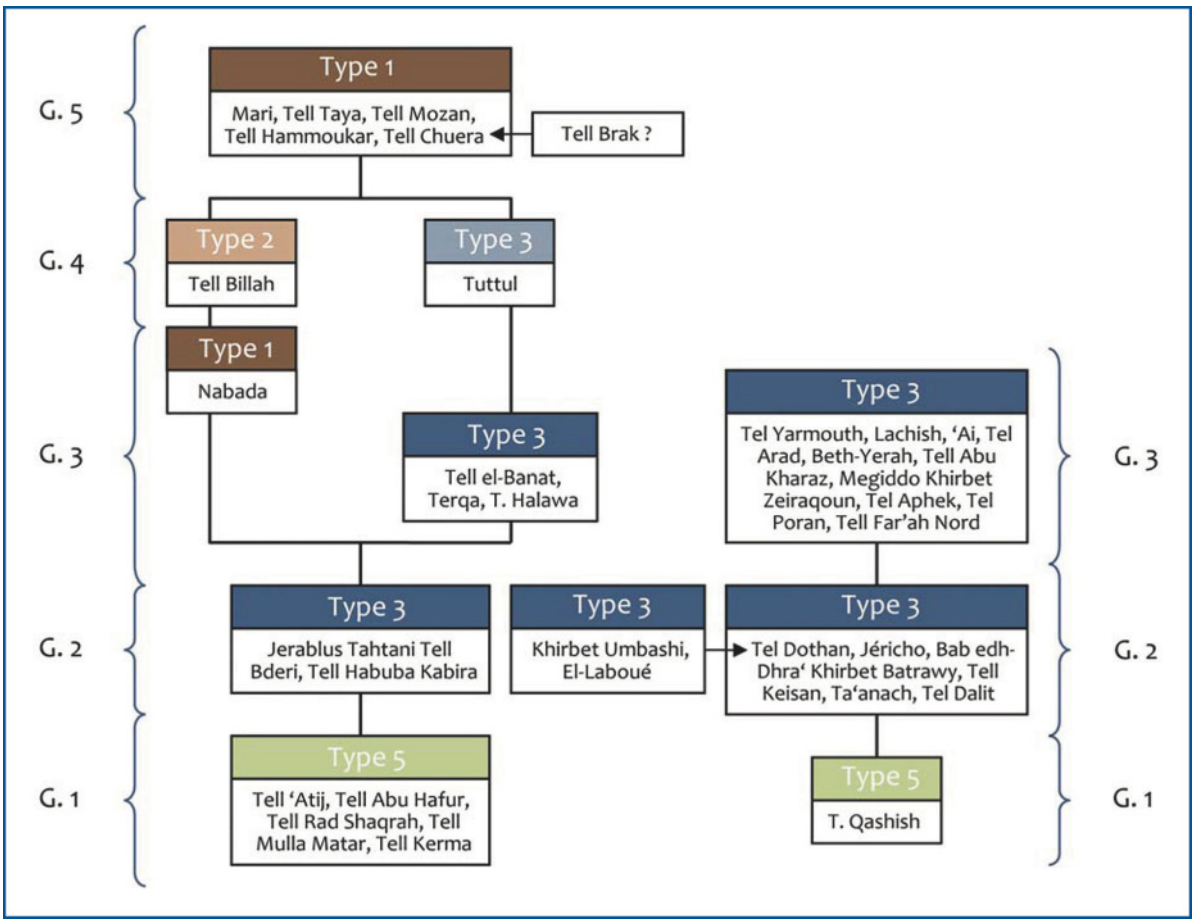


Figure 7: Models of site distribution by type and surface in Northern Mesopotamia ans Southern Levant, about 2600 B.C.

rank comprise more than 50 % of the total of sites which fall in the same category of single walled cities from 9 to 27 hectares.

The Middle Bronze Age is a period of massive re-urbanization and of construction of new urban models. The Near East of the Amorite Dynasties is characterized by an overall political, economic, and social integration. The distribution of fortified sites ca. 1800 B.C. in Upper Mesopotamia and the Levant is indeed fairly homogeneous. The development is particularly significant in the Southern Levant where an important hierarchy between settlements can be highlighted (**Fig. 8**).

