Annales de la Fondation Fyssen

N° 37

Annales de la Fondation Fyssen

2022

Fondation Fyssen

Directeur de la publication : Daniel LALLIER

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

Secrétariat de rédaction : Louise WASTIN
e-mail : l.wastin@fondationfyssen.fr

Copyright : Les Annales de la Fondation Fyssen 2022
Cette publication ne peut être vendue / *Publication not for sale*

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

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

ACTIVITÉS DE LA FONDATION FYSSEN

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

CONSEIL D'ADMINISTRATION AU 01/01/2024

Monsieur Daniel LALLIER, Président,

Inspecteur Général des Finances honoraire

Monsieur Bernard ZALC, Vice-Président,

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

Madame Jeanne-Marie PARLY, Trésorière,

Ancien Recteur et professeur d'Université Honoraire

Monsieur Jean-Claude HASSAN, Conseiller d'État,

Membre du Collège de l'Autorité des Marchés Financiers

Madame Catherine BRUN LORENZI,

Avocate au Barreau de Paris, ancien membre du Conseil de l'Ordre

Monsieur Pierre JACQUET,

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

Madame Marie-Thérèse DELAUNAY,

Commissaire du Gouvernement, Préfète, Ministère de l'Intérieur

COLLÈGE DE FRANCE,

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

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE,

Représenté par Monsieur Gilles BLOCH,
Président

SORBONNE UNIVERSITÉ,

Représenté par Monsieur Bernard CAPELLE,
Professeur, chargé de mission auprès du Président de l'UPMC

CONSEIL SCIENTIFIQUE AU 01/01/2024

Monsieur Daniel LALLIER, Président,

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

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

Docteur Brice BATHELLIER (Neurobiologie),

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

Professeur Shadreck CHIRIKURE (Archéologie),

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

Docteur Audrey DUSSUTOUR (Éthologie),

Directrice de Recherche CNRS, CRCA, Toulouse, France

Docteur Joël FAGOT (Primatologie),

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

Professeur Jonathan LANMAN (Anthropologie),

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

Professeur Manuela PIAZZA (Neurosciences Cognitives),

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

Docteur Angela SIRIGU (Neurobiologie),

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

Professeur Marie SORESSI (Archéologie-Hominim Diversity Archaeology),

Professeur à l'Université de Leiden, Pays-Bas

Professeur Manos TSAKIRIS (Neurosciences Cognitives),

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

Professeur Thomas WIDLOK (Anthropologie Sociale),

Professeur d'Anthropologie, Université de Cologne, Allemagne

COMITÉ DE LECTURE

Professeur Laurent COHEN,

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

Docteur Rémy CRASSARD,

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

Professeur Martin GIURFA,

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

Docteur Julie GREZES,

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

Docteur Hélène ROCHE,

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

Docteur Cédric SUEUR,

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

Docteur Stéphanie TROUCHE,

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

Docteur Valentina VAPNARSKY,

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

Docteur Valentin WYART,

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

ANTHROPOLOGIE SOCIALE – SOCIAL ANTHROPOLOGY

BARON Jacopo (Allocation post-doctorale 2021)

« Désapprendre à voir » en Mélanésie. Perception visuelle et pratiques rituelles dans le nord du Vanuatu 11

« Unlearning to See » in Melanesia. Visual perception and ritual practices in the north of Vanuatu 22

CODJIA Paul (Allocation post-doctorale 2019)

De l'art de gouverner la colère. Pragmatique d'un conflit politique en terres wampis (Aent Chicham, Amazonie péruvienne) 31

The Arts of Governing Anger. Pragmatics of political conflict in Wampis territory (Aent Chicham, Peruvian Amazon) 41

ETHOLOGIE / PSYCHOLOGIE – ETHOLOGY / PSYCHOLOGY

PAPEO Liuba (Subvention de Recherche 2020)

La représentation catégorielle des objets dans le cortex visuel des adultes prédit la façon dont les nourrissons regardent les objets du monde réel 50

The categorical object representation in the adults' visual cortex predicts how young infants look at real-world objects 56

RECHT Samuel (Allocation post-doctorale 2020)

Le rôle de l'accessibilité subjective de l'information dans la curiosité et l'apprentissage 61

The role of knowability in curiosity and learning 67

NEUROBIOLOGIE – NEUROBIOLOGY

FERENT Julien (Subvention de Recherche 2020)

Rôle de l'interaction des facteurs sécrétés sur le développement cortical pendant l'embryogenèse 71

Role of the interaction of secreted factors on cortical development during embryogenesis 82

GIROUD Jérémy (Allocation post-doctorale 2021)

Étude des dynamiques neurales sous-tendant le traitement des échelles temporelles syllabiques et phonémiques présentes dans le signal de parole 90

The human auditory cortex concomitantly tracks syllabic and phonemic timescales via acoustic spectral flux 96

RIVA Martina (Allocation post-doctorale 2021)

Révéler la dynamique du développement cérébelleux : de l'activité spontanée à la connectivité fonctionnelle 101

Unveiling the dynamics of cerebellar development : from spontaneous activity to functional connectivity 111

PALÉONTOLOGIE / ARCHÉOLOGIE – PALEONTOLOGY / ARCHAEOLOGY

DUVEAU Jérémy (Allocation post-doctorale 2021)

Des empreintes de pieds aux caractéristiques des hominines : biologie, locomotion, comportements 119

From footprints to the features of hominins : biology, locomotion, behaviours 131

GAUVRIT ROUX Eugénie (Allocation post-doctorale 2020)

Sur les traces des premiers débitages par pression au Japon : Fonctionnement et économie de l'outillage de pierre taillée à Pirika, île d'Hokkaïdō, Japon 140

Early pressure knapping microblade technologies in Japan : functioning and economy of stone tools at Pirika, Hokkaido Island 152

LIDOUR Kévin (Allocation post-doctorale 2020)

Un aspect méconnu de l'adaptation côtière au cours de l'Holocène moyen en Arabie du sud-est : la production et l'utilisation d'outils en coquille du Néolithique à l'Âge du Bronze tardif (vers 6500-1300 BCE) aux Émirats Arabes Unis – approche expérimentale et tracéologique 161

Another component of coastal adaptation during the Middle Holocene in South-East Arabia. The production and use of seashell tools from the Neolithic to the Late Bronze Age (c. 6500-1300 BCE) in the United Arab Emirates – experimental approach and use-wear analysis 179

MEDINA Marian Angeles (Allocation post-doctorale 2021)

L'archéologie de la lumière : une approche multi-proxy, interdisciplinaire et expérimentale des activités souterraines paléolithiques 192

The « Archeology of Light » : a multiproxy, interdisciplinary and experimental approach to Paleolithic subterranean activities 212

NATAHI Sélim (Allocation post-doctorale 2020)

Déterminants de la conformation endocrânienne au cours de l'évolution humaine : Un aperçu des facteurs généraux au rôle spécifique de l'épaisseur de la voûte crânienne 226

Drivers of Endocranial Shape Variation in Human Evolution : An Overview from General Factors to the Specific Role of Cranial Vault Thickness 239

REMERCIEMENTS 246

« Désapprendre à voir » en Mélanésie.

Perception visuelle et pratiques rituelles dans le nord du Vanuatu

Jacopo BARON

Représentant du Centre Culturel du Vanuatu pour l'Europe

Résumé

Que voyons-nous lorsque nous sommes confrontés à une mascarade rituelle mélanésienne ? Et si le but ultime de ce que nous observons n'était pas de nous faire comprendre – *je vois donc je comprends* – mais de nous laisser désorienter, placés devant le fait que nous ne pouvons pas vraiment saisir le sens de l'image-événement à laquelle nous assistons ? Inspiré par le travail de Marilyn Strathern sur la perception des images mélanésiennes (Strathern 2013), basé sur les développements récents dans l'étude du rôle joué par les artefacts dans l'action rituelle (Severi 2015, 2018), et soutenu par de nouvelles données empiriques issues de l'étude ethnographique de pratiques rituelles typiques du nord du Vanuatu telles que le *sandroing* d'Ambrym et le *naluan* de Malakula (Baron 2020, 2023b), le projet « Désapprendre à voir en Mélanésie » visait à approfondir ces questions. La présente contribution propose une brève évaluation des résultats obtenus.

Mots-clés

Vanuatu, *sandroing*, objets *naluan*, ethnographie mélanésienne, cultures visuelles.

« Unlearning to See » in Melanesia.

Visual perception and ritual practices in the north of Vanuatu

Abstract

What is there to be seen when we are confronted with a Melanesian ritual masquerade ? What if the ultimate purpose of what we observe is not to let us understand – I see therefore I know – but to let us be bewildered, placed in front of the fact that we cannot really grasp the meaning of the image-event we are witnessing ? Inspired by Marilyn Strathern's work on the perception of Melanesian images (Strathern 2013), based on recent developments in the study of the role played by artefacts in ritual action (Severi 2015, 2018), and supported by new empirical data emerged from the ethnographic study of ritual practices typical of the northern islands of Vanuatu such as the *sandroing* of Ambrym and the *naluan* of Malakula (Baron 2020, 2023b), the project « Unlearning to See in Melanesia » aimed to elaborate on these questions. This contribution offers a brief assessment of the results obtained.

Keywords

Vanuatu, *Sandroing*, *Naluan* artefacts, Melanesian Ethnography, Visual Cultures.

L'une des principales fonctions du système d'initiation, avec son exposition répétée des initiés à des quantités d'art, est, à mon avis, d'enseigner au jeune homme à voir l'art, non pas pour qu'il l'interprète consciemment, mais pour qu'il en soit directement affecté.

Forge 1970 : 290 (traduction par l'auteur).

Introduction

Que voyons-nous lorsque nous regardons un masque mélanésien ? Selon Marilyn Strathern, « les gens qui ne connaissent pas la Mélanésie ne savent pas ce qu'ils voient lorsqu'ils voient un personnage peint, paré de plumes, de feuilles et de coquillages parce que [...] les gens savent déjà ce qu'ils voient : ils voient des plumes et des coquillages » (Strathern 2013 : 6, traduction par l'auteur). Il ne s'agit pas d'une perception erronée en soi : c'est la conséquence logique d'une certaine tradition dans la manière de voir. L'application d'une telle tradition occulte d'autres régimes de perception, d'autres « intentions visuelles » (Strathern 2013 : 10). En d'autres termes, elles nous empêchent d'accéder à différentes possibilités de connaissance (principalement les objets de notre regard, et en élargissant le champ, les sociétés qui les ont produits).

Les réflexions de Strathern gravitent autour de la possibilité de transmettre « ce à quoi une théorie visuelle indigène [mélanésienne] pourrait ressembler » (Strathern 2013 : 24) – en utilisant le terme « théorie » comme une incitation à reconsidérer ce que nous pourrions autrement considérer comme acquis. Il ne s'agit pas de travailler sur la physiologie de la vision, mais plutôt de prendre conscience qu'un regard socialement et culturellement conditionné impose, en certaines occasions, de grandes limites à la compréhension de l'objet ou de l'événement examiné, nous mettant dans la position de regarder sans voir.

Qu'en est-il alors du masque mélanésien ? En suivant l'analyse de Strathern, il s'avère que ce qu'un certain regard indigène (euro-américain) nous incite à regarder comme un dispositif de dissimulation de la Nature de la personne, peut être reconsidéré, à la lumière d'un processus minutieux de contextualisation, comme le moyen par lequel, loin de se cacher, elle se montre devant les spectateurs en exhibant les relations qui le composent. Élaborant une perspective nourrie de données ethnographiques, les « plumes et les coquillages » cessent d'être des ornements tribaux pour devenir la personne en soi – éversée et exposée à notre vue.

Le jeu proposé est donc celui de comparer une vision euro-américaine et d'autres manières de voir, dont la construction est ancrée dans l'ethnographie et l'exégèse locale, pour construire une plateforme à partir de laquelle porter un second regard sur les artefacts mélanésiens, dans « un effort pour [nous] faire 'voir' différemment » (Strathern 2013 : 145).

Mon travail s'inscrit dans le sillage des considérations de Strathern et vise à renouveler notre approche visuelle à certaines expressions culturelles typiques du nord du Vanuatu, notamment le *sandroing* de l'ouest et du nord d'Ambrym, et les artefacts rituels *naluan* du sud-est de Malakula. Mon ambition est d'esquisser un point de vue qui permette de mieux regarder ces productions, c'est-à-dire d'offrir un aperçu des prémisses culturelles qui, dans cette région du monde, régissent la construction et l'expérience d'artefacts produits pour être vus.

Dessin sur sable de l'ouest et du nord d'Ambrym

Les *sandroing* (français : dessin sur sable ; anglais : *sand-drawing*) sont des performances multimodales caractéristiques des îles du nord du Vanuatu (Fig. 1). L'exécution d'un *sandroing* consiste à tracer au sol une forme géométrique complexe réalisée en continu. Cette forme montre, dans son enchevêtrement de lignes, un élément du paysage, un conte ou un être exceptionnel, qui est ensuite évoqué par un commentaire oral. Une fois l'histoire racontée, la figure tracée sur le sol est immédiatement effacée ou laissée à l'abandon, selon le contexte et le but du *sandroing*.

Les *sandroing* du Vanuatu étaient traditionnellement utilisés pour laisser des messages à des destinataires absents, pour conserver des informations précieuses, pour éduquer les jeunes et pour divertir les enfants. Certains *sandroing* étaient utilisés à des fins rituelles, notamment pour sceller des promesses et prédire l'avenir : certains étaient si importants

Figure 1 : John Beunkon trace un *sandroing*. Wuro (ouest d'Ambrym), mars 2018. Photo : auteur.

que leur connaissance était essentielle pour permettre à l'âme du défunt de franchir le seuil du monde des morts (Deacon 1934b ; Baron 2020). L'UNESCO a proclamé cette pratique chef-d'œuvre du patrimoine oral et immatériel de l'humanité en 2003 (UNESCO 2006). De nos jours, le *sandroing* est rarement pratiqué par quelques hommes et femmes, le plus souvent en tant qu'attraction touristique ou lors de festivals d'art.

Mais qu'est-ce qui est mis en scène sous nos yeux lorsque nous assistons à un *sandroing* ? Cette question est débattue par les chercheurs depuis une centaine d'années. Bernard Deacon, le premier chercheur occidental à documenter systématiquement cette pratique dans dans les années vingt du 20e siècle (Deacon 1934b) optait pour le concept de « dessin de figures géométriques » (d'où la traduction en Bichelamar – *sandroing* – actuellement utilisée au niveau national), tandis que le concept de « tracés » de sable, employé par John Layard pour souligner le caractère processuel de la performance (Layard 1942), n'a pas était retenue. Plus récemment, en reconnaissance de son ingéniosité et de sa valeur culturelle, l'UNESCO a décrit la pratique comme une « "écriture" multifonctionnelle » (UNESCO 2006 : 94).

Cette transformation de l'approche au *sandroing* est symptomatique de l'attention progressive portée à la sophistication de cette pratique. Pourtant, même ces appréciations plus récentes ne parviennent pas à rendre compte de la logique sous-jacente à la pratique. En effet, le *sandroing* donne lieu à des expressions insaisissables, graphiquement complexes et sémiotiquement opaques qui se prêtent difficilement à être encadrées dans la définition canonique de l'écriture (voir De Francis 1989).

Pour tenter d'aborder cette question, j'ai mené entre 2016 et 2023 une étude ethnographique

consacrée à cette pratique, en collaborant avec les maîtres du *sandroing* de l'île d'Ambrym.[1]

L'étude des performances de *sandroing*, qui ont fait l'objet d'enregistrements audio-vidéo systématiques, m'a permis de produire une analyse morphologique dynamique des figures tracées au sol, ainsi qu'une étude de leurs significations multiples. L'analyse morphologique m'a permis de comprendre les règles de composition, de construction et d'évocation des structures graphiques, tandis que l'analyse des significations associées m'a permis de certifier leur nature sémiotique stratifiée.

Cependant, ces caractéristiques restent quelque peu obscures sans référence au contexte socioculturel dans lequel cette pratique s'est développée. Celle-ci a connu d'importants changements au cours du siècle dernier (voir Rio 2019), mais certains de ses anciens principes – comme celui du « pouvoir » en tant qu'accumulation de relations spirituelles internes, et de la « communication » en tant que processus de divulgation prudente d'informations sensibles – ont été ravivés par les discussions qui ont suivi les performances.

La « réémergence » de ce contexte historique m'a permis de voir les caractéristiques du *sandroing* sous un jour nouveau. Avec la reconnaissance de ces notions locales, l'impermanence matérielle cesse d'être perçue comme une limitation de ce dispositif, devenant la solution la plus appropriée pour stocker en toute sécurité les connaissances rituelles. Mais il y a plus à dire sur le caractère éphémère du *sandroing* : dans une sorte de renversement émique de l'analogie proposée par Alfred Gell pour la perception du jardin mélanésien en tant qu'œuvre d'art, l'exégèse locale suggère de considérer la construction graphique d'un *sandroing* comme l'entretien soigneux d'un plant d'igname.[2] Ce renversement de perspective a des conséquences importantes sur notre compréhension de la temporalité du *sandroing*. Contrairement à la perception du *sandroing* comme un artefact fragile et éphémère – « des filigranes symboliquement chargés que le vent fait disparaître » (Rodman 1991 : 422, traduction par l'auteur) –, l'analogie entre *sandroing* et igname nous invite à considérer chaque performance dans le contexte d'un cadre temporel plus large, dans lequel l'exécution de la figure au sol n'est qu'un mouvement dans une alternance dynamique entre des périodes d'exposition et des périodes de « dormance ». Au Vanuatu, les ignames se propagent par la conservation et la replantation de tubercules entiers ou de morceaux coupés, qui donnent naissance à des clones de la mère-tubercule (Weightman 1989). De manière quelque peu analogue, les matrices de *sandroing* sont stockées mentalement, avant d'être exprimées sous une forme visible dans le contexte d'une performance.

Chaque *sandroing* n'est donc pas une œuvre fragile, mais un objet stable qui alterne entre une forme mentale et une forme graphique – qui peut être interprétée comme un clone de la performance qui l'a précédée. Mais le caractère (apparemment) éphémère de la pratique n'est pas le seul aspect que l'ethnographie permet de mettre en question : il en va de même pour la complexité des formes graphiques, dont l'intrication se révèle non pas comme un obstacle à la communication, mais comme une forme particulière de « enchantement » (voir Gell 1992, 1998). En d'autres termes, par sa circonvolution, le *sandroing* apparaît comme quelque chose qui dépasse la capacité d'appréhension d'un individu, incitant le témoin à voir, dans la gestion ordonnée et positive de son enchevêtrement de lignes, la coparticipation de l'interprète à ce réseau de relations spirituelles qui sont supposées être au cœur de tout exploit complexe et réussi.

---

[1] Au cours de ces années, grâce à la généreuse contribution des habitants d'Ambrym, à l'assistance de Filip Talevu Bongmial et Sera Pita (*filwoka* du Centre Culturel du Vanuatu) et au soutien des Fondations Fyssen et Martine Aublet, j'ai enregistré plus d'une centaine de *sandroing*, dont la plupart n'avaient jamais été décrits en détail et dont près de la moitié n'avaient – à ma connaissance – jamais été documentés auparavant. Ce travail a donné lieu à une thèse de doctorat (Baron 2020), à deux articles scientifiques (Baron 2021, 2023a) et à un ouvrage de référence destiné à favoriser l'enseignement du *sandroing* dans les écoles primaires d'Ambrym (Baron 2024, en publication).

[2] L'importance des jardins « dans la pensée et la pratique » pour de nombreuses communautés mélanésiennes a été remarquée dès les premiers jours de la recherche ethnographique (Codrington 1891; Malinowski 1935) et est récemment revenue au premier plan des discussions anthropologiques grâce à une série de contributions remarquables (Coupaye 2013; Bolton et Mitchell 2021).

Enfin, l'opacité sémiotique (vécue comme une sérieuse limite par les théoriciens de l'écriture) agit comme un voile sur cette mise à nu. Le *sandroing* ne vise pas la transmission ouverte d'un contenu donné mais sa socialisation indirecte. L'objectif général est de créer, dans l'esprit des gens, des « champs de spéculation » (Amman 2012 : 300), de leur faire prendre conscience de la présence immanente de relations cachées et puissantes, et de les amener à s'interroger sur le rôle que ces relations jouent dans la vie de tous les jours.

À la suite de cette analyse, je suggère que le caractère éphémère, la complexité et l'opacité sémiotique du *sandroing* ne sont pas des défauts, comme une comparaison hâtive avec l'écriture pourrait le suggérer, mais des éléments clés de cette pratique. Le *sandroing* n'est pas seulement une variation culturelle thématique sur la notion d'écriture, mais quelque chose de différent : une « variation culturelle systématique » (Severi 2004) dans la manière de traiter les images à des fins mnémotechniques.

Cette perspective ouvre la voie à d'autres considérations. Sur le terrain, plusieurs maîtres de *sandroing* ont décrit cette pratique comme un « outil éducatif traditionnel » (Talevu Bongmial, John Beunkon 2017, Hanghang Tainmal 2018, c.p.). Lorsque j'ai noté dans mon cahier cette considération pour la première fois, j'ai naturellement pensé le *sandroing* comme un moyen de préserver et de transmettre des contenus. Cependant, après avoir reconnu les caractéristiques distinctives de la pratique, j'ai commencé à considérer une autre hypothèse : le *sandroing* pourrait-il être un moyen d'éduquer à une manière spécifique de voir – une manière de concevoir, de percevoir, de travailler, d'agir et d'interagir avec les images, qui pourrait ensuite se répercuter dans la fruition d'autres « images-événements » tout à fait rituels ?[3] Cette question, ainsi que les opportunités de travail sur le terrain, m'ont amené à étendre mon attention ethnographique à une autre expression culturelle du nord du Vanuatu : les artefacts *naluan* du sud-est de Malakula.

[3] Da Col (voir Strathern 2013). Je pense que le concept d'« image-événement » bien décrit la combinaison entre le caractère performatif de ces pratiques et le rôle privilégié joué par l'acte de voir dans leur socialisation.

Objets *naluan* du sud-est de Malakula

Au large de la côte ouest d'Ambrym se trouve l'île voisine de Malakula. Le sud-est de Malakula est l'endroit d'où ont été importées à Ambrym diverses pratiques rituelles et sociales, inclus le *sandroing*. Par ailleurs, le sud-est de Malakula est également la patrie de la famille qui m'a accueillie pour la première fois au Vanuatu il y a dix ans, lors de ma première période de recherche dans l'archipel. Pendant le travail de terrain du post-doc, je me suis rendu dans le village de Burbar pour leur rendre visite. Cela m'a permis d'assister et de documenter une cérémonie d'initiation qui se déroule en 50 jours, connue localement sous le nom de *naluan*.[4]

Le mot *naluan* fait référence à un complexe rituel autrefois répandu dans tout le sud de Malakula. Il peut se traduire par « le procédé caché » (Huffman 2009), et à juste titre, car son déroulement est le plus souvent couvert par le secret. Paul Mitchell décrit le complexe *naluan* comme « l'interface des hommes avec le monde spirituel » (Mitchell 2019 : 134-35). En vue d'une initiation au *naluan*, la maison des hommes d'un patrilignage (le *ghamal*) et son terrain de danse (le *nasara*) sont séparés par une haute palissade (Fig. 2). Le *ghamal* est ainsi isolé de la communauté villageoise. Dans cet espace liminal, la cohorte de jeunes initiés vit sa séparation instruite par des anciens savants, qui leur révèlent certaines connaissances rituelles et spirituelles secrètes. A l'issue de la période d'isolement (qui, à Burbar, a duré environ deux mois), le *naluan* envisage la manifestation publique de ce lien spirituel nouvellement établi, matérialisé par les images rituelles (Fig. 3) exhibées par la cohorte des initiés lors de la cérémonie qui entérine leur réintégration au sein de la communauté.

Le complexe rituel du *naluan* comporte plusieurs niveaux, pas nécessairement hiérarchisés

[4] Compte tenu de l'importance culturelle, historique et sociale de ce rituel, la cérémonie de clôture et les préparatifs immédiats des jours précédents ont fait l'objet d'un tournage professionnel par James Jacob (Unité Vidéo du Centre Culturel du Vanuatu), qui a donné lieu au documentaire *Bato Naluan* (Baron 2023b). Je tiens à remercier la Fondation Fyssen et le Centre culturel du Vanuatu en la personne d'Ambong Thompson pour leur soutien. Le documentaire, diffusé par Television Blong Vanuatu en novembre 2023, est accessible ici: https://www.fondationfyssen.fr/fr/divers/the-ritual-initiation-bato-naluan/

dans une séquence temporelle (cf. Deacon 1934a, voir Huffman 2009). Ces différents types de *naluan* peuvent varier en fonction du district culturel et linguistique dans lequel se déroule la cérémonie (le sud de Malakula compte 19 langues différentes à ce jour, et il est tout à fait possible qu'il y en ait eu beaucoup plus dans le passé : voir Charpentier 1982 ; Huffman 2009). Cependant, des études récentes identifient un rituel *naluan* « primaire », « général », décrit comme le « *naluan* de l'étui pénien » (George Herong Masing, c.p. 2023 ; voir aussi Mitchell 2019). C'est précisément ce type de *naluan* dont j'ai été témoin à Burbar. Dans ce *naluan*, la cohorte des initiés coïncide idéalement avec tous les jeunes membres d'un patrilignage. Pendant la période d'isolement, les garçons subissent une subincision du pénis et apprennent à respecter les règles de la communauté dans laquelle ils réintégreront en tant qu'hommes, en portant pour la première fois l'étui pénien traditionnel. Cet événement est marqué par des danses, des chants, l'exposition d'images et des offrandes rituelles, parmi lesquelles se distingue celle due à l'oncle maternel.

Dans cet article, je ne m'attarderai pas sur les divers échanges rituels effectués au cours de la cérémonie, me concentrant plutôt sur les artefacts produits pour l'événement. Mais tout d'abord, un peu de contexte : pendant l'isolement, chaque initié (*baghévo*) est pris en charge par un gardien (*nombràgh*). Le groupe formé par les initiés et les tuteurs (qui stationnent en permanence à l'intérieur de l'enceinte initiatique et ne peuvent avoir de contact avec l'extérieur) est soutenu par la figure des messagers (*n'démét névüs*, qui servent d'intermédiaire avec les gens du village), et par celle des pères ou grands-pères des initiés qui, moyennant un paiement rituel, peuvent entrer et sortir de l'enceinte, à condition de respecter, une fois à l'intérieur, des règles de comportement précises (s'asseoir dans les espaces qui leur sont dédiés, etc.). Parmi ces derniers, quelques hommes de haut rang (*dombat*) jouent le rôle de chefs de cérémonie. Ces hommes sont les seuls à connaître le déroulement du rituel et surtout les secrets liés à la construction des artefacts propres au rituel. Dans ce cas particulier, les objets produits au cours du rituel et exposés lors de la cérémonie de rupture de l'isolement appartenaient au type de *naluan* connu sous le nom de *pangpang* (le « flamboyant »). Les expressions spécifiques de ce *naluan* sont liées à une certaine plante dont les feuilles rouges et jaunes rappellent les langues d'un feu rugissant.

En tant que père classificateur d'un des initiés (et fils adoptif d'un *dombat*), j'ai obtenu – après le sacrifice du cochon prévu – le droit de franchir le seuil de l'enceinte rituelle et de participer à la vie quotidienne de la communauté initiatique, en observant les lois, les comportements, les jeux, les interactions, ainsi qu'en assistant à certaines des étapes de la préparation des images. Cette dernière activité se déroulait dans un espace rituel clos situé à l'intérieur de la palissade initiatique, auquel il fallait tuer un autre cochon pour y accéder.

Dans le respect des règles imposées par le rituel, je ne peux entrer dans les détails de la fabrication des images, celle-ci étant couverte par le secret. Je me contenterai de dire que la construction des objets est dictée par des épisodes du mythe local et par des connaissances d'origine spirituelle. Chaque objet est composé et peint à partir de matériaux naturels, prélevés dans la forêt, et travaillé dans l'espace rituel. Ici, les jeunes initiés sont invités par les hommes de haut rang à prendre conscience des limites de leur perception, à travers la réitération d'une formule fixe : un *dombat* invite l'initié à déclarer « ce qu'il voit ». Une fois que l'interrogé a parlé, énonçant ce qu'il a sous les yeux, le *dombat* le contredit en révélant le nom initiatique (le premier d'une hypothétique série) de la racine, de la feuille ou du jus végétal en question. La construction de la compréhension des images repose donc sur un processus progressif de dévoilement et de surprise, où une impression est récursivement remplacée par une autre, générant un environnement perceptif imprégné de doute et d'émerveillement.

“La construction de la compréhension des images repose donc sur un processus progressif de dévoilement et de surprise, où une impression est récursivement remplacée par une autre, générant un environnement perceptif imprégné de doute et d'émerveillement.”

Figure 2. Le *dombat* George Herong Masing debout dans le *nasara* (terrain de danse) de Rapeghbo. Devant lui se trouve la palissade rituelle qui cache le *ghamal* (la maison des hommes), où les initiés vivent dans l'isolement et où les images *naluan* sont préparées. Burbar (sud-est de Malakula), décembre 2023. Photo : auteur.

Une fois terminées et décorées avec les feuilles de la plante-insigne du *naluan* en question, les images ainsi construites sont placées derrière la palissade qui sépare le *ghamal* du *nasara*. Lors de la cérémonie qui célèbre la réintégration des initiés dans la communauté, des délégations des villages voisins viennent au centre de celle-ci, dansent autour du tambour de bambou (le *ketfor*) et chantent jusqu'à la tombée de la nuit tropicale. À ce moment-là, toutes les lumières sont éteintes et les *dombat* appellent au silence. L'atmosphère d'attente est rompue par une voix grave qui, de derrière la palissade, raconte l'histoire de l'arrivée du rituel *naluan* à Burbar. La voix s'éteint : à sa place, l'air est rempli de sons obscurs, produits par des instruments secrets - la voix du *naluan*. Ceux-ci cessent soudain, remplacés par les coups de machette assénés par le *dombat* sur la palissade rituelle. Le public, entassé dans le *nasara*, retient son souffle. La palissade a été abattue, la scène est prête : la flamme de la torche allumée au feu sacré du *ghamal* purifie le terrain de danse de la présence d'influences malignes ; les initiés offrent au chef-*nasara* les cochons dus pour le droit aux images.

Enfin, les phares sont allumés : les figures *naluan* se détachent dans l'obscurité de la nuit au milieu des spectateurs stupéfiés. On s'approche respectueusement, on observe les objets, on commente leur composition, on jauge leur taille, leurs couleurs : un murmure d'admiration se répand jusqu'au bord du *nasara*. Galvanisés, des hommes se remettent à battre le *ketfor* et les gens reviennent danser. Ils le feront jusqu'à l'aube, sous le regard imposant des images *naluan*.

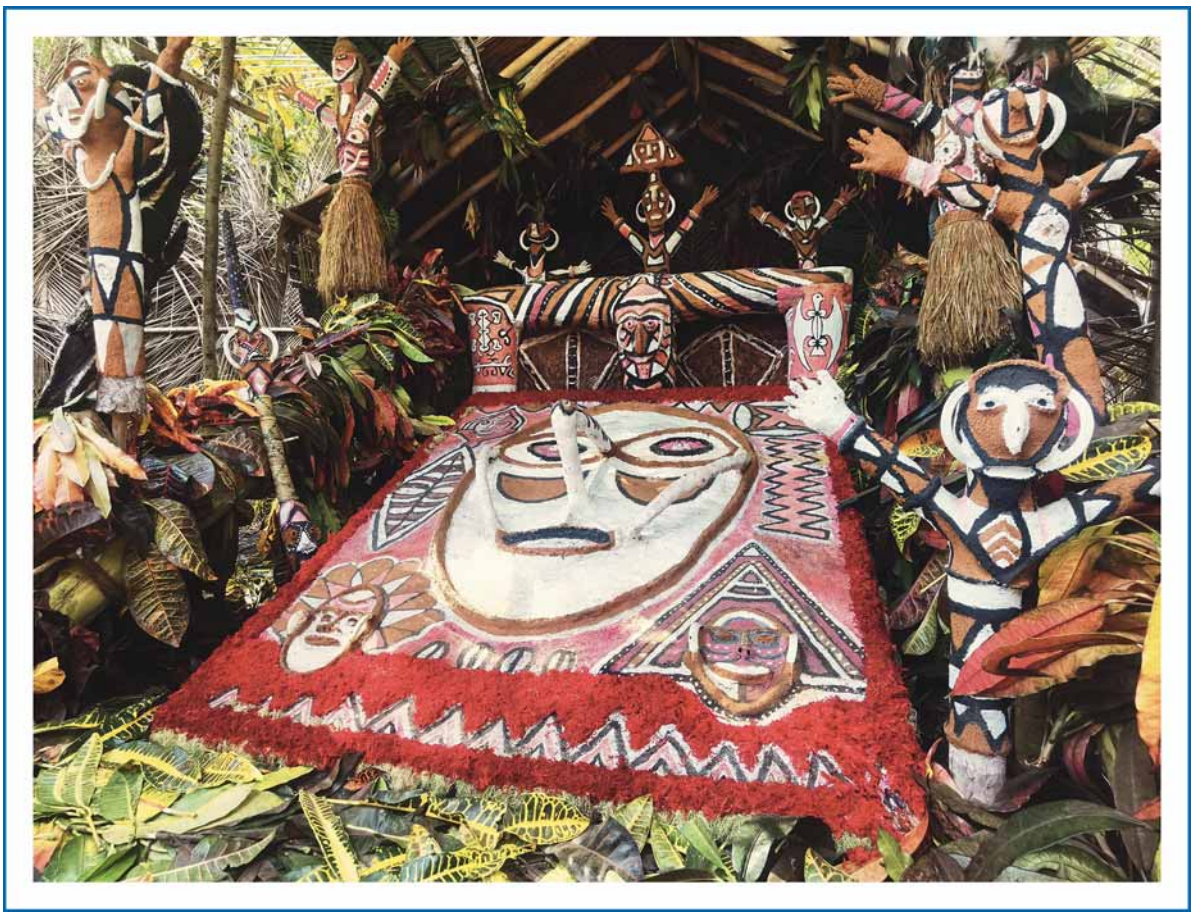


Figure 3. *Naluan pangpang*. Burbar (sud-est de Malakula), janvier 2023. Photo : auteur.

Mais restons concentrés sur les objets, pour considérer ce qu'il y a à voir : chaque artefact *naluan*, soigneusement composé et minutieusement détaillé, a un nom – plusieurs noms, selon le savoir initiatique des spectateurs – et un rôle dans l'épisode mythique auquel la scène se réfère. Cependant, cette composition ne doit pas être interprétée comme une représentation figurative du mythe *naluan*, mais plutôt comme la matérialisation du renouvellement de l'alliance entre le lignage et les esprits du lieu – dont la participation au rituel est rendue perceptible par l'aspect exceptionnel des formes et des couleurs des objets, considérés comme « inhumains » en termes de détails, de vivacité et de plénitude (Fig. 4). Les images montrent les relations et l'efficacité générative des processus jalousement gardés et protégés par le secret initiatique. Ces processus sont les moyens par lesquels l'histoire primordiale peut être rematérialisée génération après génération, chargeant le rituel de pouvoir spirituel.

En d'autres termes, l'image exceptionnelle est la preuve visible de la relation établie – souvent il y a nombreuses générations – entre un être humain et une entité spirituelle dans un lieu donné. La rétention mentale des images *naluan* et l'alternance périodique de son exposition/occultation aux mains des initiés (mouvement qui rappelle le caractère récursif du *sandroing*) garantissent la continuité de cette relation précieuse et le renouvellement périodique de sa valeur sociale. Ce que ces objets matérialisent, c'est l'histoire, la profondeur et l'étendue vertigineuses des relations qui la composent, et le grand pouvoir que confère la possibilité de condenser tout cela dans une image, placée devant nous pour être vue.

Figure 4. *Naluan pangpang* (détail). Burbar (sud-est de Malakula), janvier 2023. Photo : auteur.

Conclusions

Paris, Musée du Quai Branly-Jacques Chirac, mars 2023. Un mois s'est écoulé depuis mon retour de Malakula. Je traverse le plateau des Collections et m'arrête à la section mélanésienne, qui contient plusieurs pièces *naluan* remarquables. La plupart d'entre elles ont été collectées dans le sud-ouest de Malakula et datent toutes de la fin du 19e au milieu du 20e siècle. Elles occupent une place de choix dans la section – les objets sont disposés sur des piédestaux, dans deux vitrines placées au milieu du parcours de l'exposition. Une petite plaque donne des informations en blanc sur noir sur leur nom indigène (public), leur date présumée et leur itinéraire d'acquisition. Les objets, partiellement décolorés par le temps, paraissent isolés et mystérieux.

En regardant les vitrines du musée, je retourne à Burbar – à la sensation physique de la terre secouée par les pieds de centaines d'hommes engagés dans les danses rituelles, au vacarme rythmique du *ketfor* battant sans cesse du crépuscule à l'aube, et aux impressionnants artefacts *naluan* fraîchement peints et ornés de feuilles et de fleurs luisantes. Tout à coup, je me retrouve là-bas, encore une fois débordé par le dynamisme éblouissant, les couleurs et la force générative que ce rituel fait naître.

Ce sentiment résonne en moi comme une révélation. Comme noté par Forge (1970), affirmé par Gell (1998) et repris par Küchler et Carroll (2021) ainsi que Bolton et Mitchell (2021), pour parvenir à une compréhension plus efficace des artefacts rituels mélanésiens, nous devons concentrer notre attention sur ce qu'un objet est et fait plutôt que sur ce qu'il signifie.

Dans cette optique, je suggère de considérer les pratiques et les objets du nord du Vanuatu examinés dans cet article comme des « *memento admirari* » : des rappels visuels dont le but est de faire prendre (ou reprendre) conscience au spectateur du réseau de relations obscures qui régissent invisiblement la vie quotidienne, et de la distance qui sépare le profane de l'initié à ses mystères. En d'autres termes, ces expressions sont des processus d'éveil à l'émerveillement qui, avec la matérialisation d' « objets visuellement exceptionnels » (voir également Mondragón 2015), permettent de faire l'expérience concrète des relations latentes, complexes mais ordonnées qui les composent et génèrent le tissu de la vie sociale. Dans ce processus, la transmission du sens d'un artefact donné cesse d'être le but de la réalisation de l'objet (et de l'analyse ethnographique) ; le sens (ou plus précisément, le contrôle du sens de ce qui est donné à voir) est le moyen de remplacer une impression par une autre. Le but ultime est de désorienter les observateurs et de leur faire ressentir le caractère insondable de la réalité.

Que penser alors de ces réflexions par rapport à l'ambition de décrire le régime perceptif mélanésien ? Revenons aux considérations de Strathern, dont ce document s'inspire. L'objectif de Strathern n'était pas de proposer une description de la manière dont les Mélanésiens « voient », mais plutôt de tenter de construire un nouveau « point de vue euro-américain » (fondé sur l'ethnographie) à partir duquel il serait possible d'avoir un second regard sur les pratiques mélanésiennes.

Maintenant, en raison de l'analyse ethnographique que j'ai proposée, je suggère de garder les yeux sur le changement de perspective si bien décrit par Strathern dans le domaine des points de vue euro-américains, et de considérer ce mouvement même comme le point de contact avec ce qui se passe dans le nord du Vanuatu : c'est-à-dire désapprendre à voir, pour voir à nouveau. Mon argument est que c'est exactement cette dynamique qui mieux reflète (et donc décrit de manière plus appropriée) le régime perceptif mélanésien lui-même.

Je pense qu'il y a, dans ce raisonnement, un écho constant du terrain : à part de mon expérience personnelle, dans plusieurs rituels mélanésiens les initiés sont invités à « purifier leurs yeux pour voir à nouveau » (voir Barth 1975 ; Biersack 1982). Dès lors, le processus de désapprentissage de la vision (*pour voir à nouveau*) agirait non seulement comme une métaphore anthropologique réflexive, mais aussi comme la base d'une véritable théorie ethnographique, émergeant des pratiques empiriques.

Remerciements

Je tiens à remercier la Fondation Fyssen pour avoir financé cette recherche avec une bourse postdoctorale pour les années 2021-2023, ainsi que le Département d'anthropologie sociale de l'Université de Cambridge et le Centre Culturel du Vanuatu pour leur soutien. Je souhaite également remercier Marilyn Strathern, qui a été mon superviseur tout au long de la bourse post-doc Fyssen, pour ses conseils attentifs, inspirants et pleins d'humanité, mon mentor Fyssen Susanne Küchler, qui m'a constamment encouragée à poursuivre mon chemin de recherche, et Carlo Severi, en qui j'ai le privilège d'avoir un interlocuteur brillant et sensible. À ma famille, qui m'a toujours soutenu, de près ou de loin, pendant les longs mois de travail sur le terrain, va une pensée pleine de gratitude. Enfin, je souhaite remercier chaleureusement les communautés d'Ambrym et de Malakula qui m'ont adopté, pour m'avoir accueilli, comme toujours, avec une grande générosité et une profonde attention, m'emmenant au-delà de ce que j'ai l'habitude de voir. *Tankyu tumas, lukim yu.*

Bibliographie

- AMMANN, R., 2012. *Sounds of Secrets : Field Notes on Ritual Music and Musical Instruments on the Islands of Vanuatu*. Berlin : Lit.
- BARON, J., 2020. Gardens of the Mind : A study on Vanuatu sand-drawing, Thèse de doctorat, EHESS, Paris.
- ——2021. Le dessin sur sable d'Ambrym. Tableau ethnographique d'un art éphémère. *Antipodes, Annales de la Fondation Martine Aublet*.
- ——2023a (en publication). Ephemeral Images, Lasting Memories. The sand-drawings of Ambrym Island, Vanuatu. *RES : Anthropology and Aesthetics*, 79-80.

• —— 2023b, *Le rituel d'initiation Bato Naluan*. Fondation Fyssen, Vanuatu Cultural Centre, 28'42''.

• —— 2024. (en publication), *Nod mo Wes Ambrym sandroing risos buk*. Port Vila : Vanuatu Cultural Centre – Sun Production.

• BARTH, F., 1975. *Ritual and Knowledge among the Baktaman of New Guinea*. Oslo : Universitetsforlaget and New Haven : Yale University Press.

• BIERSACK, A., 1982. Ginger gardens for the ginger woman. *Man*, 17 : 238-58.

• BOLTON L., MITCHELL J. (eds.), 2021. The Art of Gardens : Views from Melanesia and Amazonia. *Anthropological Forum*, 31 (4).

• CHARPENTIER, J. M., 1982. *Atlas linguistique du Sud-Malakula (Vanuatu)*. Paris : SELAF.

• CODRINGTON, R. H., 1891. *The Melanesians : Studies in Their Anthropology and Folk-lore*. Oxford : Clarendon Press.

• COUPAYE, L., 2013. *Growing Artefacts, Displaying Relationships : Yams, Art and Technology Amongst the Nyamikum Abelam of Papua New Guinea*. New York : Berghahn Books.

• DEACON, A. B., 1934a. *Malekula : A Vanishing People in the New Hebrides*. Edited by Camilla Wedgwood. Londres : Routledge and Kegan.

• —— 1934b. Geometrical Drawings from Malekula and Other Islands of the New Hebrides. *The Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, 64 : 129-175.

• DeFRANCIS, J., 1989. *Visible speech : the diverse oneness of writing systems*. Honolulu : University of Hawai'i Press.

• FORGE, A., 1970. « Learning to See in New Guinea », in MAYER, P., (ed.), *Socialization : The approach from social anthropology*. Londres : Tavistock.

• GELL, A., 1992. « The Technology of Enchantment and the Enchantment of Technology », in COOTE, J., SHELTON, A., (eds.), *Anthropology, Art and Aesthetics*. Oxford : Clarendon Press.

• —— 1998. *Art and Agency : An Anthropological Theory*. Oxford : Clarendon Press.

• HUFFMAN, K., 2009. « Land of the Living Dead », in Aufderheide, A.C. (ed.), *Overmodelled Skulls*. Duluth : Heide Press.

• KÜCHLER, S., CARROLL, T., 2021. A Return to the Object. Alfred Gell, Art, and Social Theory. New York : Routledge.

• LAYARD, J. W., 1942. *Stone men of Malekula : Vao*. Londres : Chatto and Windus.

• MALINOWSKI, B., 1935. *Coral Gardens and Their Magic*. Londres : Allen & Unwin.

• MITCHELL, P., 2019. Nemasien : Mbwotegot Cosmology in Transition. Thèse de doctorat, ANU, Canberra.

• MONDRAGÓN, C., 2015. « Concealment, revelation and cosmological dualism. Visibility, materiality and the spiritscape of the Torres Islands, Vanuatu », in PITROU, P., OLIVIER, G., (eds.), *Montrer/occulter. Visibilité et contextes rituels, Cahiers d'anthropologie sociale – 11*. Paris : L'Herne.

• RIO, K., 2019. The Transformation of Hierarchy Following Christian Conversion in Vanuatu. *Anthropological Forum*, 29 (3) : 319-334.

• RODMAN, W. L., 1991. When Questions Are Answers : The Message of Anthropology, According to the People of Ambae. *American Anthropologist*, New Series, 93 (2) : 421-434.

• SEVERI, C., 2004. *Il percorso e la voce : un'antropologia della memoria*. Turin : Einaudi.

• —— 2015. *The Chimera Principle : An Anthropology of Memory and Imagination*. Chicago : Hau Books.

• —— 2018. *L'Oggetto persona : Rito, Memoria, Immagine*. Turin : Einaudi.

• STRATHERN, M., 2013. *Learning to See in Melanesia : Four Lectures Given in the Department of Social Anthropology, Cambridge University, 1993-2008*. Chicago : HAU Books.

• WEIGHTMAN, B., 1989. *Agriculture in Vanuatu : A Historical Review*. Port Vila : British Friends of Vanuatu.

• UNESCO (United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization), 2006. *Masterpieces of the Oral and Intangible Heritage of Humanity. Proclamations 2001, 2003 and 2005*. Paris : UNESCO.

One of the main functions of the initiation system with its repetitive exposure of initiates to quantities of art is, I would suggest, to teach the young m[a]n to see the art, not so that he may consciously interpret it but so he is directly affected by it.

Forge 1970: 290.

Introduction

What do we see when we look at a Melanesian mask? According to Marilyn Strathern, «People not familiar with Melanesia do not know what they are seeing when they see a painted person decked out in feathers, leaves and shells because [...] people already *do* know what they see: they see feathers and shells» (Strathern 2013: 6). This is not a misperception per se: it is the logical consequence of a certain tradition in the way of seeing. The application of such tradition obscures other regimes of perception, other «visual intentions» (Strathern 2013: 10). In other words, they prevent us from accessing different possibilities of knowing (primarily the objects of our gaze, and broadening the field, the societies that produced them).

Strathern's reflections gravitate around the possibility of conveying «what an *indigenous* [Melanesian] *visual theory* might look like» (Strathern 2013: 24) – using the term "theory" as an incitement to reconsider what we might otherwise take for granted. It is not a question of working on the physiology of vision, but rather becoming aware that a socially and culturally conditioned gaze places, on some occasions, great limits on the understanding of the object or event under scrutiny, putting one in the position of looking without seeing.

What about the Melanesian mask, then? Following Strathern's analysis, it turns out that what a certain indigenous (Euro-American) gaze induces us to look at as a device to conceal the Nature of the Self may be reconsidered, in the light of a careful process of contextualisation, as the means by which, far from hiding oneself, a person shows off before the spectators by exhibiting the relationships of which is composed. Elaborating a perspective nourished by ethnographic data, 'feathers and shells' cease to be tribal ornaments becoming the person *within* – everted and displayed for us to see.

The game proposed is, therefore, that of playing off a Euro-American visual practice and other ways of seeing, whose construction is grounded in ethnography and local exegesis, to build up a platform from which to have a second glimpse of Melanesian artefacts, in «an effort to get [ourselves] 'to see' differently» (Strathern 2013: 145).

My work follows in the wake of Strathern's considerations and aims to renew our visual approach to some cultural expressions typical of northern Vanuatu, notably the *sandroing* of the west and north Ambrym, and the *naluan* ritual artefacts of south-east Malakula. My ambition is to outline a standpoint from which to look at these productions more effectively – that is, to offer a glimpse into the cultural premises that, in this region of the world, rule the construction and witnessing of artefacts produced to be seen.

Sandroing of west and north Ambrym

Sandroing (English: sand-drawing; French: dessin sur sable) are multimodal performance characteristic of the northern islands of Vanuatu (Fig. 1). The execution of a *sandroing* consists in the uninterrupted tracing, on the ground, of a complex geometric form. This form resumes, in its tangle of lines, an element of the surrounding environment, a witty tale, or an exceptional being, which is then evoked through an oral commentary. Once the story has been told, the figure traced on the ground is immediately erased or allowed to fade, depending on the context and aim of the act.

Vanuatu *sandroing* were traditionally used to leave messages to absent recipients, to store valuable information, to educate the young, and to entertain children. There were *sandroing* used for ritual purposes, such as seal promises, and foretelling the future: some were eventually so important that their knowledge was essential for the soul of the deceased to cross the threshold into the world of the dead (Deacon 1934b; Baron 2020). UNESCO proclaimed the practice Masterpiece of the Oral and Intangible Heritage of Humanity in 2003 (UNESCO 2006). Nowadays *sandroing* are rarely performed by a few men and women, mostly as a tourist attraction or during art festivals.

But what is staged before our eyes when we do witness a *sandroing* performance? This question

Figure 1. John Beunkon performing a *sandroing*. Wuro (west Ambrym), March 2018. Photo: author.

has been debated by scholars for about a hundred years. Bernard Deacon, the first Western scholar to systematically document this practice in the 1920s (Deacon 1934b), opted for the concept of geometrical 'figure-drawing' (hence the Bislama translation currently used at the national level), while little luck had the concept of sand 'tracings', employed by John Layard (1942) to emphasise the processual character of the performance. More recently, in recognition of its ingenuity and cultural value, UNESCO has described the practice as a «multifunctional 'writing'» (UNESCO 2006: 94).

This transformation in the approach towards *sandroing* is symptomatic of the progressive attention that has been paid to the sophistication of this practice. And yet even these more recent appreciations fall short in accounting for its underlying logic. Indeed, *sandroing* gives rise to elusive, graphically complex, and semiotically opaque expressions that hardly lend themselves to being framed within the canonical definition of writing (see De Francis 1989).

In an attempt to tackle this issue, between 2016 and 2023 I conducted an ethnographic study dedicated to the practice, collaborating with the *sandroing* masters of Ambrym Island.[5] The study of *sandroing* performances, which

[5] In these years, thanks to the generous contribution of Ambrym people, the assistance of local Vanuatu Cultural Centre's fieldworkers Filip Talevu Bongmial and Sera Pita, and the support of the Fyssen and Martine Aublet Foundations, I recorded more than a hundred *sandroing*, most of which had never been described in detail and of which nearly a half had – to my knowledge – never documented before. This work resulted in a doctoral thesis (Baron 2020), two scientific papers (Baron 2021, 2023a), and a resource book aimed at fostering the teaching of *sandroing* in the primary schools of Ambrym (Baron 2024, in press).

were the subject of systematic audio-video recordings, enabled me to produce a dynamic morphological analysis of the figures traced on the ground, and a study of their multiple meanings. The morphological analysis led me to understand the rules underlying the composition, construction, and evocation of the graphic structures, while the analysis of the associated meanings allowed me to certify their laminate semiotic nature.

However, these features remain somehow obscure without references to the socio-cultural context in which this practice was developed. This has gone through important changes over the last century (see Rio 2019), but some of its old principles – such as that of 'power' as an accumulation of internal spiritual relationships, and of 'communication' as a process of careful release of sensitive information – were revived through the discussions that followed the various *sandroing* performance.

The resurfacing of this historical context allowed me to see *sandroing* features in a new light. With the recognition of such embedded local notions, material impermanence ceases to be perceived as a limitation of this device, becoming the most appropriate solution to safely store ritual knowledge. But there is more to say about *sandroing* transience: in a kind of emic reversal of the analogy proposed by Alfred Gell for the perception of the Melanesian garden as a work of art, local exegesis suggested looking at *sandroing* as an act of yam gardening.[6] This reversal of perspective has important consequences on our understanding of *sandroing* temporality. Against the perception of *sandroing* as fragile, ephemeral artefacts – «symbolically charged filigrees that the winds blow away» (Rodman 1991: 422) –, the *sandroing*-yam analogy invites us to consider each performance in the context of a larger time frame, in which the execution of the figure on the ground is but one movement within a dynamic alternation between periods of exposure and periods of 'dormancy'. Yams in Vanuatu are propagated through the preservation and replanting of whole tubers or setts (pieces cut from the tuber), which give rise to clones of the tuber-mother (Weightman 1989). In a somewhat analogous way, *sandroing* matrices are mentally stored, only to be expressed in visible form in the context of a performance.

Each *sandroing* is thus not a fragile work, but a stable object that alternates between a mental and a graphic form – which can be interpreted as a clone of the performance that preceded it. But the (apparent) ephemeral nature of the practice is not the only aspect that ethnography helps to question: the same is true of the complexity of graphic forms, whose intricacy reveals itself not as an obstacle to communication, but as a peculiar form of 'enchantment' (see Gell 1992, 1998). In other words, through its convolution, *sandroing* appears as something beyond the capacity of apprehension of an individual, inducing the witnessto see, in the ordered, positive management of its tangle of lines, the performer's co-participation in that network of spiritual relationships that are thought to be at the core of every complex and successful feat.

Finally, semiotic opacity (experienced as a serious limitation by writing theorists) acts as a veil to this exposure. *Sandroing* does not aim at the open transmission of a given content but at its indirect socialization. The general purpose is to create «fields of speculation» (Amman 2012: 300) within people's minds, to make them aware of the immanent presence of hidden, powerful relationships, and to lead them to wonder about the role these relationships play in everyday life.

Following this analysis, I suggest that *sandroing* transience, complexity, and semiotic opacity are not flaws, as a rush comparison with writing may suggest, but key tenets of this practice. *Sandroing* is not just a thematic cultural variation on the notion of writing, but something different: a «systematic cultural variation» (Severi 2004) in the way of dealing with images for mnemonic purposes.

This perspective provides the ground for further considerations. In the field, several Ambrym *sandroing* masters described the practice as a «traditional educational tool» (Talevu Bongmial, John Beunkon 2017, Hanghang Tainmal 2018,

[6] The importance of gardens 'in thought and practice' for many communities in Melanesia was remarked since the early days of ethnographic research (Codrington 1891; Malinowski 1935) and has recently returned to the forefront of the anthropological discussions thanks to a series of insightful contributions (Coupaye 2013; Bolton and Mitchell 2021).

p.c.). When I first noted down this statement, I naturally considered *sandroing* as a means to preserve and transmit *contents*. However, following the recognition of *sandroing* distinctive features, I came up with another hypothesis: could *sandroing* be a means to educate to a specific *way of seeing* – a way to conceive, perceive, work on, act on, and interact with images, which may then reverberate in the fruition of other, fully-ritual, 'image-events'?[7] This question, as well as fieldwork opportunities, led me to extend my ethnographic attention to another north Vanuatu cultural expression: the *naluan* artefacts of south-east Malakula.

Naluan artefacts of south-east Malakula

Off the western coast of Ambrym lies the neighbouring island of Malakula. South-east Malakula is the place from where various ritual and social practices, including *sandroing*, were imported to Ambrym. Incidentally, south-east Malakula is also the homeland of the family that first welcomed me to Vanuatu ten years ago at the time of my first research period in the archipelago. During the post-doc fieldwork, I went to the village of Burbar to visit them. This allowed me to attend and document a 50-day-long initiation ceremony locally known as *naluan*.[8]

The word *naluan* refers to a ritual complex once spread throughout the south of Malakula. It may translate as 'the hidden thing' (Huffman 2009) and rightly so, as its proceedings are mostly covered by secret. Paul Mitchell describes the *naluan* complex as «man's interface with the spiritual world» (Mitchell 2019: 134-35). In view of a *naluan* initiation, the house of the men of a patrilineage (the *ghamal*) and its dancing ground (the *nasara*) are divided by a high fence (Fig. 2). The *ghamal* is thus isolated from the village community. In this liminal space, the cohort of young initiates lives its separation instructed by respected elders, who reveal to them certain secret ritual and spiritual knowledge. At the end of the seclusion period (which lasts for months), the *naluan* envisages the public display of this newly-established spiritual bond, materialised in the ritual images (Fig. 3) exhibited by the cohort of the initiates during the ceremony that ratifies their reintegration into the community.

The *naluan* ritual complex involves several levels, not necessarily hierarchically ordered in a temporal sequence (cf. Deacon 1934a, see Huffman 2009). These different kinds of *naluan* may vary according to the cultural and linguistic district in which the ceremony is performed (the south of Malakula counts 19 different languages to date, and it is quite possible that there were many more in the past: see Charpentier 1982; Huffman 2009). However, recent studies identify an 'early', 'general' *naluan* ritual, described as the '*naluan* of the penile sheath' (George Herong Masing, p.c. 2023; see also Mitchell 2019). This is precisely the kind of *naluan* I witnessed in Burbar. In this *naluan*, the cohort of the initiates ideally coincides with all the young members of a patrilineage. During the seclusion period, the boys undergo penile subincision and are taught about respecting the rules of the community into which they will re-enter as Men, wearing for the first time the traditional penis sheath. This event is marked by dances, songs, the display of images, and ritual offerings, among which stands out the one due to the maternal uncle.

In this paper I will not delve into the various ritual exchanges performed during the ceremony, rather focusing on the artefacts produced for the event. But first, a bit of context: during the seclusion, each initiate (*baghevo*) is looked after by a guardian (*nombragh*). The group formed by initiates and guardians (who are permanently stationed inside the initiation enclosure and cannot have contact with the outside) is supported by the figure of the messengers (*n'demet nevüs*, who act as an intermediary with the people down in the village), and by that of the initiates' fathers or

[7] Da Col (see Strathern 2013). I believe the concept of «image-event» well describes the combination between the performative character of these practices and the privileged role played by the act of seeing in their socialisation.

[8] Given the cultural, historical, and social significance of this ritual, the closing ceremony and the immediate preparations of the preceding days were the subjects of professional filming by James Jacob (Vanuatu Cultural Centre Film and Sound Unit), which resulted in the documentary *Bato Naluan* (Baron 2023b). I wish to thank the Fyssen Foundation and the Vanuatu Cultural Centre in the person of Ambong Thompson for their support. The documentary, transmitted by the Television Blong Vanuatu on November 2023, can be accessed here:https://www.fondationfyssen.fr/fr/divers/the-ritual-initiation-bato-naluan/.

grandfathers who, upon ritual payment, may enter and leave the enclosure, provided that, once inside, they respect precise rules of behaviour (sitting in the spaces dedicated to them, etc.). Among these latter are a few high-ranking men (*dombat*) who perform the role of ceremony leaders. These men are the only ones who know the ritual schedule and – above all – know the secrets related to the construction of the artefacts to which the ritual is linked. In this particular case, the objects produced in the course of the ritual and exhibited in the seclusion-breaking ceremony belonged to the kind of *naluan* known as *pangpang* (the 'flaming' one). The specific artistic expressions of this *naluan* are linked to a certain plant whose red-and-yellow leaves recall the flaming tongues of a roaring fire.

As a classificatory father of one of the initiates (and adopted son of a *dombat*) I was granted – behind the sacrifice of the due pigs – the right to cross the threshold of the ritual enclosure and to participate in the daily life of the initiatory community, observing rules, behaviours, games, interactions, as well as witness some of the stages of the preparation of the images. This was carried out within an enclosed ritual space located within the initiatory palisade itself, whose access required another pig-killing.

In respect of the rules imposed by the ritual, I cannot delve into details concerning the fabrication of the images, as this is covered by secret. I will limit myself to saying that the construction of the artefacts is dictated by episodes of local myth, and by knowledge of spiritual origins. Each

Figure 2. The *dombat* George Herong Masing standing in the *nasara* (dancing ground) of Rapeghbo. In front of him is the ritual palisade that conceals the *ghamal* (the men's house), where the initiates live in seclusion and the *naluan* images are being prepared. Burbar (south-east Malakula), December 2023. Photo: author.

object is composed and painted from natural materials, taken from the forest, and worked in the ritual space. Here, the young initiates are invited by the men of high rank to become aware of the limits of their perception, through the reiteration of a fixed formula: a *dombat* invites the initiate to declare 'what he sees'. Once the questioned has spoken, stating what he has before his eyes, the *dombat* contradicts him by revealing the initiatory name (a first initiatory name?) of the root, leaf, or vegetable juice in question. The construction of the understanding of the images thus takes place from a very early stage and is based on a progressive process of unveiling and surprise, in which one impression is recursively replaced with another, generating a perceptual environment pervaded by doubt and wonder.

"The construction of the understanding of the images thus takes place from a very early stage and is based on a progressive process of unveiling and surprise, in which one impression is recursively replaced with another, generating a perceptual environment pervaded by doubt and wonder."

Once finished and decorated with the leaves of the plant-insignia of the *naluan* in question, the images thus constructed are placed behind the fence separating the *ghamal* from the *nasara*. During the ceremony that celebrates the reintegration of the initiates into the community, delegations from neighbouring villages come to the

Figure 3. *Naluan pangpang*. Burbar (south-east Malakula), January 2023. Photo: author.

Figure 4. *Naluan pangpang* (detail). Burbar (south-east Malakula), January 2023. Photo: author.

centre of the latter, dancing around the bamboo drum (the *ketfor*) and chanting until tropical nightfall. At this point, all lights are dimmed, and the *dombat* call for silence. The expectant air is broken by a deep voice, which from behind the fence, tells the story of how the *naluan* ritual came to Burbar. The voice dies out: in its place, the air is filled with arcane sounds, produced by secret instruments – the voice of the *naluan*. These, too, suddenly cease, to be replaced by the harsh blows of machetes inflicted by the *dombat* on the ritual palisade. The audience, crowded in the *nasara*, holds its breath. The palisade has been knocked down, the stage is now set: the flame of the torch lit at the sacred fire of the *ghamal* purifies the dancing ground from the presence of malign influences; the initiates offer the chief-*nasara* the pigs due for the right to the images.

Finally, the beacons are lit: the *naluan* figures stand out in the darkness of the night amidst the stunned onlookers. People approach respectfully, observe the objects, comment on their composition, and gauge their size, and colours: a murmur of admiration spreads to the edge of the *nasara*. Galvanised, some of the men resume beating the *ketfor*. People return to dancing and will do so until dawn, under the imposing gaze of the *naluan* images.

But let us keep focusing on the objects, to consider what is there to be seen: each carefully composed and meticulously detailed *naluan* artefact has a name – several names, depending on the initiatory knowledge of the onlookers – and a role in the mythical episode to which the scene refers. Yet this composition is not to be understood as a figurative representation of the *naluan* myth, but rather as the materialization of the renewal of the alliance between the lineage and the spirits of the place – whose participation in the ritual is made perceptible through the othe-

rworldly appearance of the objects' shapes and colours, considered 'inhuman' in terms of detail, vividness, and fullness (Fig. 4). Images display relations and the generative efficacy of processes jealously guarded and protected by the initiatory secret. These processes are the means by which primordial history can be re-materialised generation after generation, charging the ritual with spiritual power.

In other words, the exceptional image is the visible proof of the relationship established – often many generations ago – between a human being and a spiritual entity in a given place. The mental retention of the *naluan* images and the periodic alternation of its exposure/occultation at the hands of the initiates (a movement reminiscent of the *sandroing* recursive character) guarantees the continuity of this precious relationship and the periodic renewal of its social value. What these objects materialise is history, the dizzying depth and extent of the relationships that make it up, and the great power that comes from being able to condense all this into an image, placed before us to be seen.

Conclusions

Paris, Musée du Quai Branly-Jacques Chirac, March 2023. One month has passed since I came back from Malakula. I walk through the Plateau des Collections and stop at the Melanesian section, which holds several notable *naluan* pieces. Most of them were collected in south-west Malakula and all date from the late 19th to the mid of the 20th century. They occupy a prominent space within the section – artefacts are arranged on pedestals, within two display cases placed in the middle of the exhibition path. A small plaque gives information in white on black about their (public) indigenous name, their presumed date, and their route of acquisition. The objects, partially discoloured by time, look isolated and mysterious.

As I look at the display cases in the Museum, my mind goes back to Burbar – to the physical sensation of the earth being shaken by the feet of hundreds of men engaged in the ritual dances, to the rhythmic din of the *ketfor* beating incessantly from dusk to dawn, and to the impressive, freshly painted *naluan* artefacts adorned with glossy leaves and flowers. All of a sudden, I find myself *still there*, one more time enraptured by the dazzling dynamism, colour, and generative force that this ritual brings to life.

This feeling resonates within me as a wake-up call. As noted by Forge (1970), affirmed by Gell (1998), and taken up by Küchler and Carroll (2021) as well as Bolton and Mitchell (2021), to arrive at a more effective understanding of Melanesian ritual artefacts we must focus our attention on what an object *is* and *does* rather than on what it *means*.

Given this, I suggest looking at the north Vanuatu practices and objects considered in this paper as *memento admirari*: visual reminders whose purpose is to make the spectator become (or return) aware of the network of arcane relations that invisibly rule everyday life, and of the distance that separates the profane from the initiate into its mysteries. In other words, such expressions are wonder-awakening processes that with the materialisation of 'visually exceptional objects' (see also Mondragón 2015) allow for the bodily experiencing of the latent, complex but ordered relations that compose them and generate the fabric of social life. In this process, the understanding of the meaning of a given artefact ceases to be the goal of the fruition of the object (and of ethnographic analysis); meaning (or more precisely, meaning control of what is given to be seen) is the means to replace one impression with another. The ultimate aim is to disorientate the observers and make them feel the unfathomable nature of reality.

So what to make of these reflections in relation to the ambition to describe perceptual Melanesian regimes? Let us return to Strathern's considerations, from which this paper takes its starting point. Strathern's aim was not that of offering a description of the way in which Melanesian 'do see', but rather that of trying to construct a new 'Euro-American standpoint' (grounded in ethnography) from which to have a second glimpse of Melanesian practices.

Now, relying on what emerged so far, I suggest to keep our eyes on the perspective shift so well described by Strathern within the field of Euro-American standpoints, and consider this very move as the point of contact with what happens in North Vanuatu: *unlearning to see, to see anew*. My

argument is that it is exactly this dynamic that better mirrors (and thus more appropriately describes) the Melanesian perceptual regime itself.

I think there is, in this line of reasoning, a constant echo of the field: besides my personal experience, in several Melanesian rituals the initiates are invited to 'cleanse their eyes to see anew' (see Barth 1975; Biersack 1982). Given this, the process of unlearning to see (*to see anew*) would act not only as a reflexive anthropological metaphor but as the basis of a true ethnographic theory, emerging from empirical practices.

Acknowledgements

I wish to acknowledge the Fyssen Foundation for funding this research through a postdoctoral fellowship for the years 2021-2023, as well as the Department of Social Anthropology at the University of Cambridge and the Vanuatu Cultural Centre for their support. I would like to thank Marilyn Strathern, who has been my supervisor throughout the Fyssen Postdoctoral Fellowship, for her careful, inspiring, and humane guidance, my Fyssen mentor Susanne Küchler, who has constantly encouraged me to pursue my research path, and Carlo Severi, in whom I am privileged to have a brilliant and sensitive interlocutor. I would also like to express my gratitude to my family, who has always supported me, from near and far, during the long months of fieldwork. Finally, I would like to extend my warmest thanks to the communities of Ambrym and Malakula who have adopted me for welcoming me, as always, with great generosity and deep care, taking me beyond what I am used to see. *Tankyu tumas, lukim yu*.

De l'art de gouverner la colère.

Pragmatique d'un conflit politique en terres wampis (Aent Chicham, Amazonie péruvienne).

Paul CODJIA

Collège de France, LAS

Résumé :

Depuis 2015 au Nord de l'Amazonie péruvienne, on assiste à l'émergence d'organisations politiques tout à fait inédites dans la région : des gouvernements de Nations autochtones qui revendiquent une autonomie vis-à-vis de l'État. Au sein de groupes auparavant davantage connus pour être « contre l'État » et s'opposant à un pouvoir centralisé, de tels gouvernements interrogent sur le type de relation entre gouvernants et gouvernés que ces collectifs sont en train d'inventer. À partir du cas du Gouvernement Territorial Autonome de la Nation Wampis (de l'ensemble linguistique Aent Chicham), je propose d'explorer cette relation à travers l'ethnographie d'un conflit qui eut lieu lors d'une des assemblées qui rythment la vie politique locale. En particulier, je m'intéresse à la signification de la surprenante impassibilité et maitrise de soi dont font preuve les élus wampis quand s'exprime une colère à leur encontre. Cette étude nous aidera à saisir la nature de ces nouveaux arts de gouverner amazoniens et du pouvoir politique ainsi déployé.

Mots clefs :

Amazonie, Wampis, Art de gouverner, Pouvoir, Rituel

The Arts of Governing Anger

Pragmatics of political conflict in Wampis territory (Aent Chicham, Peruvian Amazon).

Abstract

Since 2015, unprecedented political organizations have emerged in the northern Peruvian Amazon : governments of indigenous nations demanding autonomy from the state. Among groups previously known for being "against the state" and opposed to centralized power, such governments raise questions about the kind of relationship between the elected chiefs and their people that these collectives are inventing. Using the case of the Autonomous Territorial Government of the Wampis Nation (from the Aent Chicham linguistic group), I propose to explore this relationship through the ethnography of a conflict that took place during one of the assemblies that punctuate local political life. In particular, I am interested in the significance of the surprising impassivity and self-control displayed by elected leaders when anger is expressed against them. This study will help us to grasp the nature of these new Amazonian arts of governing and the political power they unfold.

Keywords

Amazonia, Wampis, Arts of governing, Power, Ritual

En Amazonie péruvienne, plusieurs groupes autochtones ont récemment choisi de se réapproprier certains des outils d'administration et de gouvernement des démocraties représentatives afin de revendiquer leurs droits territoriaux et d'acquérir une légitimité sur la scène politique nationale. En 2015, est né le Gouvernement Territorial Autonome de la Nation Wampis (GTANW), premier du genre, autoproclamé par 300 leaders locaux et non-reconnu par l'État péruvien. Les Wampis sont un groupe d'environ 15 000 personnes, demeurant sur un territoire forestier de plus d'1 million d'hectares au Nord-Ouest du Pérou, à la frontière avec l'Équateur. Ils appartiennent à l'ensemble linguistique Aent Chicham, anciennement appelé jivaro (Deshoullière et Utitiaj Paati 2019). L'objectif du Gouvernement est de définir une politique commune à tous les villages wampis pour revendiquer leur droit international à l'autodétermination comme peuple et nation autochtone, et protéger l'ensemble du territoire ancestral de l'avidité et des dégâts écologiques des industries extractives (de pétrole, de bois ou d'or) (Codjia et Colliaux 2018 ; Codjia 2019 ; Niederberger 2020 ; Noningo et Barclay 2021).

Le gouvernement wampis est constitué d'un organe exécutif (un président élu au suffrage universel direct appelé *Pamuk* et son cortège de ministres), et d'un organe législatif (la Grande assemblée, *uun iruntramu*, constituée de représentants provenant de chaque village). Le GTANW organise régulièrement des assemblées pour prendre des décisions concernant les orientations politiques générales, en termes d'économie, d'éducation ou de santé par exemple, ou pour définir les stratégies à adopter à l'égard des institutions étatiques ou des acteurs privés étrangers désirant s'établir sur le territoire. En terres wampis, nous assistons donc à l'émergence de structures gouvernementales inspirées des démocraties étatiques, inédites dans cette région où les collectifs humains étaient auparavant davantage connus pour être « contre l'État », c'est-à-dire refusant la stabilisation d'un pouvoir centralisé (Clastres 1974). Des relations originales entre gouvernants et gouvernés sont ainsi inventées par composition avec les valeurs morales locales et des pratiques politiques plus anciennes.

Le précepte selon lequel gouverner requerrait une certaine maîtrise de soi est un trait bien connu et documenté de la tradition gouvernementale européenne. Que ce soit en régime monarchique ou démocratique, pléthore de travaux montrent que princes, présidents ou ministres s'imposent une discipline corporelle destinée à dissimuler ce qu'ils ou elles pensent et ressentent vraiment. Ils s'attachent à adopter une conduite visant à instaurer une distance sociale avec les gouvernés et affirmer une position de pouvoir par leur capacité d'autocontrôle (Elias 1985 ; 1990 ; Senellart 1995 ; Haroche 2002). Dans les arts de gouverner des démocraties libérales, cette compétence est constamment mobilisée et testée dans le jeu politique : elle est mise à rude épreuve quand vient l'heure des invectives ou des débats houleux, chacune des parties cherchant à faire « sortir de ses gonds » son contradicteur pour l'amener à exprimer une colère non maitrisée pouvant le disqualifier aux fonctions de gouvernant (Turbide 2012 ; Le Bart 2018, p.137-197).

Dans les assemblées du Gouvernement Territorial Autonome de la Nation Wampis, les gouvernants font également montre d'une maîtrise de soi saisissante. J'ai été frappé d'assister à des séances, certes rares, mais lors desquelles les élus étaient rudement interpellés, par des habitants ou d'autres leaders politiques, selon des modalités verbales et gestuelles qui, à n'en point douter, auraient été qualifiées de violentes par des habitués de la praxis politique des démocraties libérales. Mais à rebours de certains comportements fréquemment observés dans ces démocraties, les élus wampis restaient imperturbables face à ces assauts verbaux et ne répondaient jamais à l'ire par la colère. La virulence des prises de parole ne suscitait aucune désapprobation dans l'assemblée et étaient souvent applaudies, tandis que les gouvernants vilipendés adoptaient une posture d'écoute impassible avant de répondre de manière calme bien que ferme.

En réponse à des expressions acceptées et célébrées d'une colère intense à leur encontre, l'invariable impassibilité des gouvernants m'est rapidement apparue correspondre à des normes de débat et d'incarnation du pouvoir qui contrastent avec celles que j'avais coutume de voir sur la scène politique française. D'abord, de telles manifestations de colère ne semblent pas

enfreindre les règles locales de la bienséance et ne sont pas perçues comme des menaces pour la bonne tenue des débats à réprimer ou réprimander. Ensuite, elles constituent des interventions légitimes face auxquelles tout gouvernant doit savoir répondre, jamais sur le mode de la confrontation mais sur celui de l'apaisement des tensions. Quelles sont les normes de conduites et les valeurs morales qui président à ces interactions conflictuelles en assemblée ? Que signifient cette impassibilité et ce calme caractéristiques des gouvernants ?

Dans cet article, je souhaite montrer que cette maîtrise de soi propre aux arts de gouverner wampis n'a pas pour fin l'établissement d'une distance sociale entre gouvernants et gouvernés, c'est-à-dire d'une herméticité entre leurs pensées et ressentis respectifs qui légitimerait le pouvoir politique par affirmation de son inaccessibilité. Au contraire, elle vise à la construction d'une alliance politique qui garantit aux gouvernés que leurs élus sont à leur écoute, en mesure d'apporter une réponse satisfaisante à leurs doléances, ou disposés à affronter leur colère.

Pour y parvenir, je propose d'esquisser une analyse pragmatique de la relation entre gouvernants et gouvernés lors des assemblées, c'est-à-dire d'élucider les ressorts interactionnels autant linguistiques qu'extralinguistiques (Severi et Bonhomme 2009) propices à son façonnement. Dans une première partie, je reviendrai sur les compétences relationnelles que doit posséder une personne pour être reconnue comme leader (*emkau*) et élue au sein du GTANW. Ces compétences sont mises en acte de manière exemplaire par un rituel de quête visionnaire que doit avoir effectué le candidat pour prétendre au poste. Je m'attarderai ensuite sur le rituel d'intronisation des élus, dérivé de la salutation cérémonielle *anemamu* bien documentée dans la littérature sur les groupes Aent Chicham. Nous verrons que cette innovation protocolaire constitue un véritable « rituel de gouvernement » (de L'Estoile 2015) qui permet au gouvernant d'affirmer en assemblée être prêt, entre autres, à recevoir et à endurer les critiques et la colère des gouvernés. Enfin, j'étudierai comment ces rituels fournissent un canevas interactionnel guidant les débats conflictuels, autant l'expression des invectives adressées aux élus que leur réponse idoine. Au fond, il s'agira de conduire une réflexion sur la nature du pouvoir politique au sein de ce gouvernement amazonien.

Un gouvernement de visionnaires

Les arts de gouverner wampis se développent à partir d'une règle de bienséance fondamentale : toute injonction entre personnes adultes est proscrite, le gouvernant élu ne peut ni ordonner, ni commander. Le président ne dispose d'aucun pouvoir coercitif et doit, pour diriger, c'est-à-dire mettre en œuvre les orientations politiques générales qu'il porte, tenter de produire le consentement permanent des gouvernés lors des innombrables moments d'assemblées qui rythment la vie politique.

On peut considérer la construction du leadership politique wampis, condition pour être élu au gouvernement, comme l'apprentissage d'un certain usage de « la parole en assemblée », *iruntrumanum chichat*, à travers laquelle est produit un consensus autour d'une décision. Pour s'opposer à la dynamique de fragmentation du groupe, classique dans les basses-terres amazoniennes, le gouvernant doit travailler à fédérer autour de lui pour faire exister la nation wampis. En ce sens, ce cas s'inscrit dans le modèle lévi-straussien classique de la chefferie amérindienne dans lequel le chef est créateur du groupe unifié et non l'inverse (Lévi-Strauss 1947). En revanche, ce cas invalide le modèle clastrien du « chef sans pouvoir » dont les paroles ne sont pas écoutées (Clastres 1962). Au contraire, en terres wampis, le leadership et par suite la position de gouvernant sont le résultat d'un usage adéquat et maîtrisé de la parole suscitant le consentement chez l'autre à être gouverné. En quoi consiste donc cette conduite et cet art oratoire public ?

Pour être entendu, espérer emporter l'adhésion de l'auditoire et construire une position de leader politique, le locuteur doit parler avec force, dignité, fierté et sérieux (*kuntuts*) en assemblée. Pour appuyer la force performative de son discours, il peut porter une couronne de plumes (*tawas*), afficher des peintures rouges au roucou sur le visage, voire brandir une lance (*nanki*). Celui ou celle qui prend la parole doit se conformer à l'*ethos* des guerriers de jadis, du temps des vendettas incessantes et des guerres de chasse aux têtes (Taylor 1985 ; Descola 1993), pour susciter l'admiration des participants. L'orateur pourra alors être reconnu comme une « personne

puissante » (*kakaram*), et même, comme « un visionnaire » (*iimaru* ou *waimaku*) qui a reçu le pouvoir d'un esprit puissant *arutam* à travers un rêve ou une vision induite par l'ingestion ritualisée de plantes psychotropes.

Cette « vision » (*waimakmu* ou *iimiarmu*) montre un avenir dans lequel le visionnaire réalise ses ambitions d'accomplissement personnel : poursuivre des études supérieures, devenir un professionnel (infirmier, enseignant, ingénieur en environnement, avocat, etc.), fonder et faire vivre une famille, exercer un mandat politique. Convaincus qu'un jour ils pourront réaliser leurs désirs, les hommes ou les femmes visionnaires affichent une confiance en eux inébranlable. Ceux qui aspirent à devenir président de leur communauté ou du GTANW tentent même d'influencer le contenu de leur expérience induite par les plantes psychotropes pour obtenir des visions qui montrent leurs villages développés économiquement et leurs habitants « vivant bien » et en paix sur le territoire ancestral (*buen vivir* en espagnol ou *tarimat pujut* en wampis). Ce type de « visions pour le bien de tous et toutes » donne la force à son possesseur de devenir un gouvernant et est utilisé comme argument pour être élu. La vision constitue alors un véritable programme politique.

La possession d'une vision est même une condition explicitement mentionnée dans les statuts constitutifs du GTANW pour être élu président du gouvernement. Le terme *pamuk* employé pour désigner le président du GTANW faisait traditionnellement référence à l'homme de vision le plus expérimenté et le plus ancien d'un groupe d'alliance, qui enseignait aux jeunes l'art de la guerre, tandis que le terme *iimaru* utilisé pour désigner le président d'un village (premier niveau hiérarchique au sein du GTANW) signifie littéralement « celui qui a vu », c'est-à-dire obtenu une vision.

Le modèle canonique d'une rencontre avec l'esprit *arutam* et d'obtention de son pouvoir-vision suit une séquence d'actions précise à laquelle l'impétrant doit se préparer. L'interaction commence par l'apparition de l'*arutam* sous une forme effrayante, comme un imposant jaguar, un anaconda gigantesque ou une tête décapitée roulant sur le sol. L'aspirant doit ensuite s'en approcher, adopter une attitude menaçante, effrayer à son tour, voire frapper cette manifestation. L'*arutam* prend alors une apparence humaine, donne son pouvoir ou révèle au visionnaire un futur plein de réussites. La première apparition de l'esprit met à l'épreuve les quêteurs et teste leur capacité à « endurer » (*katsunta-*) leur peur et à rivaliser avec elle, c'est-à-dire à agir comme des personnes « puissantes » (*kakaram*). La seconde apparition sous forme d'un ancêtre humain récompense cet effort d'un don de pouvoir pour qu'ils puissent devenir effectivement puissants (Codjia 2022). Si le leader politique doit posséder le pouvoir d'un *arutam* pour être élu au sein du gouvernement, c'est qu'il est attendu de lui qu'il soit en mesure d'adopter une position analogue vis-à-vis des gouvernés à celle de l'*arutam* vis-à-vis du quêteur : il doit cultiver des situations de confrontation et de rivalité avec lui et transmettre son pouvoir (Codjia 2019).

Ainsi, le bon gouvernant transmet ses connaissances, enseigne les principes légaux et les textes juridiques en faveur des droits des peuples autochtones, et, surtout, encourage les participants à prendre la parole et à exposer leur opinion afin que chacun et chacune contribue à la décision finale. Le bon leader doit « donner de la force » (*ikaka-*) aux membres de l'assemblée. Il les motive à s'unir pour défendre le territoire à l'image de leurs ancêtres guerriers puissants et intrépides, prêts à se battre contre les ennemis pour protéger leurs proches. Il doit être « celui qui ouvre la voie » (*emkau*) c'est-à-dire montre aux autres comment participer en assemblée, comment emporter l'adhésion, fédérer et acquérir un pouvoir politique.

Autrement dit, le gouvernant wampis doit, pour préserver sa légitimité politique, susciter chez les administrés le désir de lui ressembler et d'acquérir le même pouvoir que lui. On aboutit à une situation paradoxale dans laquelle le leader et gouvernant, pour conserver sa position de pouvoir, doit s'ériger en exemple à suivre et produire d'autres positions de pouvoir, des rivaux politiques (Codjia 2019). Ce modèle du leader wampis n'a rien du chef charismatique weberien (Weber 2013). Sa prestance et son art oratoire, toujours présenté comme fruit d'un apprentissage ou d'un don visionnaire pouvant être acquis par tout le monde, ne servent pas à subjuguer pour finalement contraindre et imposer une vision, mais à faire consentir par la

promesse d'obtenir un même prestige et une même reconnaissance sociale.

De leur côté, les autres participants aux assemblées, qui ne sont pas membres de l'exécutif, testent en permanence la légitimité de l'autorité qui est attribuée aux élus en s'assurant qu'ils sont disposés à la confrontation, à transmettre leurs connaissances et leurs savoir-faire. Prendre la parole en assemblée étant une occasion accessible à tous et à toutes d'acquérir un certain prestige social en s'inspirant de celles et ceux qui jouissent déjà de ce prestige, l'assemblée est une arène d'un concours d'éloquence où s'affrontent des individus en quête de pouvoir et dont le trophée est l'obtention d'un consensus.

À travers l'encouragement des élus à prendre la parole en assemblée, on comprend que le pouvoir politique s'acquiert d'abord à travers l'apprentissage de la confrontation aux gouvernants « puissants » (*kakaram*). Par cette rivalité, les participants aux assemblées apprennent à ajuster leur attitude à des normes de conduites correspondant à l'*ethos* de la personne « puissante » incarné par le gouvernant.

Un rituel de gouvernement : l'*anemamu* modifié.

L'appel et la disponibilité du gouvernant à la confrontation est manifeste dans le rituel d'intronisation du *pamuk*, réalisé après les élections. Ce rituel s'inspire d'une salutation cérémonielle qui existait bien avant l'apparition d'une structure gouvernementale et avait lieu jadis quand des membres de familles distinctes décidaient de s'unir pour réaliser une expédition guerrière contre leurs voisins d'un groupe linguistique différent. Ce dialogue rituel s'appelle *anemamu*, littéralement « faire aller ensemble » ou « faire union » (*anemamu/ a-nema-mau* / CAUS-aller. ensemble-NZR) (Gnerre 1986, p. 339).

Traditionnellement, cette salutation consiste en un « face-à-face » entre deux individus ou groupe d'individus (Surrallés 2003). Couronne de plumes, peintures faciales et lance en main, chacun des deux interlocuteurs s'exprime tour à tour. D'abord, des mouvements vifs et menaçant du bras brandissant la lance sont exécutés en direction du partenaire. Le rythme est calqué sur celui des pas : un pas en avant quand la lance est pointée, puis un pas en arrière, l'ensemble répété plusieurs fois. Ensuite, l'individu se place debout à deux mètres de son allié, puis prononce un discours dont l'élocution est rapide et saccadée, le volume sonore élevé. Ces paroles insistent sur la nécessité de trouver un accord pour résoudre les problèmes et affronter l'ennemi commun. L'attitude belliqueuse, qui contraste avec les paroles dont le contenu sémantique fait l'éloge de l'alliance politique, est destinée à démontrer la force et la motivation personnelle de celui qui réalise le salut, et à susciter l'admiration de son interlocuteur. Il s'agit pour les deux parties de révéler leur puissance afin de prouver la pertinence de l'union. L'efficacité de l'*anemamu* repose sur l'engagement individuel et l'émulation réciproque ainsi produite. L'un de mes amis et fin connaisseur du rituel m'a affirmé qu'il s'agissait bien d'une compétition (*nekapnaiat*) : c'est à celui qui impressionnera voire intimidera le plus l'autre par sa performance. Cette salutation met en scène une rivalité pour faire union.

Ce rituel présente un modèle de conduite à adopter pour réaliser une union politique. Pour le résumer, il consiste en deux attitudes distinctes alternativement incarnées par chacun des participants lors de la performance. D'abord, on exprime un décalage clair entre le sens produit par le contenu sémantique des paroles, dithyrambique à l'égard de l'alliance politique en cours, et le sens produit par le comportement belliqueux qui rappelle la possibilité d'un basculement dans une hostilité menant à une scission du groupe, potentialité qui traduit l'attachement des individus à leur « autonomie » (*ankan*). Ensuite, pendant que l'un exécute son discours puis les mouvements offensifs, le second reste impassible face à cette démonstration de force. Une manière de signifier qu'il ne craint pas la puissance ainsi déployée à son encontre et qu'il ne laisse pas son compétiteur l'impressionner facilement. Dans ce contexte de célébration rituelle d'une alliance politique en cours, l'impassibilité est tout autant preuve d'une force individuelle que l'énonciation énergique du discours. Par ailleurs, contrairement à un conflit entre des ennemis véritables où l'on rendrait coup sur coup sans laisser l'opportunité à l'autre de riposter,ici, l'impassibilité est une performance obligatoire pour laisser le temps à chacune des parties de s'exprimer et leur garantir la possibilité d'être reconnues comme puissantes (*kakaram*) au sein et par cette union. L'alliance n'est justifiée que si elle promet le « renforcement » individuel (*empowerment* dirions-nous en anglais) de tous et toutes.

Figure 1. L'*anemamu* modifié – village de Soledad, 2020.

Comme je l'annonçais un peu plus haut, les membres de l'exécutif du Gouvernement ont inventé une forme simplifiée de cette salutation rituelle qui a lieu désormais lors de la cérémonie d'investiture du nouveau président. Une vidéo d'un ami postée sur un célèbre réseau social en 2020, suite à l'élection du deuxième *pamuk* de l'histoire du GTANW, immortalise l'évènement. On peut y voir un face-à-face entre deux participants, le nouveau président et un individu spécialiste de l'exécution de l'*anemamu* (figure 1). Or désormais, seul le spécialiste exécute la performance face au gouvernant impassible. Dans le contenu sémantique de son discours, l'individu félicite le nouvel élu et rappelle son rôle de défenseur du territoire et des intérêts des membres de la nation wampis. Contrairement à sa forme classique dans lequel les positions des participants alternent, cette forme de l'*anemamu* force la distinction entre gouvernants et gouvernés. Cette distinction ne marque pas la supériorité oratoire du gouvernant - puisqu'il reste de marbre -, mais sa capacité à écouter les autres, à les laisser rivaliser avec lui, et à encaisser les attaques verbales qui lui seront adressées en assemblée durant son mandat. Il est moins nécessaire pour l'élu de prouver sa maîtrise du discours en assemblée (*iruntramunam chichat*), l'élection étant déjà une reconnaissance claire de cette compétence. Maintenant, le rituel d'intronisation met en scène sa capacité à rester à la portée de la force performative de la parole des autres, et ainsi à ne pas abuser du pouvoir que lui confère la structure gouvernementale. Pour que l'alliance politique consacrée soit viable, le gouvernant doit être celui qui « endure » (*katsunta*) les futures attaques verbales des gouvernés pour préserver l'union politique, et les gouvernés ne doivent pas hésiter à exprimer leur opinion, à venir tester cette endurance et la capacité de l'élu à produire de nouveau du consensus (après son écoute impassible).

Ce rituel de gouvernement met pleinement en lumière les conditions paradoxales dont nous parlions plus haut de construction du pouvoir politique wampis : par cette cérémonie d'investiture, le président invite les membres de l'assemblée à prendre la parole, à participer au processus de délibération et à peaufiner leur art oratoire pour qu'ils puissent acquérir eux-aussi du leadership et, pourquoi pas, devenir un jour *pamuk* à leur tour. La maîtrise de soi et l'impassibilité du gouvernant wampis ne produisent pas une distance sociale avec les gouvernés mais une proximité confrontante pour montrer qu'il ne craint pas de remettre en jeu son pouvoir. Tâchons maintenant d'analyser comment cette confrontation s'exprime hors cadre rituel.

L'art de gouverner la colère

Je m'appuierai ici sur les données recueillies lors d'une assemblée qui eut lieu en 2017, organisée par le GTANW, dans le village wampis dePuerto Galilea, sur la rive occidentale de la rivière Santiago au Nord du Pérou. Les habitants ont été invités par le gouvernement pour décider ensemble du sort à réserver à des orpailleurs qui se sont implantés sur un des affluents de la rivière, un peu plus au Sud du village. Cette activité a un impact écologique particulièrement néfaste. Pour extraire l'or du lit des rivières, les orpailleurs « lavent » (*lavar* en espagnol) les

sédiments prélevés au fond des cours d'eau avec des produits chimiques comme le mercure pour agglomérer les particules du précieux métal. Ils rejettent ces produits dans les cours d'eau, empoisonnant les poissons et les populations qui s'en nourrissent. Une grande majorité des habitants de la zone s'oppose fermement à cette activité, parfaitement illégale au Pérou. Or, certains habitants de La Poza, petit village qui jouxte la communauté de Puerto Galilea, où demeurent des commerçants blancs et métis venus des Andes et de la côte péruvienne, sont accusés d'avoir financé les machines à moteur qui permettent d'extraire le minerai.

Dans le local où se déroule la réunion, l'atmosphère est électrique. Ce n'est pas la première fois qu'une assemblée est convoquée pour traiter de ce sujet et les habitants sont exaspérés par l'attitude des orpailleurs qui reviennent toujours s'implanter dans la région, même après avoir été expulsés par la police nationale ou les villageois. Beaucoup d'individus sont venus avec leur lance, et arborent des peintures faciales, prêts à en découdre avec les personnes de La Poza qu'ils croient responsables de cette activité. Ils souhaitent les expulser définitivement du territoire wampis, même celles qui sont installées depuis plusieurs années dans ce petit centre peuplé.

“ La maîtrise de soi que requièrent les arts de gouverner wampis est corrélative d'une certaine conception du pouvoir politique qui ne peut s'acquérir qu'à la condition paradoxale de sa constante transmission.”

L'exécutif du GTANW propose une énième confiscation du matériel d'extraction, et essaie de contenir les ardeurs guerrières des personnes présentes en trouvant un accord avec les représentants de La Poza pour éviter l'expulsion des commerçants et de leur famille. Cette expulsion serait illégale au regard de la loi péruvienne, et injuste pour ceux qui ne sont pas impliqués dans l'activité. Les preuves manquent pour prouver la culpabilité des habitants de La Poza. Une telle expulsion signerait par ailleurs l'arrêt de mort politique du Gouvernement qui en bannissant des habitants de ce village se mettraient à dos tous les commerçants présents sur le territoire ancestral. Les gouvernants tentent de trouver une issue la plus pacifique possible à ce conflit, mais se voient accusés d'être trop conciliants envers les orpailleurs et leurs complices. Pire, cette situation est propice à faire naître des soupçons de corruption des gouvernants par les orpailleurs qui, si elle persiste, engendrerait la perte de leadership et peut-être même une destitution.

Les participants à l'assemblée manifestent clairement leur colère (*kajeamu*) envers les orpailleurs, les habitants de la Poza et les gouvernants. Une personne qui exprime sa colère en assemblée pourrait, si elle s'y prend mal, être accusée de vouloir faire « échouer » (*emesa-*) le processus de construction d'un accord et d'un consensus, et donc menacer l'union politique nécessaire à la défense de l'ensemble du territoire ancestral (union qui inclus nécessairement les habitants de La Poza dont certaines familles sont là au moins depuis les années 1980). Par suite, elle perdrait elle-même en prestige et en leadership puisque, précisément, le pouvoir politique se mesure à l'aune de la capacité à produire du consensus. Pour que la performance de l'ire soit réussie, c'est-à-dire pour qu'elle emporte l'adhésion du plus grand nombre et contraignent les gouvernants, il faut essayer de donner des gages discursifs, même minimes, d'une possibilité de conciliation et de résolution pacifique du problème. Cette condition contradictoire de l'efficacité de la performance de la colère produit souvent un décalage intéressant entre le dit et le dire, entre le contenu sémantique du discours et les modalités de son expression. On retrouve alors la même forme de décalage pragmatique caractéristique de la salutation rituelle *anemamu* mais selon des degrés moindres, entre le sens produit par l'attitude qui renvoie à un comportement guerrier et menaçant – indexant la potentialité d'une division politique – et le contenu des paroles dont certains aspects doivent dessiner, ne serait-ce que vaguement, un horizon possible pour un consensus et la convivialité.