The Late Bronze Age is marked in Northern Mesopotamia and the Levant by a geopolitical upheaval – the consequence of which is the materialization of the imperial idea and its main features on the stage of the Near East. The period witnessed a fundamental change in the structure of urban models which appeared in the Middle Bronze Age. Two elements are indeed striking: first, Type 1 sites are no longer attested in Upper Mesopotamia (**Fig. 9**), and second Type 4 sites appear and are attested mainly in the Southern Levant (**Fig. 10**). The redistribution of centralizing powers is especially salient in Northern Mesopotamia, where the old clusters of the political system – that is, the double walled cities – are no longer attested. In the Southern Levant, imperialist influence is expressed in concrete

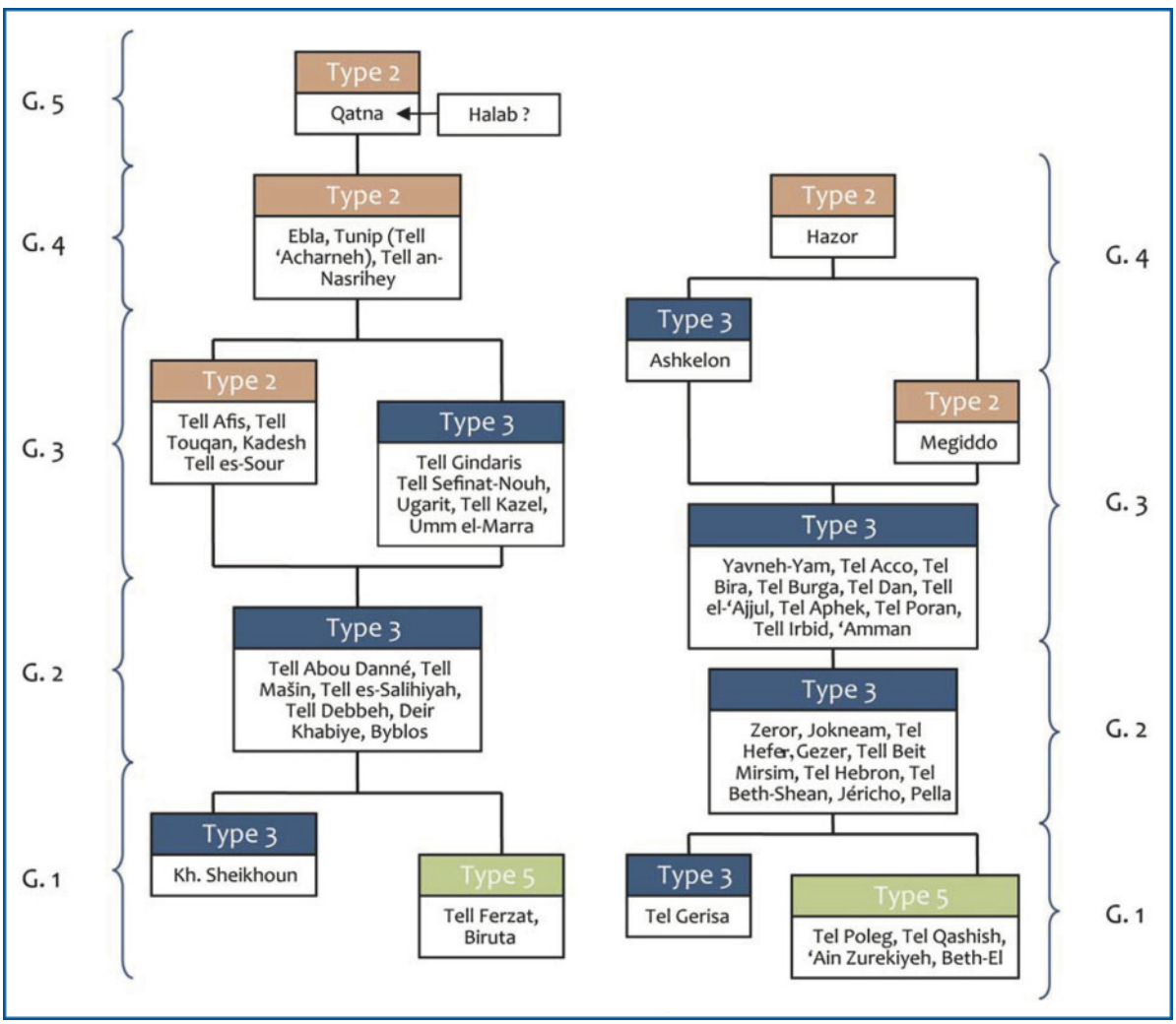
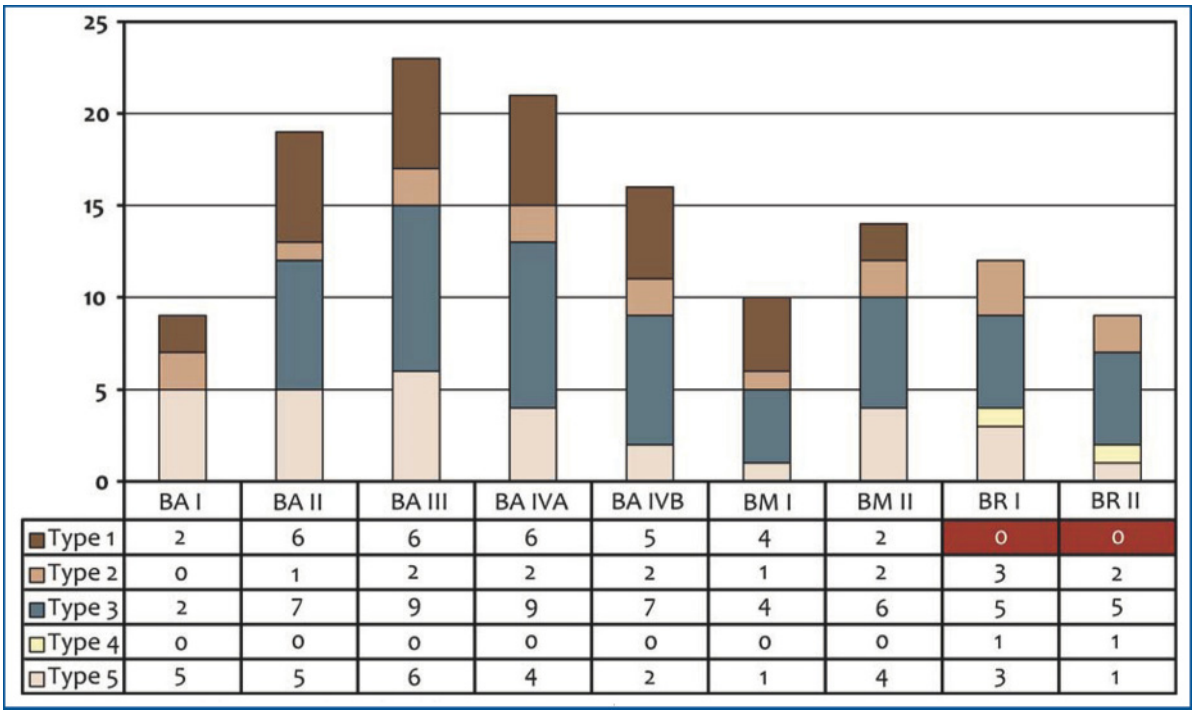
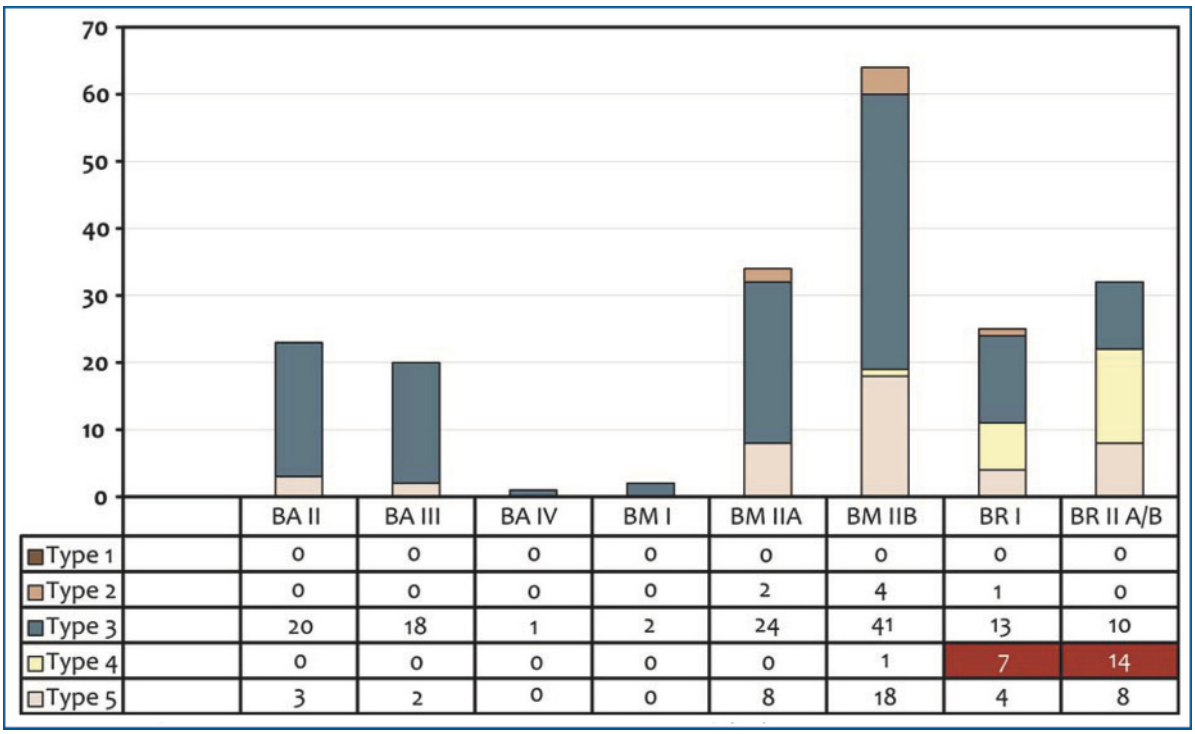