Après de longues heures de débats et de négociations, un jeune homme, excédé, muni de sa lance et le visage entièrement peint en noir avec du *Genipa americana*, demande la parole et

Figure 2. Un membre de l'assemblée s'exprime sur le cas des orpailleurs – village de Puerto Galilea, 2017.

monte sur l'estrade pour exposer son opinion (figure 2). Le volume sonore de sa voix est élevé. Il exécute des gestes amples et secs avec ses mains. Il pointe ceux qu'il estime être responsable de la pollution, et les élus assis sur l'estrade. Voici son propos en intégralité, prononcé originalement en castillan.

« Très tolérants nous sommes, nous, les autochtones. Je vais le dire très clairement. Je vais parler de manière détaillée en castillan, qu'on m'excuse parce que ce n'est pas ma langue maternelle. Que Monsieur le Président écoute. Et que les compagnons de La Poza qui sont présents écoutent également. Ce n'est pas bien. Ce n'est pas bien. Je vais le dire très clairement. Depuis longtemps, c'est certain, les frères de La Poza ont violé les droits de notre environnement. Notre environnement n'a-t-il pas des droits ? Il a des droits Messieurs ! [Un leader politique dans l'assemblée précise : « il a de la valeur, pas des droits »]. C'est très bien le compte-rendu de la réunion qui est en train d'être écrit. Mais ce compte-rendu ne mentionne pas ce qui sera indemnisé en fonction des dommages. Si ces messieurs veulent rester ici qu'ils s'engagent officiellement à indemniser pour les ressources endommagées sur notre territoire [applaudissements]. Et je vais vous dire, après avoir reconnu cela, après l'indemnisation, en leur donnant jusqu'à décembre comme délai, qu'ils soient expulsés ! Ou sinon nous aurons toujours des problèmes avec ces messieurs. Je vais leur dire très clairement. Qu'ils arrêtent de travailler avec les entreprises minières. Avec l'entreprise « énergie des mines » [?]. En signant beaucoup d'accords avec les entreprises pour travailler sur notre territoire, ils vont trop loin ! [Applaudissements]. Merci messieurs, j'espère que messieurs les dirigeants ne vont pas rester muets. Je vais le dire très clairement. Qu'ils parlent ! Car ils nous ont manipulés pour qu'on soit ici ! Merci [applaudissements]. »[1]

Dans cet exemple, le ton est sévère et le discours injonctif, laissant transparaître une colère (*kajeamu*) très claire envers les représentants de La Poza et l'exécutif du GTANW. La dimension extra linguistique de ce discours est saturée de signes belliqueux. Son discours prône par ailleurs une division : il souhaite bannir des habitants de La Poza du territoire wampis, alors que le Gouvernement Territorial Autonome dit garantir les droits des personnes qui, avec son accord, y résident. Les habitants allochtones de La Poza font partie du consensus qui permet au Gouvernement d'exister. Pendant son discours, il n'hésite pas à pointer les dirigeants qu'il met en cause de la main, la lance brandie dans l'autre. Il instaure un face-à-face avec les dirigeants qui rappelle l'*anemamu* et emploie un ton ouvertement accusateur envers eux. De cette manière, le jeune orateur critique la position qu'il estime trop complaisante des élus du GTANW. Il rivalise avec eux et tente de rallier les membres de l'assemblée à sa position. L'assemblée montre son adhésion au discours de l'homme par une série d'applaudissements

[1] «Muy tolerantes somos como indígenas. Bien claro voy a decir. Por más que yo voy a hablar todo detallado en castellano que disculpen porque no es muy dialecto. Para que escuche el señor aquí presidente. Y que los compañeros de La Poza que se encuentran aquí también que escuchen. Esto no es bueno. No es bueno. Lo voy a decir bien claro. Por cierto, desde antes, los hermanos de La Poza han violado el derecho de nuestro medio ambiente. ¿Acaso nuestro ambiente aquí no tiene derecho? ¡Tiene derecho señores! [intervención en la asamblea de un líder: «tiene valor, no derecho»]. Está bien el acta que se está redactando. Pero en el acta no se menciona por cuanto daño, cuanto se va a indemnizar. Si estos señores quieren quedarse aquí que se comprometen oficialmente a indemnizar a esos recursos que han dañado en nuestro territorio. [applaudissements]. Y le voy a decir, después de reconocer eso, después de la indemnización dándoles un plazo hasta diciembre, ¡que se desalojen! O siempre vamos a tener problemas que esos señores. Bien claro les voy a decir. También que dejen de firmar con las empresas mineras. Con la empresa «energía de minas». ¡Haciendo convenios con muchas empresas para trabajar sobre nuestro territorio, ya están abusando! [applaudissements] Gracias señores, espero que los señores dirigentes no se queden callados. Lo voy a decir bien claro. ¡Que hablen! ¡Porque ellos nos han manipulado para estar aquí! Gracias. [Applaudissements]»

nourris et spontanés. Porté par ces manifestations d'adhésion, l'orateur met au défi les dirigeants d'adopter la même position que lui, sans quoi ils seront restés « muets » face à l'adversaire commun, c'est-à-dire incapables de défendre les intérêts de la majorité.

Cette bellicosité est cependant atténuée par certains éléments de langage. En effet, bien qu'il souhaite l'arrêt des activités minières, une indemnisation pour les dégâts écologiques causés et le bannissement des responsables, il désigne ces mêmes responsables par les termes « compagnons » (*compañeros*) et « frères » (*hermanos*), d'habitude employés pour maintenir une convivialité avec les allocutaires. Ici, il semble que le locuteur essaie de maîtriser la teneur guerrière et colérique de son attitude. Par l'usage de ces termes d'adresse, il ne traite pas radicalement les accusés en ennemis et leur laisse une étroite latitude pour négocier et faire amende honorable. Ainsi, il montre tout de même un attachement à l'unité politique et à un consensus final, condition pour que son discours en colère soit recevable.

Face à ce type d'interventions, la réponse est d'abord invariable de la part des dirigeants : l'impassibilité. Ils laissent la personne s'exprimer, sont à l'écoute, ne coupent pas la parole et restent sérieux et dignes (*kuntuts*), assis derrière à la table sur l'estrade (figure 2). Les gouvernants finissent ensuite par prendre la parole pour répondre à cette colère. L'extrait suivant illustre parfaitement le ton de leur discours.

« Messieurs, moi aussi je suis en colère, tout comme vous, je suis aussi en colère. Mais nous voulons résoudre le problème, écoutez-moi, vous êtes grands et sages. Tout à l'heure, vous m'avez dit que vous alliez vous venger de l'ennemi. Je pourrais aussi le faire, je pourrais aussi y aller. Mais nous proposons autre chose, autre chose. Frères, nous sommes des professionnels, vous êtes des professionnels. Nous avons tous reçu une éducation, ce que nos ancêtres faisaient dans le passé [la guerre et la vendetta], ce n'est plus possible maintenant. C'est pourquoi nous parlons [ensemble dans cette assemblée], car nous sommes des professionnels mes enfants. Vous êtes grands et je vous le dis, il faut trouver une solution, cela je vous le dis sans colère. Donc, avec cette force mes enfants, arrêtez les gens [les orpailleurs], arrêtez-les, mais par une voie pacifique, vous parlez de respect, j'en parle aussi. »[2]

Le dirigeant commence par assurer partager la colère des gouvernés, mais rappelle qu'il n'est plus possible d'agir par la vengeance comme le faisaient leurs ancêtres guerriers, bien qu'il aurait lui aussi assez de courage et de force pour s'engager à leur côté dans une telle entreprise. Il sous-entend qu'il continue d'incarner l'*ethos* guerrier hérité de leurs aïeux, prêt à défendre le territoire. Pour autant, il insiste sur le fait que de tels actes ne sont pas dignes de personnes qui sont désormais « éduquées » et « professionnelles », à l'instar des hommes et des femmes politiques qui exercent à la capitale Lima et qui sont censées se conformer aux cadres juridiques. Mais loin d'établir une distance entre lui et les autres membres de l'assemblée, ils les flattent et affirment qu'eux aussi sont des « professionnels », comme lui, sous-entendus de potentiels gouvernants. De la sorte, il les « rend puissant » (*ikaka-*) comme le sont les leaders politiques. Ils doivent trouver des solutions ensemble et ne pas cultiver des idées promouvant des actes de division. Passée l'impassibilité, marque de respect de la parole en colère de chacun, la réponse du gouvernant consiste à inciter les gouvernés à adopter la conduite du gouvernant pour qu'ils puissent acquérir davantage de prestige, en bref, être comme lui.

Conclusion

L'impassibilité et la maîtrise de soi que requièrent les arts de gouverner wampis sont corrélatives d'une certaine conception du pouvoir politique qui ne peut s'acquérir qu'à la condition paradoxale de sa constante transmission en assemblée, à travers un usage spécifique

[2] «*Uun aiña, wisha kajeajai, atum kajearum imauk kajeajai. Turasha chicham iwarami tusa, anturtuktarma, atum uun aiñarum nuu. Nuiksha chichartakrum wiña, amek suir mikintrattame surimakmeka turutrum, wika turumaiñaitjai, wika waimaiñaitjai. Nuna tajarme. Iika, chikicha tajai, chikicha tajai. Yatsuru yacha asar, atumka yacha aiñarme, yacha asar. Yachamaru asar, iiña uuntri nuik urukiarma, ituramu awa nuka nutikñashti tusar chichaji, yachamaru asar uchita, iman aruminin tajarme, apanma tajarme, kajeaku tatsujai. Tuma asamtai, atum jui imati aents emetatarma uchirua, emetatarma, turasha chicham nakuekmi, arantuku atai tusa tarume, wisha takun tajai.*»

d'une parole qui « renforce » les autres (*empower*) (*ikaka-*). L'impassibilité du gouvernant n'y est pas un mur expressif, un voile opaque destiné à cacher son intériorité, mais monstration double de sa disposition à laisser les gouvernés rivaliser avec lui, et de sa capacité à endurer cette rivalité et à se montrer digne de sa position d'élu possesseur d'un pouvoir visionnaire à transmettre.

Cette maîtrise de soi wampis donne à voir un pouvoir politique associé à une idéologie du langage bien différente de celle que nous connaissons dans nos démocraties libérales. Dans ces dernières, la langue est considérée d'abord dans sa fonction déclarative, à dire le vrai ou le faux d'un état de fait ou d'un état d'âme. Le gouvernant y part du principe que ses paroles et ses attitudes expriment ses états intérieurs, ce pour quoi il cherche pudiquement à se contrôler, et à savoir se taire au moment opportun. En terres wampis, le langage se pense d'abord dans sa fonction performative, dans sa capacité à influencer les autres et à les affecter (Duranti 1993). Dans le premier cas, l'impassibilité du gouvernant est une manière de contenir l'intériorité, dans le second, un exercice de résistance à la force de la parole d'autrui. Cette hexis wampis de l'imperturbabilité est au fond la réciproque d'une pratique du pouvoir politique qui se pense essentiellement comme pouvoir d'affecter pour faire « con-sentir », c'est-à-dire faire « sentir ensemble »[3].

Remerciements

En premier lieu, je remercie chaleureusement mes amis wampis et en particulier Geronimo Petsain et Juan Noningo pour nos innombrables rires et discussions. Mes remerciements à la fondation Fyssen pour avoir soutenu mes recherches. Je remercie également Eduardo Kohn, Lisa Stevenson, Ségolène Guiniard et Philippe Blouin du département d'anthropologie de l'université McGill, ainsi que Ingrid Hall, Anne-Marie Colpron et les membres de l'Équipe de Recherche sur les Cosmololitiques Autochtones pour leur amitié et leur accueil pendant mon postdoctorat au Canada.

[3] Étymologie rappelée par Geneviève Fraisse (2007).

Bibliographie

- Clastres, Pierre. 1962. « Échange et pouvoir : philosophie de la chefferie indienne ». *L'Homme*, 51-65.
- ——. 1974. *La société contre l'État : recherches d'anthropologie politique*. Paris : Éd. de Minuit, impr. 1974.
- Codjia, Paul. 2019. « Le dire et le désir : une ethnographie des usages affectifs et politiques de la parole chez les Wampis (Amazonie péruvienne) ». These de doctorat, Paris, EHESS. http ://www.theses.fr/2019EHES0197.
- ——. 2022. « Souffrance et puissance. Affectivité et apprentissage rituel de l'ethos du « guerrier puissant » en terres wampis (Amazonie péruvienne). » *L'Ethnographie*, nº 7-8.
- Codjia, Paul, et Raphaël Colliaux. 2018. « Au Pérou, les Wampis déterminés à protéger leur territoire ». *Le Monde Diplomatique*, juillet.
- Descola, Philippe. 1993. *Les lances du crépuscule : relations jivaros, Haute-Amazonie*. Paris, France : Plon, 1993.
- Deshoullière, Grégory, et Santiago Utitiaj Paati. 2019. « Acerca de la Declaración sobre el cambio de nombre del conjunto Jívaro ». *Journal de la Société des américanistes* 105 (105-2) : 167-79. https ://doi.org/10.4000/jsa.17370.
- Duranti, Alessandro. 1993. « Intentions, Self, and Responsibility : An Essay in Samoan Ethnopragmatics. » In *Responsibility and Evidence in Oral Discourse*, édité par Jane H. Hill et Judith T. Irvine, 24-47. Cambridge : Cambridge University Press.
- Elias, Norbert. 1985. *La société de cour*. Traduit par Pierre Kamnitzer. Paris, France : Flammarion.
- ——. 1990. *La dynamique de l'Occident*. Traduit par Pierre Kamnitzer. Paris, France : Presses pocket.
- Fraisse, Geneviève. 2007. *Du consentement*. Paris : Éditions du Seuil.
- Gnerre, Maurizio. 1986. « The decline of Dialogue and Mithological Discourse among the Shuar and Achuar ». In *Native South American Discourse*, édité par Joel Sherzer et Greg Urban, 307-41. Berlin : Mouton de Gruyter.
- Haroche, Claudine. 2002. « Les usages de l'impassibilité et de la maîtrise de soi dans la

domination politique ». *Les usages de l'impassibilité et de la maîtrise de soi dans la domination politique*, 1000-1020.

• Le Bart, Christian. 2018. *Les émotions du pouvoir : larmes, rires, colères des politiques*. Armand Colin.

• L'Estoile, Benoît de. 2015. « La réunion comme outil et rituel de gouvernement. Conflits interpersonnels et administration de la réforme agraire au Brésil ». *Genèses* 98 (1) : 7-27. https ://doi.org/10.3917/gen.098.0007.

• Lévi-Strauss, Claude. 1947. « La théorie du pouvoir dans une sociétté primitive ». In *Les doctrines politiques modernes*, 41-63. New York : Brentano's.

• Niederberger, Thomas. 2020. « Autonomy in the Amazon : The emergence of the « Gobierno Territorial Autonómo de la Nación Wampis » ». University of Bern.

• Noningo, Shapiom, et Frederica Barclay. 2021. « The Path to Autonomy for the Wampís Nation ». In *Indigenous Territorial Autonomy And Self-Government In The Diverse Americas*, édité par Miguel González, Ritsuko Funaki, Araceli Burguete Cal y Mayor, José Marimán, et Pablo Ortiz-T, 571-89. Abya Yala.

• Senellart, Michel. 1995. *Les arts de gouverner : du « regimen » médiéval au concept de gouvernement*. Paris : Éditions du Seuil.

• Severi, Carlo, et Julien Bonhomme, éd. 2009. *Paroles en actes*. Paris : l'Herne.

• Surrallés, Alexandre. 2003. « Face to Face : Meaning, Feeling and Perception in Amazonian Welcoming Ceremonies ». *Journal of the Royal Anthropological Institute* 9 (4) : 775-91. https ://doi.org/10.1111/j.1467-9655.2003.00173.x.

• Taylor, Anne-Christine. 1985. « L'art de la réduction : la guerre et les mécanismes de la différenciation tribale dans la culture jivaro ». *Journal de la Société des Américanistes* 71 (1) : 159-73. https ://doi.org/10.3406/jsa.1985.2260.

• Turbide, Olivier. 2012. « Les risques de la colère en politique ». *L. Bauer & K. Reinke (éds) : Colère–force destructive et potentiel créatif. L'émotivité dans la littérature et le langage,* Berlin : *Franck&Timme*, 293-312.

• Weber, Max. 2013. *La domination*. Paris : La Découverte.

In the Peruvian Amazon, several indigenous groups recently decided to reappropriate some of representative democracy's administrative and governance tools, in order to claim their territorial rights and gain legitimacy on the national political scene. Thus the Autonomous Territorial Government of the Wampis Nation (ATGWN) was created in 2015. It was self-proclaimed by 300 local leaders but not recognised by the Peruvian state. The Wampis, which number roughly 15,000, live in a forested area covering more than 1 million hectares in north-western Peru, near the Ecuadorian border. They belong to the Aent Chicham linguistic group, formerly known as jivaro (Deshoullière and Utitiaj Paati 2019). The goal of this government is to define a common policy among all Wampis villages to claim their international right to self-determination as indigenous people, and to protect their ancestral homeland against rapacious extractive industries (oil, wood, gold) and the ecological damage they cause (Codjia and Colliaux 2018; Codjia 2019; Niederberger 2020; Noningo and Barclay 2021). The Wampis government consists of an executive body (a president called *Pamuk*, elected by direct universal suffrage, and his ministers) and a legislative body – the Great Assembly (*uun iruntramu*) – made up of representatives from all the Wampis villages. The ATGWN regularly holds assemblies to make decisions about general policy orientations in matters of economy, education and health, for example, or to define a strategy regarding state institutions or foreign private actors who want to enter their territory. Political structures inspired from state democracies have thus emerged in Wampis land. This is unprecedented in a region where human groups were up till now known for being «against the state» in the sense that they refused centralised power (Clastres 1974). By creating these structures, and composing with older political practices and local moral values, they are inventing original relations between those governing and those being governed. The precept that governing requires a certain amount of self-control is a well-known and well-documented feature of the European tradition of government. Whether in monarchical or democratic regimes, many works have shown that princes, presidents or ministers impose bodily discipline on themselves, and adopt behaviours designed to dissimulate what they truly think and

feel. In this way, they aim to establish a social distance with the people being governed and, through their capacity for self-control, assert a position of power (Elias 1985; 1990; Senellart 1995; Haroche 2002). In the arts of governing in liberal democracies, this skill is constantly mobilised and tested: one severe test comes when rulers are subjected to verbal abuse or when debates become heated, and each party attempts to get their opponent to lose their calm and express unrestrained anger, thus rendering them unfit for the position of ruler (Turbide 2012; Le Bart 2018, p.137-197).

In the assemblies of the Autonomous Territorial Government of the Wampis Nation, the leaders also display a striking amount of self-control. I was surprised to witness sittings during which the leaders were heckled by the inhabitants or other political leaders, and though it happened infrequently, no doubt that those used to the political practices of liberal democracies would have deemed the gestures and words to be violent. But in stark contrast to certain behaviours frequently seen in liberal democracies, the Wampis rulers remained unflappable in the face of these verbal attacks and never answered anger with anger. The assembly did not appear to disapprove, indeed often applauded the verbal violence, while the leaders thus vilified listened impassibly before answering in a calm, yet firm, manner.

The unvarying detachment with which the rulers met the accepted and celebrated expressions of anger directed at them soon appeared to me as the result of norms about debates and the embodiment of power, norms that were at odds with those I usually observed on the French political scene. First, such demonstrations of anger do not seem to go against local etiquette, nor are they perceived as threats to discussions and therefore would need to be repressed or reproved. Second, they represent legitimate contributions, which any leader must know how to respond to, never in a confrontational manner but by trying to ease tensions. What are the norms of conduct and moral values that govern these conflictual interactions in assemblies? What do the rulers' characteristic impassiveness and calm mean?

In this article, I want to show that this self-control typical of the Wampis arts of government is not meant to establish social distance between those governing and those being governed, which would imply an airtight separation between their respective thoughts and feelings, and would legitimate political power by asserting it as inaccessible. To the contrary, its purpose is to construct a political alliance that reassures those being governed that their elected chiefs listen to them, are able to bring a satisfactory answer to their demands, and failing this, are prepared to face their anger.

To achieve this, I propose to outline a pragmatic analysis of the relationship between those who govern and those being governed during assemblies, i.e. to elucidate both linguistic and extra-linguistic interaction patterns between participants (Severi and Bonhomme 2009). In a first part, I will recall the relational skills a person must possess to be recognised as leader (*emkau*) and elected to the ATGWN. Candidates enact these skills in an exemplary manner in a visionary quest ritual, which is mandatory to apply for the position. I will then describe the elected chiefs' inauguration ritual, which is derived from the *anemamu* ceremonial salute, itself well documented in the literature about Aent Chicham groups. We will see that this innovation in the protocol is a true «government ritual» (de L'Estoile 2015) which enables the leader to say before the assembly that he is ready, among other things, to receive and endure the criticism and anger of his people in order to maintain political union. Finally, I will study how these rituals form an interactional frame that guides conflictual debates, both the expression of invective directed at leaders and the leaders' appropriate response during. This will bring insights about the nature of political power in this Amazonian government.

A government of visionaries

The Wampis arts of governing is based on a fundamental rule of propriety: it is forbidden for grown-ups to express orders; the elected chief may neither order nor command. The president possesses no coercive power; to rule, i.e. to execute the general political orientations he is entrusted with, he must try to cultivate the permanent consent of those being governed during the numerous assemblies that punctuate Wampis political life.

The construction of Wampis political leadership – a condition to be elected for government – can be seen as a learning process to use «speech in assembly» (*iruntrumanum chichat*), a medium which produces consensus around a decision. The ruler must work at federating the Wampis nation around him to make it exist, and thus halt the dynamics that could lead to the group being fragmented as is often the case in the Amazonian lowlands. In that sense, he fits Lévi-Strauss' classic model of Amazonian chiefdom in which the chief creates a unified group rather than the other way around (Lévi-Strauss 1947). However, this case does not fit Clastres' model of «powerless chief» whose words fall upon deaf ears (Clastres 1962). It is quite the opposite in Wampis land, where leadership, and later on the ruler's position, are the result of an adequate, controlled use of speech, which generates consent to be governed. What do this behaviour and public oratory art entail?

To be heard, to hope to win over the audience and build a position of political leader, the speaker must express himself forcefully, in a dignified, proud and serious manner (*kuntuts*) during assemblies. He may wear a feather crown (*tawas*), display red annatto painting on his face or even brandish a spear (*nanki*) to emphasize the performative power of his speech. The speaker must conform with the ancient warriors' *ethos*, from the days of ceaseless vendettas and head-hunting wars (Taylor 1985; Descola 1993) to win the participants' admiration. The speaker may then be recognised as a «powerful person» (*kakaram*) and even «a visionary» (*iimaru* or *waimaku*) who has received the power of a mighty *arutam* spirit in a dream or a vision induced by the ritual absorption of psychoactive plants.

This «vision» (*waimakmu* or *iimiarmu*) shows a future in which the visionary fulfils his or her ambitions of self-achievement such as pursuing higher education, becoming a professional (nurse, teacher, environmental engineer, lawyer, etc.), founding and providing for a family, or becoming an elected chief. Convinced that one day they will be able to realize their desires, visionary men and women display unshakeable self-confidence. Those who aspire to become president of their community or of the ATGWN even try to influence the content of their psychotropic plant-induced experience, so that their visions show their villages economically developed and their people «living well» and in peace on their ancestral territory (*buen vivir* en Spanish or *tarimat pujut* in Wampis). Such «visions for the good of all» provide the strength to become a chief and are used, like real political programmes, as arguments to attract votes. Possessing a vision is even a condition explicitly mentioned in the ATGWN provisions for being elected as president of the government. The term *pamuk* referring to the ATGWN president traditionally designated the most experienced and senior visionary in an alliance group who taught young people the art of warfare, while the term *iimaru* which refers to the village president (first hierarchical level within the ATGWN) means literally «the one who saw», i.e., the one who has obtained a vision.

The encounter with the *arutam* spirit, during which his power/vision is obtained, follows a precise sequence of actions, for which the recipient must be prepared. The canonical model is as follows: the interaction begins with the *arutam* appearing in a terrifying form, such as an impressive jaguar, a huge anaconda or a decapitated heading rolling upon the ground. The aspiring visionary must come near it, assume a threatening stance, and frighten or hit the apparition. The *arutam* then takes on human form, gives his power to the visionary or reveals a successful future for him. The spirit's first apparition puts the applicants to the test, specifically their ability to «endure» (*katsunta-*) their fear and rival with it, i.e. to act like «powerful» persons (*kakaram*). The second apparition, in the form of a human ancestor, rewards this effort with a gift of power, so that the person can indeed become powerful (Codjia 2022). The reason a political leader must possess the power of an *arutam* to be elected to office, is because he is expected to be able to assume the same attitude towards those governed as that of the *arutam* towards the applicants: he must encourage confrontational situations and rivalry, and pass on his power (Codjia 2019).

Thus the good leader passes on his knowledge, teaches legal principles and texts in favour of indigenous rights, and above all, encourages participants to speak out and express their opinion so that each and everyone of them contributes to

the final decision. The good leader must «give strength» (*ikaka-*) to the members of the assembly. He motivates them to unite to defend their territory, just as their powerful, fearless warrior ancestors were prepared to fight enemies to protect their kin. He must be «the one who opens the way» (*emkau*), who shows others how to participate in assemblies, gain support, federate, and acquire political power.

In other words, to preserve his political power, a Wampis chief must arouse in the people he leads the desire to resemble him and obtain the same power as him. This results in a paradoxical situation in which the leader and ruler, to maintain himself in a position of power, must set himself up as an example and produce other positions of power, as well as political rivals (Codjia 2019). This model of Wampis leader is very different from Weber's charismatic chief (Weber 2013). He uses his presence and oratory art, always presented as the fruit of learning or as a visionary gift anyone can acquire, not to subjugate, and ultimately constrain and impose a vision, but to obtain consent by promising the same prestige and social recognition.

The other participants in the assemblies, those who do not belong to the executive body, permanently test the legitimacy of the authority bestowed upon the elected chiefs. They do so by making sure that the chiefs are ready for confrontation, and willing to pass on their knowledge and know-how. Speaking out during an assembly is an opportunity for each to gain a certain amount of social prestige, by drawing inspiration from those who already enjoy it, therefore assemblies are akin to the stage in an public speaking contest, in which individuals compete for power and where the trophy is consensus.

Observing how elected chiefs encourage participants to speak out during assemblies, it becomes clear that political power is acquired first and foremost by learning to confront «powerful» rulers (*kakaram*). By way of this rivalry, participants learn to conform their attitude to norms of behaviour and of feeling that match the *ethos* of the powerful person embodied by the ruler.

The government ritual: a modified version of *anemamu*

The ruler's call for confrontation, and his preparedness for it, are obvious in the *pamuk*'s inauguration ritual, which takes place after elections. This ritual is modelled after a ceremonial salutation, which existed well before a governmental body was created, and used to take place when members of different families decided to unite to go to war against neighbours from a distinct linguistic group. This ritual dialogue is called *anemamu*, literally «make go together» or «form a union» (*anemamu/ a-nema-mau* / CAUS-aller.ensemble-NZR) (Gnerre 1986, p. 339).

Traditionally, this salutation took the form of a «face-to-face» dialogue between two individuals or groups of individuals (Surrallés 2003). Each wears a feather crown and face paintings, holds a spear, and speaks in turn. First, the individual brandishes his spear towards his partner with quick, threatening movements. His arm mirrors the rhythm of the feet: a step forward when the spear is pointed, then a step backward, several times. Then the individual stands a couple of metres away from his ally, and begins a loud speech, with fast, halting words. He talks of the need to find an agreement to solve problems and face the common enemy. While the words themselves praise the political alliance, the bellicose attitude is meant to demonstrate the strength and personal motivation of the one performing the salutation, and to provoke the partner's admiration. Both parties aspire to reveal their power and thus show that a union is relevant. The *anemamu* ritual's effectiveness depends on the individuals' engagement and competitive spirit. One of my friends who is very familiar with the ritual told me it was indeed a competition (*nekapnaiat*), the goal being for the performance to impress the other, or even intimidate him. The salutation stages rivalry in order to achieve unity.

This ritual serves as a model to realise political union. Briefly put, it entails two distinct attitudes, which each participant in the performance embodies alternatively. First, there is a marked discrepancy between the meaning produced by the semantic content of the speech, which praises the current political alliance, and the meaning produced by the war-like behaviour, which evokes rivalry, and calls to mind the potential shift towards hostility and a division of the group. This possibility signals the individuals' attachment to «autonomy» (*ankan*). Second, while one performs his speech and

aggressive moves, the other remains unfazed. This is a way of showing that he feels no fear before this display of power and will not be easily impressed by his rival. In this context of ritual celebration of an ongoing political alliance, impassiveness, as much as the energetic enunciation, serves to demonstrate individual strength. Furthermore, in stark contrast with a conflict between true enemies where blows are dealt without leaving time for the other to respond, impassiveness here is an obligatory performance. It leaves each party the time to express themselves and ensures that they can be recognised as powerful (*kakaram*) within and through this union. An alliance is justified only if it enables individual empowerment.

As I mentioned above, the members of the Government's executive body have invented a simplified form of this ritualistic salutation. It takes place during the inauguration ceremony of the new president. In 2020, after the election of the second *pamuk* in the history of the GTAWN, a friend posted a video of the event on a famous social network. It shows two participants face to face, the new president and an individual specialised in the *anemamu* ritual. Nowadays, only the expert performs it, while the president remains stone-faced. In the semantic content of his speech, the individual congratulates the newly elected chief and recalls his role as defender of the Wampis nation's territory and of its members' interests. Whereas in the classical form of the *anemamu* the participants take turns assuming each position, this modern form marks a distinction between those who govern and those who are governed. This distinction does not signal the chief's superior oratory skills – since he remains quiet – but his ability to listen to others, to let them rival with him and to withstand the verbal attacks that will come his way during assemblies as long as his mandate lasts. It is less necessary for the chief to prove that he masters public speaking (*iruntramunam chichat*), since his election already signals a clear recognition of this skill. Now, the inauguration ritual demonstrates his ability to remain within reach of the others' performative speech, and to refrain from taking advantage of the power bestowed upon him by the governance structure. For the political alliance thus consecrated to be viable, the leader must be the one who «endures» (*katsunta*) future verbal attacks from his people, and who preserves political union. Those who are governed should not hesitate to express their opinion, to test the elected chief's endurance and ability to produce consensus anew (after he listened impassively).

Figure 1. Modified *anemamu* - village of Soledad, 2020.

This governance ritual highlights the paradoxical conditions, described above, in which Wampis political power is constructed: through this investiture ceremony, the president invites the assembly members to speak out, to take part in the deliberative process and to polish their oratory skills so that they too may acquire leadership, and why not become *pamuk* one day too. The Wampis chief's self-control and impassiveness produce not social distance with those he governs, but confrontational proximity, to show that he does not fear to put his power on the line. Let's now analyse what form this confrontation takes outside of the ritual context.

The arts of governing anger

I will base this part on data collected during an assembly organised by the ATGWN in 2017 in the Wampis village of Puerto Galilea on the western shore of the Santiago river in northern Peru. The government invited the inhabitants to decide together what to do about the gold panners who settled on one of the river's tributaries to the south of the village. The ecological impact of this activity is particularly harmful. To extract gold from the riverbed, the prospectors «wash» (*lavar* in Spanish) sediments from the bottom of the river with chemicals like mercury which agglomerate particles of the precious metal. When they release the chemicals in the rivers, it poisons the fish and the people who eat them. The vast majority of the locals are firmly opposed to this gold panning, which is illegal in Peru. But in La Poza, a small village next to the community of Puerto Galilea, and where white and mixed-race shopkeepers from the Andes and the Peruvian coast live, some inhabitants are accused of having financed the motor-powered machines that extract gold.

The atmosphere is electric in the room where the meeting takes places. It is not the first time an assembly is summoned to handle this topic, and the inhabitants are exasperated by the gold panners' behaviour, as they repeatedly return to the area, even after the national police or the villagers evict them. Many inhabitants have turned up with their spears and display face paintings; they are ready to face the persons from La Poza they hold responsible for this activity. They hope to run them out of Wampis territory definitely, even those who have been living in the small community for several years.

"The self-control required by the Wampis arts of governance is correlated with a certain conception of political power, which can only be acquired on the paradoxical condition of its constant transmission."

The ATGWN's executive proposes confiscating the extraction equipment for the nth time, and tries to contain the inhabitants' pugnacity by seeking a compromise with the representatives of La Poza, so as to avoid evicting the shopkeepers and their families. This would be illegal under Peruvian law, and unfair for those not involved in the gold panning. Evidence of the La Poza's inhabitants' guilt is lacking. In addition, running them out would be akin to political suicide for the Government, since the move would antagonise all the shopkeepers established on ancestral territory. The leaders are trying to find the most peaceful outcome for this conflict, but are accused of being too lenient towards the gold panners and their accomplices. Worse still, this situation is likely to give rise to suspicions that the gold prospectors have corrupted the leaders. In the long run, it could result in a loss of leadership or perhaps even destitution.

The participants in the assembly are clearly expressing anger (*kajeamu*) at the gold prospectors, the inhabitants of La Poza and the leaders. If a person expressing anger during an assembly did so in the wrong way, they could be accused of wanting to make the agreement- and consensus-building process «fail» (*emesa-*). This would threaten the political union required to defend the entire ancestral territory (the union necessarily includes the inhabitants of La Poza, some families having lived there at least since the 1980's). It follows that the individual would himself lose prestige and leadership since the ability to produce consensus is precisely a measure of political power. For the performance of anger to be successful, i.e. for it to be approved by a majority and force leaders to act, it is necessary to give verbal tokens of assurance, even minimal ones, that conciliation is possible, and that the problem may be solved peacefully. Success is thus conditional upon a contradiction in the expression of anger; in fact there is an interesting discrepancy between what is said and how it is said, between the semantic content of the speech, and the way it is expressed. The same pragmatic discrepancy is typically visible, though to a lesser extent, in the *anemamu* ritual salutation, where the meaning produced by the threatening, warrior-like attitude, which suggests potential political division, and the content of the speech, some parts of which must hint, even vaguely, at possible consensus and conviviality.

Figure 2. A member of the assembly comments on the case of the gold panners - village of Puerto Galilea, 2017.

After hours of lengthy debate and discussion, one furious young man, carrying a spear and wearing black face paint made with *Genipa americana*, asks for the floor and climbs on stage to express his opinion. He speaks loudly. He makes wide, sharp hand gestures. He points towards those he holds responsible for the pollution and the elected chiefs sitting on the stage. Here is his full speech, originally in Spanish.

«We indigenous people are very tolerant. I will say so very clearly. I will detail everything in Spanish, excuse me because it is not my mother tongue. Listen, Mister President. And listen too, companions from La Poza who are present here. It is not good. It is not good. I am going to say so very clearly. It is certain, for a long time, the brothers from La Poza have violated the rights of our environment. Hasn't our environment got rights? It has right, gentlemen! [a political leader in the assembly: 'it has value, not rights']. The minutes of the meeting being written, it's good. But they don't mention how much the damage is, how much it will be compensated. If these gentlemen want to stay here, let them officially promise to give compensation for the resources they damaged on our territory. [Applause]. And I will tell you this, after they have recognised this, after having given compensation, let's leave them until December and then they will be evicted! Or else we will always have problems with these gentlemen. I will tell them very clearly. They have to stop working with mining companies. With the company 'energy of the mines' [?]. By signing agreements with many companies to work on our territory, they are going too far! [Applause]. Thank you gentlemen, I hope that the leaders do not stay quiet. I will say so very clearly. Let them speak! Because they manipulated us to be here! Thank you. [Applause].» [4]

In this example, the tone is severe, the speech expresses a demand, and is a very clear expression of anger (*kajeamu*) towards la Poza's representatives and the executive members of the ATGWN. The extra-linguistic dimension of the speech is saturated with bellicose signals. In addition, his speech is in favour of division: he wants to banish the inhabitants of La Poza from Wampis territory, whereas the Autonomous Territorial Government says it guarantees the rights of the persons it has authorized to live there. The non-native inhabitants of La Poza form part of the consensus that enables the Government's existence. While addressing the assembly, the young man points to the leaders he blames while brandishing a spear with the other hand. His face-to-face confrontation with the leaders calls to mind the *anemamu* ritual and his tone is openly accusatory. The young speaker thus criticises the ATGWN's leaders position, which he judges too lenient. He rivals with them and tries to rally the assembly members. They demonstrate support for his speech through spontaneous and loud applause. Encouraged by this show of support, the speaker defies the leaders, enjoins them to assume the same position as him; failing this, they will have remained «quiet» before the common

[4] ? «Muy tolerantes somos como indígenas. Bien claro voy a decir. Por más que yo voy a hablar todo detallado en castellano que disculpen porque no es mi dialecto. Para que escuche el señor aquí presidente. Y que los compañeros de La Poza que se encuentran aquí también que escuchen. Esto no es bueno. No es bueno. Lo voy a decir bien claro. Por cierto, desde antes, los hermanos de La Poza han violado el derecho de nuestro medio ambiente. ¿Acaso nuestro ambiente aquí no tiene derecho? ¡Tiene derecho señores! [intervención en la asamblea de un líder: «tiene valor, no derecho»]. Está bien el acta que se está redactando. Pero en el acta no se menciona por cuanto daño, cuanto se va a indemnizar. Si estos señores quieren quedarse aquí que se comprometen oficialmente a indemnizar a esos recursos que han dañado en nuestro territorio. [applause]. Y le voy a decir, después de reconocer eso, después de la indemnización dándoles un plazo hasta diciembre, ¡que se desalojen! O siempre vamos a tener problemas que esos señores. Bien claro les voy a decir. También que dejen de firmar con las empresas mineras. Con la empresa «energía de minas». ¡Haciendo convenios con muchas empresas para trabajar sobre nuestro territorio, ya están abusando! [applause] Gracias señores, espero que los señores dirigentes no se queden callados. Lo voy a decir bien claro. ¡Que hablen! ¡Porque ellos nos han manipulado para estar aquí! Gracias. [applause]»

adversary, therefore showed themselves incapable of defending the interests of the majority.

However, some aspects of his language mitigate his bellicose attitude. Even though he wishes to bring mining to an end, to receive compensation for the ecological damage and to evict those responsible from the territory, he calls the latter «companions» (*compañeros*) and «brothers» (*hermanos*). These terms are usually employed to maintain conviviality with the addressees. In this case, it seems the speaker is trying to contain the angry, bellicose aspect of his own attitude. By addressing the accused in these terms, he does not treat them as radical enemies; he leaves them narrow leeway to negotiate and make amends. Thus he still demonstrates attachment to the idea of political unity and to the possibility of a final consensus. These conditions render his angry speech acceptable.

When facing this sort of speech, the leaders unvaryingly respond with impassiveness. They let the person speak, listen, do not interrupt, remain serious and dignified (*kuntuts*) as they sit at the table on the stage (figure 2). Eventually, the leaders take the floor to address this anger. The following excerpt offers a good illustration of their tone.

«Gentlemen, I too am angry, just like you I am angry too. But we want to solve the problem, listen to me, you are grown-up and wise. Earlier, you said you wanted to exact revenge upon the enemy. I could do this too, I could go too. But we propose something else, something else. Brothers, we are professionals, you are professionals. We are all educated, what our ancestors used to do in the past [war and vendetta], that is no longer possible now. That is why we are talking now [together in this assembly], because we are professionals my children. You are grown-up and I tell you, a solution must be found, I tell you this without anger. So, with this strength my children, stop these people [the gold prospectors], stop them, but through pacific means, you speak of respect, I speak of it too.»[5]

The leader begins by assuring that he shares his people's anger, but reminds them that it is no longer possible to exact revenge like their warrior ancestors used to do, although he too would have had the courage and strength to go down that path with them. He suggests that he continues to embody the warrior ethos inherited from his ancestors and is prepared to defend his territory. Yet he insists that such behaviour is not worthy of persons who are now «educated,» «professionals,» as are the politicians in Lima, the capital city, who are supposed to comply with laws. Far from establishing distance between himself and the other members of the assembly, he flatters them and says that they too are «professionals» like himself, thus hinting that they are potential leaders. He thus «makes them powerful» (*ikaka-*) like political leaders. They must find solutions together, not nurture ideas in favour of division. After having remained impassive, to mark respect towards the angry words of each participant, the leader answers by encouraging his people to assume the leader's attitude so that they can gain more prestige – in short, be like him.

Conclusion

The impassiveness and self-control required in the Wampis arts of government are associated with a certain conception of political power. This political power can be acquired only on condition that, paradoxically, it is constantly passed on during assemblies, through the specific use of a form of speech that empowers (*ikaka-*) others. The leaders' impassiveness is not some sort of wall, an opaque veil meant to hide his interiority. Instead, it serves to demonstrate both his willingness to let his people rival with him, and his ability to endure this rivalry and show himself worthy of his elected position, as a chief who possesses a visionary power which he redistributes.

The Wampis' self-control offers a glimpse of a kind of political power associated with an ideology of language very different from what we are familiar with in our liberal democracies. In the latter, language first and foremost has a declarative function, serving to talk about the truth or

[5] *«Uun aiña, wisha kajeajai, atum kajearum imauk kajeajai. Turasha chicham iwarami tusa, anturtuktarma, atum uun aiñarum nuu. Nuiksha chichartakrum wiña, amek suir mikintrattame surimakmeka turutrum, wika turumaiñaitjai, wika waimaiñaitjai. Nuna tajarme. Iika, chikicha tajai, chikicha tajai. Yatsuru yacha asar, atumka yacha aiñarme, yacha asar. Yachamaru asar, iiña uuntri nuik urukiarma, ituramu awa nuka nutikñashti tusar chichaji, yachamaru asar uchita, iman aruminin tajarme, apanma tajarme, kajeaku tatsujai. Tuma asamtai, atum jui imati aents emetatarma uchirua, emetatarma, turasha chicham nakuekmi, arantuku atai tusa tarume, wisha takun tajai.»*

falseness of a fact or feeling. A ruler works on the assumption that his words and attitudes express his inner state, which is why he modestly tires to control himself, starting by staying silent at appropriate moments. Among the Wampis, language primarily has a performative function, serving to influence and affect others (Duranti 1993). In the first case, impassiveness is a way for the leader to contain interiority; in the second case, it serves to resist the power of the other's words. Ultimately, the Wampis hexis of self-possession matches the practice of political power which is essentially the power to affect through words in order to produce consent.

Acknowledgements

First of all, my warmest thanks to my Wampis friends, and in particular to Geronimo Petsain and Juan Noningo for their friendship. My thanks to the Fyssen Foundation for supporting my research, from which this article is derived. I would also like to thank Eduardo Kohn, Lisa Stevenson, Ségolène Guiniard and Philippe Blouin of McGill University's Anthropology Department, as well as Ingrid Hall, Anne-Marie Colpron and the members of the Equipe de Recherche sur les Cosmololitiques Autochtones for their friendship and hospitality during my post-doctorate in Canada.

La représentation catégorielle des objets dans le cortex visuel des adultes prédit la façon dont les nourrissons regardent les objets du monde réel

Liuba PAPEO

Directrice de Recherche ; Institut des Sciences Cognitives Marc Jeannerod - UMR5229, CNRS & Université Claude Bernard Lyon 1

Résumé

Quand les nourrissons commencent-ils à voir le monde comme les adultes ? En particulier, quand commencent-ils à se représenter les objets visuels non seulement comme des entités perceptuelles, mais également comme les membres de catégories ? Grâce à une nouvelle approche méthodologique basée sur l'analyse de similarité entre représentations de différentes modalités et différentes populations, nous avons pu décrire la trajectoire selon laquelle la représentation visuelle des objets chez les nourrissons s'approche progressivement de l'organisation catégorielle des objets observée dans le cerveau adulte. Nos résultats ont permis d'identifier le passage d'une exploration visuelle guidée par la saillance perceptive à une exploration guidée par l'identité de l'objet (la catégorie). Ainsi, les nourrissons commencent par catégoriser les objets selon qu'ils sont animés ou inanimés au cours des premiers mois, avant que n'advienne une explosion de catégories biologiquement pertinentes (corps et visages humains et non humains, etc.) au cours de la deuxième année de vie. Nous proposons que ces changements signalent la transition entre « voir un objet » et « penser à cet objet ».

Mots-clés

Développement cognitif, catégories, cognition du nourrisson, oculométrie, IRM fonctionnelle

The categorical object representation in the adults' visual cortex predicts how young infants look at real-world objects

Abstract

When do infants begin to see the visual world as adults do ? Contributing to this development is the ability to represent visual objects not just as perceptual tokens but also as members of a category. With a novel methodological approach based on cross-modality and cross-group mapping with representational similarity analysis, we unveiled the trajectory by which representation of visual objects in infants incrementally matches the categorical object organization in the adult brain. Our results identify a transition from visual exploration of the environment guided by the perceptual salience of objects to exploration guided by the object identity (i.e., its category). In this process, infants first begin to distinguish between animate and inanimate objects, then display a *spurt* of biologically relevant categories (human and nonhuman bodies and faces, etc.) during the second year of life. We propose that these changes underlie the transition from seeing an object to thinking about an object, in the developing mind.

Keywords:

Cognitive development ; categories ; infants'cognition ; eye-tracking ; functional MRI

Introduction

Les objets constituent l'unité principale de l'attention et de la perception ; les catégories, celle de la pensée. Nous pensons aux objets principalement en termes de catégories : les choses ne sont pas des formes, des couleurs, des textures et des orientations, mais des animaux, des véhicules, des plantes, des chiens, de la nourriture, etc. Attribuer une entité perceptuelle à une catégorie correspond au mécanisme mentale qui nous permet d'extraire ses propriétés visibles et invisibles, et de faire des inférences et de prendre des décisions.

Une structure cérébrale majeure impliquée dans la reconnaissance et la catégorisation visuelle des objets est la voie visuelle ventrale, un vaste territoire d'environ douze aires situé dans les cortex occipital et temporal. Dans cette voie, la topographie des réponses neuronales (où sur le cortex) ainsi que la similarité entre les paternes d'activité neuronale associés à la perception des objets ont toutes deux révélées une représentation distincte pour les animés *vs* les objets inanimés, les humains *vs* les animaux non humains, les visages *vs* les corps, les petits objets du monde (e.g., fourchette, souris) *vs* les grands objets (montagnes, bâtiments, machine à laver) et les objets naturels *vs* artificiels (Grill-Spector and Weiner, 2014 ; Konkle & Caramazza, 2013). Ces distinctions neuronales sont pertinentes puisque les objets représentés étroitement dans le cortex visuel sont également les objets les plus difficiles à discriminer dans les tâches de perception visuelle (Cohen et al., 2017).

Compte tenu de son organisation et de son rôle dans la reconnaissance des objets, la voie visuelle ventrale est considérée comme étant à l'interface entre la perception et la cognition, constituant le squelette de la catégorisation sémantique et de la représentation des objets et des actions dans le reste du cerveau (Mahon & Caramazza, 2009). De plus, l'organisation des informations relatives aux objets dans cette partie du cerveau est partagée avec les primates non humains (Kriegeskorte, Mur, Ruff, et al., 2008) et les personnes aveugles de naissances qui n'ont aucune expérience canonique du monde visuel (Mattioni et al., 2020), suggérant une structure d'origine génétique. Dans le même ordre d'idées, des précurseurs de distinction catégorielle dans la représentation visuelle sont découverts tôt dans la vie, voire même à la naissance (Kamps et al., 2020 ; Kosakowski et al., 2022), liés à la préférence précoce pour les visages par rapport à d'autres stimuli (Farroni et al., 2005), pour les mouvements biologiques par rapport aux mouvements non biologiques (Bardi et al., 2011) et pour les corps canoniques par rapport aux corps déformés (Bhatt et al., 2016).

Mais quand les nourrissons commencent-ils à voir le monde comme les adultes ? « Voir comme les adultes » implique la capacité de représenter les objet visuels non seulement comme des entités perceptuelles, mais aussi comme des membres d'une catégorie, c'est-à-dire de voir, par exemple, un objet à fourrure se déplaçant sur quatre pattes et de le reconnaître comme un membre de la catégorie des entités animées, ou un animal ou un chat. Comment et quand ce processus se met-il en place ? Pour commencer à répondre à cette question, nous avons cherché à savoir si les dimensions catégorielles qui régissent l'organisation à grande échelle des informations relatives aux objets dans le cortex visuel humain pouvaient expliquer l'émergence spontanée des catégories d'objets du monde réel chez les nourrissons.

Notre étude

Nous décrivons ici une étude réalisée avec le soutien d'une bourse de recherche de la Fondation Fyssen accordée à LP. Plus de détails sur l'étude sont disponibles ici. Les stimuli, les données et les codes d'analyse sont disponibles ici.

Dans cette étude, en s'appuyant sur les connaissances relatives à l'organisation de l'information des objets visuels dans le cortex visuel des adultes (Grill-Spector and Weiner, 2014 ; Kriegeskorte, Mur, Ruff, et al., 2008), nous nous sommes demandé à quel moment cette organisation devient fonctionnelle au point d'expliquer la manière dont les nourrissons explorent le monde visuel.

Nous avons conçu une étude pour modéliser l'organisation des informations visuelles des objets chez les nourrissons et les adultes, en reliant les données de suivi oculaire des nourrissons aux enregistrements de l'activité neuronale chez les adultes. Dans notre approche, 97 nourrissons de trois groupes d'âge (4, 10 et 19 mois) dans une étude d'oculométrie et 15 adultes dans une étude d'imagerie par résonance magnétique

fonctionnelle (IRMf), ont été présentés avec des objets qui avaient précédemment mis en évidence la représentation catégorielle des objets dans le cortex visuel des adultes (Fig. 1A ; Kriegeskorte, Mur, Ruff, et al., 2008) : des objets animés, incluant des visages et des corps humains et d'animaux non humains, et des objets inanimés, incluant des grands et petits objets naturels et artificiels. Grâce à l'oculométrie, nous avons enregistré les temps de regard, la mesure la plus fiable et la plus informative de la cognition des nourrissons jusqu'à présent, pendant que les nourrissons regardaient des paires d'images de la même catégorie (par exemple, deux visages humains) ou d'une catégorie différente (par exemple, un visage et un arbre) (Fig. 1B). Les nourrissons ont été recrutés et testés au *Babylab* de l'Institut des Sciences Cognitives *Marc Jeannerod*. Nous avons ensuite calculé la différence de temps de regard entre les deux images comme mesure de la dissimilarité, en partant du principe que les temps de regard pour deux objets vus pour la première fois sont d'autant plus similaires que leur représentation visuelle est proche. Selon cette hypothèse, les variations des différences de temps de regards refléteraient les variations de la similarité de représentation, ce qui permettrait de mettre en évidence des distinctions catégorielles. Le premier défi de notre étude consistait à déterminer si cette hypothèse se vérifiait.

Nous avons utilisé le même raisonnement pour obtenir un modèle de référence de la représentation catégorielle des objets dans le cortex visuel des adultes, basé sur la dissimilarité (c'est-à-dire la corrélation) entre les schémas d'activité neuronale associés chacun des deux objets de la même catégorie ou d'une catégorie différente.

En résumé, pour les modèles d'activité neuronale des adultes, ainsi que pour les temps de regard des nourrissons, nous avons raisonné qu'un corrélat (comportemental ou physiologique) de la perception d'un objet serait plus similaire pour deux objets de la même catégorie que pour deux objets de catégories différentes. Cette approche a permis d'obtenir un modèle (c'est-à-dire une matrice représentant les dissimilarités ; Fig. 1C) qui quantifie la similarité entre un objet et tous les autres objets de la même catégorie et d'une catégorie différente, pour chaque groupe de nourrissons et pour les adultes. Enfin, nous avons utilisé l'analyse de similarité des représentations (Kriegeskorte, Mur & Bandettini, 2008) pour comparer les modèles entre les groupes (sujets d'âges différents) et entre les modalités (données d'oculométrie et d'IRMf) afin d'établir comment la catégorisation des objets visuels chez les nourrissons évolue au cours du développement et comment elle est liée à celle des adultes.

Chez les nourrissons de 19 mois, les résultats ont révélé une catégorisation par principe d'animation, les différences de temps de regard étant plus faibles entre deux éléments de la catégorie animée ou deux éléments de la catégorie inanimée qu'entre un objet animé et un objet inanimé. L'analyse du temps de regard a également révélé une catégorisation en fonction de l'humanité (c'est-à-dire une distinction entre les humains et les animaux non humains) et la représentation, en tant que catégories distinctes, des corps humains et non humains, des visages non humains et des petits objets naturels. L'organisation des objets visuels en catégories, émergeant du regard des nourrissons de 19 mois, était positivement corrélée avec les distinctions catégorielles émergeant des réponses neuronales aux objets, tout au long de la voie ventrale des adultes (Fig. 1D).

Comme chez les nourrissons de 19 mois, le regard des nourrissons de 10 mois montre une catégorisation par principe d'animation, et est corrélé avec la représentation catégorielle des objets tout au long de la voie ventrale des adultes (Fig. 1D). Les nourrissons de 4 mois, en revanche, présentent un pattern très différent. Aucune catégorie n'est ressortie de l'analyse de leur regard, qui n'était pas corrélé avec la représentation catégorielle des objets, dans aucune partie de la voie ventrale des adultes.

Cependant, le comportement des nourrissons de 4 mois n'était pas aléatoire. Comme habituellement constaté (Farroni et al., 2005 ; Johnson et al., 1999), ils ont montré une préférence générale pour les visages humains (c'est-à-dire qu'ils ont regardé plus longtemps les visages humains que tout autre images) et, outre la préférence pour les visages, ils ont également regardé plus longtemps l'image la plus grande sur l'écran (c'est-à-dire l'image avec le plus grand nombre de pixels), la plus compacte et la moins allongée.

Compte tenu de ces résultats, nous avons testé un nouveau groupe de nourrissons de 4 mois, en

redimensionnant toutes les images de manière à ce qu'elles aient toutes le même nombre de pixels. Ainsi, nous avons cherché à savoir si des catégories émergeraient à cet âge, maintenant que les images ont été appariées en fonction d'une propriété susceptible d'influer sur la saillance perceptuelle. Les résultats ont apporté une réponse affirmative à cette question, en montrant une catégorisation en fonction du principe d'animation et une corrélation entre la représentation catégorielle des objets et celles mesurées dans les parties les plus antérieures de la voie ventrale des adultes (Fig. 1D).

En résumé, nos résultats confirment l'hypothèse selon laquelle les premières étapes de la catégorisation visuelle des objets sont guidées par les mêmes dimensions que celles qui structurent la représentation des objets dans le cortex visuel du cerveau des primates. De plus, nos résultats ont mis en évidence deux étapes dans le développement de la catégorisation visuelle des objets : entre 4 et 10 mois, les nourrissons passent d'une exploration de l'environnement guidée par la saillance perceptuelle à une organisation basée sur l'appartenance aux catégories animé/inanimé, suivie d'un *jaillissement* de catégories plus fines, entre 10 et 19 mois.

En particulier, nous interprétons nos résultats comme suggérant qu'au départ, la catégorisation est secondaire à la saillance perceptuelle, car elle n'apparaît que lorsque la taille de l'image rétinienne est appariée entre les images. A 10 mois, les informations catégorielles l'emportent sur la primauté des propriétés physiques, et les nourrissons représentent les objets comme animés ou inanimés, au-delà des différences de propriétés physiques telles que la taille de l'image, l'allongement de la forme et la compacité. Enfin, à l'âge de 19 mois, les catégories que les nourrissons peuvent reconnaître sur la base des propriétés visuelles s'étendent largement pour inclure les humains, les animaux non humains, les corps humains, les corps et les visages d'animaux non humain.

Les changements développementaux mis en évidence par le comportement des nourrissons seraient parallèles aux changements de la représentation neuronale des objets dans le cortex visuel. Pour rappel, nous avons constaté que chez les jeunes nourrissons, le regard, révélant la catégorisation par principe d'animation, était corrélé à l'organisation des informations liées à l'objet dans la partie antérieure de la voie ventrale ; chez les nourrissons plus âgés, cette corrélation implique également des parties plus postérieures de la voie ventrale. Sur la base de cette observation, nous proposons que la capacité à former de nouvelles catégories visuelles, des plus générales (par exemple, animé-inanimé) aux plus fines (par exemple, humain-non humain), implique un recrutement progressif de plus en plus d'espaces activés par certaines propriétés visuelles précises, distribués dans le cortex visuel : il est possible que de plus en plus de catégories soient représentées, au fur et à mesure que l'intégration entre les régions du cerveau augmente. Les moteurs de ce développement pourraient être les phénomènes de maturation structurelle et fonctionnelle du cerveau (Deoni et al., 2011), le développement du langage au cours de la deuxième année (LaTourrette & Waxman, 2020 ; Westermann & Mareschal, 2013) et l'accumulation de l'expérience sensorimotrice avec les objets.

Progrès par rapport à l'état de l'art

Précédemment, des études ont montré qu'à 5 mois, les nourrissons peuvent représenter les catégories abstraites d'objets animés et inanimés (Setoh, et al., 2013 ; Xu, Carey, Quint, 2004), apprendre à représenter des catégories animées plus étroites (par exemple, les chiens) après avoir été exposés à divers exemplaires d'une catégorie (Quinn & Eimas, 1996 ; Pauen & Peykarjou, 2021) et à discriminer entre deux catégories (par exemple, visages humains *vs.* visages de singes, Peykarjou, Hoehl, Pauen, Rossion, 2017 ; human body vs. horse, Quinn & Eimas, 1998). Dans ces études, les nourrissons ont été présentés avec des exemplaires canoniques d'une ou deux catégories de base ; par conséquent, la catégorisation pourrait ne reposer que sur la détection d'un petit nombre de propriétés physiques spécifiques aux stimuli.

En complément des études précédentes, notre étude révèle la capacité précoce – et tout à fait étonnante – des nourrissons à extraire des informations relatives aux catégories à partir d'un ensemble très hétérogène de caractéristiques visuelles, ce qui leur permet de reconnaître que les visages humains, les zèbres, les poissons et les perroquets appartiennent à la même catégorie

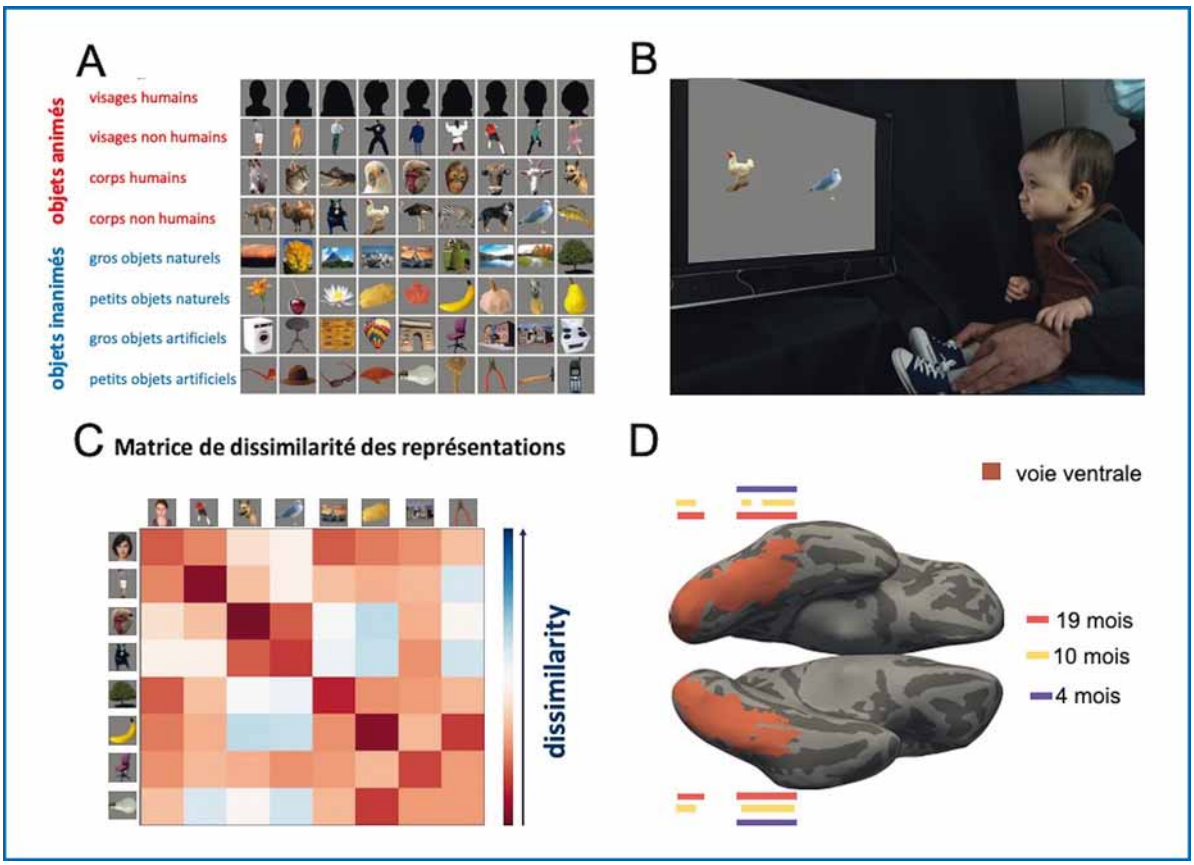


Fig. 1. Stimuli, conception et mesures utilisés dans l'étude de suivi oculaire des nourrissons et dans l'étude IRMf sur les adultes. (A) Les stimuli étaient constitués de 72 images, neuf exemplaires de huit catégories, dont quatre catégories « animées » (visage et corps humain et non humains) et quatre catégories « inanimées » (petits et grands objets naturels et artificiels). Notez que dans l'étude réelle, les visages humains (stimuli de la première ligne) étaient des images colorées de personnes réelles. **(B)** Dans chaque essai de l'étude du suivi oculaire, les nourrissons, assis sur les genoux de leurs parents, se voyaient présentés deux images de la même catégorie ou d'une catégorie différente, à droite et à gauche sur l'écran de l'oculomètre, et les temps de regard étaient mesurés. **(C)** Exemple de matrice représentant les dissimilarités (RDM) qui mesure les dissimilarités entre chaque paire de stimuli de la même catégorie ou d'une catégorie différente. Dans cette étude, les dissimilitudes entre les stimuli ont été mesurées sous la forme de différence de temps de regard dans l'étude d'oculométrie avec les nourrissons, et sous la forme de corrélations entre les paternes locaux d'activité neuronale pour chacun des deux stimuli, tels qu'ils ont été enregistrés dans le cortex visuel des adultes à l'aide de l'IRMf. **(D)** Résultats de la comparaison entre les RDM des nourrissons basés sur les différences de temps de regard et les RDM basés sur l'IRMf dérivés de chaque partition le long de la voie ventrale visuelle. Les lignes épaisses et colorées représentent les corrélations significatives pour chaque groupe d'âge : en rouge, les 19 mois, en jaune, les 10 mois et en violet, les 4 mois. Notez que les corrélations significatives à 4 mois n'ont été trouvées que dans le deuxième groupe de nourrissons, qui ont vu tous les stimuli à la même taille (nombre de pixels).

(objets animés), que les marteaux, les machines à laver, les pommes et les arbres appartiennent à une autre catégorie (objets inanimés) et que, dans la dimension humain-non humain, un cheval est plus proche d'un poisson que d'un corps humain. De plus, alors que la capacité précoce à reconnaître les *choses* animées a été liée à la détections d'indices de mouvement (mouvement biologique ou autopropulsé), notre étude montre que les enfants peuvent former des catégories en utilisant les mêmes informations visuelles statiques qui produisent une représentation catégorielle des objets dans la voie ventrale visuelle des primates.

D'un point de vie méthodologique, notre étude présente deux avancées. Tout d'abord, elle ouvre de nouvelles perspectives pour la recherche sur les nourrissons préverbaux, en démontrant que les différences de temps de regard peuvent fournir une mesure fiable de la similarité des propriétés extraites de l'image et des informations catégorielles entre deux stimuli. Deuxièmement, notre approche permet de comparer plus de deux catégories en un seul modèle, et dans les limites temporelles qui restreignent la durée des études sur les nourrissons.

"Nous montrons que très tôt, les enfants exploitent les informations visuelles pour organiser les objets du monde en catégories. Puisque la catégorisation est un acte de pensée, comprendre les mécanismes par lesquels les nourrissons forment des catégories visuelles peut expliquer comment l'esprit/cerveau humain passe de la vision à la pensée."

Les orientations futures de cette recherche consisteront à étudier comment les nourrissons étiquettent les catégories formées à partir des informations visuelles, quelles inférences ils font à leur sujet, si d'autres catégories peuvent émerger du comportement visuel des nourrissons en ajoutant d'autres propriétés du monde réel aux stimuli (par exemple, le mouvement), et quel est le rôle d'autres niveaux de représentation, tels que le langage et la connaissance sémantique, dans l'émergence de la catégorisation.

En conclusion, si l'on fait abstraction de ces questions ouvertes, nos résultats montrent que, très tôt, les nourrissons utilisent les informations visuelles pour organiser les objets du monde en catégories. Le premier acte de catégorisation des objets divise le monde en choses animées et inanimées. Au fur et à mesure que les catégories visuelles se multiplient, le comportement des nourrissons corrèle avec l'activité neuronale dans de plus en plus de partie du cortex visuel adulte, ce qui suggère que la catégorisation peut se développer grâce à l'intégration d'informations dans les différentes zones du cortex visuel. La catégorisation étant un acte de pensée, la compréhension des mécanismes par lesquels les nourrissons forment des catégories visuelles est prometteuse pour expliquer comment l'esprit/le cerveau humain passe de la *vision* à la *pensée*.

Nous montrons que très tôt, les enfants exploitent les informations visuelles pour organiser les objets du monde en catégories. Puisque la catégorisation est un acte de pensée, comprendre les mécanismes par lesquels les nourrissons forment des catégories visuelles peut expliquer comment l'esprit/cerveau humain passe de la vision à la pensée.

Remerciements

L'étude empirique principale décrite dans cet article a été réalisée en collaboration avec Céline Spriet, Etienne Abassi et Jean-Rémy Hochmann. L'auteur remercie Céline Spriet pour sa précieuse contribution à la rédaction de cet article.

Cet article rend compte d'une étude originale publiée en 2022 (Spriet, C., Abassi, E., Hochmann, J. R., & Papeo, L. (2022). Visual object categorization in infancy. Proceedings of the National Academy of Sciences, 119(8), e2105866119). Le financement de ce projet a été assuré par une subvention de L European Research Council (THEMPO-758473) et par une subvention de recherche de la Fondation Fyssen (contrat 233173) à L. Papeo.

Bibliographie

- Bardi, L., Regolin, L., & Simion, F. (2011). Biological motion preference in humans at birth : Role of dynamic and configural properties. Developmental Science, 14(2), 353-359.
- Bhatt, R. S., Hock, A., White, H., Jubran, R., & Galati, A. (2016). The development of body structure knowledge in infancy. Child Development Perspectives, 10(1), 45-52.
- Cohen, M. A., Alvarez, G. A., Nakayama, K., & Konkle, T. (2017). Visual search for object categories is predicted by the representational architecture of high-level visual cortex. Journal of Neurophysiology, 117(1), 388-402.
- Deoni, S. C. L., et al. (2011). Mapping infant brain myelination with magnetic resonance imaging. The Journal of Neuroscience, 31, 784–791.

• Farroni, T., Johnson, M. H., Menon, E., Zulian, L., Faraguna, D., & Csibra, G. (2005). Newborns' preference for face-relevant stimuli : Effects of contrast polarity. Proceedings of the National Academy of Sciences, 102(47), 17245-17250.

• Grill-Spector, K., & Weiner, K. S. (2014). The functional architecture of the ventral temporal cortex and its role in categorization. Nature Reviews Neuroscience, 15(8), 536-548.

• Johnson, M. H., Dziurawiec, S., Ellis, H., & Morton, J. (1991). Newborns' preferential tracking of face-like stimuli and its subsequent decline. Cognition, 40(1-2), 1-19.

• Kamps, F. S., Hendrix, C. L., Brennan, P. A., & Dilks, D. D. (2020). Connectivity at the origins of domain specificity in the cortical face and place networks. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1-7.

• Konkle, T., & Caramazza, A. (2013). Tripartite organization of the ventral stream by animacy and object size. Journal of Neuroscience, 33(25), 10235-10242.

• Kosakowski, H. L., Cohen, M. A., Takahashi, A., Keil, B., Kanwisher, N., & Saxe, R. (2022). Selective responses to faces, scenes, and bodies in the ventral visual pathway of infants. Current Biology, 32, 1-10.

• Kriegeskorte, N., Mur, M., & Bandettini, P. A. (2008). Representational similarity analysis – connecting the branches of systems neuroscience. Frontiers in Systems Neuroscience, 2, 1-28.

• Kriegeskorte, N., Mur, M., Ruff, D. A., Kiani, R., Bodurka, J., Esteky, H., Tanaka, K., & Bandettini, P. A. (2008). Matching categorical object representations in inferior temporal cortex of man and monkey. Neuron, 60(6), 1126-1141.

• LaTourrette, A. S., & Waxman, S. R. (2020). Naming guides how 12-month-old infants encode and remember objects. Proceedings of the National Academy of Sciences, 117(35), 21230-21234.

• Mahon, B. Z., & Caramazza, A. (2009). Concepts and categories : A cognitive neuropsychological perspective. Annual Review of Psychology, 60(1), 27-51.

• Mattioni, S., Rezk, M., Battal, C., Bottini, R., Cuculiza Mendoza, K. E., Oosterhof, N. N., & Collignon, O. (2020). Categorical representation from sound and sight in the ventral occipito-temporal cortex of sighted and blind. eLife, 9, e50732.

• Pauen, S., & Peykarjou, S. (2021). Neural correlates of human categorization in early infancy. The Oxford Handbook of Developmental Cognitive Neuroscience.

• Peykarjou, S., Hoehl, S., Pauen, S., & Rossion, B. (2017). Rapid categorization of human and ape faces in 9-month-old infants revealed by fast periodic visual stimulation. Scientific Reports, 7(1), 12526.

• Quinn, P. C., & Eimas, P. D. (1996). Perceptual cues that permit categorical differentiation of animal species by infants. Journal of experimental child psychology, 63(1), 189-211.

• Quinn, P. C., & Eimas, P. D. (1998). Evidence for a global categorical representation of humans by young infants. Journal of experimental child psychology, 69(3), 151-174.

• Setoh, P., Wu, D., Baillargeon, R., Gelman, R. Young infants have biological expectations about animals. P Proceedings of the National Academy of Sciences, 110, 15937–15942 (2013)

• Westermann, G., & Mareschal, D. (2014). From perceptual to language-mediated categorization. Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences, 369(1634), 20120391.

• Xu, F., Carey, S., & Quint, N. (2004). The emergence of kind-based object individuation in infancy. Cognitive Psychology, 49(2), 155-190.

Introduction

Objects are the units of attention and perception; categories are the units of thought. We think about objects primarily in term of categories: things are not shapes, colors, textures and orientations, but animals, vehicles, plants, dogs, food and so on. Assigning a perceptual token to a category is the mental operation that allows us to retrieve its visible and invisible properties, and make inferences and decisions.

A primary brain structure for visual object recognition and categorization is the visual ventral stream, a large territory of about twelve areas across the occipital and temporal cortex. Here, both the topography of neural responses (where on the cortex) and the similarity between neural activity patterns associated with object perception, have revealed distinct representation for

animate *vs* inanimate objects, human *vs* nonhuman animals, faces and bodies, objects that are small in the real world (e.g., fork, mouse) *vs* big objects (mountains, buildings, washing machine), and natural *vs* artificial objects (Grill-Spector and Weiner, 2014; Konkle & Caramazza, 2013). These neural distinctions are relevant as objects that are closely represented in visual cortex, are also more difficult to discriminate in visual perception tasks (Cohen et al., 2017).

Given its organization and role in object recognition, the visual ventral stream is regarded as an interface between perception and cognition, forming the skeleton for semantic categorization and for representation object and action knowledge in the rest of the brain (Mahon & Caramazza, 2009). Moreover, the organization of object-related information in this part of the brain is shared with nonhuman primates (Kriegeskorte, Mur, Ruff, et al., 2008), and congenitally-blind individuals who do not have canonical experience of the visual world (Mattioni et al., 2020), suggesting a genetically-driven structure. In line with this, precursors of categorical distinctions in visual representation are found early in life, or even at birth (Kamps et al., 2020; Kosakowski et al., 2022), linked to the early preference for faces over other stimuli (Farroni et al., 2005), for biological over non-biological motion (Bardi et al., 2011), and for canonical over distorted bodies (Bhatt et al., 2016).

But when do infants begin to see the world as adults do? «Seeing like adults» implies the ability to represent visual objects not just as perceptual tokens but also as members of a category, that is, to see, say, a furry object moving on four legs, and recognize it as member of the category of animate entities, or animals or cats. How and when does this process begin? To begin answering this question, we investigated whether the categorical dimensions that drive the large-scale organization of object-related information in the human visual cortex could account for the spontaneous emergence of the real-word object categories in infancy.

Our study

In the following, we describe a study carried out with the support of a Fyssen Foundation research grant to LP. More details on the study can be found here. Stimuli, data and codes for analyses can be found here.

In this study, building on knowledge on the organization of visual object information in the adults' visual cortex (Grill-Spector and Weiner, 2014; Kriegeskorte, Mur, Ruff, et al., 2008), we asked when such organization becomes functional so as to account for how infants explore the visual world.

We designed a study for mapping the organization of visual object information across infants and adults, relating infants' eye-tracking data with recordings of neural activity in adults. In our approach, 97 infants of three age groups (4, 10 and 19 months) in an eye-tracking study and 15 adults in a functional magnetic resonance imaging (fMRI) study, were presented with objects that had previously highlighted categorical object representation in the adults' visual cortex (Fig. 1A; Kriegeskorte, Mur, Ruff, et al., 2008): animate objects, including human and nonhuman animals and bodies, and inanimate objects including natural and artificial big and small objects. With eye-tracking, we recorded looking times, the most reliable and informative measure of infants' cognition thus far, while infants looked at pairs of images of the same (e.g., two human faces) or a different category (e.g., a face and a tree) (Fig. 1B). Infants were recruited and tested at the *Babylab* of the Institute of Cognitive Sciences *Marc Jeannerod*. We then computed the looking time difference between the two images as a measure of dissimilarity, under the assumption that looking times for two objects seen for the first time would be more similar, the closer their visual representation is. On this assumption, variations in differential looking times would reflect variations in representational similarity, thus possibly uncovering categorical distinctions. Whether this assumption held true was the first challenge of our study.

We used the same rationale to obtain a reference-model of the categorical object representation in the adults' visual cortex, based on the dissimilarity (i.e., the correlation) between the neural activity patterns associated with each of two objects of the same or a different category.

In sum, for adults' neural activity patterns, as well as for infants' looking times, we reasoned that a (behavioral or physiological) correlate of object perception would be more similar for two objects of the same category than for two objects of different categories. This approach yielded a

model (i.e., a representational dissimilarity matrix; Fig. 1C) that quantified the similarity between an object and every other of the same and of a different category, in each group of infants and in adults. Finally, we used representational similarity analysis (Kriegeskorte, Mur & Bandettini, 2008) to compare models across groups (subjects of different ages) and across modalities (eye-tracking and fMRI data) to establish how visual object categorization in infancy changes during development and how it relates to adults'.

In 19-months-olds, results revealed categorization by animacy, whereby looking times differences were smaller between two items of the animate category or two items of the inanimate category, than between one animate and one inanimate object. The looking time analysis also revealed categorization by humanness (i.e., distinction between human and non-human animals), and the representation, as separate categories, of human and non-human bodies, non-human faces and natural-small objects. The organization of visual objects into categories, emerging from the looking behavior of 19-month-olds, was positively correlated with categorical distinctions emerging from the neural responses to objects all along the visual ventral stream of adults (Fig. 1D).

Like 19-month-olds, the looking behavior of 10-month-olds showed categorization by animacy, and correlated with the categorical object representation all along the visual ventral stream of adults (Fig. 1D). Four-month-olds instead showeda very different pattern. No categories emerged from the analysis of their looking behavior, which did not correlate with the categorical object representation in any part of the adults' visual ventral stream.

However, the looking behavior of 4-month-olds was not random. As typically found (Farroni et al., 2005; Johnson et al., 1999), they showed a general preference for human faces (i.e., they looked longer at human faces compared to all other types of objects), and, besides the face preference, they looked longer at the bigger image on the screen (i.e., the image with the higher number of pixels), the more compact and less elongated.

Given these findings, we tested a new group of 4-month-old infants, with all images resized so to have the same number of pixels. In this way, we asked whether categories would emerge at this age, once images were matched for a feature that could affect perceptual salience. Results provided an affirmative answer to this question, showing categorization by animacy, and a correlation of categorical object representation with object representation in the more anterior portions of the adults' visual ventral stream (Fig. 1D).

In sum, our resultsconfirmed the hypothesis that the early stages of visual object categorization are guided by the same dimensions that structure the representation of objects in the visual cortex of the primate brain. Moreover, our results highlighted two milestones in the development of visual object categorization: between 4 and 10 months, infants move from an exploration of the environment guided by perceptual saliency to an organization based on the animate/inanimate category membership, followed by a *spurt* of finer-grained categories, between 10 and 19 months.

In particular, we interpret our results as suggesting that, initially, categorization is secondary to perceptual salience, as it emerged only when retinal image size was matched between images. Within 10 months, categorical information overrules the primacy of physical properties, and infants represent objects as animate *vs.* inanimate, above and beyond differences in the physical properties such as image size, shape elongation and compactness. Finally, by 19 months, the categories that infants can recognize based on visual properties widely expand to include human, nonhuman, human bodies, nonhuman bodies, and nonhuman faces.

The developmental changes captured in the infants' behavior would be paralleled by changes at the neural representation of objects in visual cortex. To recall, we found that in young infants the looking behavior revealing categorization by animacy correlated with the organization of object-related information in the anterior aspect of the ventral stream; in older infants the correlation also involved more posterior aspects of the ventral stream. Based on this observation, we propose that the ability to form new visual categories, from very general (e.g., animate-inanimate) to finer-grained (e.g., human-nonhuman), involves a progressive recruitment of more and more feature spaces distributed over the visual

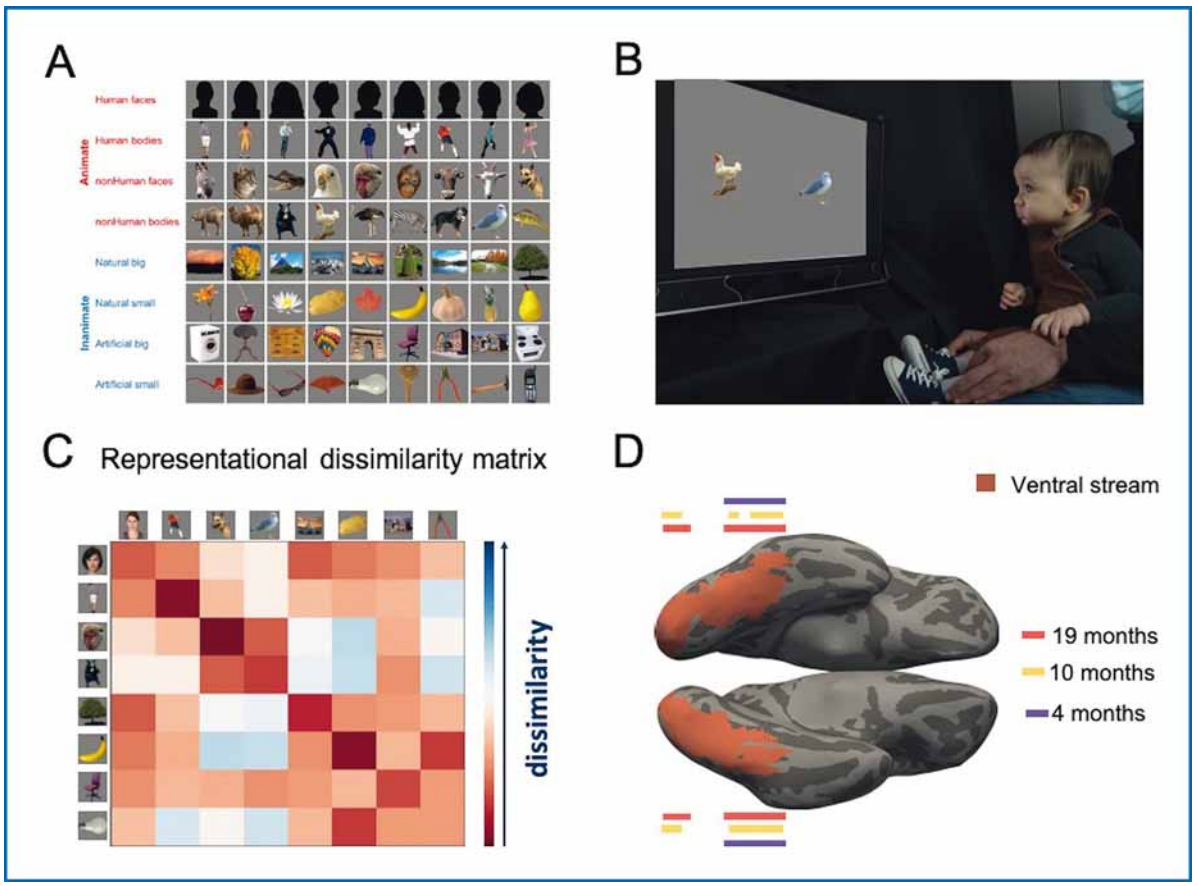


Fig. 1. Stimuli, design and measures used in the eye-tracking study on infants and in the fMRI study on adults.(A) Stimuli were 72 images, including nine exemplars of eight categories, four «animate» categories (human and nonhuman faces and bodies) and four «inanimate» categories (natural and artificial big and small objects). Note that in the actual study, human faces (stimuli on the first row) were colorful images of real people. **(B)** In each trial of the eye-tracking experiments, infants, sit on their parent laps, were presented with two images of the same or of a different category, on the right and on the left on the eye-tracking screen and looking times were measured. **(C)** Example of representational dissimilarity matrix (RDM) that measures dissimilarities between each pair of stimuli of the same or a different category. In the present study, dissimilarities between stimuli were measured in the form of differential looking times in the eye-tracking study on infants, and in the form of correlations between local neural activity patterns of each of two stimuli, as recorded in the adults' visual cortex using fMRI. **(D)** Results of the comparison between the infants' RDM based on differential looking times and the fMRI-based RDMs derived from each partition along the ventral visual stream. Colorful solid bars represent clusters with significant correlation for each age group: red for 19 months, yellow for 10 months and purple for 4 months. Note that significant correlations at 4 months were only found in a second group of infants who saw all stimuli with the same size (number of pixels).

cortex: possibly, more and more categories are represented, as integration across brain regions increases. Drivers of this development could be structural and functional brain maturation phenomena (Deoni et al., 2011), language development in the second year (LaTourrette & Waxman, 2020; Westermann & Mareschal, 2013) and the accumulation of sensorimotor experience with objects.

Advancements with respect to the state-of-the-art

Previous studies have shown that, by 5 months, infants can represent the abstract categories of animate and inanimate objects (Setoh, et al., 2013; Xu, Carey, Quint, 2004), learn to represent narrower animate categories (e.g., dogs) after exposure to various exemplars of a category (Quinn & Eimas, 1996; Pauen & Peykarjou, 2021)

and to discriminate between two categories (e.g., human vs. ape faces, Peykarjou, Hoehl, Pauen, Rossion, 2017; human body vs. horse, Quinn & Eimas, 1998). In those previous studies, infants were presented with canonical exemplars from one or two basic-level categories; therefore, categorization could rely on the detection of a few, specific physical properties of the stimuli.

Adding to previous studies, our study reveals the infants' early –and quite astonishing– ability to extract category-relevant information from a very heterogeneous set of visual features, which allows recognizing that human faces, zebras, fish, and parrots are members of the same category (animate), hammers, washing-machines, apples, and trees are members of another category (inanimate objects), and, along the human-nonhuman dimension, a horse is closer to a fish than to a human body. Moreover, while the early ability to recognize animate *things* has been linked to detection of motion cues (i.e., biological or self-propelled motion), our study shows that infants can form categories using the same static visual information that yields categorical object representation in the visual ventral stream of primates.

From a methodological viewpoint, our study introduces two advances. First, it indicates a new opportunity for research on preverbal infants, by demonstrating that differential looking times can provide a reliable measure of the similarity of image-computable features and categorical information between two stimuli. Second, our approach allows for the comparison of more than two categories in a single design, and within the temporal limitation that constraints the duration of infants' experiments.

Future directions of this research shall study how infants label the categories formed based on visual information, what inferences they make about them, whether more categories can emerge from the infants' looking behavior by adding other real-world features to the stimuli (e.g., motion), and what is the role of other representational levels, such as language and semantic knowledge, in the emergence of categorization.

In conclusion, leaving aside these open questions, our results showed that very early on infants leverage visual information to organize the objects of the world into categories. The first act of object categorization divides the world into animate and inanimate things. As visual categories multiply, infants' behavior correlates with neural activity in ever-larger aspects of the adult visual cortex, suggesting that categorization may thrive with the integration of information across the different areas of the visual cortex. Since categorization is an act of thinking, understanding the mechanisms by which infants form visual categories holds promise for explaining how the human mind/brain transitions *from seeing to thinking*.

We show that, very early, children exploit visual information to organize objects in the world into categories. Since categorization is an act of thinking, understanding the mechanisms by which infants form visual categories can explain how the human mind/brain moves from seeing to thinking.

"We show that, very early, children exploit visual information to organize objects in the world into categories. Since categorization is an act of thinking, understanding the mechanisms by which infants form visual categories can explain how the human mind/brain moves from seeing to thinking."

Acknowledgements

The main empirical study described in this article has been carried out in collaboration with Céline Spriet, Etienne Abassi and Jean-Rémy Hochmann. The author is grateful to Céline Spriet for her valuable contribution in drafting this article.

This article reports about an original study published in 2022 (Spriet, C., Abassi, E., Hochmann, J. R., & Papeo, L. (2022). Visual object categorization in infancy. Proceedings of the National Academy of Sciences, 119(8), e2105866119). Funding for this project was provided by a European Research Council Starting Grant Project: THEMPO, Grant Agreement 758473 (to L.P.) and by a Fyssen Foundation Research Grant: Contract 233173 (to L.P.).

Le rôle de l'accessibilité subjective de l'information dans la curiosité et l'apprentissage

Samuel RECHT

Postdoctoral Research Fellow

Department of Experimental Psychology, University of Oxford

Résumé

La curiosité, désir naturel de savoir, influence fortement notre manière de penser et d'agir. Plutôt que de considérer un objectif précis, la curiosité est motivée par la simple perspective d'en savoir plus. Le présent travail explore la manière dont la curiosité, la confiance en soi et la facilité d'accès à l'information interagissent. Nos résultats suggèrent que la coexistence de plusieurs réponses possibles à une question favorise une grande curiosité, une confiance modérée, et une meilleure mémorisation de la réponse obtenue. En somme, la curiosité ne provient pas seulement du manque d'information, mais aussi de la conviction qu'une information est accessible en mémoire. Ces résultats permettent ainsi de mieux comprendre la curiosité et son impact sur l'apprentissage, et suggèrent des pistes pour l'élaboration de stratégies éducatives plus efficaces.

Mots clés :

curiosité ; confiance ; apprentissage ; mémoire ; métacognition

The role of knowability in curiosity and learning

Summary

Curiosity, the natural desire to know, strongly influences our way of thinking and acting. Unlike information-seeking with a specific goal, curiosity is motivated by the simple prospect of learning more. The present work explores how curiosity, confidence, and knowability interact. The results show that when one believes there are many possible answers to a question, it triggers high curiosity, moderate confidence, and better memory of the obtained answer. In essence, curiosity arises not only from a lack of information but also from the conviction that information is knowable. These findings contribute to a better understanding of curiosity and its impact on learning, suggesting avenues for the development of more effective learning strategies.

Keywords :

curiosity ; confidence ; learning ; memory ; metacognition

La curiosité : un goût intrinsèque pour la connaissance

En périphérie immédiate de l'activité quotidienne se découvre un désir de connaître et de comprendre, un moteur fondamental de la cognition et du comportement humain tout au long de la vie. La curiosité est par nature un conjugué du quotidien : elle suscite l'appétit pour les énigmes, mots croisés et anagrammes ; l'intérêt pour les questions de culture générale ou le désir de suspense dans la littérature et au cinéma. Elle peut se définir comme un intérêt pour l'information en elle-même, distinct de la valeur instrumentale de l'information pour atteindre un objectif préalablement défini. On peut la voir comme un besoin biologique fondamental : à l'instar de l'enfant qui, patiemment, démonte son jouet pour en comprendre les

secrets, une biologiste inspectera sans relâche ses boîtes de Petri, un romancier le caractère de ses personnages. Dans ses formes les plus originelles, la curiosité se retrouve chez les animaux, où des événements surprenants suscitent l'attention et des objets inhabituels stimule la manipulation. La réponse à la nouveauté, ainsi que le comportement induit par la curiosité, varient d'un individu et d'une espèce à l'autre. Tout comme différentes espèces de singes sauvages ont des appétits distincts pour la nouveauté (voir par exemple, Kalan et al., 2019), une hétérogénéité similaire est observée chez les humains (Kobayashi, Ravaioli, Baranès, Woodford, & Gottlieb, 2019).

La théorie du « fossé informationnel » de Loewenstein

Dans un article fondateur, Loewenstein (1994) a proposé que la curiosité émerge de la reconnaissance d'un fossé informationnel (« information gap ») : une différence entre ce que l'on devrait savoir et ce que l'on sait réellement. Cette reconnaissance engendre un sentiment de privation, et son réactif, la curiosité, encourage l'exploration. Il convient toujours de distinguer la curiosité d'un comportement essentiellement tourné vers une récompense extrinsèque (Berlyne, 1954 ; Gottlieb & Oudeyer, 2018 ; Loewenstein, 1994) : la curiosité ne se résume pas à la quête d'informations utiles - ne dépend pas d'objectifs extrinsèquement gratifiants (par exemple, la survie ou le succès) - mais reflète un véritable appétit pour la connaissance elle-même.

Curiosité et apprentissage

La recherche menée sur les pratiques éducatives offre une perspective particulièrement nette sur le sujet : la curiosité est un déterminant important du développement et de l'apprentissage (voir par exemple, Markey & Loewenstein, 2014 ; Shin et al., 2019). Des activités en classe qui stimulent la curiosité, telles que les débats, sont connues pour leurs effets bénéfiques sur la motivation et l'apprentissage (Lowry & Johnson, 1981). À l'inverse, l'instruction directe de la part de l'enseignant peut paradoxalement nuire à la motivation et freiner l'apprentissage en empêchant l'apparition d'un sentiment de « fossé informationnel » chez l'apprenant (Bonawitz et al., 2011). En laboratoire, une approche expérimentale classique utilise des questions de culture générale pour estimer le fossé informationnel et la curiosité d'un individu. Par exemple, en utilisant cette méthode, Kang et al. (2009) ont montré que la curiosité des individus face à des questions de culture générale prédisait la probabilité de se rappeler plus tard des réponses fournies (voir également Marvin & Shohamy, 2016 ; McGillivray et al., 2015). Gruber et al. (2014) ont par ailleurs proposé l'existence d'un « état cognitif de curiosité » plus global : la curiosité induite par des questions de culture générale pourrait même faciliter l'apprentissage d'informations non liées qui sont présentées accidentellement aux côtés de ces questions. Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que la curiosité stimule l'apprentissage, suscitant un intérêt récent pour les mécanismes neuronaux sous-jacents (Gruber & Ranganath, 2019).

Le rôle de la curiosité dans la mémorisation

La relation non monotone entre confiance et curiosité peut être comprise dans le contexte des théories de la mémoire humaine. Les empreintes mnésiques sont usuellement décrites comme composés neuronaux complexes, cartographiant des lieux, des objets et de nombreuses autres dimensions via des nœuds et leurs liens, permettant ainsi l'élaboration et le stockage de connaissances sémantiques (Baddeley, Eysenck & Anderson, 2014 ; McClelland & Rogers, 2003). Une connaissance préalable faible est ainsi synonyme d'empreintes mnésiques peu denses composées d'un petit nombre de nœuds et de liens, ce qui entraîne une probabilité d'oubli plus élevée. A l'inverse, une connaissance déjà solide, malgré une probabilité d'oubli objectivement plus faible, ne peut conduire qu'à un enrichissement minime de l'information déjà acquise. Dans ce cadre, la « zone d'apprentissage proximal » (« region of proximal learning », Kornell & Metcalfe, 2006) peut être comprise comme un point idéal où une empreinte mnésique est suffisamment dense pour faciliter l'encodage, mais laisse toutefois assez de place à l'acquisition significative d'informations (Zurn & Bassett, 2022). Pour favoriser l'apprentissage, une estimation précise de l'état des connaissances est nécessaire : la curiosité pourrait être comprise comme une « soif de connaissance » à la suite d'un compromis subjectif entre connaissances préalables et gain d'information

prospectif. En d'autres termes, la curiosité est en partie fondée sur l'efficacité prospective de l'apprentissage à l'échelle neuronale.