Figure 8: Models of site distribution by type ans surface in Northern Levant and Southern Levant, about 1800 B.C.



	BA I	BA II	BA III	BA IVA	BA IVB	BM I	BM II	BR I	BR II
Type 1	2	6	6	6	5	4	2	0	0
Type 2	0	1	2	2	2	1	2	3	2
Type 3	2	7	9	9	7	4	6	5	5
Type 4	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Type 5	5	5	6	4	2	1	4	3	1

Figure 9: Distribution of fortified sites by type and by period in Northern Mesopotamia.



	BA II	BA III	BA IV	BM I	BM IIA	BM IIB	BR I	BR II A/B
Type 1	0	0	0	0	0	0	0	0
Type 2	0	0	0	0	2	4	1	0
Type 3	20	18	1	2	24	41	13	10
Type 4	0	0	0	0	0	1	7	14
Type 5	3	2	0	0	8	18	4	8

Figure 10: Distribution of fortified sites by type and by period in Southern Levant.

terms by a high percentage of cities having noenclosures. The dismantling of fortifications has often been regarded, in fact, as a consequence of the expansionist policies of Egypt from Thutmose III.

***

In conclusion, our classification of ancient Oriental cities is based on a set of criteria related to the concept of defensive topology identifiable both by archeological methods and remote sensing. This notion is important because it appears moreover in the epigraphic records as a crucial element of the spatial representation of urban landscapes. The development of Bronze Age cities, which can therefore be reconstructed from different regional models of site distribution per type, is part of a multifaceted socio-economic context and reflects in the *longue durée* the geopolitical evolution of the Near East in the Third and Second Millennia B.C.

BIBLIOTHÈQUE

Nous remercions vivement les généreux donateurs avec lesquels nous échangeons nos Annales :

Académie des Sciences	« A la découverte d'Homo microbicus », Nº 32 Automne-Hiver 2013
Académie Royale de Médecine de Belgique	Vol. 166/Année 2011, Table alphabétique des matières et des auteurs Vol. 167/Année 2012 – 1er semestre, Séances publiques Vol. 168 – Annuaire 2013, Tableau de l'Académie et Programme des concours
APPAM Aix-en-Provence	« Préhistoires méditerranéennes », 2011-2
Der Römisch-Germanischen Kommission	Germania Jahrgang 87/2009 – Halbband 1 et 2 Jahrgang 88/2010 – Halbband 1 et 2
IIAS	Newsletter Nº 63 – Spring 2013 Newsletter Nº 65 – Autumn 2013 Newsletter Nº 66 – Winter 2013 Newsletter Nº 67 – Spring 2014
Jacques TIXIER – MNHA/CNRA	« Méthode pour l'étude des outillages lithiques », 2012 Archéologiques 4
Max Planck Research	The Science Magazine Nº 1.2013, Nº 2.2013, Nº 3.2013
Société Préhistorique Ariège-Pyrénées	Préhistoire, Art et Sociétés, Tome LXVII – 2012
Tel Aviv University Review	« Securing the World's Food Supply », 2014 Issue
Universidad de Magallanes	Magallania, Volumen 40, Nº 1 et Nº 2/2012
Valéry Zeitoun, Hubert Forestier, Supaporn Nakbunlung IRD Editions	« Préhistoires au sud du Triangle d'Or », 2008

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.