Le principe d'accessibilité subjective de l'information

Bien que le rôle de la curiosité dans l'apprentissage soit désormais bien établi, d'autres facteurs peuvent contribuer à cette relation. En particulier, nous proposons de considérer le chemin causal inverse : la curiosité pourrait être en partie motivée par l'estimation subjective de sa propre capacité à conserver l'information. Cette idée se trouvait déjà en filigrane dans la déclaration originale de la théorie du fossé informationnel de Loewenstein (1984), qui affirmait que la curiosité dépend non seulement de la reconnaissance de l'existence d'un fossé, mais aussi du fait que « les individus seront plus curieux de savoir quelque chose s'ils pensent que c'est connaissable ou s'ils s'attendent à le savoir à l'avenir » (Loewenstein, 1994, p. 93). Selon cette perspective, la curiosité dépend de deux jugements métacognitifs liés : la réalisation de l'existence d'un fossé - ou manque - dans les connaissances actuelles, mais aussi et surtout la croyance selon laquelle le fossé peut être effectivement – et durablement – comblé. Ce principe trouve son origine dans l'idée que la curiosité a tendance à augmenter plutôt que diminuer à mesure que la connaissance s'acquiert. Cette idée semble contredire le principe selon lequel la curiosité dépend uniquement de l'envergure du fossé informationnel, disparaissant progressivement une fois la connaissance acquise (Berlyne, 1954 ; voir également Witherby & Carpenter, 2022).

"La curiosité prédit l'apprentissage car elle reflète elle-même une estimation subjective de la capacité future à mémoriser une information donnée."

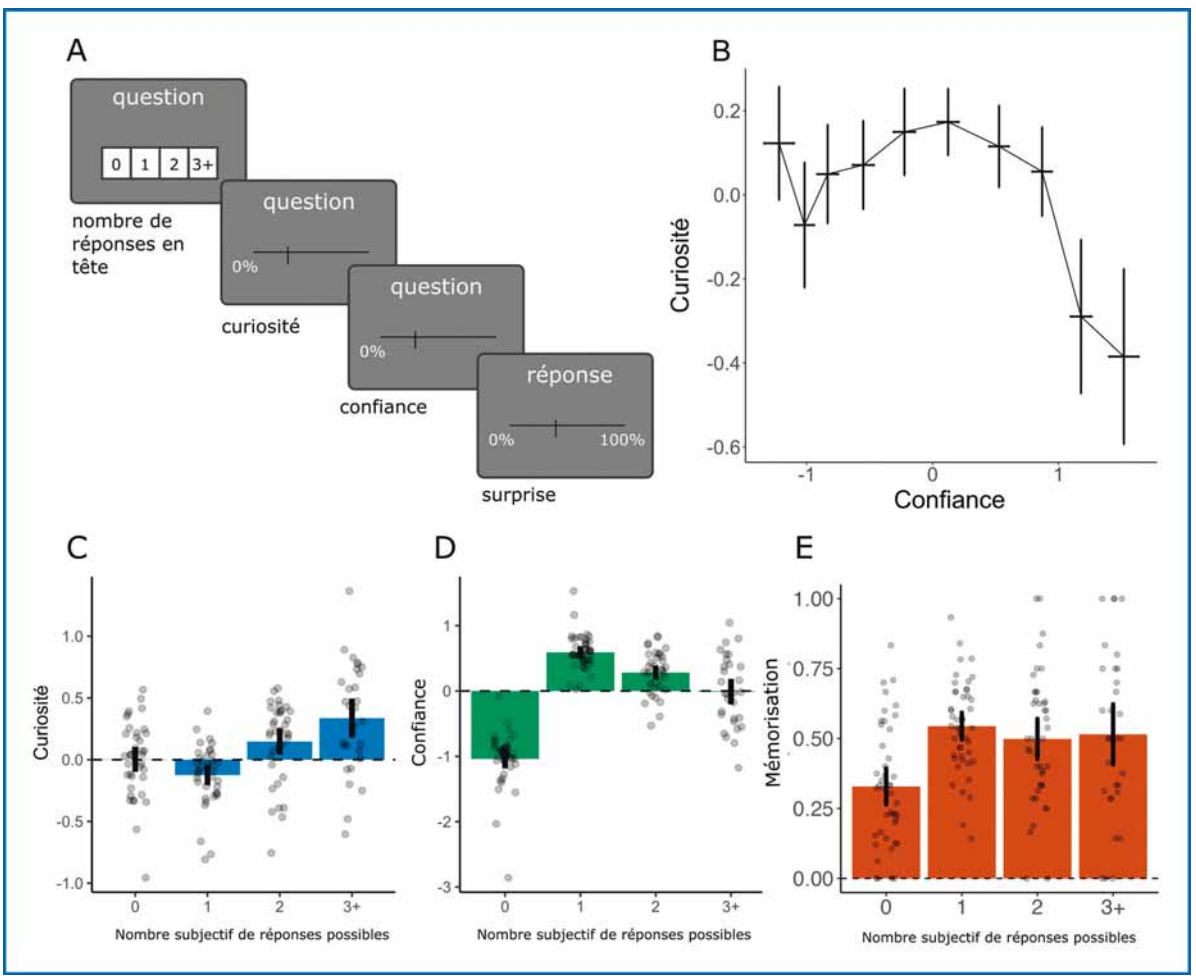
Cette idée est également compatible avec la constatation que la curiosité d'une personne pour une information donnée est liée à la confiance qu'elle cultive dans le fait de connaître déjà cette information, selon une relation en forme de U inversé : la curiosité est maximale lorsque la confiance est à son point médian, c'est-à-dire lorsqu'il y a un certain niveau de confiance dans le fait que l'on connait déjà la réponse (Kang et al., 2009 ; Metcalfe et al., 2023), ce que Berlyne a défini comme un « stade intermédiaire de familiarité » (Berlyne, 1954, p. 189). Un tel stade intermédiaire est souvent dépeint comme point critique pour l'apprentissage : la recherche d'informations semble être plus importante dans cette « zone d'apprentissage proximal » (Kornell & Metcalfe, 2006). Les nourrissons ont ainsi tendance à prêter attention et à persévérer dans des tâches légèrement difficiles et surprenantes (Kidd, Piantadosi, & Aslin, 2014 ; Kinney & Kagan, 1976).

L'accessibilité subjective de l'information comme vecteur d'apprentissage et de curiosité

Dans une récente étude, nous explorons la relation entre la curiosité, la confiance et la probabilité de connaître une information donnée dans le cadre d'une tâche de culture générale (Recht & Yeung, en cours d'évaluation par les pairs). Notre hypothèse clé est que la curiosité prédit l'apprentissage car elle reflète elle-même une estimation subjective de la capacité future à mémoriser une information donnée. Cette hypothèse conduit à deux prédictions principales : 1) La curiosité devrait varier en fonction de la probabilité de connaître une information, ce qui conduira à une relation non monotone entre la confiance et la curiosité ; 2) La probabilité de connaître une information contribue à la relation entre la curiosité et l'apprentissage. Pour tester ces hypothèses, nous avons examiné un cas d'apprentissage où la majeure partie du gain informationnel réside dans le renforcement et l'inhibition des relations conceptuelles déjà présentes en mémoire (plutôt que dans la création de nouvelles mémoires), c'est-à-dire lorsque des indices mnésiques conduisent à la récupération d'un petit nombre de réponses possibles déjà encodées et nécessitant un arbitrage. Ainsi, nous opérationnalisons la possibilité de connaître des informations en termes du nombre de réponses potentielles qu'une personne peut avoir en tête lorsqu'elle est confrontée à une question. D'une manière similaire à la définition de l'accessibilité comme sensation de savoir en métamémoire (Koriat, 1993), nous suggérons que la disponibilité de plusieurs réponses possibles est synonyme d'un état où les réseaux

de connaissances existants sont incomplets mais suffisamment denses pour permettre une intégration efficace de nouvelles informations (c'est-à-dire que l'information n'est pas actuellement connue sans ambiguité, mais qu'elle est connaissable en principe).

Parmi les éléments jouant un rôle dans l'émergence du sentiment de curiosité, la confiance rapportée par l'individu reste l'approche dominante pour étudier le lien entre curiosité et connaissances subjectives. L'observation classique est celle de l'existence d'une relation en U inversé entre confiance et curiosité (Gottlieb & Oudeyer, 2018 ; voir aussi Figure B). Cependant, les mécanismes en jeu dans l'émergence de cette relation demeurent incertains, et plusieurs cadres théoriques ont été suggérés dans la littérature (par exemple, Gruber & Ranganath, 2019 ; Metcalfe, Schwartz, & Eich, 2020). Nous avons étudié le rôle du nombre subjectif de réponses



Figures A-E : ***Mesurer la curiosité, la confiance et l'accessibilité de l'information dans une tâche de culture générale.*** (A) À chaque essai, les participants se voient présenter une question de culture générale et sont invités à indiquer combien de réponses possibles leur viennent à l'esprit. Ensuite, ils doivent successivement estimer leur curiosité puis leur confiance. (B) Relation entre curiosité (normalisée par participant) et confiance. Les essais ont été divisés en quantiles par participant. (C), (D) et (E) représentent respectivement la curiosité moyenne, la confiance moyenne et la probabilité moyenne de mémorisation de la réponse (testée à l'occasion d'une seconde session 5 jours plus tard), en fonction du nombre subjectif de réponses possibles. La curiosité est maximale pour les questions suscitant un certain nombre de réponses possibles (2, 3+), et cet intérêt est accompagné d'une confiance moyenne, et suivi d'une bonne mémorisation. Chaque point représente un participant. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95 %.

accessibles en mémoire dans l'émergence de la curiosité, de la confiance et de l'apprentissage (Figure A). Dans la mesure où l'existence d'alternatives en mémoire est précisément attendue aux états intermédiaires de connaissance, lorsqu'une personne possède suffisamment d'information pour générer des réponses potentielles, mais pas assez pour en choisir une en particulier, l'accès à plusieurs réponses possibles s'avère être un médiateur naturel de la relation entre la curiosité et la confiance. Nous avons ainsi observé que cette mesure subjective prédit la curiosité : la curiosité est maximum pour les questions de culture générale qui suscitent de multiples réponses possibles (Figure C) plutôt qu'une seule (équivalent probable d'une connaissance acquise) ou aucune (équivalent probable d'une absence totale de connaissance). Cette observation allait de pair avec une confiance de niveau intermédiaire dans le fait de détenir la bonne réponse parmi ces options (Figure D). Au-delà de la curiosité, le nombre de réponses alternatives prédit également la mémorisation (Figure E) - confirmant ainsi l'intérêt de prendre en compte cette mesure dans l'étude du rôle de la curiosité dans le comportement humain.

Zone d'apprentissage optimal et accessibilité de l'information

De nombreuses études précédentes ont documenté un niveau de curiosité maximale à des niveaux intermédiaires de confiance, suggérant un niveau de difficulté moyen comme meilleur stimulant de l'esprit curieux. Nous avons nous-même observé une telle relation, tout en identifiant le rôle décisif du nombre subjectif de réponses en mémoire dans cette sensation de « juste assez ». Un individu peut ainsi savoir que la réponse fait partie d'un ensemble d'alternatives, sans être capable d'arbitrer entre elles. Dans une telle situation, il existe des connaissances préalables, bien que contradictoires : la réponse est *connaissable*, c'est-à-dire probablement déjà stockée en mémoire, malgré la subsistance de multiples éléments candidats sans vainqueur clair. Par conséquent, la confiance dans un contexte donné pourrait prendre plusieurs formes distinctes : elle pourrait signifier que l'on sait qu'au moins l'une des options considérées est la bonne, ou qu'une seule option est accessible, mais avec un certain degré d'incertitude. Malgré une incertitude objective similaire, ces deux situations présentent des coûts distincts en termes d'encodage initial, de récupération et de mémorisation. Il est considéré comme acquis que les connaissances préalables facilitent l'apprentissage, en particulier par le biais du lien fort qui préexiste entre différents concepts, favorisant la consolidation d'une nouvelle information grâce aux relations entretenues avec ces éléments déjà acquis (Staresina, Gray & Davachi, 2009). En donnant la priorité à la résolution de souvenirs conflictuels plutôt qu'à la nouveauté pure, la curiosité pourrait refléter un comportement rationnel de recherche d'informations qui optimise l'efficacité de l'apprentissage (Dubey & Griffiths, 2020).

Conclusion

Nos résultats convergent avec ceux d'une étude récente qui a trouvé que la curiosité à elle seule n'améliore que modestement l'apprentissage lorsque l'on tient compte du rôle des connaissances préalables (Wade & Kidd, 2019). De manière plus spéculative, il est également possible que le fait de demander aux participants d'estimer le nombre d'alternatives ait pu influencer les évaluations subjectives qui s'ensuivirent (cf. Frank et al., 1993). Malgré cela, l'effet du nombre subjectif de réponses candidates semble décisif à la fois pour la curiosité et la mémoire, soulignant ainsi l'importance de prendre en compte cette dimension dans le développement d'une théorie de la curiosité. Il est possible de comprendre cet effet à la lumière de l'hypothèse proposée par Loewenstein (1994) selon laquelle la curiosité dépend, en partie, du sentiment qu'une réponse est « connaissable » (« knowable »). La disponibilité en mémoire de plusieurs réponses possibles représente un signal utile pour ce type de jugement. À cet égard, nos résultats s'inscrivent tout particulièrement dans un cadre théorique récent décrivant la curiosité comme un processus favorisant la croissance et la structuration des réseaux de connaissances (Zhou et al., 2020).

Remerciements

Je tiens à remercier chaleureusement la Fondation Fyssen pour leur soutien financier et leur confiance tout au long de l'élaboration de ce programme de recherche. Je tiens également à remercier Nick Yeung, pour son soutien, ses conseils avisés et sa gentillesse, ainsi que toute l'équipe de mon laboratoire d'accueil.

Bibliographie

- Baddeley, A., Eysenck, M. W., & Anderson, M. C. (2014). Memory (2nd edn). *Taylor and Francis*.
- Berlyne DE (1954) An experimental study of human curiosity. British Journal of Psychology 45(4) : 256-265.
- Bonawitz E, Shafto P, Gweon H et al. (2011) The double-edged sword of pedagogy : Instruction limits spontaneous exploration and discovery. Cognition 1120(3) :322-330.
- Dubey, R., & Griffiths, T. L. (2020). Reconciling novelty and complexity through a rational analysis of curiosity. Psychological Review, 127(3), 455.
- Gruber MJ, Gelman BD, Ranganath C (2014) States of curiosity modulate hippocampus-dependent learning via the dopaminergic circuit. Neuron 84 :486-496.
- Gruber, M. J., & Ranganath, C. (2019). How curiosity enhances hippocampus-dependent memory : the prediction, appraisal, curiosity, and exploration (PACE) framework. *Trends in cognitive sciences*, 23(12), 1014-1025.
- Kang, M. J., Hsu, M., Krajbich, I. M., Loewenstein, G., McClure, S. M., Wang, J. T. Y., & Camerer, C. F. (2009). The wick in the candle of learning : Epistemic curiosity activates reward circuitry and enhances memory. *Psychological science*, *20*(8), 963-973.
- Kidd, C., Piantadosi, S. T., & Aslin, R. N. (2014). The Goldilocks effect in infant auditory attention. Child development, 85(5), 1795-1804.
- Kinney, D. K., & Kagan, J. (1976). Infant attention to auditory discrepancy. Child Development, 155-164.
- Kobayashi, K., Ravaioli, S., Baranès, A., Woodford, M., & Gottlieb, J. (2019). Diverse motives for human curiosity. *Nature human behaviour*, *3*(6), 587-595.
- Koriat A (1993) How do we know that we know ? The accessibility model of the feeling of knowing. Psychological Review 100 (4) :609-639.
- Loewenstein, G. (1994). The psychology of curiosity : A review and reinterpretation. *Psychological bulletin*, *116*(1), 75.
- Lowry N, Johnson DW (1981) Effects of controversy on epistemic curiosity, achievement, and attitudes. The Journal of Social Psychology 115(1) : 31–43.
- Markey, A., & Loewenstein, G. (2014). Curiosity. In R. Pekrun & L. Linnenbrink-Garcia (Eds.), International handbook of emotions in education (pp. 228–245). Routledge/Taylor.
- Marvin, C. B., & Shohamy, D. (2016). Curiosity and reward : Valence predicts choice and information prediction errors enhance learning. *Journal of Experimental Psychology : General, 145*(3), 266–272.
- McGillivray, S., Murayama, K., & Castel, A. D. (2015). Thirst for knowledge : The effects of curiosity and interest on memory in younger and older adults. *Psychology and Aging, 30*(4), 835–841.
- McClelland, J. L., & Rogers, T. T. (2003). The parallel distributed processing approach to semantic cognition. Nature reviews neuroscience, 4(4), 310-322.
- Metcalfe, J., Schwartz, B. L., & Eich, T. S. (2020). Epistemic curiosity and the region of proximal learning. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 35, 40-47.
- Shin, D.D., Lee, H.J., Lee, G., & Kim, S. (2019). The Role of Curiosity and Interest in Learning and Motivation. The Cambridge Handbook of Motivation and Learning. Taylor & Francis Group.
- Staresina, B. P., Gray, J. C., & Davachi, L. (2009). Event congruency enhances episodic memory encoding through semantic elaboration and relational binding. *Cerebral Cortex*, *19*(5), 1198-1207.
- Wade, S., & Kidd, C. (2019). The role of prior knowledge and curiosity in learning. Psychonomic bulletin & review, 26(4), 1377-1387.
- Witherby AE, Carpenter SK (2022) The rich-get-richer effect : Prior knowledge predicts new learning of domain-relevant information. Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition 48(4) : 483–498.
- Zhou, D., Lydon-Staley, D. M., Zurn, P., & Bassett, D. S. (2020). The growth and form of knowledge networks by kinesthetic curiosity. *Current opinion in behavioral sciences*, 35, 125-134.
- Zurn, P., & Bassett, D. (2022). Curious Minds : The Power of Connection. MIT Press.

Curiosity: An intrinsic appetite for knowledge

Adjacent to the labor of daily activity lies a desire to know and understand, a fundamental driver of cognition and behaviour throughout life. Curiosity is intertwined with the everyday: it drives an appetite for puzzles, crosswords, and anagrams; interest in general knowledge or suspense in literature and film. It can be defined as a taste for information itself, distinct from the instrumental value of information in achieving a predefined goal. It can be seen as a fundamental biological need: just as a child patiently disassembles their toy to understand its secrets, a biologist will tirelessly examine Petri dishes, and a novelist the mind of their characters. Curiosity is also found in animals, where surprising events attract attention and unusual objects triggers manipulation. The response to novelty varies from individual to individual and species to species. Just as different species of wild apes have distinct appetites for novelty (see for example Kalan et al., 2019), a similar heterogeneity is observed in humans (Kobayashi et al., 2019).

Loewenstein's «information gap» theory

In a seminal article, Loewenstein (1994) proposed that curiosity arises from the recognition of an "information gap": a difference between what one should know and what one actually knows. This recognition creates a feeling of deprivation, and its reactive, curiosity, encourages exploration. It is important to distinguish curiosity from behaviour primarily oriented towards an extrinsic reward (Berlyne, 1954; Gottlieb & Oudeyer, 2018; Loewenstein, 1994): curiosity is not reducible to the search for useful information - it does not depend on extrinsically rewarding goals - but reflects a true appetite for knowledge in itself.

Curiosity and learning

Research on educational practices offers a particularly clear perspective: curiosity is an important determinant of development and learning (see for example Markey & Loewenstein, 2014; Shin et al., 2019). Classroom activities that stimulate curiosity, such as debates, are known to have an effect on motivation and learning (Lowry & Johnson, 1981). Conversely, direct instruction from the teacher can paradoxically hinder motivation and learning by preventing the ermergence of an "information gap" in the learner's curriculum (Bonawitz et al., 2011). In the laboratory, a classic experimental approach uses trivia questions to estimate the information gap and curiosity of an individual. For example, using this method, Kang et al. (2009) showed that individuals' curiosity for trivia questions predicted the probability of remembering their answers (see also Marvin & Shohamy, 2016; McGillivray et al., 2015). Gruber et al. (2014) further proposed the existence of a "curiosity state": curiosity induced by trivia questions could even facilitate learning of incidental information presented alongside these questions. Overall, these results suggest that curiosity promotes learning, sparking recent interest in the neural mechanisms underlying this process (Gruber & Ranganath, 2019).

The role of curiosity in memorisation

The non-monotonic relationship between confidence and curiosity can be understood in the context of theories of human memory. Memory traces are typically described as complex neural ensembles that map concepts such as places, events or individuals through nodes and their links, allowing for the development and storage of semantic knowledge (Baddeley, Eysenck & Anderson, 2014; McClelland & Rogers, 2003). Weak prior knowledge is thus synonymous with sparse memory traces composed of a small number of nodes and links, leading to a higher probability of forgetting. Conversely, already solid knowledge, despite an objectively lower probability of forgetting, can only lead to minimal learning. In this context, the "region of proximal learning" (Kornell & Metcalfe, 2006) can be understood as an sweet spot where a memory trace is dense *just enough* (Zurn & Bassett, 2022). To promote learning, a subjective estimate of prior knowledge is necessary: curiosity could be understood as a "thirst for knowledge" following a subjective compromise between prior knowledge and prospective learning. In other words, curiosity is partly based on the prospective efficiency of learning at the neural level.

The principle of subjective accessibility of information

Although the role of curiosity in learning is now well established, other factors may contribute to this relationship. In particular, we pro-

pose the reverse causal principle: curiosity could be partly motivated by a subjective estimate of one's own ability to retain information. This idea was already implicit in Loewenstein's (1984) original theory of the information gap, which stated that curiosity depends not only on recognising the existence of a gap but also on whether "people will be more curious to know something if they think it is knowable or if they expect to know it in the future" (Loewenstein, 1994, p. 93). According to this perspective, curiosity depends on two related metacognitive judgments: recognizing the existence of a gap - or it's absence - in current knowledge, but also and above all, believing that the gap can be effectively – and durably - filled. This principle is grounded in the idea that curiosity tends to increase rather than decrease as knowledge is acquired. This idea seems to contradict the principle that curiosity depends only on the size of the information gap, gradually disappearing once knowledge is acquired (Berlyne, 1954; Witherby & Carpenter, 2022).

"Curiosity predicts learning because curiosity itself reflects a subjective estimate of the future ability to remember."

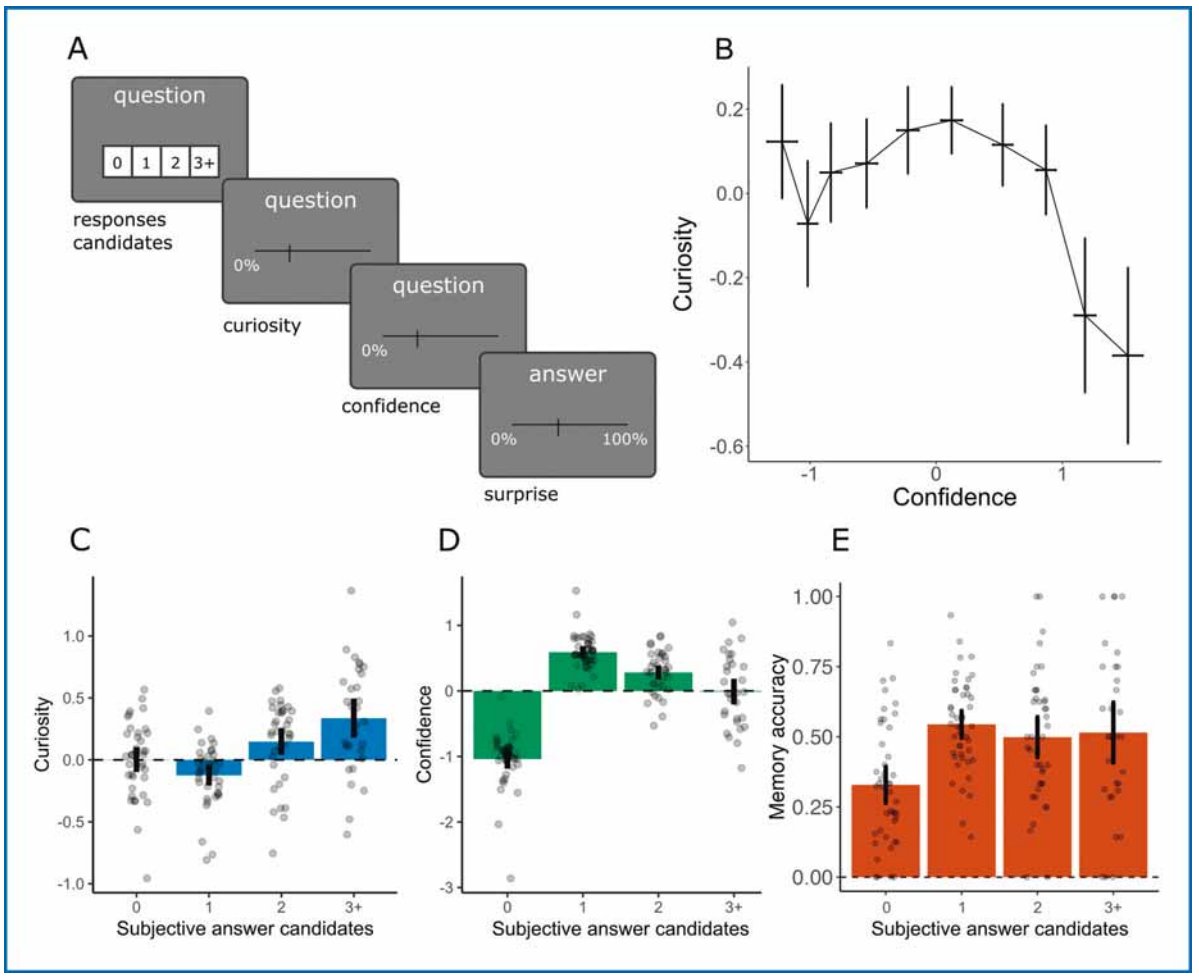
This idea is also consistent with the observation that an individual's curiosity about a given piece of information is related to their confidence in already knowing this information, according to an inverted U-shaped relationship: curiosity is maximal when confidence is at its midpoint, i.e., when there is a certain level of confidence in already knowing the answer (Kang et al., 2009; Metcalfe et al., 2023), what Berlyne called an "intermediate stage of familiarity" (Berly, 1954, p. 189). Such an intermediate stage is often depicted as a "region of proximal learning" where learning could be maximised (Kornell & Metcalfe, 2006). Infants, for example, tend to pay attention and persist in slightly difficult and surprising tasks (Kidd, Piantadosi, & Aslin, 2014; Kinney & Kagan, 1976).

Knowability as a learning and curiosity vector

In a recent study, we explore the relationship between curiosity, confidence, and the probability of knowing a given piece of information in the context of a trivia task (Recht & Yeung, under review). Our key hypothesis is that curiosity predicts learning because curiosity itself reflects a subjective estimate of the future ability to remember. This hypothesis leads to two main predictions: 1) Curiosity should vary as a function of the probability of knowing a piece of information, leading to a non-monotonic relationship between confidence and curiosity; 2) The probability of knowing a piece of information contributes to the relationship between curiosity and learning. To test these hypotheses, we examined a learning case where most of the informational gain lies in reinforcing and inhibiting already present conceptual relationships (rather than creating new memories), i.e., when memory cues lead to the retrieval of a small number of possible answers already encoded and requiring arbitration. Thus, we operationalise the possibility of knowing in terms of the number of potential responses a person might have in mind when faced with a question. Similar to the interpretation of accessibility as a feeling-of-knowing in metamemory (Koriat, 1993), we suggest that the availability of several possible answers is synonymous with a state where existing knowledge networks are incomplete but sufficiently dense to allow for effective integration of new information (i.e., the information is not currently known without ambiguity, but it is knowable in principle).

Optimal learning and knowability

Many previous studies have documented a maximum level of curiosity at intermediate levels of confidence, suggesting that what stimulates curiosity the most is a task involving a moderate level of difficulty. We also observed such a relationship, while identifying the critical role of the subjective number of responses in this feeling of "just enough". An individual may know that the answer is part of a set of alternatives without being able to arbitrate between them. In such a situation, there is prior knowledge, albeit contradictory: the answer is knowable, i.e., probably already stored in memory, despite the persistence of multiple candidates (i.e., mnemonic competition) without a clear winner. Therefore, confidence in a given context could take several distinct forms: it could mean that one knows that at least one of the



Figures A-E: Measuring curiosity, confidence, and knowability in a trivia task. (A) On each trial, participants are presented with a trivia question and asked to indicate how many potential responses come to mind. Then, they must successively estimate their curiosity and their confidence. (B) Relationship between curiosity (normalised per participant) and confidence. Trials were divided into quantiles by participant. (C), (D), and (E) represent the average curiosity, average confidence, and memory of the answer (tested during a second session 5 days later), respectively, as a function of the subjective number of possible answers. Curiosity is highest for questions that elicit a certain number of potential responses (2, 3+), while confidence remains average and is followed by good memory. Each point represents a participant. Error bars represent 95% confidence intervals.

recovered options is correct, or that only one option is accessible but with some degree of uncertainty. Despite similar objective uncertainty, these two situations present distinct costs in terms of initial encoding, retrieval, and memory. It is generally accepted that prior knowledge facilitates learning, particularly through the strong pre-existing link between different concepts, promoting the consolidation of new information within these networks of already acquired elements (Staresina, Gray & Davachi, 2009). By giving priority to resolving conflicting memories over pure novelty, curiosity could reflect a rational information search behaviour that optimises learning efficiency (Dubey & Griffiths, 2020).

Conclusion

Our results converge with those of a recent study showing that curiosity alone only modestly improves learning when prior knowledge is taken into account (Wade & Kidd, 2019). More speculatively, it is also possible that asking partici-

pants to estimate the number of alternative responses may have influenced subsequent subjective evaluations (cf. Frank et al., 1993). Nevertheless, the effect of the subjective number of candidate answers seems decisive for both curiosity and memory, highlighting the importance of taking this dimension into account in the study of curiosity. This effect can be understood in light of Loewenstein's hypothesis that curiosity depends, in part, on the feeling that a response is "knowable". The availability in memory of multiple possible responses represents a useful signal for this type of judgment. In this regard, our results fit particularly well within a recent theoretical framework describing curiosity as a process promoting the growth and structuring of knowledge networks (Zhou et al., 2020).

Acknowledgements

I would like to express my warmest gratitude to the Fondation Fyssen for their financial support and confidence throughout the development of this research programme. I would also like to extend my thanks to Nick Yeung for his support, advice, and kindness, as well as to the whole team of my host laboratory.

Rôle de l'interaction des facteurs sécrétés sur le développement cortical pendant l'embryogenèse.

Julien FERENT

Chargé de recherche. Institut du Fer à Moulin, Inserm, 75005, Paris, France.

Résumé :

Dans cette revue, nous explorerons les interactions entre différents facteurs extracellulaires dans le développement cortical. Après avoir présenté les défis posés par les modèles actuels de développement cortical dans l'étude de ces facteurs extracellulaires, nous exposerons des données de recherche récentes démontrant comment la modulation des facteurs FGF et EGF *in vitro* met en évidence l'action spécifique du morphogène Shh sur la prolifération des cellules corticales embryonnaires. Ces résultats soulignent l'importance de comprendre la base des modèles expérimentaux dans le développement neurologique et révèlent les interactions complexes entre les facteurs sécrétés pour une meilleure compréhension du développement cortical. Ensemble, ils ouvrent des perspectives intéressantes pour la recherche future.

Mots clefs :

Développement cortical, facteurs de croissance, morphogènes, signalisation cellulaire, modèles de neurodéveloppement

Role of the interaction of secreted factors on cortical development during embryogenesis.

Abstract :

In this review, we will explore the interactions between different extracellular factors in cortical development. After presenting the challenges presented by current models of cortical development in studying these extracellular factors, we will outline recent research data demonstrating how modulation of the factors FGF and EGF *in vitro* highlights the specific action of the morphogen Shh on embryonic cortical cell proliferation. These results both underline the importance of understanding the basis of experimental models in neurodevelopment and reveal the complex interactions between secreted factors for a better understanding of cortical development. Together, they open up interesting prospects for future research.

Key words :

Cortical development, growth factors, morphogens, cell signaling, neurodevelopment models

I. Introduction

Le cortex cérébral constitue une structure complexe du cerveau qui joue un rôle essentiel dans diverses fonctions spécifiques telles que la réflexion, la prise de décisions, la mémoire à long terme, le traitement des données sensorielles et le contrôle des mouvements du corps. Ces fonctions dépendent de l'organisation précise du réseau de neurones au sein du cortex. La structure du cortex est composée de différentes couches de sous-types de neurones (De Juan Romero and Borrell, 2015 ; Klingler, 2023 ; Peng et al., 2021 ; Taverna et al., 2014). Ces couches se forment progressivement pendant le développement embryonnaire lorsque les neurones générés à partir de cellules gliales radiales apicales (aRGs) migrent de la zone ventriculaire (VZ) vers

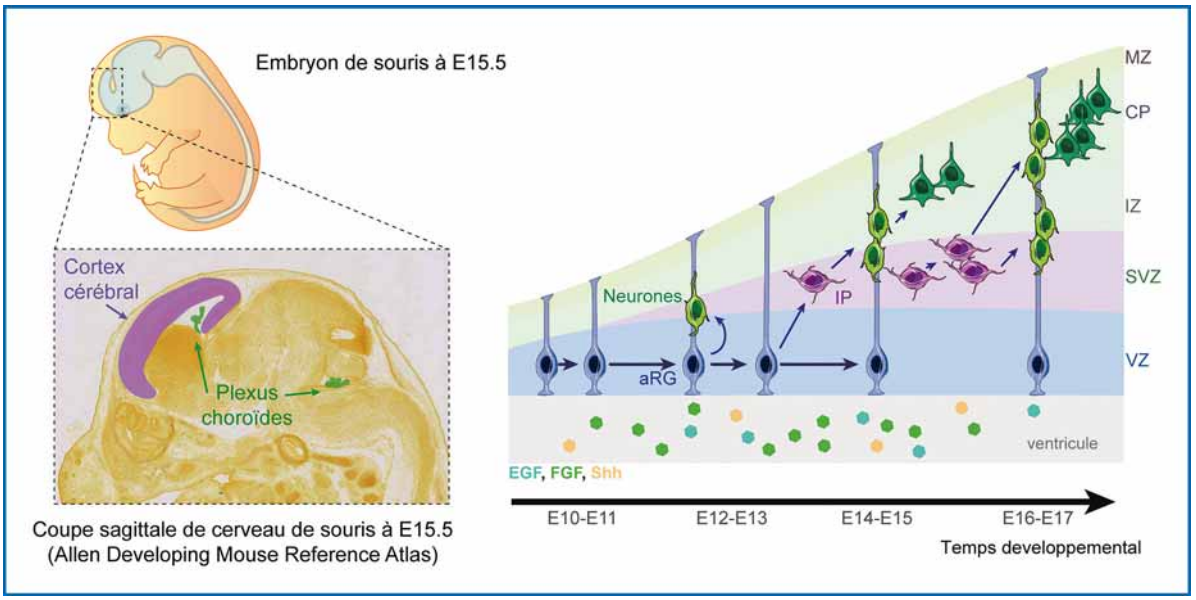


Figure 1. Schéma d'un embryon de souris à 15.5 jours de gestation. Dans l'encart, on peut voir une coupe sagittale du cerveau, indiquant en violet la position du cortex cérébrale et en vert la position des plexus choroïdes latéraux en antérieur et du 4ieme ventricule en postérieur. A gauche, un schéma représentant le développement du cortex cérébral de E10 à E17. Les facteurs sécrétés (GFG, EGF et Shh par exemple) à partir des plexus choroïdes sont présent dans le ventricule (en gris) et interagissent avec les cellules gliales radiaires apicales (aRG), qui prolifèrent puis donnent ensuite naissance aux progéniteurs intermédiaires (IP) et aux neurones. Ces derniers vont se positionner au niveau des différentes couches cérébrales dans le plateau cortical (CP). Abréviations : MZ : Zone marginale ; IZ : Zone intermédiaire ; SVZ : Zone sous ventriculaire ; VZ : Zone ventriculaire. L'image de la coupe sagittale provient du Allen Developing Mouse Reference Atlas.

différentes régions plus superficielles (Kriegstein and Gotz, 2003 ; Rakic, 1972). Les aRGs présentent une morphologie distincte avec des prolongements s'étendant de la partie supérieure à la partie inférieure du cortex. Cette structure offre un soutien linéaire à la migration des neurones. Chez les rongeurs et les primates, les aRGs génèrent également des progéniteurs neurogéniques intermédiaires basaux supplémentaires (IP) qui se trouvent dans la zone sous-ventriculaire (SVZ) (Figure 1).

En raison de leur structure bien définie comprenant le corps cellulaire et les prolongements apicaux à la limite ventriculaire, les aRG sont soumises à l'influence de nombreux facteurs sécrétés par le liquide céphalo-rachidien embryonnaire qui provient des plexus choroïdes (eCSF) (Figure 1) (Ferent et al., 2020). Parmi ceux-ci, le cil primaire joue un rôle crucial en s'étendant dans le ventricule et en participant à la signalisation et à l'activation de multiples cascades moléculaires (Sarkisian and Guadiana, 2015). Au niveau de leur corps cellulaire, les aRG entrent en interaction avec d'autres cellules, comme les IP ou les neurones, ainsi qu'avec l'environnement cellulaire dont la matrice extracellulaire (ECM) environnante. Les neurones qui migrent, sont également soumis à de nombreux régulateurs externes, comprenant des facteurs secrétés par les cellules environnantes mais également des contacts directs avec la glie ou les autres neurones (Stoufflet et al., 2023). Au final, l'organisation complexe du développement cortical repose sur l'interaction entre facteurs intrinsèques « cellule autonomes » (portés principalement par la génétique et l'épigénétique) et ces facteurs extracellulaires et environnementaux. Dans cette revue, nous allons nous concentrer sur le rôle de ces facteurs externes sur la prolifération des progéniteurs corticaux et la morphogénèse du cortex en général. En effet, il existe un certain nombre de ces facteurs qui ont bien été décrit de façon individuelle mais il faut comprendre que leur action se fait de façon conjointe et ainsi présente des synergies ou des antagonismes.

Ainsi, pour étudier l'action de ces facteurs, des modèles expérimentaux ont été développé. On peut citer les cultures 2D de progéniteurs ou de neurones embryonnaires corticaux, les neurosphères et bien sûr, les organoïdes corticaux qui sont utilisés depuis ces dernières années. Chaque modèle présente des avantages et des inconvénients. L'un des biais majeurs est que la plupart des protocoles utilisent déjà plusieurs facteurs extracellulaires pour maintenir le développement des cellules et donc l'intégrité du modèle d'étude. Cela peut rendre alors l'interprétation des résultats complexe quand l'expérimentateur va tester dans ces modèles l'action d'un nouveau facteur en particulier.

Dans cette revue, nous commencerons par décrire le rôle de différentes molécules sécrétées impliquées dans l'établissement ou le maintien de la morphologie des aRG à partir de l'eCSF ou de l'ECM, tel que l'EGF et le FGF et ensuite nous décrirons le rôle d'un morphogène en particulier, Sonic Hedgehog (Shh). Après une revue des différents modèles possible pour l'étude de facteurs extracellulaire dans le développement corticale, nous présenterons nos résultats sur l'adaptation d'un protocole de culture de progéniteur corticaux par modulation des facteurs de croissance dans l'étude de Shh.

II. Exemples de facteurs sécrétés impliqués dans le développement cortical

A. Facteurs de croissance des fibroblastes (FGF)

Les facteurs de croissance des fibroblastes (FGF) sont une grande famille de 23 ligands. Dans cette revue, notre attention se porte spécifiquement sur le FGF2, qui favorise l'autorenouvellement des cellules progénitrices corticales (Raballo et al., 2000 ; Vaccarino et al., 1999). D'abord, les protéines FGF2 ont été identifiées dans la zone ventriculaire (VZ) du cortex en développement de la souris et dans le liquide céphalorachidien d'embryons de poulet (Dono et al., 1998 ; Martin and Groves, 2006). Une étude a ensuite démontré que l'origine réelle de la production de FGF2 chez l'embryon de poulet se trouvait dans la notochorde, le mésonephros, les primordia hépatiques et le néroectoderme cérébral. Par ailleurs, le récepteur du FGF2 (FGF2R) est exprimé dans la zone ventriculaire (E14.5) de la souris, comme confirmé par hybridation *in situ* (Dono et al., 1998). Des données plus récentes provenant de séquençage ARN à cellule unique ont également révélé que le gène Fgf2r est exprimé dans les aRGs de la souris, suggérant que ces cellules peuvent recevoir le signal FGF2 du liquide céphalorachidien (Telley et al., 2019). Dans les souris mutantes pour Fgf2, on observe un cortex plus mince avec une distribution anormale des neurones dans sa paroi. Les analyses de pulse chase indiquent une augmentation des neurones générés à E14.5 dans les couches profondes du cortex, suggérant un défaut dans leur capacité à coloniser leur place cible finale dans les couches plus superficielles (Dono et al., 1998). Lorsque gène Fgf2 est invalidé, le cortex embryonnaire présente des défauts de prolifération et une diminution de sa taille (Raballo et al., 2000). Ces résultats concordent avec l'importance du FGF2 dans le renouvellement des RGs *in vitro*. En outre, des expériences de gain de fonction réalisées par injection in utero de FGF2 ont entraîné une augmentation de la prolifération. Sur le plan moléculaire, le FGF2 active la voie de la protéine kinase activée par les mitogènes (MAPK) pour induire le cycle cellulaire et la prolifération (Iwata and Hevner, 2009). De plus, il a été démontré que le FGF2 peut induire des vagues de calcium (Ca2+) dans les prolongements des progéniteurs, qui soutiennent la communication le long de la fibre avec les neurones (Rash et al., 2016).

B. Facteurs de croissance épidermique (EGF)

L'effet de l'EGF sur les progéniteurs corticaux est un sujet d'étude depuis de nombreuses années (Burrows et al., 1997 ; Lillien and Raphael, 2000). Récemment, des cultures organotypiques *in vitro* de progéniteurs corticaux de rat ont révélé que le FGF2 et l'EGF jouent tous deux un rôle dans la régulation de leur autorenouvellement (Lamus et al., 2020). Ces facteurs de croissance activent des voies moléculaires similaires pour initier la prolifération. Cependant, l'interaction entre le FGF2 et l'EGF n'est pas une simple synergie, car le FGF2 peut moduler la réactivité des GR (glie radiale) à l'EGF (Lillien and Raphael, 2000). Initialement, les GR répondent au FGF2 seul, et plus tard au cours du développement cortical, elles deviennent également sensibles à l'EGF (Ciccolini and

Svendsen, 2001). De plus, l'effet de l'EGF sur la prolifération des progéniteurs corticaux dépend de la dose (Nelson et al., 2008). Par conséquent, l'action combinée de l'EGF et du FGF2 est cruciale pour le développement et le maintien des RG au cours du développement cortical.

Au cours des premiers stades de l'expansion corticale de la souris (E13), le récepteur de l'EGF (EGFR) est présent dans la VZ et la SVZ (Sun et al., 2005). Au niveau cellulaire, l'EGFR est localisé de manière asymétrique dans les RG en division, influençant le destin des cellules filles. La cellule fille qui hérite de l'EGFR conserve sa capacité de prolifération et ses marqueurs gliaux (Sun et al., 2005). Cela indique que les GR doivent maintenir leur capacité à répondre à l'EGF afin de conserver leur identité de progéniteur. La signalisation de l'EGF est donc essentielle au maintien de l'échafaudage RG pendant le développement cortical.

C. Sonic Hedgehog (Shh)

Shh, une molécule de signalisation essentielle, est non seulement présente dans le télencéphale en développement, mais elle est également détectée dans le liquide céphalorachidien (eCSF) (Huang et al., 2010). Il est intéressant de noter que Shh est produite par les cellules du plexus choroïde dans le quatrième ventricule du cerveau postérieur, mais qu'elle ne provient pas du plexus choroïde dans le télencéphale (Lun et al., 2015). Cela suggère que le Shh dérivé du plexus choroïde du cerveau postérieur doit parcourir de longues distances pour exercer son influence sur la paroi ventriculaire du cortex en développement. Pour le moment, les mécanismes de diffusion à longue distance de Shh à travers le système nerveux en développement sont très peu connus. Des recherches récentes ont révélé un lien intrigant entre la sécrétion de Shh dans l'eCSF et le système ESCRT-III (complexe de tri endosomal requis pour le transport) (Coulter et al., 2018). Il semble que les souris avec un knock-out du gène Chmp1a, qui code pour la protéine 1a du corps multivésiculaire chargé, une sous-unité du complexe ESCRT, présentent des niveaux réduits de Shh dans l'eCSF, ce qui est corrélé avec une prolifération réduite des GR et le développement d'une microcéphalie. Il est intéressant de noter que ce phénotype de microcéphalie peut être sauvé lorsque la signalisation Shh est génétiquement activée, ce qui souligne le rôle en amont du système ESCRT dans la sécrétion de Shh.

De nombreuses études ont affiné le rôle des récepteurs de la voie Shh et des composants de signalisation en aval pendant le développement cortical (Dave et al., 2011 ; Wang et al., 2016). Plus précisément, des expériences de perte de fonction ciblant l'activateur de signalisation Shh Smoothened dans les cellules RG à l'aide de modèles de souris GFAP-Cre ou Nestin-Cre ont révélé une diminution de la prolifération des RG. À l'inverse, l'activation de la voie Shh par le knock-out du récepteur Patched1 a entraîné une augmentation de la prolifération. De plus, la surexpression d'une forme constitutive de Smoothened (SmoM2) a conduit à une augmentation de la proportion de cellules de la glie radiale dites basale (bRG), positionnées en dehors de la zone ventriculaire, en opposition aux aRG. Cela suggère un rôle potentiel de la signalisation Shh dans la formation des bRG.

Un autre acteur clé du développement cortical est le corécepteur Cdon. Une étude de perte de fonction utilisant la délétion de Cdon a révélé une microcéphalie corticale et une prolifération réduite des GR (Zhang et al., 2006). Shh contrôle l'activité des facteurs de transcription Gli, favorisant les formes activatrices de Gli2 par rapport aux formes répressives de Gli3. Cette régulation fine influence la prolifération des GR (Palma and Ruiz i Altaba, 2004). Le knock-out conditionnel du suppresseur de Fused (Sufu), un modulateur essentiel de la voie Shh, dans le cortex de la souris (en utilisant Emx1-Cre) a conduit à la détection de groupes de progéniteurs ectopiques dans la paroi corticale, ce qui indique une surprolifération (Yabut et al., 2015). En particulier, des découvertes récentes ont mis en évidence le rôle de Sufu dans la régulation de l'expression de Fgf15, qui est responsable du développement des RG (Yabut et al., 2020). Cette interaction dynamique entre différents signaux extracellulaires montre comment ils peuvent influencer de manière significative le comportement des GR au cours du développement cortical.

Ainsi, parmi nos projets de recherche, nous avons pour but d'analyser les interactions entre ces différents facteurs et morphogènes pour la régulation du développement du cortex cérébrale.

III. Méthodes pour étudier l'interaction des facteurs sécrétés *in vitro*

L'étude du développement des cellules embryonnaires corticales est essentielle pour comprendre la formation complexe du cortex cérébral, qui joue un rôle crucial dans de nombreuses fonctions cognitives. Pour explorer ce processus de développement, les chercheurs utilisent des modèles expérimentaux *in vitro* qui reproduisent certaines caractéristiques du développement cortical *in vivo*. Quatre modèles expérimentaux couramment utilisés sont les cultures de progéniteurs et/ou de neurones en 2D, les neurosphères, les cultures organotypiques et les organoïdes corticaux. Chaque modèle offre des avantages uniques pour étudier les différentes étapes du développement cortical et les interactions cellulaires complexes qui s'y déroulent.

A. Cultures de Progéniteurs et/ou de Neurones en 2D :

Les cultures de progéniteurs et/ou de neurones en 2D sont parmi les modèles les plus simples pour étudier le développement cortical (Figure 2A). Dans ce modèle, les cellules embryonnaires corticales sont dissociées en une suspension cellulaire et placées sur une surface plane recouverte d'une matrice extracellulaire appropriée (Sun et al., 2011). Les progéniteurs neuronaux se différencient ensuite en neurones dans un environnement contrôlé, permettant l'étude des processus de prolifération, de différenciation et de migration cellulaires. Ce modèle offre une grande flexibilité dans la manipulation des conditions de culture, comme le milieu de culture, les facteurs de croissance, et les substrats, permettant ainsi aux chercheurs de moduler divers aspects du développement cortical. C'est le modèle qui sera Toutefois, ce modèle en 2D ne permet pas de capturer pleinement la complexité tridimensionnelle du cortex cérébral *in vivo*, limitant ainsi l'étude des interactions cellulaires en présence de gradients de facteurs morphogénétiques.

B. Neurosphères :

Les neurosphères sont des agrégats tridimensionnels de cellules neurales auto-organisées, obtenues à partir de cellules souches embryonnaires ou de cellules progénitrices isolées du cortex. Les cellules s'auto-organisent en structures sphériques complexes qui simulent certaines caractéristiques du développement *in vivo* (Figure 2A). Les neurosphères contiennent une hétérogénéité cellulaire similaire à celle observée dans le cortex en développement, offrant ainsi une représentation plus précise de la complexité cellulaire. Les neurosphères peuvent également être cultivé ensuite sur une surface adhérente et dans un environnement favorisant la différentiation. Ainsi, on peut observer la migration des neurones provenant de la structure sphérique, vers l'extérieur. Ce modèle permet d'étudier les interactions cellulaires, la prolifération, la différenciation et la migration des cellules neuronales dans un environnement tridimensionnel. Cependant, les neurosphères ne reproduisent pas parfaitement la microarchitecture du cortex cérébral, ce qui limite certaines études liées à l'organisation spatiale des cellules dans le cortex en développement.

C. Les cultures organotypiques :

Les cultures organotypiques offrent une approche *in vitro* puissante et pertinente pour l'étude du développement du cortex cérébral. Dans ce modèle, des tranches de cerveau embryonnaire sont maintenues en culture, préservant ainsi la complexité et l'organisation tridimensionnelle du cortex *in vivo* (AlaylioGlu et al., 2020). Les cultures organotypiques permettent de suivre le développement des cellules corticales dans un environnement contrôlé, en préservant les interactions cellulaires et les signaux moléculaires essentiels au bon déroulement du processus de développement. Ce modèle permet également de manipuler divers facteurs de croissance et de signalisation pour étudier leur rôle spécifique dans la prolifération, la différenciation et la migration des cellules corticales. De plus, les cultures organotypiques permettent de reproduire les étapes clés du développement du cortex, allant de la formation des différentes couches corticales à l'établissement de connexions synaptiques, offrant ainsi un système expérimental complet pour étudier les mécanismes sous-jacents à la morphogenèse corticale. Grâce à leur pertinence physiologique et à leur faisabilité expérimentale, les cultures organotypiques constituent un outil précieux pour approfondir notre compréhension du développement complexe du cortex cérébral et pour explorer les bases cellulaires et moléculaires des troubles neurodéveloppementaux associés.

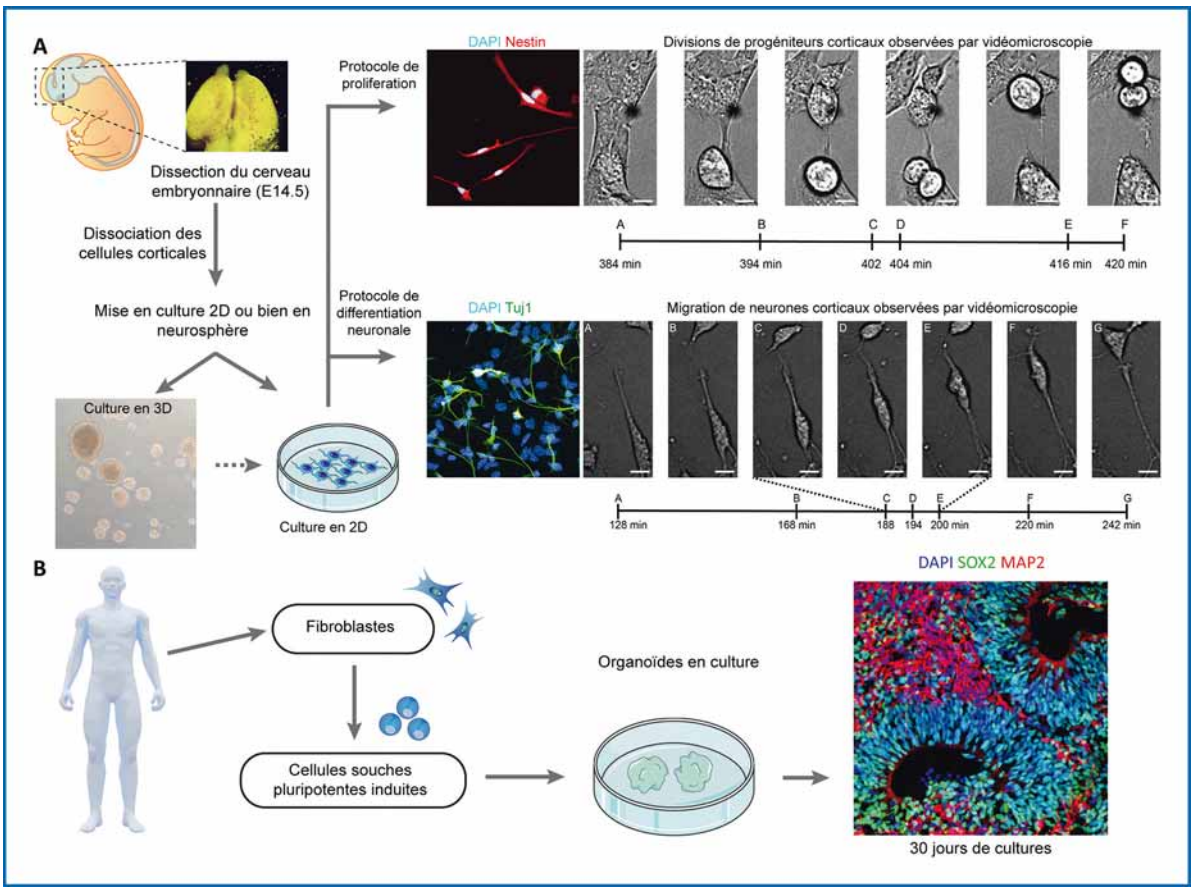


Figure 2. A. Schéma du processus de culture des progéniteurs corticaux embryonnaires. Après dissection du cortex cérébral d'embryon de souris, et dissociation, les cellules sont placées dans des conditions de culture précises favorisant soit leur développement en 2D sur un support solide, soit en culture flottante permettant la formation de neurosphères. A partir de ces cellules progénitrices, on peut étudier soit la prolifération, illustrée par vidéomicroscopie et montrant les divisions cellulaires, soit la migration, après différenciation neuronale. **B.** Le modèle organoïde est développé à partir de fibroblastes humains, transformés ensuite en cellules souches pluripotentes (IPSC). Celles-ci sont soumises à plusieurs conditions de culture, permettant la formation d'organoïdes cérébraux. L'image en bas à droite montre l'immunomarquage de différents marqueurs de populations cellulaires dans un organoïde cérébrale après 30 jours de culture : SOX2 pour les progéniteurs et MAP2 pour les neurones. L'image de l'immunofluorescence de la section de l'organoïde cérébral est une courtoisie de Silvia Cappello. Certaines parties de la figure ont été dessinées à l'aide d'images provenant de Servier Medical Art. Servier Medical Art par Servier est sous licence Creative Commons Attribution 3.0 Unported License (https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/).

Cependant il faut noter quelques limitations. En particulier, les traitements pharmacologiques ou l'ajout de différents facteurs aux cultures organotypiques se font uniquement par bain. Cela signifie que les molécules vont entrer en contact avec toutes les cellules exposées par le plan de coupe. Ainsi des cellules qui sont normalement loin de la paroi ventriculaire recevront la même quantité de facteur qu'une cellule situé à la surface ventriculaire. Il est important de réaliser que la diffusion de facteurs se fait normalement de façon très contrôler et les mécanismes de cette distribution à travers la paroi corticale ne sont pas encore bien connus. Ainsi ce modèle ne pourra mimer de façon exacte l'accessibilité des facteurs extracellulaires auprès des différents types cellulaires composant le cortex en développement.

D. Organoïdes Corticaux :

Les organoïdes corticaux représentent l'un des modèles *in vitro* les plus avancés pour étudier

le développement des cellules embryonnaires corticales. Les organoïdes corticaux sont dérivés de cellules souches pluripotentes embryonnaires ou induites, et leur auto-organisation aboutit à la formation de structures tridimensionnelles complexes qui simulent les caractéristiques du cortex en développement (Figure 2B) (Kelley and Pasca, 2022 ; Pasca et al., 2022). L'avantage et l'intérêt majeur de ce modèle est qu'il peut utiliser des cellules humaines et permettre ainsi l'étude des premières étapes de la formation du tissu corticale chez l'humain (Uzquiano and Arlotta, 2022). Ce modèle permet de reproduire de manière plus précise la microarchitecture et l'organisation des différentes couches corticales, ainsi que les interactions cellulaires et les circuits neuronaux humains. Les organoïdes corticaux peuvent être utilisés pour étudier l'influence des facteurs génétiques et environnementaux sur le développement cortical, ainsi que pour modéliser certaines maladies neurodéveloppementales. Par ailleurs, une étude très récente a utilisé le modèle organoïde afin d'investiguer l'action combinée de plusieurs morphogènes (Amin et al., 2023). Dans cette étude, ils ont identifié certaines fenêtres développementales importante au cours desquelles des combinaisons spécifiques de morphogènes permettent la différentiation en certains sous types précis de neurones. Cependant, les organoïdes corticaux sont plus complexes à mettre en place et à manipuler que les autres modèles expérimentaux *in vitro*. Leur maturation et leur différenciation nécessitent généralement plusieurs semaines, et ils peuvent présenter une certaine variabilité entre les différents organoïdes, ce qui peut compliquer les analyses quantitatives. De plus, il faut noter que pour le moment l'établissement des couches corticales n'est pas toujours reproductible chez les organoïdes gardés en culture très longtemps. Le centre peut se nécroser (Andrews and Kriegstein, 2022) et ainsi le modèle perd de sa viabilité. Il vaut mieux donc utiliser ce modèle pour étudier les premières étapes de la corticogénèse. Cependant, il faut noter que certaines études arrivent néanmoins à aller jusqu'à la caractérisation électrophysiologique des neurones dans ce système (Fair et al., 2020).

En conclusion, les modèles expérimentaux *in vitro* tels que les cultures de progéniteurs et/ou de neurones en 2D, les neurosphères et les organoïdes corticaux offrent des approches complémentaires pour étudier le développement des cellules embryonnaires corticales. Chacun de ces modèles présente des avantages et des limites spécifiques, permettant aux chercheurs d'aborder de manière intégrée les mécanismes complexes impliqués dans la formation du cortex cérébral *in vivo*. Dans la dernière partie de cette revue, nous présentons comment nous avons utilisé l'un de ces systèmes afin d'optimiser les conditions de culture pour révéler le rôle du morphogène Shh dans la prolifération des progéniteurs corticaux.

IV. Résultats de recherche : Effets de la modulation de la dose de FGF et EGF sur l'action de Shh sur la densité cellulaire.

Les morphogènes sont des protéines de signalisation sécrétées et qui agissent à longue portée, induisant des effets différents sur les cellules receveuses en fonction de la concentration (Douceau et al., 2023). Comme mentionné précédemment, Shh régule plusieurs aspects du développement neuronal tels que la prolifération, la migration et le guidage des axones. La signalisation à longue portée et l'action de Shh sont notamment rendues possibles par des modifications post-traductionnelles. La protéine précurseur de Shh est clivée et modifiée dans le réticulum endoplasmique, ce qui aboutit à la structure finale du peptide de signalisation avec l'ajout de résidus de cholestérol (C-ter) et de palmitoyle (N-ter) (Siebold and Rohatgi, 2023 ; Zhang and Beachy, 2023). Il a été démontré que le Shh recombinant non lipidique favorise la prolifération du RG dans les cellules humaines (Palma et al., 2005 ; Radonjic et al., 2016). Nous cherchons ici à déterminer si les modifications post-traductionnelles de Shh influencent son activité et la prolifération des aRG. Pour cela, nous avons décidé d'utiliser le modèle le plus direct pour étudier la prolifération cellulaire : la culture primaire 2D d'aRG. Nos premières expériences n'ont pas révélé d'effet proliferatif de Shh, lipidé ou non, sur les aRG en culture, même en ayant testé 3 doses différentes (Figure 3A). Ce résultat va à l'encontre de plusieurs études, principalement basé sur des données obtenues *in vivo*. Cependant dans notre protocole, l'EGF et le FGF sont présents pour favoriser la prolifération des aRG à la base. Ainsi nous avons émis l'hypothèse que ces facteurs peuvent interférer avec le traitement de Shh. Sans pouvoir détecter un effet de

Shh sur la prolifération, il est impossible de pouvoir alors analyser les effets des modifications post-traductionnelles sur cette fonction de la protéine. Tout d'abord nous avons modifié la composition du milieu de culture des aRG pour tester différentes concentrations de facteurs de croissance : 1. Le milieu classique, contenant les facteurs EGF et FGF (SC), 2. Sans facteurs (GF-) 3. Avec une quantité de 1/10ieme de la concentration classique (LGF) 4. Avec un ajout de FGF (120 ng/ml HGF). Nous avons suivi le nombre de cellules qui se multiplient à 2, 4 et 6 jours après la mise en culture dans ces différents milieux (Figure 3B). On peut ainsi constater que le milieu sans facteurs ne permet plus la multiplication des cellules, néanmoins les milieux LGF et HGF permettent un résultat comparable au milieu SC. Afin de vérifier l'effet de ces conditions sur la différentiation cellulaire en neurones, nous avons également immunomarqué pour Tuj1 (marqueur de neurones). Les quantifications indiquent que le nombre de neurones augmentent significativement uniquement pour le milieu GF- (Figure 3C, D). Ainsi, le milieu LGF est une condition dans laquelle les cellules se comportent de façon similaire au milieu SC mais avec 10 fois moins de facteurs de croissance. Nous pouvons alors tester le traitement avec Shh dans cette condition. Lorsque nous avons appliqué une dose de 5nM de Shh, nous observons une augmentation du nombre de cellule des 4 jours (Figure 3E) et également du nombre de cellule étant positive pour le marquage BrdU, indiquant la phase S du cycle cellulaire (Figure 3F). Ainsi, le milieu LGF nous permet à nouveau d'analyser une réponse à Shh des aRG corticaux *in vitro*. Grace à cela, nous avons pu également tester différentes concentrations de Shh lipidé ou non, et pu observer des différences intéressantes sur le nombre de cellules après 4 jours de culture (Figure 3G). En effet, on obtient un nombre plus important de cellules avec le Shh lipidé à de faibles concentrations alors qu'il faut de plus hautes concentrations sans les lipides. De plus, on peut noter une baisse du nombre de cellules quand des concentrations élévées de Shh sont utilisés. Cela rappelle des résultats obtenus avec un agoniste de la voie (SAG pour Smoothened agoniste) sur des modèles de lignée cellulaire (Chen et al., 2002), démontrant une diminution de l'effet de l'activation de la voie à des haute concentration d'agoniste.

"Ces résultats mettent en évidence l'importance cruciale des facteurs de croissance FGF et EGF dans le contexte du neurodéveloppement, en particulier en ce qui concerne l'effet du signal Shh sur la densité cellulaire des progéniteurs corticaux."

V. Conclusions

Ces résultats mettent en évidence l'importance cruciale des facteurs de croissance FGF et EGF dans le contexte du neurodéveloppement, en particulier en ce qui concerne l'effet du signal Shh sur la densité cellulaire des progéniteurs corticaux. Les données suggèrent qu'une réduction significative de 10 fois des concentrations de FGF et EGF par rapport aux conditions de culture normales est nécessaire pour observer les effets spécifiques de Shh. De plus, l'optimisation de la culture a permis de révéler de nouvelles caractéristiques de l'action de Shh, y compris ses modifications post-traductionnelles qui influencent la densité des progéniteurs corticaux. Ces résultats ouvrent la voie à une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents du développement du cerveau et de la formation des progéniteurs corticaux. La réduction ciblée des facteurs de croissance FGF et EGF semble jouer un rôle crucial dans la régulation de la réponse au signal Shh. Ces constatations pourraient avoir des implications importantes pour la recherche sur les troubles du développement cérébral, tels que les anomalies corticales et les maladies neurodéveloppementales. En ajustant précisément les niveaux de ces facteurs de croissance, il pourrait être possible de moduler la prolifération et la différenciation des progéniteurs corticaux, ce qui pourrait éventuellement ouvrir des voies thérapeutiques potentielles pour des conditions neurologiques affectant le développement du cerveau. De plus, l'importance des modifications post-traductionnelles de Shh dans la densité cellulaire des progéniteurs corticaux souligne

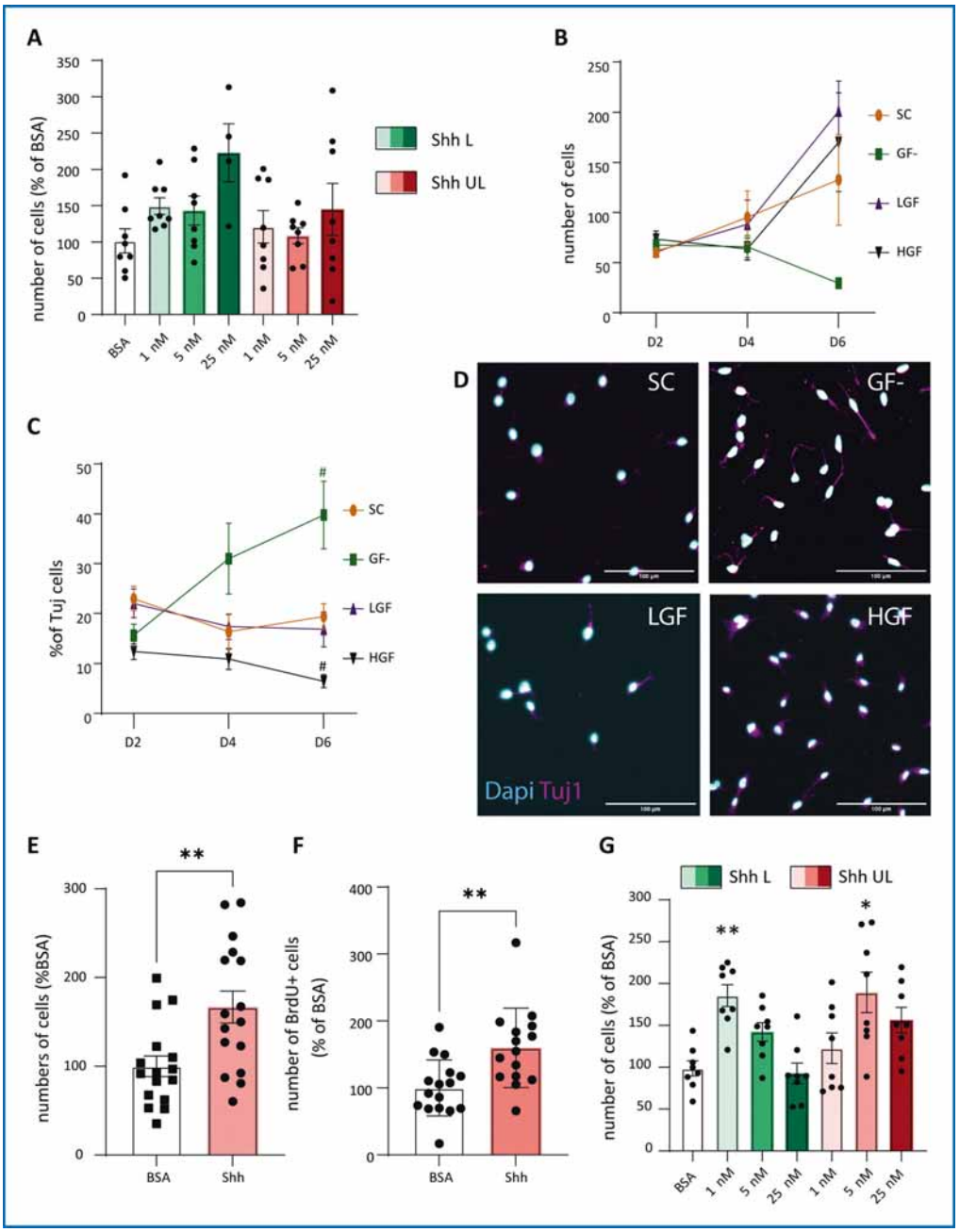


Figure 3. A. Quantification du nombre de cellules après 4 jours de traitement par Shh (UL ou L) ou BSA (contrôle). Test de Kruskal-Wallis ; tests de comparaison multiple de Dunn ; chaque point représente une région d'intérêt (ROI). B. Quantification de cellules DAPI+ avec chaque milieu. C. Pourcentage de cellules TUJ1+. Le GF- favorise le développement des neurones differentiation. Test de Kruskal-Wallis ; test de comparaison de Dunn multiple #$p < 0.05$ par rapport à D2 ; N=3. D. Coloration des neurones TUJ1+ post mitotiques, dans les différentes conditions à 4 jours. Barre d'échelle 100µm. E. Quantification du nombre de cellules après 4 jours avec 5nM de Shh UL, normalisé par rapport au contrôle. F. Pourcentage de cellules BrdU+. Test de Mann Whitney ; N=3 ; **$p < 0{,}01$; chaque point représente un ROI. G. Quantification du nombre de cellules corticales après 4 jours avec Shh ou BSA. Kruskal-Wallis ; test post hoc de Dunn;*$p < 0{,}05$, **$p < 0{,}01$; Chaque point représente un ROI.

l'importance d'étudier en détail les mécanismes moléculaires qui sous-tendent ces processus. Ces découvertes pourraient potentiellement inspirer de nouvelles approches de régulation des voies de signalisation impliquées dans le neurodéveloppement, en mettant l'accent sur les interactions complexes entre différents facteurs de croissance et signaux cellulaires. Ces résultats offrent des perspectives prometteuses pour la recherche future visant à développer des interventions thérapeutiques ciblées pour les troubles neurodéveloppementaux

Remerciements

L'auteur souhaite remercier Silvia Cappello pour lui avoir offert une image illustrant un organoïde cortical (Figure 2). L'auteur remercie Sara Douceau et Tanya Deutsch-Guerrero pour leur commentaires et Pauline Lestienne, Etienne Poidomani et la plateforme d'imagerie de l'Institut du Fer à Moulin pour l'aide technique. L'auteur remercie aussi la Fondation Fyssen pour son soutien financier ainsi que le programme ATIP-Avenir et l'Inserm.

Références bibliographiques

• AlaylioGlu, M., Dursun, E., Yilmazer, S., and Ak, D.G. (2020). A Bridge Between in vitro and in vivo Studies in Neuroscience : Organotypic Brain Slice Cultures. Noro Psikiyatr Ars *57*, 333-337.

• Amin, N.D., Kelley, K.W., Hao, J., Miura, Y., Narazaki, G., Li, T., McQueen, P., Kulkarni, S., Pavlov, S., and Pasca, S.P. (2023). Generating human neural diversity with a multiplexed morphogen screen in organoids. bioRxiv.

• Andrews, M.G., and Kriegstein, A.R. (2022). Challenges of Organoid Research. Annual review of neuroscience *45*, 23-39.

• Burrows, R.C., Wancio, D., Levitt, P., and Lillien, L. (1997). Response diversity and the timing of progenitor cell maturation are regulated by developmental changes in EGFR expression in the cortex. Neuron *19*, 251-267.

• Chen, J.K., Taipale, J., Young, K.E., Maiti, T., and Beachy, P.A. (2002). Small molecule modulation of Smoothened activity. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America *99*, 14071-14076.

• Ciccolini, F., and Svendsen, C.N. (2001). Neurotrophin responsiveness is differentially regulated in neurons and precursors isolated from the developing striatum. J Mol Neurosci *17*, 25-33.

• Coulter, M.E., Dorobantu, C.M., Lodewijk, G.A., Delalande, F., Cianferani, S., Ganesh, V.S., Smith, R.S., Lim, E.T., Xu, C.S., Pang, S., *et al.* (2018). The ESCRT-III Protein CHMP1A Mediates Secretion of Sonic Hedgehog on a Distinctive Subtype of Extracellular Vesicles. Cell Rep *24*, 973-986 e978.

• Dave, R.K., Ellis, T., Toumpas, M.C., Robson, J.P., Julian, E., Adolphe, C., Bartlett, P.F., Cooper, H.M., Reynolds, B.A., and Wainwright, B.J. (2011). Sonic hedgehog and notch signaling can cooperate to regulate neurogenic divisions of neocortical progenitors. PloS one *6*, e14680.

• De Juan Romero, C., and Borrell, V. (2015). Coevolution of radial glial cells and the cerebral cortex. Glia *63*, 1303-1319.

• Dono, R., Texido, G., Dussel, R., Ehmke, H., and Zeller, R. (1998). Impaired cerebral cortex development and blood pressure regulation in FGF-2-deficient mice. The EMBO journal *17*, 4213-4225.

• Douceau, S., Deutsch Guerrero, T., and Ferent, J. (2023). Establishing Hedgehog Gradients during Neural Development. Cells *12*.

• Fair, S.R., Julian, D., Hartlaub, A.M., Pusuluri, S.T., Malik, G., Summerfied, T.L., Zhao, G., Hester, A.B., Ackerman, W.E.t., Hollingsworth, E.W., *et al.* (2020). Electrophysiological Maturation of Cerebral Organoids Correlates with Dynamic Morphological and Cellular Development. Stem cell reports *15*, 855-868.

• Ferent, J., Zaidi, D., and Francis, F. (2020). Extracellular Control of Radial Glia Proliferation and Scaffolding During Cortical Development and Pathology. Front Cell Dev Biol *8*, 578341.

• Huang, X., Liu, J., Ketova, T., Fleming, J.T., Grover, V.K., Cooper, M.K., Litingtung, Y., and Chiang, C. (2010). Transventricular delivery of Sonic hedgehog is essential to cerebellar ventricular zone development. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America *107*, 8422-8427.

• Iwata, T., and Hevner, R.F. (2009). Fibroblast growth factor signaling in development of

the cerebral cortex. Development, growth & differentiation *51*, 299-323.

• Kelley, K.W., and Pasca, S.P. (2022). Human brain organogenesis : Toward a cellular understanding of development and disease. Cell *185*, 42-61.

• Klingler, E. (2023). Temporal controls over cortical projection neuron fate diversity. Current opinion in neurobiology *79*, 102677.

• Kriegstein, A.R., and Gotz, M. (2003). Radial glia diversity : a matter of cell fate. Glia *43*, 37-43.

• Lamus, F., Martin, C., Carnicero, E., Moro, J.A., Fernandez, J.M.F., Mano, A., Gato, A., and Alonso, M.I. (2020). FGF2/EGF contributes to brain neuroepithelial precursor proliferation and neurogenesis in rat embryos : the involvement of embryonic cerebrospinal fluid. Developmental dynamics : an official publication of the American Association of Anatomists *249*, 141-153.

• Lillien, L., and Raphael, H. (2000). BMP and FGF regulate the development of EGF-responsive neural progenitor cells. Development (Cambridge, England) *127*, 4993-5005.

• Lun, M.P., Johnson, M.B., Broadbelt, K.G., Watanabe, M., Kang, Y.J., Chau, K.F., Springel, M.W., Malesz, A., Sousa, A.M., Pletikos, M., *et al.* (2015). Spatially heterogeneous choroid plexus transcriptomes encode positional identity and contribute to regional CSF production. J Neurosci *35*, 4903-4916.

• Martin, K., and Groves, A.K. (2006). Competence of cranial ectoderm to respond to Fgf signaling suggests a two-step model of otic placode induction. Development (Cambridge, England) *133*, 877-887.

• Nelson, A.D., Suzuki, M., and Svendsen, C.N. (2008). A high concentration of epidermal growth factor increases the growth and survival of neurogenic radial glial cells within human neurosphere cultures. Stem cells (Dayton, Ohio) *26*, 348-355.

• Palma, V., Lim, D.A., Dahmane, N., Sanchez, P., Brionne, T.C., Herzberg, C.D., Gitton, Y., Carleton, A., Alvarez-Buylla, A., and Ruiz i Altaba, A. (2005). Sonic hedgehog controls stem cell behavior in the postnatal and adult brain. Development (Cambridge, England) *132*, 335-344.

• Palma, V., and Ruiz i Altaba, A. (2004). Hedgehog-GLI signaling regulates the behavior of cells with stem cell properties in the developing neocortex. Development (Cambridge, England) *131*, 337-345.

• Pasca, S.P., Arlotta, P., Bateup, H.S., Camp, J.G., Cappello, S., Gage, F.H., Knoblich, J.A., Kriegstein, A.R., Lancaster, M.A., Ming, G.L., *et al.* (2022). A nomenclature consensus for nervous system organoids and assembloids. Nature *609*, 907-910.

• Peng, H., Xie, P., Liu, L., Kuang, X., Wang, Y., Qu, L., Gong, H., Jiang, S., Li, A., Ruan, Z., *et al.* (2021). Morphological diversity of single neurons in molecularly defined cell types. Nature *598*, 174-181.

• Raballo, R., Rhee, J., Lyn-Cook, R., Leckman, J.F., Schwartz, M.L., and Vaccarino, F.M. (2000). Basic fibroblast growth factor (Fgf2) is necessary for cell proliferation and neurogenesis in the developing cerebral cortex. J Neurosci *20*, 5012-5023.

• Radonjic, N.V., Memi, F., Ortega, J.A., Glidden, N., Zhan, H., and Zecevic, N. (2016). The Role of Sonic Hedgehog in the Specification of Human Cortical Progenitors In Vitro. Cereb Cortex *26*, 131-143.

• Rakic, P. (1972). Mode of cell migration to the superficial layers of fetal monkey neocortex. The Journal of comparative neurology *145*, 61-83.

• Rash, B.G., Ackman, J.B., and Rakic, P. (2016). Bidirectional radial Ca(2+) activity regulates neurogenesis and migration during early cortical column formation. Sci Adv *2*, e1501733.

• Sarkisian, M.R., and Guadiana, S.M. (2015). Influences of primary cilia on cortical morphogenesis and neuronal subtype maturation. Neuroscientist *21*, 136-151.

• Siebold, C., and Rohatgi, R. (2023). The Inseparable Relationship Between Cholesterol and Hedgehog Signaling. Annual review of biochemistry *92*, 273-298.

• Stoufflet, J., Tielens, S., and Nguyen, L. (2023). Shaping the cerebral cortex by cellular crosstalk. Cell *186*, 2733-2747.

• Sun, T., Wang, X.J., Xie, S.S., Zhang, D.L., Wang, X.P., Li, B.Q., Ma, W., and Xin, H. (2011). A comparison of proliferative capacity and passaging potential between neural stem and proge-

nitor cells in adherent and neurosphere cultures. Int J Dev Neurosci *29*, 723-731.

• Sun, Y., Goderie, S.K., and Temple, S. (2005). Asymmetric distribution of EGFR receptor during mitosis generates diverse CNS progenitor cells. Neuron *45*, 873-886.

• Taverna, E., Gotz, M., and Huttner, W.B. (2014). The cell biology of neurogenesis : toward an understanding of the development and evolution of the neocortex. Annual review of cell and developmental biology *30*, 465-502.

• Telley, L., Agirman, G., Prados, J., Amberg, N., Fievre, S., Oberst, P., Bartolini, G., Vitali, I., Cadilhac, C., Hippenmeyer, S., *et al.* (2019). Temporal patterning of apical progenitors and their daughter neurons in the developing neocortex. Science (New York, NY *364*.

• Uzquiano, A., and Arlotta, P. (2022). Brain organoids : the quest to decipher human-specific features of brain development. Curr Opin Genet Dev *75*, 101955.

• Vaccarino, F.M., Schwartz, M.L., Raballo, R., Nilsen, J., Rhee, J., Zhou, M., Doetschman, T., Coffin, J.D., Wyland, J.J., and Hung, Y.T. (1999). Changes in cerebral cortex size are governed by fibroblast growth factor during embryogenesis. Nature neuroscience *2*, 246-253.

• Wang, L., Hou, S., and Han, Y.G. (2016). Hedgehog signaling promotes basal progenitor expansion and the growth and folding of the neocortex. Nature neuroscience *19*, 888-896.

• Yabut, O.R., Fernandez, G., Huynh, T., Yoon, K., and Pleasure, S.J. (2015). Suppressor of Fused Is Critical for Maintenance of Neuronal Progenitor Identity during Corticogenesis. Cell Rep *12*, 2021-2034.

• Yabut, O.R., Ng, H.X., Yoon, K., Arela, J.C., Ngo, T., and Pleasure, S.J. (2020). The neocortical progenitor specification program is established through combined modulation of SHH and FGF signaling. J Neurosci.

• Zhang, W., Kang, J.S., Cole, F., Yi, M.J., and Krauss, R.S. (2006). Cdo functions at multiple points in the Sonic Hedgehog pathway, and Cdo-deficient mice accurately model human holoprosencephaly. Developmental cell *10*, 657-665.

• Zhang, Y., and Beachy, P.A. (2023). Cellular and molecular mechanisms of Hedgehog signalling. Nature reviews Molecular cell biology.

I. Introduction

The cerebral cortex is a complex brain structure that plays an essential role in specific functions such as thinking, decision-making, long-term memory, sensory processing and control of body movements. These functions depend on the precise organization of the neural network within the cortex. The structure of the cortex is made up of different layers of neuronal subtypes (De Juan Romero and Borrell, 2015; Klingler, 2023; Peng et al., 2021; Taverna et al., 2014). These layers form progressively during embryonic development as neurons generated from apical radial glial cells (aRGs) migrate from the ventricular zone (VZ) to different more superficial regions (Kriegstein and Gotz, 2003; Rakic, 1972). aRGs have a distinct morphology, with extensions extending from the upper to the lower part of the cortex. This structure provides linear support for neuron migration. In rodents and primates, aRGs also generate additional basal intermediate neurogenic progenitors (IP), which are located in the subventricular zone (SVZ) (Figure 1).

Due to their well-defined structure comprising the cell body and apical extensions at the ventricular border, aRGs are subject to the influence of numerous factors secreted by the embryonic cerebrospinal fluid that originates from the choroid plexuses (eCSF) (Figure 1) (Ferent et al., 2020). Among these, the primary cilium plays a crucial role, extending into the ventricle and participating in the signaling and activation of multiple molecular cascades (Sarkisian and Guadiana, 2015). At the level of their cell bodies, aRGs interact with other cells, such as PIs or neurons, as well as with the cellular environment including the surrounding extracellular matrix (ECM). Migrating neurons are also subject to numerous external regulators, including factors secreted by surrounding cells, as well as direct contact with glia or other neurons (Stoufflet et al., 2023). Ultimately, the complex organization of cortical development relies on the interplay between intrinsic "cell-autonomous" factors (carried mainly by genetics and epigenetics) and these extracellular and environmental factors. In this review, we will focus on the role of these external factors on cortical progenitor proliferation and cortical morphogenesis in general. Indeed, a number of these factors have been

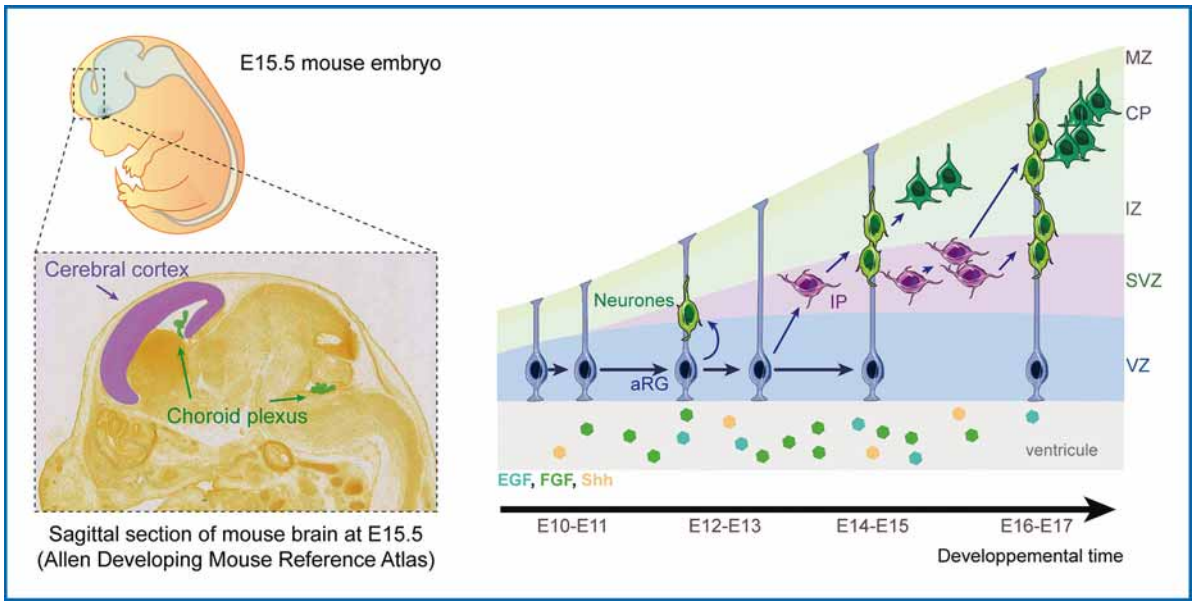


Figure 1: Schematic diagram of a mouse embryo at 15.5 days gestation. The inset shows a sagittal section of the brain, indicating the position of the cerebral cortex in purple and the position of the lateral choroid plexuses anteriorly and the 4th ventricle posteriorly in green. On the left, a diagram showing the development of the cerebral cortex from E10 to E17. Factors secreted from the choroid plexuses (e.g. GFG, EGF and Shh) are present in the ventricle (gray) and interact with apical radial glial cells (aRG), which proliferate and give rise to intermediate progenitors (IP) and neurons. The latter are positioned in the various brain layers of the cortical plateau (CP). Abbreviations: MZ: Marginal Zone; IZ: Intermediate Zone; SVZ: Subventricular Zone; VZ: Ventricular Zone. The sagittal section image comes from the Allen Developing Mouse Reference Atlas.

described individually, but it is important to understand that they act in conjunction with one another, and thus present synergies or antagonisms.

To study the action of these factors, experimental models have been developed. These include 2D cultures of cortical embryonic progenitors or neurons, neurospheres and, of course, cortical organoids, which have been in use in recent years. Each model has its advantages and disadvantages. One major bias is that most protocols already use several extracellular factors to maintain cell development and thus the integrity of the study model. This can make the interpretation of results complex when the experimenter is going to test the action of a particular new factor in these models.

In this review, we begin by describing the role of various secreted molecules involved in establishing or maintaining aRG morphology from eCSF or ECM, such as EGF and FGF, and then go on to describe the role of one morphogen in particular, Sonic Hedgehog (Shh). Following a review of possible models for the study of extracellular factors in cortical development, we will present our results on the adaptation of a cortical progenitor culture protocol by growth factor modulation in the study of Shh.

II. Examples of secreted factors involved in cortical development

A. Fibroblast growth factor (FGF)

Fibroblast growth factors (FGFs) are a large family of 23 ligands. In this review, we focus specifically on FGF2, which promotes the self-renewal of cortical progenitor cells (Raballo et al., 2000; Vaccarino et al., 1999). First, FGF2 proteins were identified in the ventricular zone (VZ) of the developing mouse cortex and in the cerebrospinal fluid of chicken embryos (Dono et al., 1998; Martin and Groves, 2006). A subsequent study demonstrated that the actual origin of FGF2 production in the chicken embryo was in the notochord, mesonephros, hepatic primordia and cerebral neoectoderm. In addition, the FGF2 receptor (FGF2R) is expressed in the ventricular zone (E14.5) of the mouse, as confirmed by *in* situ hybridization (Dono et al., 1998). More

recent data from single-cell RNA sequencing have also revealed that the Fgf2r gene is expressed in mouse aRGs, suggesting that these cells may receive the FGF2 signal from cerebrospinal fluid (Telley et al., 2019). In Fgf2 mutant mice, a thinner cortex with an abnormal distribution of neurons in its wall is observed. Pulse chase analyses indicate an increase in neurons generated at E14.5 in the deeper layers of the cortex, suggesting a defect in their ability to colonize their final target place in the more superficial layers (Dono et al., 1998). When the Fgf2 gene is invalidated, the embryonic cortex shows proliferation defects and a reduction in size (Raballo et al., 2000). These results are consistent with the importance of FGF2 in the renewal of RGs *in vitro*. In addition, gain-of-function experiments performed by in utero injection of FGF2 resulted in increased proliferation. At the molecular level, FGF2 activates the mitogen-activated protein kinase (MAPK) pathway to induce cell cycle and proliferation (Iwata and Hevner, 2009). In addition, it has been shown that FGF2 can induce calcium (Ca2+) waves in progenitor extensions, which support communication along the fiber with neurons (Rash et al., 2016).

B. Epidermal growth factors (EGF)

The effect of EGF on cortical progenitors has been a subject of study for many years (Burrows et al., 1997; Lillien and Raphael, 2000). Recently, *in vitro* organotypic cultures of rat cortical progenitors revealed that both FGF2 and EGF play a role in regulating their self-renewal (Lamus et al., 2020). These growth factors activate similar molecular pathways to initiate proliferation. However, the interaction between FGF2 and EGF is not a simple synergy, as FGF2 can modulate the reactivity of RG (radial glia) to EGF (Lillien and Raphael, 2000). Initially, RG respond to FGF2 alone, and later during cortical development, they also become sensitive to EGF (Ciccolini and Svendsen, 2001). Moreover, the effect of EGF on cortical progenitor proliferation is dose-dependent (Nelson et al., 2008). Consequently, the combined action of EGF and FGF2 is crucial for the development and maintenance of RG during cortical development.

During the early stages of mouse cortical expansion (E13), the EGF receptor (EGFR) is present in the VZ and SVZ (Sun et al., 2005). At the cellular level, EGFR is asymmetrically localized in dividing RGs, influencing the fate of daughter cells. The daughter cell that inherits EGFR retains its proliferative capacity and glial markers (Sun et al., 2005). This indicates that RGs must maintain their ability to respond to EGF in order to retain their progenitor identity. EGF signaling is therefore essential for maintaining the RG scaffold during cortical development.

C. Sonic Hedgehog (Shh)

Shh, an essential signaling molecule, is not only present in the developing telencephalon, but is also detected in cerebrospinal fluid (eCSF) (Huang et al., 2010). Interestingly, Shh is produced by choroid plexus cells in the fourth ventricle of the hindbrain, but does not originate from the choroid plexus in the telencephalon (Lun et al., 2015). This suggests that Shh derived from the choroid plexus in the hindbrain must travel long distances to exert its influence on the ventricular wall of the developing cortex. At present, very little is known about the mechanisms of long-distance diffusion of Shh through the developing nervous system. Recent research has revealed an intriguing link between Shh secretion in the eCSF and the ESCRT-III system (endosomal tri complex required for transport) (Coulter et al., 2018). It appears that mice with a knockout of the Chmp1a gene, which encodes the charged multivesicular body protein 1a, a subunit of the ESCRT complex, exhibit reduced levels of Shh in the eCSF, which correlates with reduced RG proliferation and the development of microcephaly. Interestingly, this microcephaly phenotype can be rescued when Shh signaling is genetically activated, underscoring the upstream role of the ESCRT system in Shh secretion.

Numerous studies have refined the role of Shh pathway receptors and downstream signaling components during cortical development (Dave et al., 2011; Wang et al., 2016). Specifically, loss-of-function experiments targeting the Shh signaling activator Smoothened in RG cells using GFAP-Cre or Nestin-Cre mouse models revealed a decrease in RG proliferation. Conversely, activation of the Shh pathway by Patched1 receptor knockout resulted in increased proliferation. Furthermore, overexpression of a constitutive form of Smoothened (SmoM2) led to an increase in the proportion of radial glia cells termed basal

ganglia (bRG), positioned outside the ventricular zone, as opposed to aRGs. This suggests a potential role for Shh signaling in bRG formation.

Another key player in cortical development is the coreceptor Cdon. A loss-of-function study using Cdon deletion revealed cortical microcephaly and reduced proliferation of RG proliferation (Zhang et al., 2006). Shh controls the activity of Gli transcription factors, favoring activating forms of Gli2 over repressive forms of Gli3. This fine regulation influences RG proliferation (Palma and Ruiz i Altaba, 2004). Conditional knockout of the Fused suppressor (Sufu), an essential modulator of the Shh pathway, in mouse cortex (using Emx1-Cre) led to the detection of ectopic progenitor clusters in the cortical wall, indicating overproliferation (Yabut et al., 2015). In particular, recent findings have highlighted the role of Sufu in regulating the expression of Fgf15, which is responsible for the development of RG development (Yabut et al., 2020). This dynamic interplay between different extracellular signals shows how they can significantly influence RG behavior during cortical development.

Therefore, among our research projects, we aim to analyze the interactions between these different factors and morphogens in regulating the development of the cerebral cortex.

III. Methods for studying the interaction of secreted factors *in vitro*

Studying the development of embryonic cortical cells is essential for understanding the complex formation of the cerebral cortex, which plays a crucial role in many cognitive functions. To explore this developmental process, researchers use *in vitro* experimental models that reproduce certain features of cortical development *in vivo*. Four commonly used experimental models are 2D progenitor and/or neuronal cultures, neurospheres, organotypic cultures and cortical organoids. Each model offers unique advantages for studying the different stages of cortical development and the complex cellular interactions involved.

A. 2D Progenitor and/or Neuron Cultures:

2D cultures of progenitors and/or neurons are among the simplest models for studying cortical development (Figure 2A). In this model, cortical embryonic cells are dissociated into a cell suspension and placed on a flat surface coated with a suitable extracellular matrix (Sun et al., 2011). The neural progenitors then differentiate into neurons in a controlled environment, enabling the study of cell proliferation, differentiation and migration processes. This model offers great flexibility in the manipulation of culture conditions, such as culture medium, growth factors and substrates, enabling researchers to modulate various aspects of cortical development. However, this 2D model does not fully capture the three-dimensional complexity of the cerebral cortex *in vivo*, limiting the study of cellular interactions in the presence of morphogenetic factor gradients.

B. Neurospheres:

Neurospheres are three-dimensional aggregates of self-organizing neural cells, obtained from embryonic stem cells or progenitor cells isolated from the cortex. The cells self-organize into complex spherical structures that simulate certain features of *in vivo* development (Figure 2A). Neurospheres contain cellular heterogeneity similar to that observed in the developing cortex, offering a more accurate representation of cellular complexity. Neurospheres can also be subsequently cultured on an adherent surface and in an environment conducive to differentiation. In this way, we can observe the outward migration of neurons from the spherical structure. This model makes it possible to study cell interactions, proliferation, differentiation and migration of neuronal cells in a three-dimensional environment. However, neurospheres do not perfectly reproduce the microarchitecture of the cerebral cortex, which limits certain studies linked to the spatial organization of cells in the developing cortex.

C. Organotypic cultures:

Organotypic cultures offer a powerful and relevant *in vitro* approach to the study of cerebral cortex development. In this model, embryonic brain slices are maintained in culture, preserving the complexity and three-dimensional organization of the cortex *in vivo* (AlaylioGlu et al., 2020). Organotypic cultures enable the development of cortical cells to be monitored in a controlled environment, preserving the cellular interactions and molecular signals essential to the smooth running of the developmental process. This model also makes it possible to manipulate

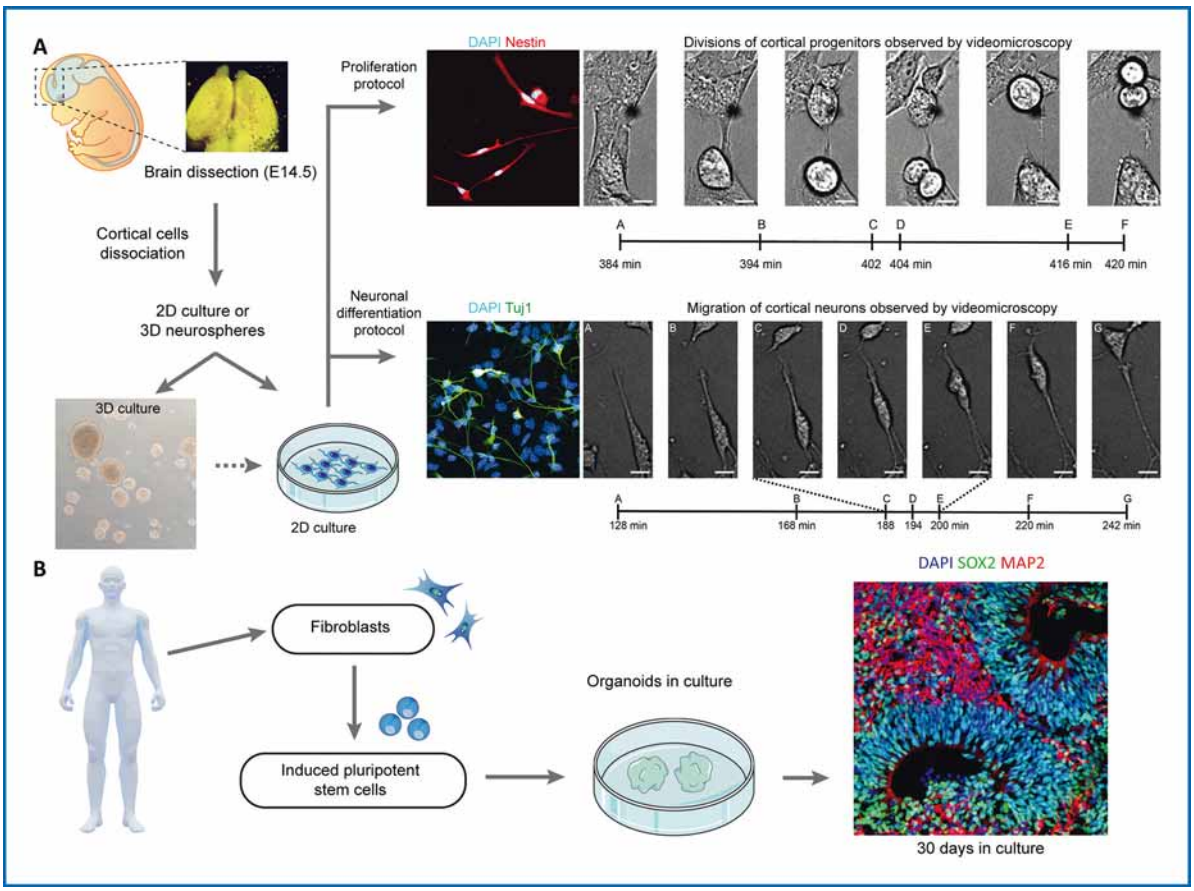


Figure 2. A. Schematic diagram of the embryonic cortical progenitor culture process. After dissection of the cerebral cortex of a mouse embryo, and dissociation, the cells are placed in precise culture conditions that favor either 2D development on a solid support, or floating culture allowing the formation of neurospheres. From these progenitor cells, we can study either proliferation, illustrated by videomicroscopy and showing cell divisions, or migration, after neuronal differentiation. B. The organoid model is developed from human fibroblasts, subsequently transformed into pluripotent stem cells (IPSC). These are subjected to various culture conditions, enabling the formation of cerebral organoids. The image at bottom right shows immunostaining for different cell population markers in a brain organoid after 30 days of culture: SOX2 for progenitors and MAP2 for neurons. The image of the immunofluorescence of the brain organoid section is a courtesy of Silvia Cappello. Parts of the figure were drawn by using pictures from Servier Medical Art. Servier Medical Art by Servier is licensed under a Creative Commons Attribution 3.0 Unported License (https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/)

various growth and signaling factors to study their specific role in the proliferation, differentiation and migration of cortical cells. In addition, organotypic cultures make it possible to reproduce key stages in cortical development, from the formation of different cortical layers to the establishment of synaptic connections, thus providing a comprehensive experimental system for studying the mechanisms underlying cortical morphogenesis. Thanks to their physiological relevance and experimental feasibility, organotypic cultures are a valuable tool for furthering our understanding of the complex development of the cerebral cortex, and for exploring the cellular and molecular basis of associated neurodevelopmental disorders.

However, there are a number of limitations. In particular, pharmacological treatments or the addition of various factors to organotypic cultures are carried out by bath only. This means that the molecules will come into contact with all the cells exposed by the cutting plane. Thus, cells that are normally far from the ventricular wall will receive the same amount of factor as a cell located on the

ventricular surface. It's important to realize that factor diffusion is normally highly controlled, and the mechanisms of this distribution across the cortical wall are not yet well understood. Thus, this model cannot accurately mimic the accessibility of extracellular factors to the different cell types making up the developing cortex.

D. Cortical organoids:

Cortical organoids represent one of the most advanced *in vitro* models for studying the development of embryonic cortical cells. Cortical organoids are derived from embryonic or induced pluripotent stem cells, and their self-organization results in the formation of complex three-dimensional structures that simulate the characteristics of the developing cortex (Figure 2B) (Kelley and Pasca, 2022; Pasca et al., 2022). The major advantage and interest of this model is that it can use human cells, enabling the study of the early stages of cortical tissue formation in humans (Uzquiano and Arlotta, 2022). This model makes it possible to reproduce more accurately the microarchitecture and organization of the different cortical layers, as well as cell interactions and human neuronal circuits. Cortical organoids can be used to study the influence of genetic and environmental factors on cortical development, as well as to model certain neurodevelopmental diseases. A very recent study used the organoid model to investigate the combined action of several morphogens (Amin et al., 2023). In this study, they identified certain important developmental windows during which specific combinations of morphogens enable differentiation into certain precise neuronal subtypes. However, cortical organoids are more complex to set up and manipulate than other *in vitro* experimental models. Their maturation and differentiation generally require several weeks, and they may show some variability between different organoids, which can complicate quantitative analyses. It should also be noted that, for the time being, the establishment of cortical layers is not always reproducible in organoids kept in culture for very long periods. The center may become necrotic (Andrews and Kriegstein, 2022) and the model loses viability. It is therefore preferable to use this model to study the early stages of corticogenesis. It should be noted, however, that some studies have gone as far as electrophysiological characterization of neurons in this system (Fair et al., 2020).

In conclusion, *in vitro* experimental models such as 2D progenitor and/or neuronal cultures, neurospheres and cortical organoids offer complementary approaches for studying cortical embryonic cell development. Each of these models has specific advantages and limitations, enabling researchers to address in an integrated way the complex mechanisms involved in the formation of the cerebral cortex *in vivo*. In the final part of this review, we present how we used one of these systems to optimize culture conditions to reveal the role of the morphogen Shh in cortical progenitor proliferation.

IV. Research results: Effects of FGF and EGF dose modulation on the action of Shh on cell density.

Morphogens are secreted signaling proteins that act at long range, inducing different effects on recipient cells depending on concentration (Douceau et al., 2023). As previously mentioned, Shh regulates several aspects of neuronal development such as proliferation, migration and axon guidance. Shh's long-range signaling and action are notably made possible by post-translational modifications. The Shh precursor protein is cleaved and modified in the endoplasmic reticulum, resulting in the final structure of the signaling peptide with the addition of cholesterol (C-ter) and palmitoyl (N-ter) residues (Siebold and Rohatgi, 2023; Zhang and Beachy, 2023). Recombinant non-lipid Shh has been shown to promote RG proliferation in human cells(Palma et al., 2005; Radonjic et al., 2016). Here, we aim to determine whether post-translational modifications of Shh influence its activity and aRG proliferation. To this end, we decided to use the most direct model for studying cell proliferation: 2D primary culture of aRGs. Our initial experiments revealed no proliferative effect of Shh, whether lipidated or not, on cultured aRGs, even after testing 3 different doses (Figure 3A). This result runs counter to several studies, mainly based on data obtained *in vivo*. However, in our protocol, EGF and FGF are present to promote aRG proliferation at baseline. We therefore hypothesized that these factors might interfere with Shh treatment. Without being able to detect an effect of Shh on proliferation, it is impossible to then analyze the effects of post-translational modifications on this protein function. Firstly, we modified the composition of

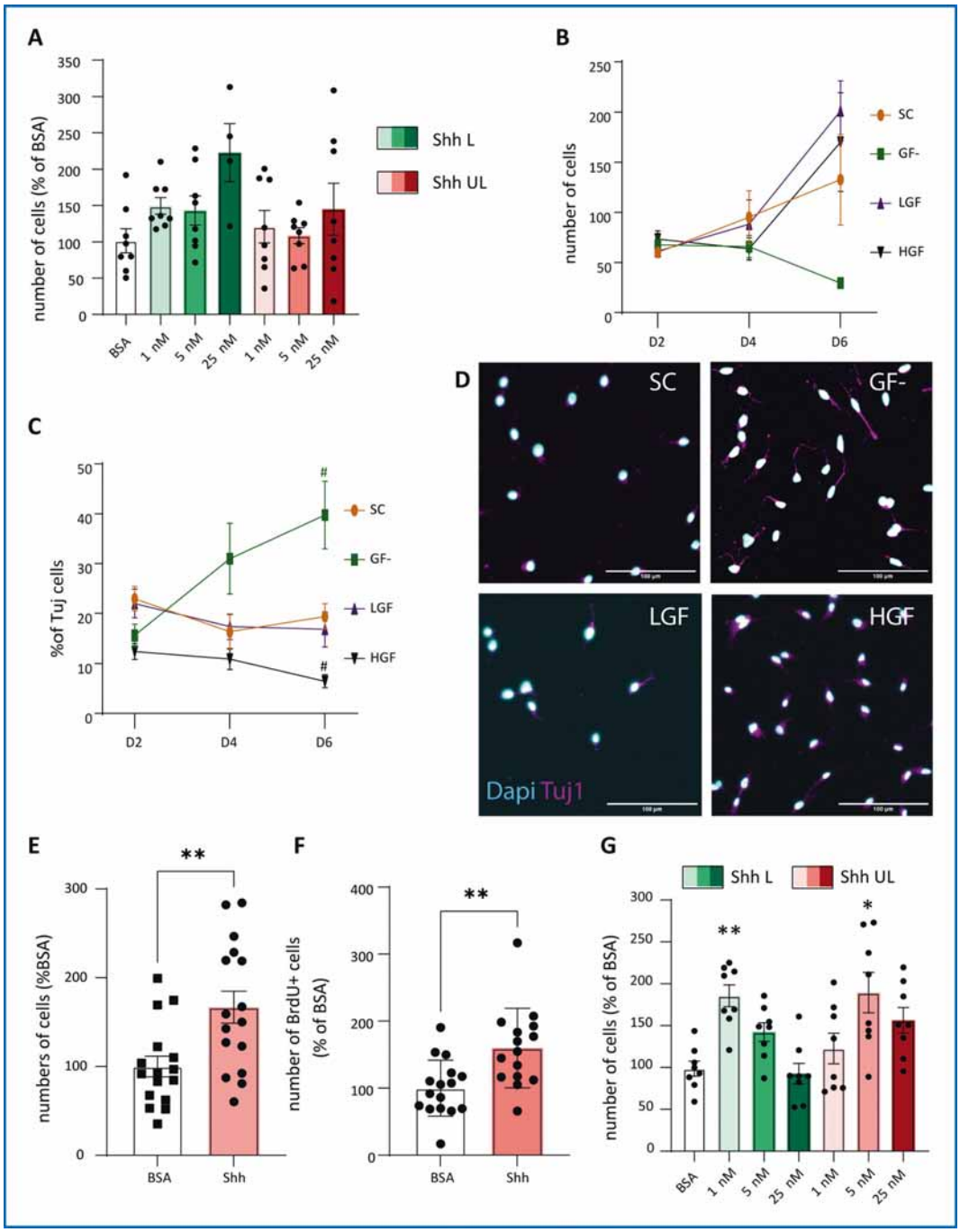


Figure 3. A. Quantification of cell number after 4 days of treatment with Shh (UL or L) or BSA (control). Kruskal-Wallis test; Dunn's multiple comparison tests; each point represents a region of interest (ROI). B. Quantification of DAPI+ cells with each medium. C. Percentage of TUJ1+ cells. GF- promotes neuronal differentiation. Kruskal-Wallis test; Dunn's multiple comparison test #$p < 0.05$ versus D2; N=3. D. Staining of post-mitotic TUJ1+ neurons, in different conditions at 4 days. Scale bar 100µm. E. Quantification of cell number after 4 days with 5nM Shh UL, normalized to control. F. Percentage of BrdU+ cells. Mann Whitney test; N=3; **$p < 0.01$; each point represents a ROI. G. Quantification of cortical cell number after 4 days with Shh or BSA. Kruskal-Wallis; Dunn's post hoc test;*$p < 0.05$, **$p < 0.01$; Each point represents a ROI.

the aRG culture medium to test different concentrations of growth factors: 1. the classic medium, containing EGF and FGF (SC), 2. without factors (GF-) 3. With 1/10th of the classic concentration (LGF) 4. With added FGF (120 ng/ml HGF). We monitored the number of cells multiplying at 2, 4 and 6 days after culture in these different media (Figure 3B). It can be seen that the factor-free medium no longer allows cells to multiply, but LGF and HGF media give a result comparable to that of SC medium. To verify the effect of these conditions on cell differentiation into neurons, we also immunostained for Tuj1 (neuron marker). Quantifications indicate that the number of neurons increases significantly only for GF-medium (Figure 3C, D). Thus, LGF medium is a condition in which cells behave similarly to SC medium but with 10 times less growth factors. We can then test treatment with Shh in this condition. When we applied a 5nM dose of Shh, we observed an increase in the number of cells from day 4 (Figure 3E) and also in the number of cells being positive for BrdU labelling, indicating the S phase of the cell cycle (Figure 3F). Thus, the LGF medium once again enables us to analyze a response to Shh in cortical aRGs *in vitro*. Thanks to this, we were also able to test different concentrations of lipidized and non-lipidized Shh, and observe interesting differences in cell numbers after 4 days of culture (Figure 3G). Indeed, a higher cell number is obtained with lipidized Shh at low concentrations, whereas higher concentrations are required without lipids. In addition, cell numbers drop when higher concentrations of Shh are used. This is reminiscent of results obtained with a pathway agonist (SAG for Smoothened agonist) on cell line models (Chen et al., 2002)showing a decrease in the effect of pathway activation at high agonist concentrations.

"These results highlight the crucial importance of the growth factors FGF and EGF in the context of neurodevelopment, particularly with regard to the effect of Shh signaling on cortical progenitor cell density."

V. Conclusions

These results highlight the crucial importance of the growth factors FGF and EGF in the context of neurodevelopment, particularly with regard to the effect of Shh signaling on cortical progenitor cell density. The data suggest that a significant 10-fold reduction in FGF and EGF concentrations compared with normal culture conditions is required to observe the specific effects of Shh. In addition, culture optimization revealed new features of Shh action, including its post-translational modifications that influence cortical progenitor density. These results pave the way for a better understanding of the mechanisms underlying brain development and cortical progenitor formation. Targeted reduction of the growth factors FGF and EGF appears to play a crucial role in regulating the response to Shh signaling. These findings could have important implications for research into brain development disorders such as cortical abnormalities and neurodevelopmental diseases. By fine-tuning the levels of these growth factors, it may be possible to modulate the proliferation and differentiation of cortical progenitors, potentially opening up potential therapeutic avenues for neurological conditions affecting brain development. Furthermore, the importance of Shh post-translational modifications in cortical progenitor cell density underscores the importance of studying in detail the molecular mechanisms underlying these processes. These findings could potentially inspire new approaches to the regulation of signaling pathways involved in neurodevelopment, focusing on the complex interactions between different growth factors and cellular signals. These results offer promising prospects for future research aimed at developing targeted therapeutic interventions for neurodevelopmental disorders.

Acknowlegdements

The author would like to thank Silvia Cappello for providing an image illustrating a cortical organoid (Figure 2). The author thanks Sara Douceau and Tanya Deutsch-Guerrero for their comments and Pauline Lestienne, Etienne Poidomani and the Institut du Fer à Moulin imaging platform for technical assistance. The author would also like to thank the Fyssen Foundation for its financial support, as well as the ATIP-Avenir program and Inserm.

Étude des dynamiques neurales sous-tendant le traitement des échelles temporelles syllabiques et phonémiques présentes dans le signal de parole.

Jérémy GIROUD

MRC Cognition and Brain Sciences Unit, University of Cambridge, UK

Résumé

La parole est un signal acoustique riche qui contient des informations essentielles à plusieurs échelles temporelles. Les théories dynamiques du traitement de la parole proposent que le cortex auditif analyse les informations acoustiques en parallèle aux échelles temporelles syllabique et phonémique. Cependant, aucune preuve expérimentale de ce traitement parallèle a été rapportée dans la littérature. Grâce à un paradigme expérimental manipulant indépendamment les échelles temporelles syllabique et phonémique et à l'enregistrement intracrânien chez des patients épileptiques, notre travail montre, que des dynamiques neurales dans les aires corticales auditives permettent de traiter en parallèle les informations acoustiques aux rythmes syllabique et phonémique.

Mots clés :

Parole ; rythme syllabique ; rythme phonémique ; dynamiques neurales ; enregistrements intracrâniens

The human auditory cortex concomitantly tracks syllabic and phonemic timescales via acoustic spectral flux

Abstract

Speech is a rich acoustic signal containing essential information on several temporal scales. Dynamic theories of speech processing propose that the auditory cortex analyses acoustic information in parallel at syllabic and phonemic time scales. However, no experimental evidence for this parallel processing has been reported in the literature. Using an experimental paradigm that independently manipulates syllabic and phonemic time scales and intracranial recordings in epileptic patients, our work shows that neural dynamics in auditory cortical areas allow acoustic information to be processed in parallel at syllabic and phonemic time scales.

Key words :

speech ; syllabic time scale ; phonemic time scale ; neural dynamics ; intracranial recordings

Introduction

La manière dont le cerveau analyse les informations contenues dans la parole est une question majeure en neurosciences cognitives. Les informations acoustiques pertinentes sont transmises simultanément à deux échelles temporelles spécifiques : les informations syllabiques sont transmises sur des fenêtres temporelles relativement longues (~200 ms), tandis que les fenêtres temporelles plus courtes (~50 ms) contiennent des informations phonémiques (Rosen 1992 ; Poeppel 2003). Pour comprendre correctement la parole, le cerveau doit être capable d'extraire et de combiner des informations à ces deux échelles temporelles (Giraud and Poeppel 2012). Alors que la dynamique neuronale qui sous-tend l'extraction des informations

acoustiques à l'échelle syllabique a fait l'objet de nombreuses recherches, les explorations des dynamiques neurales capables d'analyser les informations acoustiques à l'échelle phonémique ont été plus limitées. Par conséquent, les mécanismes neuronaux précis qui sous-tendent l'analyse des informations à ces deux échelles temporelles ne sont pas entièrement compris.

Une des caractéristiques acoustiques majeures du signal de parole est sa quasi rythmicité. En effet lorsque l'on parle, on ouvre et ferme la bouche de façon (quasi-) régulière pour produire des syllabes. Cette dynamique articulatoire résulte en une alternance de moments de forte amplitude suivi de moments de faible amplitude du signal de parole. Cette dynamique est capturée par ce que l'on appelle l'envelope du signal de parole. A travers un nombre conséquent de langues, les fluctuations d'amplitudes du signal de paroles ont un rythme semblable (4-8 Hz ; entre 4 et 8 syllabes prononcées par seconde en moyenne) (Poeppel & Assaneo, 2020 ; Coupé, Oh, Dediu, & Pellegrino, 2019). Un nombre important d'études a montré que lors de l'écoute de parole, l'activité neuronale dans la bande thêta (4-8 Hz) suit linéairement le rythme de la parole. Il est suggéré que ce phénomène de couplage entre le signal de parole et l'activité neurale contribue à l'analyse de la parole au rythme syllabique (Obleser and Kayser 2019 ; Giraud and Poeppel 2012 ; Keitel et al. 2018). Le rythme syllabique est très important pour la compréhension de la parole car s'il est trop élevé ($>$10 syllabes par seconde) la parole devient incompréhensible (Ghitza 2014 ; Giroud et al. 2023).

"Grâce à un paradigme expérimental manipulant indépendamment les échelles temporelles syllabique et phonémique et à l'enregistrement intracrânien chez des patients épileptiques, notre travail montre, que des dynamiques neurales dans les aires corticales auditives permettent de traiter en parallèle les informations acoustiques aux rythmes syllabique et phonémique."

Si les informations au rythme syllabique sont importantes pour le traitement de la parole, celles au rythme phonémique contribuent également de manière cruciale à la compréhension. Les phonèmes durent généralement entre 60 et 150 ms dans la parole naturelle, la majorité se situant autour de 50-80 ms. Cela correspond à un taux d'environ 10 à 20 phonèmes par seconde (Ghitza and Greenberg 2009). Des travaux ont montré que l'activité neurale est sensible aux caractéristiques acoustiques phonétiques (Mesgarani et al. 2014). Cependant, on se demande actuellement si ces réponses neuronales sont conformes aux représentations suggérées par la théorie linguistique ou si elles sont mieux décrites en termes de régularités acoustiques et statistiques du signal de parole.

Les modèles théoriques actuels suggèrent que l'activité neurale dans le cortex auditif, particulièrement dans la bande gamma ($\sim$25-45 Hz), facilite le traitement des détails acoustiques essentiels à la compréhension de la parole (Giraud and Poeppel 2012). Ces modèles avancent que ce mécanisme d'échantillonnage phonétique se déroule simultanément à l'analyse des syllabes, grâce à un mécanisme de couplage phase-amplitude. Cela permet une analyse efficiente de la parole en utilisant un mode de traitement qui prend en compte deux échelles temporelles distinctes, à savoir les syllabes et les phonèmes.

L'exploration des mécanismes neuronaux sous-tendant le traitement de l'information à l'échelle temporelle phonémique a été difficile pour plusieurs raisons. Tout d'abord, et contrairement au rythme syllabique qui est bien représenté dans l'acoustique de la parole (l'envelope du signal reflétant les fluctuations d'amplitudes à $\sim$ 5Hz), aucune caractéristique acoustique n'a été systématiquement associée au rythme phonémique.

Par ailleurs, les rythmes syllabiques et phonémiques sont fortement corrélés et non indépendants (les phonèmes sont contenus dans les syllabes). Les modifications classiques du rythme syllabique (parole artificiellement accélérée) entraînent des modifications similaires du rythme phonémique, ce qui rend difficile l'évalua-

tion indépendante et la dissociation de leur effet individuel sur la dynamique neurale. Enfin, les techniques traditionnelles d'enregistrements électrophysiologiques non invasif (M/EEG) présentent des limites importantes, notamment en termes de rapport signal sur bruit, de capacité à capturer la dynamique des hautes fréquences et de résolution spatiale limitée.

Pour surmonter ces difficultés et étudier les mécanisme neuraux qui sous-tendent l'extraction d'informations acoustiques aux rythmes syllabique et phonémique, nous avons créé un corpus audio de phrases dans lesquelles nous avons partiellement décorrélé les rythmes syllabique et phonémique. Nous avons enregistré l'activité cérébrale dans le cortex auditif de onze patients épileptiques lorsqu'ils écoutaient ces phrases présentées à différentes vitesse (3/6/9 syllabes par seconde). Au lieu de se concentrer seulement sur les variations d'amplitude du signal de parole au cours du temps (reflétant majoritairement le rythme syllabique), nous avons tenté d'extraire une caractéristique acoustique du signal de parole reflétant à la fois les rythmes syllabique et phonémique. Nos résultats indiquent que (1) le flux spectral acoustique capture à la fois les rythmes syllabique et phonémique ;(2) lors de la compréhension, l'activité neurale dans la bande thêta (3-9Hz) dans les aires corticales auditives suit le rythme syllabique ;(3) l'activité neurale dans la bande alpha-bêta (15-20Hz) suit le rythme phonémique ;(4) ces dynamiques neurales se produisent simultanément et sont colocalisées spatialement ;(5) A travers un nombre important de langues, le flux spectral acoustique capture deux échelles temporelles - dans les bandes thêta et bêta.

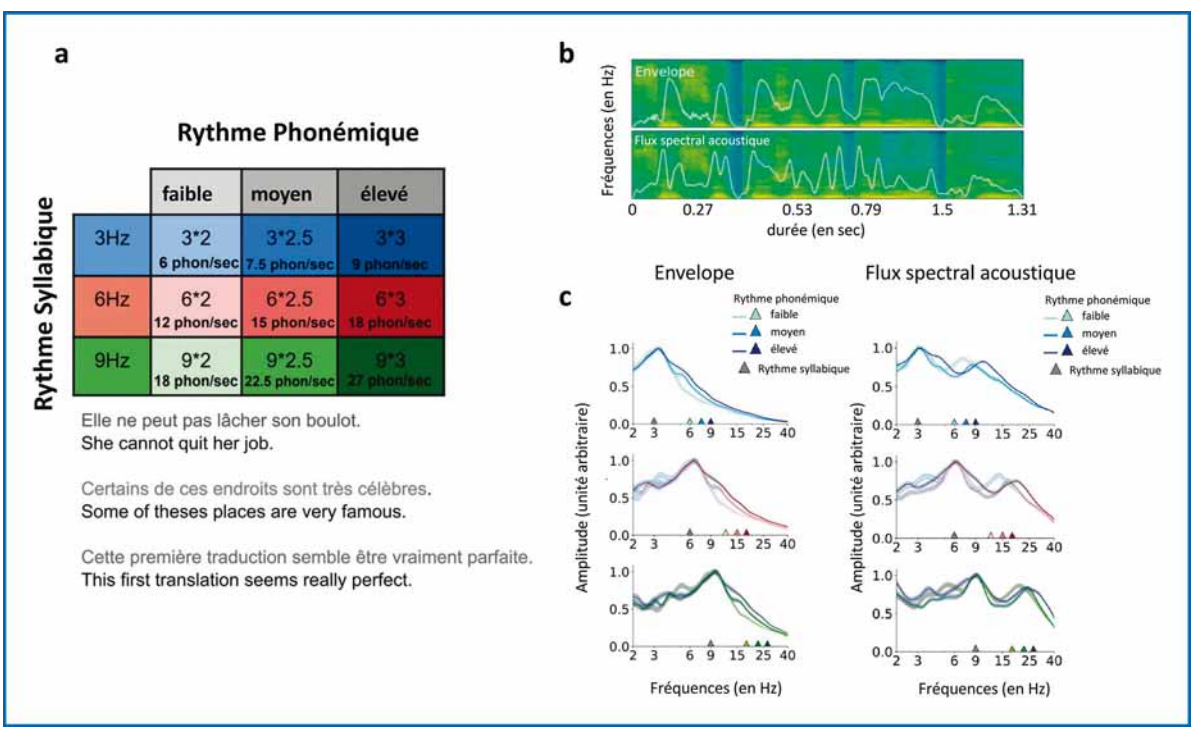


Figure 1 : Caractéristique du corpus audio. a) Plan expérimental 3*3. 105 phrases ont été sélectionnées en fonction de leur densité phonémique et réparties en 3 niveaux phonémiques : faible, moyen et élevé (2, 2,5 et 3 phonèmes par syllabe en moyenne). Ces phrases ont été modifiées temporellement pour former trois groupes avec un rythme syllabique moyen de 3, 6 et 9 syllabes par seconde. Il en résulte un total de 315 phrases réparties sur 3 rythmes syllabiques (axe des ordonnées du tableau, en Hz) ou 9 rythmes phonémiques (axe intérieur du tableau, en Hz). (en bas) Exemples de phrases françaises avec une densité phonémique faible (en haut), moyenne (au milieu) et élevée (en bas), ainsi que leurs traductions en anglais. **b)** Exemple de l'envelope (en haut) et du flux spectral acoustique (en bas) pour la même phrase, représentés en blanc, au-dessus du spectrogramme de la phrase (couleurs d'arrière-plan). **c)** Représentation Spectrale de l'envelope (gauche), du flux spectral acoustique (droite) estimé par condition. Les rythmes syllabiques de 3, 6 et 9 Hz sont représentés entre les panels successifs, en bleu, rouge et vert. Les rythmes phonémique sont affichés de la couleur la plus claire à la plus foncée, par panel. Les triangles gris/colorés indiquent les rythmes syllabique/phonémique de chaque condition.

Résultats

Dans ce travail, nous avons enregistré l'activité neurale de onze patients épileptiques implantés avec des électrodes EEG stéréotaxiques (sEEG), pendant qu'ils écoutaient 315 phrases. Le matériel expérimental a été étroitement contrôlé pour les rythmes syllabique et phonémique. Dans les expériences classiques de compression temporelle de la parole, les rythmes syllabique et phonémique sont parfaitement corrélées entre les taux de compression. Pour les décorréler partiellement, les phrases ont été divisées en 9 conditions, selon un plan 3*3. Le premier facteur correspondait à une manipulation du rythme syllabique, avec les mêmes 105 phrases présentées à un rythme syllabique de 3, 6 et 9 Hz. Le second facteur correspondait à une manipulation de la densité phonémique, les 105 phrases différentes étant composées d'une densité phonémique faible (2 phonèmes par syllabe, en moyenne), moyenne (2.5) ou élevée (3). Le rythme phonémique a été estimé en multipliant les rythmes syllabiques et phonémiques, ce qui a donné un total de 9 rythmes phonémiques, allant de 6 à 27 phonèmes par seconde (figure 1a).

Dans un premier temps, nous avons cherché à caractériser acoustiquement nos conditions expérimentales et ce de façon systématique. Par le passé, un nombre important de travaux a décrit le couplage entre l'envelope du signal de parole et l'activité neurale. L'envelope correspond au fluctuations de l'amplitude du signal au cours du temps et reflète principalement le rythme syllabique. Dans ce travail, nous voulions décrire non seulement le couplage au rythme syllabique mais

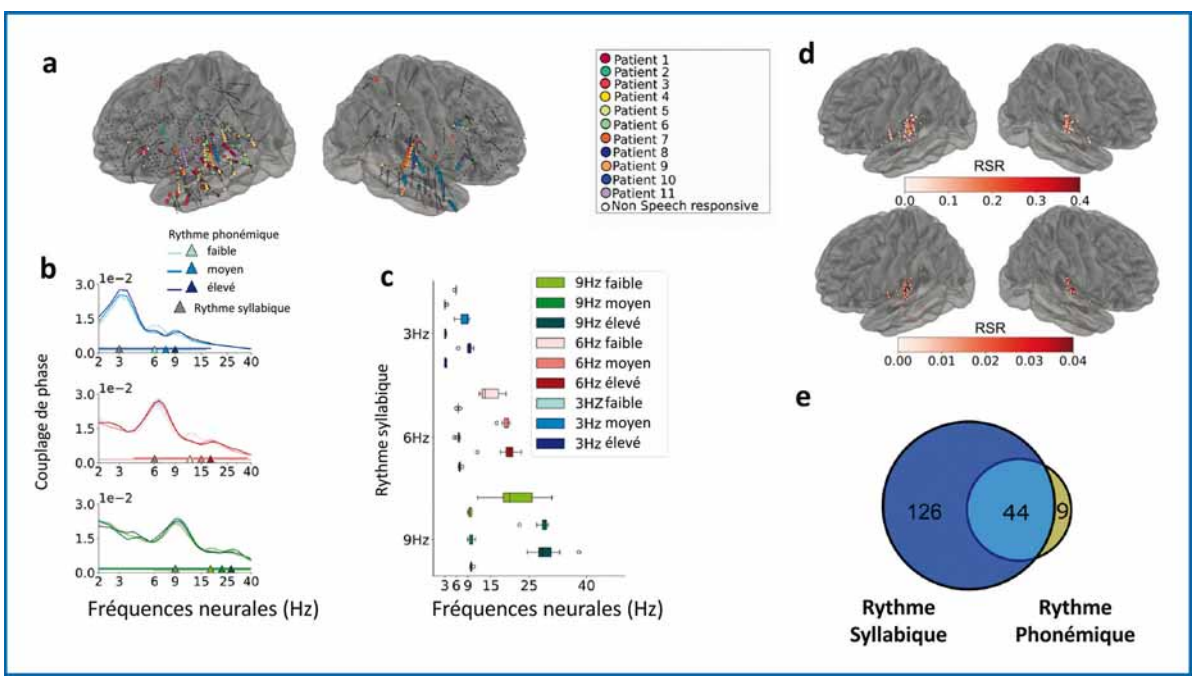


Figure 2. Corrélats neuronaux du flux spectral acoustique. (a) Localisation anatomique des contacts sEEG sensibles à la parole (n=347) pour chaque patient (n=11). **(b)** Spectre moyen de la cohérence de phase stimulus-cerveau, par condition. La cohérence a été estimée par condition entre le flux spectral acoustique de chaque phrase et l'activité neurale, décomposée en fréquences (2-40 Hz). Les lignes horizontales de couleur inférieure représentent les fréquences pour lesquelles la cohérence est significativement plus forte que les données de permutations ($p < 0.05$). **(c)** Distribution de la fréquence des deux pics principaux du spectre de cohérence, par condition. Les pics ont été extraits des spectres de cohérence (en b) pour chaque condition (n=9) et chaque patient (n=11). **(d)** Distribution spatiale montrant une spécificité de rythme entre les échelles temporelles acoustiques et neuronale. (en haut) Indice de réponse spécifique au débit (RSR), estimé entre le premier pic spectral de cohérence et le rythme syllabique. (en bas) RSR estimé entre le deuxième pic de cohérence spectrale et le rythme phonémique. Les canaux présentant un RSR significatif sont signalés ($p < 0.05$). **(e)** Diagramme de Venn du nombre de canaux sEEG présentant un RSR significatif pour le rythme syllabique ou phonémique seul et les deux.

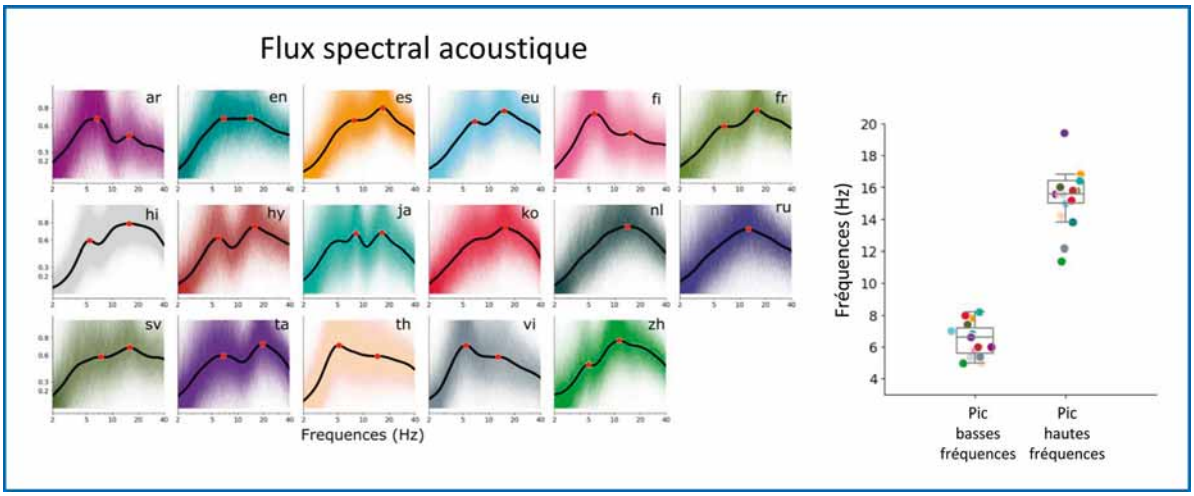


Figure 3. Représentation spectrale du flux spectral à travers 17 langues. Les spectres présentent deux pics principaux dans les basses et hautes fréquences. Chaque spectre est normalisé par l'amplitude de son pic. Les lignes noires représentent la moyenne du spectre par langue. Les points rouges indiquent les pics principaux du spectre moyenné par langue. Les lignes de couleur plus claire représentent les spectres individuels. ar : arabe, en : anglais, es : espagnol, eu : Basque, fi : finnois, fr : français, hi : hindi, hy : Arménien, ja : japonais, ko : coréen, nl : néerlandais, ru : russe, n : suédois, ta : tamoul, th : thaïlandais, vi : vietnamien, zh : chinois mandarin.

aussi au rythme phonémique. Pour ce faire nous avons caractérisé de manière fine au niveau acoustique les caractéristiques de notre corpus audio (figure 1b-c). Nous avons pu montrer de manière consistante avec la littérature que l'envelope du signal reflète le rythme syllabique. Lorsque l'on décompose en fréquences l'envelope des enregistrements audio classés par conditions expérimentales (3-6-9 syllabes par secondes), on observe un pic a 3,6,9 Hz correspondant aux différents rythmes syllabiques (figure 1c gauche). Or l'envelope du signal ne permet pas de distinguer nos conditions expérimentales en fonction de leur rythmes phonémiques. Nous avons donc extrait une seconde caractéristique acoustique pour chacune des phrases de notre corpus audio : le flux spectral acoustique ; il correspond à la variation du contenu spectral du signal au cours du temps. Nous avons pensé que c'était un bon indice acoustique du rythme phonémique car un nombre plus important de phonèmes implique une plus grande variation du contenu spectral du signal de parole. Si l'on décompose en fréquences le flux spectral acoustique des enregistrements audio classés par conditions expérimentales (2-2.5-3 phonèmes par syllabe), on observe cette fois deux pics correspondant aux différents rythmes syllabiques et phonémiques (figure 1c droite). Ainsi le flux spectral acoustique permet de mettre à jour les échelles temporelles syllabique et phonémique.

Après cette analyse acoustique fine, nous nous sommes intéressé au couplage entre le signal de parole et l'activité neurale. Pour ce faire, nous avons calculé le couplage entre la phase du flux spectral acoustique et la phase de l'activité neurale. Plusieurs travaux antérieurs utilisant cette méthode (mais avec l'envelope du signal et non le flux spectral acoustique) ont montré que ce couplage est maximum au rythme syllabique (Peelle et al., 2013). Nos résultats montrent que le couplage de phase est maximum au rythme syllabique, consistant avec les travaux antérieurs, mais surtout qu'un couplage de phase existe également au rythme phonémique (figure 2b). La figure 2c montre que la fréquence du premier pic dans le couplage entre le signal acoustique et neural augmente avec le rythme syllabique (et reste similaire pour une même condition syllabique bien que le rythme phonémique augmente), la fréquence du second pic augmente linéairement avec le rythme phonémique (faible $<$ moyen $<$ élevé).

De plus, et grâce à notre manipulation expérimentale des rythmes syllabique et phonémique, nous avons pu systématiquement étudier les régions cérébrales pour lesquelles la fréquence de

la réponse neurale était spécifique aux rythmes syllabique/phonémique : le rhythm-specific-response (RSR). La figure 2d montre la distribution des canaux sEEG pour lesquels la réponse neurale est spécifique au rythme syllabique (en haut) et au rythme phonémique (en bas). Sur les 347 canaux réagissant à la parole, 52 % (179 canaux) présentent des réponses spécifiques au rythme syllabique (126 canaux), au rythme phonémique (53 canaux) ou aux deux rythmes simultanément (44 canaux). Une grande partie (83%) des canaux présentant un RSR au rythme phonémique ont simultanément un RSR significatif au rythme syllabique (figure 2e). Cela indique que les deux échelles de temps sont traitées simultanément dans des régions similaires. Ces régions comprennent principalement le cortex auditif primaire et s'étendent au gyrus temporal supérieur (STG).

Pour finir, nous nous sommes intéressé à la généralisation de nos premiers résultats en étendant la caractérisation acoustique fine développée précédemment, à un large éventail de langues. Pour ce faire nous avons extrait des enregistrements audio dans 17 langues différentes et analysé la représentation spectrale de leur flux spectral acoustique (similaire à la figure 1c panel de droite). Nos analyses révèlent que le flux spectrale acoustique capture deux dynamiques acoustiques : une dans les basses fréquences autour de 5Hz et une plus élevée autour de 15Hz (figure 3). Des analyses linguistiques plus poussées pourraient à l'avenir déterminer si ces dynamiques acoustiques corrèlent systématiquement avec les unités linguistiques (syllabes et phonèmes).

Conclusion

L'ensemble de nos résultats révèle une relation à multiples facettes entre le traitement du langage et la dynamique neuronale. Nous avons montré que les rythmes syllabique et phonémique sont reflétés dans la dynamique du flux spectral acoustique de la parole, constituant une base solide pour comprendre la structure hiérarchique de la parole. Lors de la compréhension, les régions corticales auditives démontrent une capacité remarquable pour se synchroniser au rythme syllabique de la parole dans la bande thêta, mettant en évidence le rôle critique de la syllabe pour le traitement de la parole. Parallèlement, l'activité neurale dans la gamme alpha-bêta se synchronise sur le rythme phonémique, soulignant les processus neuronaux distincts impliqués dans le traitement des détails phonétiques plus fins. Fait remarquable, ces dynamiques neurales ne se déroulent pas seulement simultanément, mais convergent également dans des régions cérébrales communes, soulignant la nature interconnectée du traitement syllabique et phonémique dans le cerveau. Enfin, notre étude suggère que le flux spectral acoustique peut fournir un indicateur polyvalent des rythmes syllabiques et phonémiques, une caractéristique observée de manière cohérente dans diverses langues. Ces résultats approfondissent notre compréhension de l'interaction complexe entre la dynamique neurale et le traitement de la parole, ouvrant la voie à une meilleure compréhension de la manière dont le cerveau intègre les différentes échelles temporelles contenues dans la parole.

Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier la Fondation Fyssen de m'avoir permis d'effectuer ce travail de recherche et en particulier Louise qui m'a accompagné tout au long de cette période. Je tiens également à apporter ma reconnaissance à Matthew Davis, qui m'a accueilli au Cognition Brain Science Unit à Cambridge et m'a conseillé tout au long de ce projet. Enfin je remercie également les membres de l'équipe à Cambridge pour leurs feedbacks durant le développement de ce travail de recherche.

Références

- Coupé, C., Oh, Y. M., Dediu, D., & Pellegrino, F. (2019). Different languages, similar encoding efficiency : Comparable information rates across the human communicative niche. *Science advances*, *5*(9), eaaw2594.
- Ghitza, O. (2014). Behavioral evidence for the role of cortical θ oscillations in determining auditory channel capacity for speech. *Frontiers in psychology*, *5*, 652.
- Ghitza, O., & Greenberg, S. (2009). On the possible role of brain rhythms in speech perception : intelligibility of time-compressed speech with periodic and aperiodic insertions of silence. *Phonetica*, *66*(1-2), 113-126.

- Giraud, A. L., & Poeppel, D. (2012). Cortical oscillations and speech processing : emerging computational principles and operations. *Nature neuroscience, 15*(4), 511-517.
- Giroud, J., Lerousseau, J. P., Pellegrino, F., & Morillon, B. (2023). The channel capacity of multilevel linguistic features constrains speech comprehension. *Cognition, 232*, 105345.
- Keitel, A., Gross, J., & Kayser, C. (2018). Perceptually relevant speech tracking in auditory and motor cortex reflects distinct linguistic features. *PLoS biology, 16*(3), e2004473.
- Mesgarani, N., Cheung, C., Johnson, K., & Chang, E. F. (2014). Phonetic feature encoding in human superior temporal gyrus. *Science, 343*(6174), 1006-1010.
- Obleser, J., & Kayser, C. (2019). Neural entrainment and attentional selection in the listening brain. *Trends in cognitive sciences, 23*(11), 913-926.
- Peelle, J. E., Gross, J., & Davis, M. H. (2013). Phase-locked responses to speech in human auditory cortex are enhanced during comprehension. *Cerebral cortex, 23*(6), 1378-1387.
- Poeppel, D. (2003). The analysis of speech in different temporal integration windows : cerebral lateralization as 'asymmetric sampling in time'. *Speech communication, 41*(1), 245-255.
- Poeppel, D., & Assaneo, M. F. (2020). Speech rhythms and their neural foundations. *Nature reviews neuroscience, 21*(6), 322-334.
- Rosen, S. (1992). Temporal information in speech : acoustic, auditory and linguistic aspects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences, 336*(1278), 367-373.

Introduction

How the brain parses information from a continuous speech stream is a major question in cognitive neuroscience. Relevant acoustic information is transmitted simultaneously at two specific time scales: syllabic information is transmitted over relatively long temporal windows ($\sim$200 ms), while shorter temporal windows ($\sim$50 ms) contain phonemic information (Rosen 1992; Poeppel 2003). To correctly understand speech, the brain must be able to extract and combine information at these two time scales (Giraud and Poeppel 2012). While the neural dynamics underlying the extraction of acoustic information at the syllabic time scale have been the subject of much research, explorations of the neural dynamics capable of analyzing acoustic information at the phonemic time scale have been more limited. Therefore, the precise neural mechanisms underlying information analysis at these two time scales are not fully understood. One of the main acoustic characteristics of the speech signal is its quasi-rhythmicity. Indeed, when we speak, we open and close our mouth in a (quasi-) regular manner to produce syllables. This articulatory dynamic results in an alternation of moments of high amplitude followed by moments of low amplitude of the speech signal. This dynamic is captured by the speech signal's envelope. Across a significant number of languages, the amplitude fluctuations of the speech signal have a similar rhythm (4-8 Hz; between 4 and 8 syllables spoken per second on average) (Poeppel & Assaneo, 2020; Coupé, Oh, Dediu , & Pellegrino, 2019). A significant number of studies have shown that when listening to speech, neural activity in the theta band (4-8 Hz) linearly track the rhythm of speech. It is suggested that this phenomenon of coupling between the speech signal and neural activity contributes to speech processing at the syllabic time scale (Obleser and Kayser 2019; Giraud and Poeppel 2012; Keitel et al. 2018). Syllabic rhythm is very important for understanding speech because if it is too high ($>$10 syllables per second) speech becomes incomprehensible (Ghitza 2014; Giroud et al. 2023).

While information at the syllabic time scale is important for speech processing, phonemic information also contributes crucially to comprehension. Phonemes typically last between 60-150 ms in natural speech, with the majority being around 50-80 ms. This corresponds to a rate of approximately 10 to 20 phonemes per second (Ghitza and Greenberg 2009). Work has shown that neural activity is sensitive to phonetic acoustic characteristics (Mesgarani et al. 2014). However, it is currently debated whether these neural responses reflect representations suggested by linguistic theory or whether they are better described in terms of acoustic and statistical regularities of the speech signal. Current theoretical models suggest

that neural activity in the auditory cortex, particularly in the gamma band (~25-45 Hz), facilitates the processing of acoustic details essential for speech understanding (Giraud and Poeppel 2012). These models suggest that this phonetic sampling mechanism takes place simultaneously with the analysis of syllables, thanks to a phase-amplitude coupling mechanism. This allows efficient speech analysis using a processing mode that takes into account two distinct time scales, namely syllables and phonemes.

Exploring the neural mechanisms underlying information processing at the phonemic time scale has been difficult for several reasons. First of all, and unlike syllabic rhythm which is well represented in speech acoustics (the signal envelope reflecting amplitude fluctuations at ~ 5Hz), no acoustic characteristic has been systematically associated with phonemic rhythm. Furthermore, syllabic and phonemic time scales are strongly correlated and not independent (phonemes are contained in syllables). Classical changes in syllabic rate (artificially accelerated speech) result in similar changes in phonemic time scale, making it difficult to independently assess and dissociate their individual effect on neural dynamics. Finally, traditional non-invasive electrophysiological (M/EEG) recording techniques have significant limitations, particularly in terms of signal-to-noise ratio, ability to capture high-frequency dynamics and limited spatial resolution. To overcome these challenges and study the neural mechanisms underlying the extraction of acoustic information at the syllabic and phonemic time scales, we created an audio corpus of sentences in which we partially decorrelated the syllabic and phonemic rhythms. We recorded brain activity in the auditory cortex of eleven epileptic patients when they listened to these sentences presented at different speeds (3/6/9 syllables per second). Instead of focusing only on the amplitude variations of the speech signal over time (mainly reflecting the syllabic rhythm), we attempted to extract an acoustic characteristic of the speech signal reflecting both the syllabic and phonemic time scales. Our results indicate that (1) acoustic spectral flux captures both syllabic and phonemic time scales; (2) during comprehension, neural activity in the theta band (3-9Hz) in auditory cortical areas follows the syllabic time scale;(3) neural activity in the alpha-beta band (15-20Hz) follows the phonemic time scale;(4) these neural dynamics occur simultaneously and are spatially colocalized;(5) Across a significant number of languages, the acoustic spectral flux captures two time scales – in the theta and beta bands.

"Using an experimental paradigm that independently manipulates syllabic and phonemic time scales and intracranial recordings in epileptic patients, our work shows that neural dynamics in auditory cortical areas allow acoustic information to be processed in parallel at syllabic and phonemic time scales."

Results

In this work, we recorded the neural activity of eleven epileptic patients implanted with stereotaxic EEG (sEEG) electrodes, while they listened to 315 sentences. The experimental materials were controlled for syllabic and phonemic time scales. In classic speech temporal compression experiments, syllabic and phonemic rhythms are perfectly correlated across compression rates. To partially decorrelate them, the sentences were divided into 9 conditions, according to a 3*3 design. The first factor corresponded to a manipulation of syllabic time scale, with the same 105 sentences presented at a syllabic rate of 3, 6 and 9 Hz. The second factor corresponded to a manipulation of phonemic density, the 105 different sentences being composed of a low phonemic density (2 phonemes per syllable, on average), medium (2.5) or high (3). Phonemic rhythm was estimated by multiplying syllabic and phonemic rhythms, resulting in a total of 9 phonemic rhythms, ranging from 6 to 27 phonemes per second (Figure 1a).

Firstly, we sought to characterize our experimental conditions acoustically in a systematic way. In the past, a significant number of works has described the coupling between the envelope of the speech signal and neural activity. The envelope corresponds to the fluctuations in the

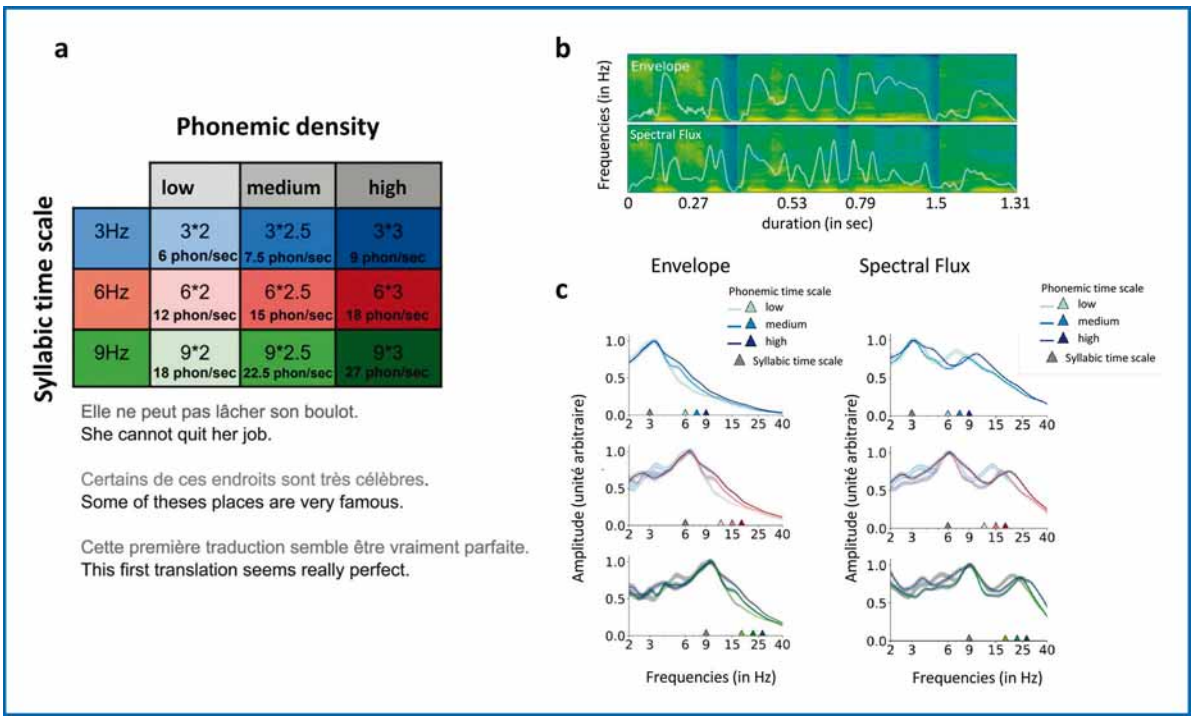


Figure 1: Characteristic of the audio corpus. a) 3*3 experimental design. 105 sentences were selected according to their phonemic density and divided into 3 phonemic levels: low, medium and high (2, 2.5 and 3 phonemes per syllable on average). These sentences were temporally modified to form three groups with an average of 3, 6, and 9 syllables per second. This results in a total of 315 sentences distributed over 3 syllabic rhythms (y-axis of the table, in Hz) or 9 phonemic rhythms (inner axis of the table, in Hz). (bottom) Examples of French sentences with low (top), medium (middle), and high (bottom) phonemic density, along with their English translations. b) Example of the envelope (top) and acoustic spectral flux (bottom) for the same sentence, shown in white, above the spectrogram of the sentence (background colors). c) Spectral representation of the envelope (left), of the acoustic spectral flux (right) estimated by condition. Syllabic rhythms of 3, 6 and 9 Hz are represented between successive panels, in blue, red and green. Phonemic time scales are displayed from lightest to darkest color, by panel. The gray/colored triangles indicate the syllabic/phonemic time scale of each condition. Error bars calculated for all sentences (n=35).

amplitude of the signal over time and mainly reflects the syllabic time scale. In this work, we wanted to describe not only the coupling to syllabic but also to phonemic time scales. To do this, we characterized the characteristics of our audio corpus in detail at the acoustic level (figure 1b-c). We were able to show that the envelope of the signal reflects the syllabic time scale, which is consistent with the literature. When we break down the envelope of audio recordings classified by experimental conditions (3-6-9 syllables per second) into frequencies, we observe a peak at 3/6/9 Hz corresponding to the different syllabic time scales (figure 1c left). However, the signal envelope does not allow us to distinguish our experimental conditions according to their phonemic time scales. We therefore extracted a second acoustic characteristic for each of the sentences in our audio corpus: the acoustic spectral flux; it corresponds to the variation of the spectral content of the signal over time. We reasoned that this was a good acoustic index of phonemic time scale because a larger number of phonemes implies a greater variation in the spectral content of the speech signal. If we break down the acoustic spectral flux of the audio recordings classified by experimental conditions (2-2.5-3 phonemes per syllable) into frequencies, we observe, this time, two peaks corresponding to the different syllabic and phonemic time scales (figure 1c right). Thus the acoustic spectral flux makes it possible to reveal both the syllabic and phonemic time scales. After this detailed acoustic analysis, we became interested in the coupling

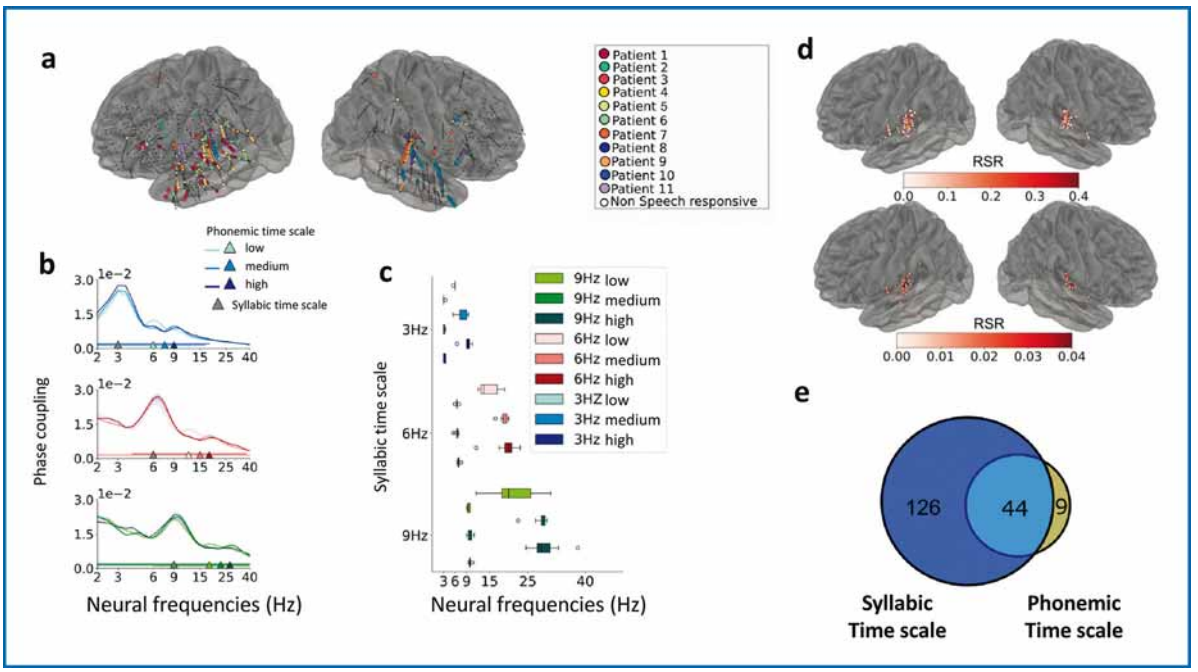


Figure 2. Neural correlates of acoustic spectral flux. (a) Anatomical location of speech-sensitive sEEG contacts (n=347) for each patient (n=11). (b) Average spectrum of stimulus-brain phase coherence, by condition. Coherence was estimated per condition between the acoustic spectral flux of each sentence and the neural activity, decomposed into frequencies (2-40 Hz). The lower colored horizontal lines represent the frequencies for which the coherence is significantly stronger than the permutation data ($p < 0.05$). (c) Frequency distribution of the two main peaks of the coherence spectrum, per condition. Peaks were extracted from the coherence spectra (in b) for each condition (n=9) and each patient (n=11). (d) Spatial distribution showing rate specificity between acoustic and neuronal temporal scales. (top) Rate-specific response index (RSR), estimated between the first coherence spectral peak and the syllabic time scale. (bottom) RSR estimated between the second peak of spectral coherence and the phonemic time scale. Channels with significant RSR are reported ($p < 0.05$). (e) Venn diagram of the number of sEEG channels exhibiting significant RSR for syllabic or phonemic rhythm alone and both.

between the speech signal and neural activity. We calculated the coupling between the phase of the acoustic spectral flux and the phase of the neural activity. Previous works using this method (but with the signal envelope and not the acoustic spectral flux) have shown that this coupling is maximum at syllabic rhythm (Peelle et al., 2013). Our results show that phase coupling is maximum at the syllabic time scale, consistent with previous work, but above all that phase coupling also exists at phonemic time scale (figure 2b). Figure 2c shows that the frequency of the first peak in the coupling between the acoustic and neural signal increases with the syllabic rate (and remains similar for the same syllabic condition although the phonemic density increases), the frequency of the second peak increases linearly with the phonemic time scale (low < medium < high).

Furthermore, and thanks to our experimental manipulation of syllabic and phonemic time scales, we were able to systematically study brain regions for which the frequency of the neural response was specific to syllabic/phonemic rate: the rate-specific-response (RSR). Figure 2d shows the distribution of sEEG channels for which the neural response is specific to syllabic rate (top) and phonemic time scale (bottom). Of the 347 speech-responsive channels, 52% (179 channels) exhibit specific responses to syllabic rate (126 channels), phonemic rate (53 channels), or both time scales simultaneously (44 channels). A large portion (83%) of channels exhibiting RSR at phonemic time scale simultaneously have significant RSR at syllabic rate (Figure 2e). This indicates that both time scales are processed simultaneously in similar regions. These regions primarily include the primary

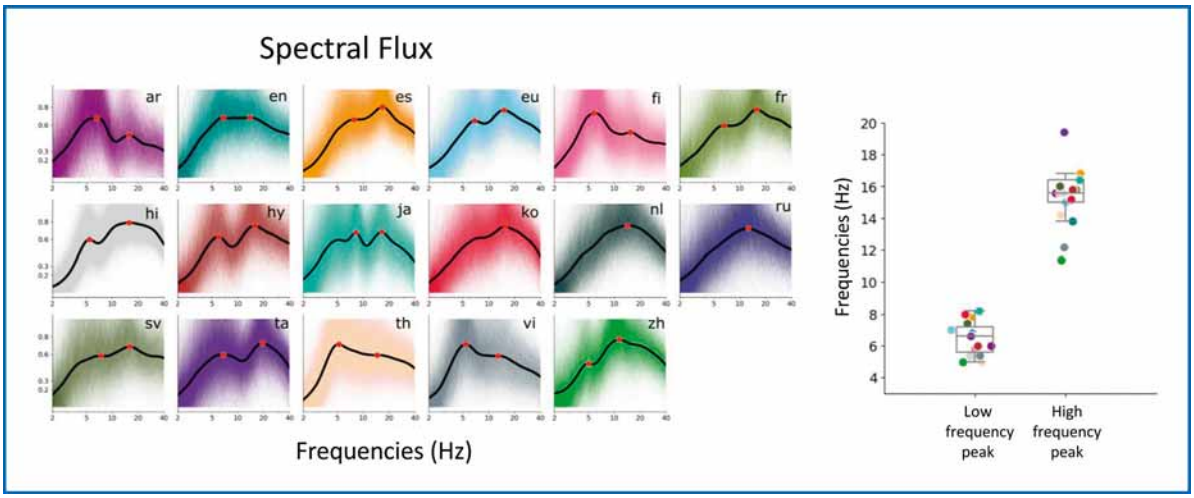


Figure 3. Spectral representation of spectral flux across 17 languages. The spectra show two main peaks in the low and high frequencies. Each spectrum is normalized by the amplitude of its peak. The black lines represent the average of the spectrum per language. Red dots indicate the main peaks of the language-averaged spectrum. Lighter colored lines represent individual spectra. ar: Arabic, en: English, es: Spanish, eu: Basque, fi: Finnish, fr: French, hi: Hindi, hy: Armenian, ja: Japanese, ko: Korean, nl: Dutch, ru: Russian, n: Swedish, ta: Tamil, th: Thai, vi: Vietnamese, zh: Mandarin Chinese.

auditory cortex and extend to the superior temporal gyrus (STG). Finally, we were interested in the generalization of our first results by extending the fine acoustic characterization developed previously to a wide range of languages. To do this we extracted audio recordings in 17 different languages and analyzed the spectral representation of their acoustic spectral flux (similar to Figure 1c right panel). Our analyzes reveal that the acoustic spectral flux captures two acoustic dynamics: one at low frequencies around 5Hz and one at higher frequencies around 15Hz (figure 3). Further linguistic analyzes could in the future determine whether these acoustic dynamics systematically correlate with linguistic units (syllables and phonemes).

Conclusion

Taken together, our results reveal a multifaceted relationship between language processing and neural dynamics. We have shown that syllabic and phonemic time scales are reflected in the dynamics of the acoustic spectral flux of speech, providing a solid basis for understanding the hierarchical structure of speech. During comprehension, auditory cortical regions demonstrate a remarkable ability to synchronize to the syllabic rate of speech in the theta band, highlighting the critical role of the syllable for speech processing. Concomitantly, neural activity in the alpha-beta range synchronizes to the phonemic time scale, highlighting the distinct neural processes involved in processing finer phonetic details. Remarkably, these neural dynamics not only unfold simultaneously, but also converge in common brain regions, highlighting the interconnected nature of syllabic and phonemic processing in the brain. Finally, our study suggests that acoustic spectral flux may provide a versatile indicator of syllabic and phonemic time scales, a feature observed consistently across diverse languages. These findings deepen our understanding of the complex interplay between neural dynamics and speech processing, paving the way for a better understanding of how the brain integrates the different time scales contained in speech.

Acknowledgments

I would like to begin by thanking the Fyssen Foundation for allowing me to carry out this research, especially Louise who accompanied me throughout this period. I would also like to express my gratitude to Matthew Davis, who welcomed me to the Cognition Brain Science Unit in Cambridge and advised me throughout this project. Finally, I also thank the members of the team in Cambridge for their feedback during the development of this research work.

Révéler la dynamique du développement cérébelleux : de l'activité spontanée à la connectivité fonctionnelle

Martina RIVA

Postdoctorante, Instituto de Neurociencias de Alicante (UMH-CSIC), Alicante, Spain

Résumé

Il est essentiel de comprendre les processus de développement précoce du cervelet pour déchiffrer son rôle dans la formation des circuits neuronaux et son influence sur des régions cérébrales éloignées. Cette étude porte sur l'émergence de l'activité cérébelleuse au cours des stades embryonnaires et postnataux précoces, et met en lumière les schémas d'activité spontanée et les connexions anatomiques et fonctionnelles. En utilisant des modèles de souris transgéniques et des techniques d'imagerie avancées, nous avons exploré la trajectoire de développement des circuits neuronaux cérébelleux, en nous concentrant sur les noyaux cérébelleux profonds et leurs projections vers le thalamus et le cortex cérébral. Ces résultats nous rapprochent de la compréhension des implications plus larges de la fonction cérébelleuse, avec des implications potentielles pour comprendre et traiter des conditions telles que les troubles du spectre autistique.

Mots clés

Développement du cervelet, Activité spontanée, Noyaux cérébelleux profonds, Connexions anatomiques, Troubles du spectre autistique

Unveiling the dynamics of cerebellar development : from spontaneous activity to functional connectivity

Abstract

Understanding the early developmental processes of the cerebellum is crucial for deciphering its role in shaping neural circuits and influencing distant brain regions. This study investigates the emergence of cerebellar activity during embryonic and early postnatal stages, shedding light on spontaneous activity patterns and anatomical and functional connections. Taking advantage of transgenic mouse models and advanced imaging techniques, we explore the developmental trajectory of cerebellar circuits, focusing on the deep cerebellar nuclei and their projections to the thalamus and cerebral cortex. These findings take us a step closer to grasping the broader implications of cerebellar function, with potential implications for understanding and addressing conditions like autism spectrum disorders.

Keywords

Cerebellar Development, Spontaneous Activity, Deep Cerebellar Nuclei, Cerebello-cortical tract, Autism Spectrum Disorders

Introduction

Le cervelet de la souris est une structure relativement petite en volume, en forme de chou-fleur, située à l'arrière du cerveau, juste au-dessus du tronc cérébral. Le cervelet est principalement associé à la fonction motrice. Cependant, des preuves de plus en plus nombreuses ont démontré son implication dans des fonctions d'ordre supérieur, qui sont contrôlées par le cortex cérébral, telles que l'attention, le traitement du langage, la cognition sociale, la mémoire de travail et la régulation émotionnelle[1]. Il a été proposé que l'influence du cervelet sur le traitement cognitif de haut niveau se produise par le biais d'effets modulateurs sur le cortex cérébral, auquel il est relié par différentes voies (c'est-à-dire le thalamus, l'aire tegmentale ventrale)[2]. Des anomalies dans les connexions entre ces structures cérébrales pourraient être à l'origine de l'émergence de plusieurs troubles neurodéveloppementaux, tels que les troubles du spectre autistique (TSA).

En effet, le cervelet est l'une des régions cérébrales les plus régulièrement altérées dans les TSA[3,4]. Dans cette optique, il est important de comprendre les mécanismes de développement impliqués dans la formation de circuits cérébelleux et cérébello-corticaux fonctionnels.

La croissance du cervelet et de ses connexions est un processus crucial qui se produit depuis le développement embryonnaire jusqu'aux premiers stades postnataux, tant chez l'homme que chez la souris[5,6]. Au cours de cette période, le cervelet est particulièrement sensible aux problèmes qui peuvent survenir à la naissance ou à des facteurs environnementaux. La naissance prématurée peut souvent entraîner des lésions cérébelleuses, qui se traduisent par une réduction de la taille du cervelet. Les lésions survenues au cours du développement précoce peuvent avoir des effets durables sur divers aspects du développement neurologique, notamment sur les capacités motrices, les capacités cognitives, les interactions sociales et le développement du langage[7,8]. En particulier, ces lésions précoces du cervelet peuvent également influencer la croissance des régions néocorticales qui sont connectées au cervelet[9].

Il est essentiel de comprendre que des changements dans le développement du cervelet peuvent entraîner des anomalies dans d'autres parties du cerveau, telles que le thalamus ou le cortex cérébral, en raison de perturbations dans les circuits neuronaux qui relient ces structures.

Le cortex cérébelleux est la partie la plus externe du cervelet et se compose de trois couches principales : la couche moléculaire, la couche de Purkinje et la couche des cellules granuleuses. La couche moléculaire contient les dendrites des cellules de Purkinje, les fibres parallèles des cellules de granule et divers types d'interneurones. La couche des cellules de Purkinje contient de grands neurones en forme de flasque. La couche des cellules granuleuses contient des cellules granuleuses petites et denses, qui sont les cellules les plus nombreuses du cervelet.

Les principaux neurones de sortie du cervelet sont les noyaux cérébelleux profonds (DCN), situés dans la substance blanche du cervelet[3]. Ces noyaux reçoivent principalement des informations des cellules de Purkinje et se projettent vers diverses régions du cerveau pour influencer le contrôle moteur et d'autres fonctions[10]. À ce jour, la plupart des études sur les circuits cérébelleux se sont concentrées sur la période postnatale tardive, lorsque le cervelet subit une augmentation massive de sa taille en raison de la prolifération des progéniteurs des cellules granuleuses. De plus, les populations cérébelleuses les plus étudiées sont les cellules de Purkinje et les cellules granuleuses[11,12]. Ici, nous nous concentrons sur la DCN, qui représente une population peu étudiée.

En utilisant la souris comme modèle, nous cherchons à comprendre comment l'activité de ces neurones émerge et évolue pendant les stades embryonnaires et postnataux précoces. En outre, nous nous intéressons à la manière dont la connectivité fonctionnelle entre le cervelet et le cortex cérébral se développe aux premiers stades postnataux, afin de comprendre quelles zones corticales pourraient être influencées par l'activité cérébelleuse. Étant donné que de nombreux résultats soutiennent le concept selon lequel l'autisme est un trouble d'apparition prénatale[3,4], la compréhension de l'implication du cervelet dans les troubles du spectre autistique nécessite l'intégration de nouveaux concepts qui prennent en compte les aspects fonctionnels précoces du mauvais câblage cérébelleux. Dans

[1] Cf bibliographie.

l'ensemble, nous étudions le fonctionnement de la voie cérébello-corticale d'un point de vue développemental, ce qui est essentiel pour comprendre les troubles du développement neurologique.

Matériel et méthodes

Imagerie calcique ex vivo

Pour l'analyse de l'imagerie calcique *ex vivo*, nous avons utilisé des souris transgéniques exprimant l'indicateur calcique *GCaMP6f* soit dans l'ensemble du cervelet (*En1cre*), soit exclusivement dans la DCN glutamatergique (*Ntsr1cre*). Des cerveaux d'animaux embryonnaires ou postnataux précoces ont été disséqués et coupés dans une solution de tranchage glacée à une épaisseur de 300 microns. Après récupération à température ambiante, les tranches ont été imagées à l'aide d'un microscope Leica Thunder Imager. Les vidéos ont été analysées à l'aide d'un script MATLAB personnalisé afin de déterminer la quantité totale de fluorescence détectée par vidéo, normalisée par rapport à la fluorescence de fond (DF/F0).

Imagerie calcique in vivo

Nous avons utilisé des souris transgéniques exprimant le *GCaMP6f* dans le cortex cérébral (*Thy1-GCaMP6f*). Les animaux P8 ont été anesthésiés et leur crâne a été exposé. Les animaux ont ensuite été enregistrées tête fixée avec une caméra Hamamatsu couplée à un stéréomicroscope qui fournissait une illumination LED de 470 nm pour enregistrer l'activité calcique. Les vidéos ont été traitées à l'aide d'un script MATLAB personnalisé.

Tracés

Les animaux P0 ont été anesthésiés sur de la glace et des injections virales ont été réalisées dans l'hémisphère cérébelleux droit. Les petits ont été laissés en incubateur pour récupérer avant d'être rendus à leur mère.

Immunohistochimie

Les animaux ont été anesthésiés et perfusés. Les cerveaux ont été disséqués et sectionnés à 70 microns. La coloration par immunofluorescence a été réalisée comme décrit précédemment[13].

Résultats

1) Caractérisation de l'activité spontanée du calcium (Ca2+) du cervelet aux stades embryonnaire et postnatal précoce

Bien que les mécanismes orchestrant l'établissement des circuits cérébelleux au cours du développement précoce soient bien caractérisés[16], on sait peu de choses sur la façon dont les différents types de neurones cérébelleux forment des circuits cérébraux fonctionnels. Dans les systèmes sensoriels (c'est-à-dire visuels ou somatosensoriels), il a été démontré que les premiers transitoires d'activité calcique sont cruciaux pour la formation des circuits neuronaux qui traiteront plus tard les informations sensorielles[14,15]. Ces schémas précoces d'activité neuronale se réfèrent aux schémas d'allumage neuronaux qui se produisent sans stimuli externes et avant que les expériences sensorielles ne façonnent leurs connexions. Notre hypothèse est donc que les schémas d'activité précoce du cervelet pourraient être importants pour le câblage correct des circuits cérébelleux et des circuits cérébello-corticaux. Pour étudier le développement de l'activité spontanée du cervelet, nous avons commencé par évaluer l'émergence des schémas d'activité à l'aide d'une lignée transgénique exprimant l'indicateur de calcium *GCaMP* dans l'ensemble du cervelet (*En1cre*) (Figure 1A).

Le *GCaMP* est un outil moléculaire utilisé pour surveiller les changements de concentration d'ions calcium dans les neurones. Il est largement utilisé pour étudier l'activité neuronale, car les variations des niveaux de calcium intracellulaire sont étroitement liées à l'activité neuronale. Pour effectuer l'analyse, nous avons concentré notre attention sur l'activité soit dans la région du DCN, soit dans le reste du cervelet (c'est-à-dire le cortex cérébelleux, Ctx) (voir les lignes pointillées dans la figure 2A). Nous avons observé une augmentation progressive de l'activité du DCN depuis les stades embryonnaires jusqu'au jour postnatal (P)0 et une diminution de l'activité du DCN après la naissance (Figure2B panneau gauche). Cette augmentation de l'activité entre les stades embryonnaires et la naissance a également été observée dans le cortex cérébelleux ; cependant, au lieu de diminuer après la naissance, elle a continué à augmenter aux stades postnatals (Figure 2B, panneau de droite).

Étant donné que le DCN est la première population à présenter des modèles d'activité spontanée et qu'il constitue la principale sortie du cervelet, nous avons étudié l'activité de cette population neuronale plus en détail. En particulier, nous avons concentré notre attention sur les DCN glu-

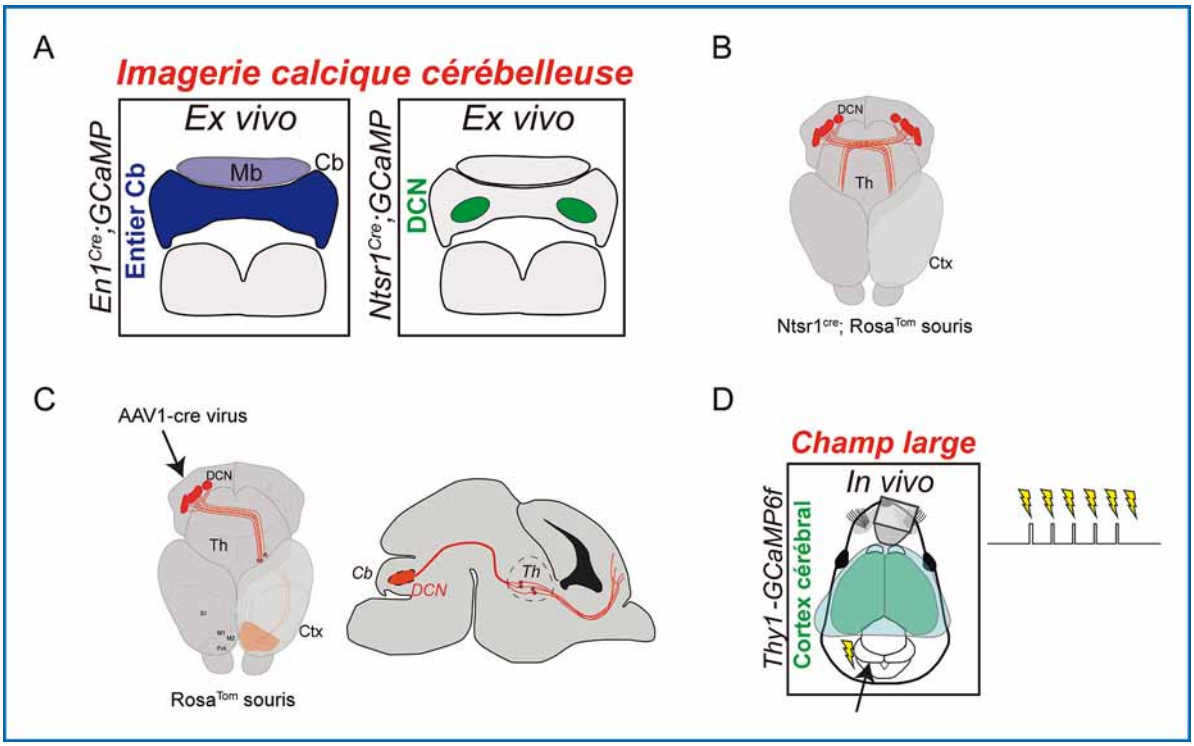


Figure 1. Schémas des procédures expérimentales. A. L'imagerie calcique cérébelleuse a été réalisée chez les animaux *En1cre* pour imager l'ensemble du cervelet (cb) ou chez les animaux *Ntsr1cre* pour imager la DCN glutamatergique. B. Pour étudier le développement des axones de la DCN, nous avons utilisé un animal transgénique entraînant l'expression du rapporteur *RosaTom* (rouge) dans la DCN glutamatergique (*Ntsr1cre ; RosaTom*). C. Pour étudier la connectivité cérébello-thalamo-corticale, nous avons injecté dans le cervelet d'animaux *RosaTom* un virus AAV1cre qui entraîne l'expression du rapporteur rouge dans la DCN, ainsi que les cellules postsynaptiques dans le thalamus, ce qui nous a permis de tracer le tractus cérébello-thalamo-cortical. D. Des expériences de connectivité fonctionnelle ont été réalisées à l'aide d'un modèle transgénique qui exprime constitutivement le *GCaMP* dans le cortex cérébral (*Thy1-GCaMP6f*). Nous avons stimulé le cervelet gauche cinq fois toutes les 30 secondes et enregistré les réponses évoquées dans le cortex cérébral.

tamatergiques (excitateurs) qui constituent la sous-population projetant vers les régions rostrales du cerveau, y compris le thalamus, et donc, indirectement, vers le cortex cérébral.

À cette fin, nous avons utilisé (*Ntsr1cre*) qui entraîne l'expression de *GCaMP* exclusivement dans les DCN glutamatergiques (voir figure 1A). Nos résultats ont confirmé l'augmentation de l'activité des DCN glutamatergiques pendant les stades embryonnaires, atteignant un pic à la naissance et diminuant ensuite pendant les premiers jours postnataux (Figure2C et D).

Il est important de noter que nous avons pu décrire la présence d'une activité en forme de vague à partir du jour embryonnaire (E)16.5, qui a progressivement augmenté en nombre et en taille jusqu'à P0 (Figure 2D). Aux stades postnataux, cette activité en forme de vague était toujours présente mais à un niveau plus faible.

2) Développement anatomique des projections glutamatergiques de la DCN

Ces résultats nous ont permis de déterminer que le cervelet et, en particulier, le DCN glutamatergique présentaient des modèles dynamiques d'activité spontanée au cours du développement. Nous avons également cherché à caractériser anatomiquement la formation des connexions de cette population au cours des premiers stades du développement embryonnaire. Ces résultats permettraient de déterminer si les DCN et ses modèles d'activité ont le potentiel d'influencer des régions éloignées

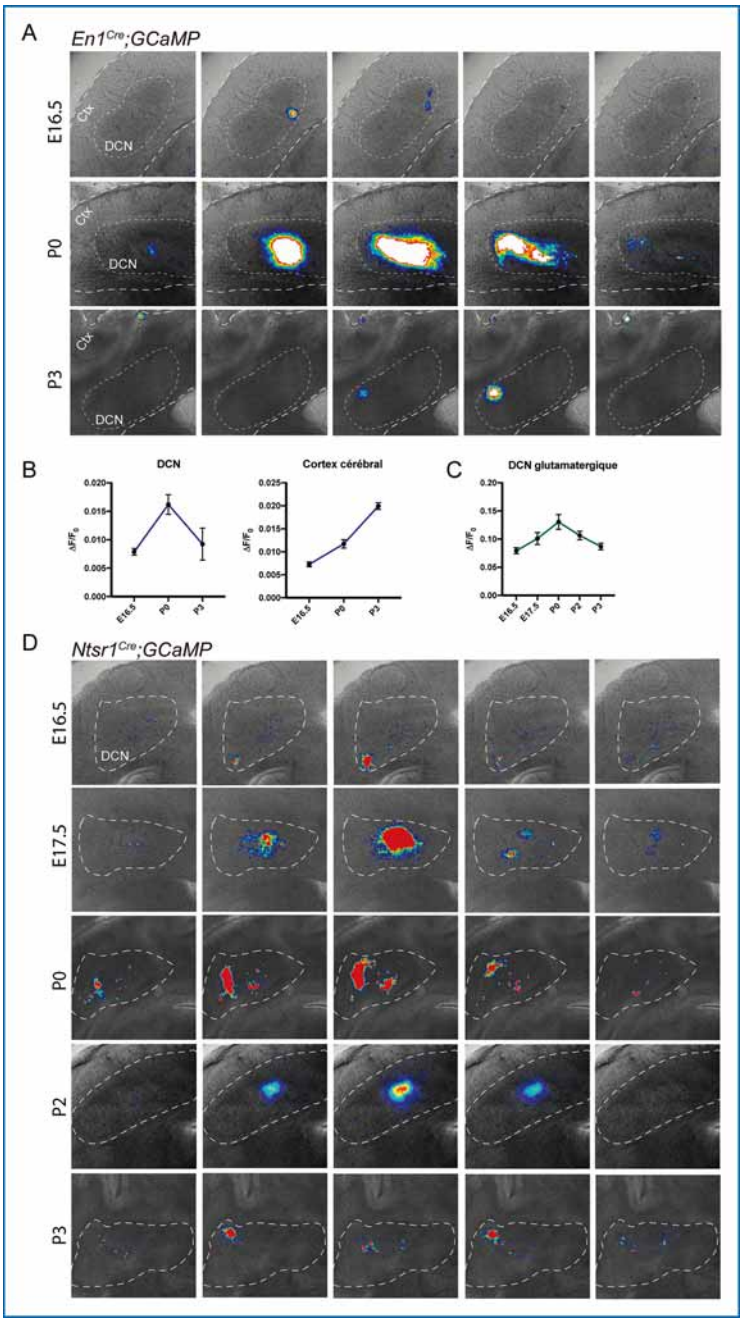


Figure 2. Caractérisation de l'activité cérébelleuse précoce. A. Images de cartes thermiques représentatives de l'intensité maximale de fluorescence de souris *En1cre ;GCaMP* à différents stades du développement embryonnaire (E16.5) et postnatal (P0 et P3). Il est possible d'observer une activité calcique en forme de vague se propageant dans la DCN. B. Les graphiques représentent la moyenne de la fluorescence totale aux différents stades, soit dans la zone de la DCN, soit dans le cortex cérébelleux (Ctx) des animaux *En1cre ;GCaMP*. C. Les graphiques représentent la moyenne de la fluorescence totale aux différents stades de développement des animaux *Ntsr1cre ;GCaMP*. D. Images des cartes thermiques représentatives de l'intensité maximale de fluorescence des souris *Ntsr1cre ;GCaMP* à différents stades du développement embryonnaire (E16.5 et E17.5) ou postnatal (P0,P2 et P3). Il est possible d'observer une activité calcique en forme de vague se propageant à travers le DCN.

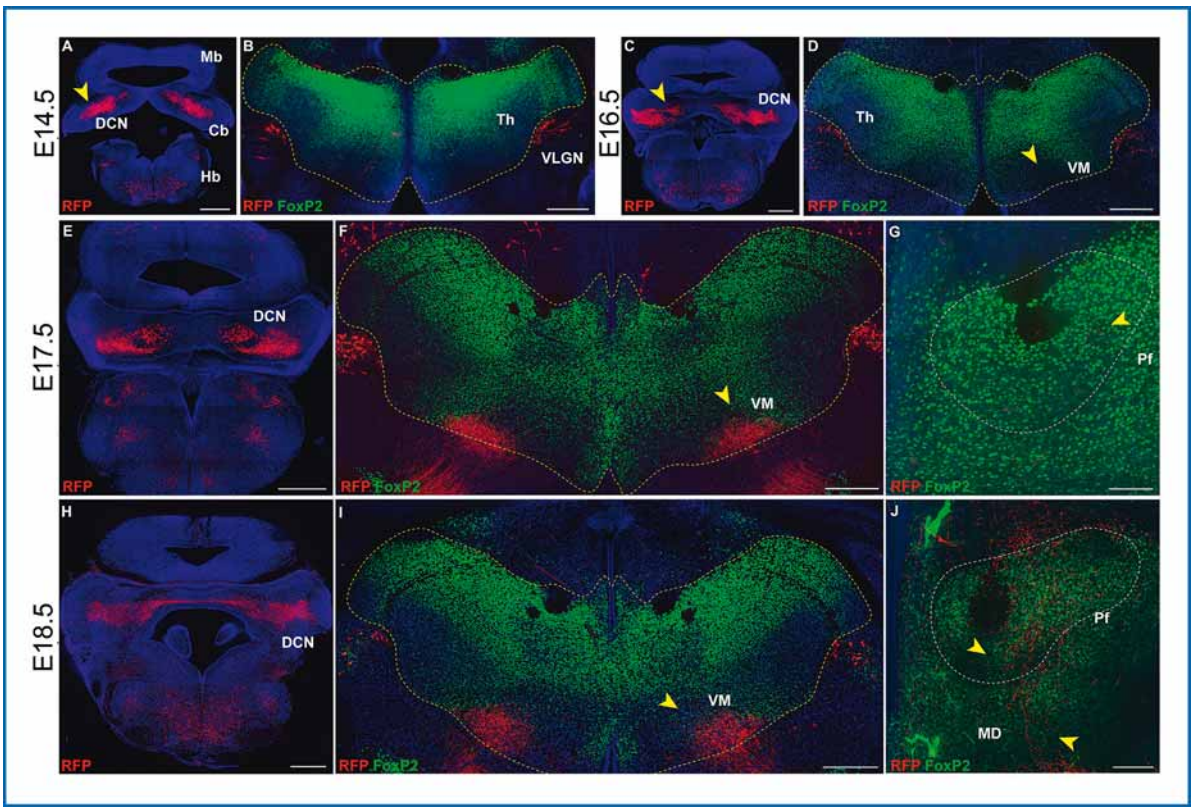


Figure 3. Développement du tractus cérébello-thalamique. A.C.E.H. Le cervelet (cb) d'animaux *Ntsr1cre ; RosaTom* de E14.5, E16.5, E17.5, et E18.5 montrant l'expression du reporter rouge *RosaTom* dans le DCN. B. Thalamus d'un animal E14.5 ne présentant aucun axone atteignant le thalamus. D. Thalamus d'un animal E16.5 montrant les premiers axones atteignant, mais ne pénétrant pas dans le thalamus (pointe de flèche jaune). F. Thalamus d'un animal E17.5 montrant les premiers axones (en rouge) entrant dans le thalamus dans le noyau ventromédian (VM) (tête de flèche jaune). G. Axones cérébelleux dans le noyau parafasciculaire (Pf) du thalamus à E17.5, comme indiqué par la pointe de flèche jaune. I. Thalamus d'un animal à E18.5 montrant les axones cérébelleux innervant le noyau VM (tête de flèche jaune). J. Axones cérébelleux dans le noyau parafasciculaire (Pf) du thalamus à E18.5 (tête de flèche jaune). Barres d'échelle : 500μmin A,C,E,H, 250μm en B, D, F,, 100μm en G,J.

(thalamus et cortex cérébral). Pour ce faire, nous avons utilisé un animal transgénique exprimant un rapporteur rouge dans la DCN glutamatergique (*Ntsr1cre ; RosaTom*, voir figure 1B). Cela nous a permis de retracer les projections de les DCN vers différentes régions du cerveau. Nous avons concentré notre attention sur le thalamus, car la voie cérébello-thalamo-corticale est l'une des principales voies reliant le cervelet au cortex cérébral. Les axones cérébelleux provenant des DCN traversent la ligne médiane du cerveau dans le mésencéphale et innervent le thalamus controlatéral (voir le schéma de la figure 1B). Nous avons observé que les axones cérébelleux n'atteignent pas le thalamus avant E16.5 et envahissent le thalamus à E17.5 et commencent à se propager à E18.5 (voir les axones rouges dans la Figure 3).

Ainsi, le cervelet pourrait influencer le thalamus dès ce stade embryonnaire. A P8, l'innervation du cervelet dans le thalamus est complète (Figure 4 A,B,C) et innerve principalement les noyaux ventro-médian (VM), ventro-antéro-latéral (VAL), centro-latéral (CL), postérieur (PO), médio-dorsal (MD) et parafasciculaire (PF). Il est intéressant de noter qu'il a été possible d'identifier des axones traversant la ligne médiane et innervant le thalamus ipsilatéral (voir les pointes de flèches vertes dans la Figure 4A,B), ce qui suggère que le cervelet pourrait influencer bilatéralement le thalamus et, par conséquent, le cortex cérébral.

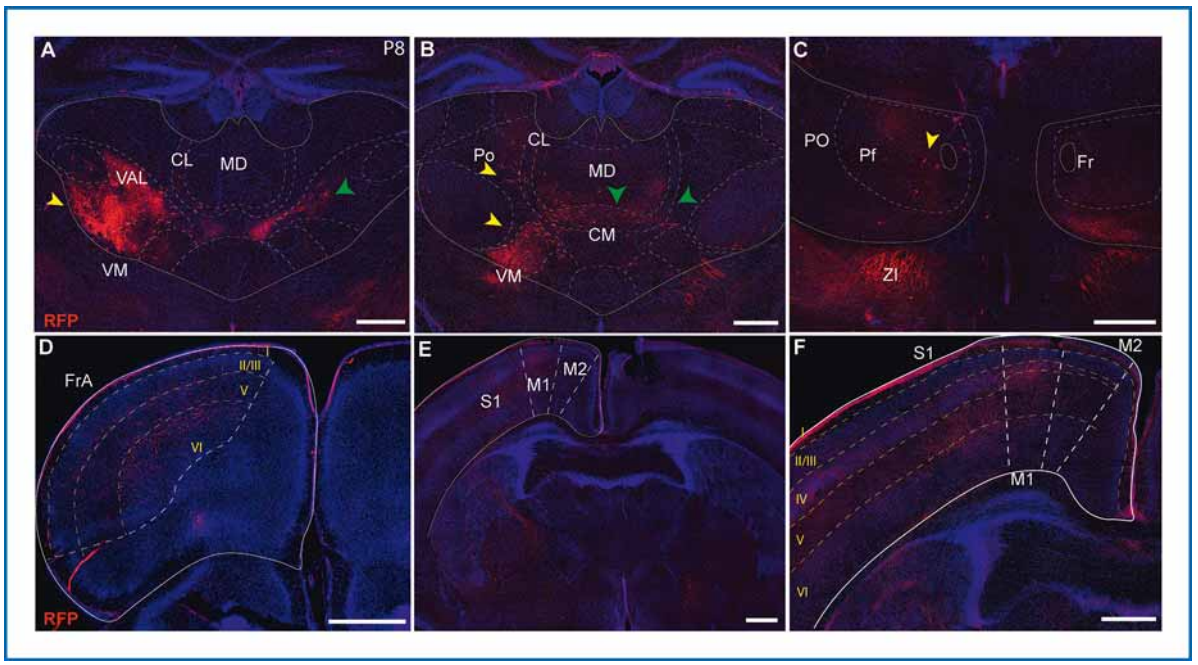


Figure 4. Développement anatomique du tractus cérébello-cortical. A.B.C. A P8, innervation du cervelet dans le thalamus. Les axones cérébelleux atteignent les noyaux thalamiques ventro-antéro-latéral (VAL), ventromédial (VM), centromédial (CM), centrolatéral (CL), médiodorsal (MD), postérieur (PO) et parafasciculaire (Pf). Dans ces noyaux, on peut également observer les somates des neurones post-synaptiques qui sont marqués après transduction du virus injecté dans le cervelet (pointes de flèches jaunes). D.E.F. Après transduction synaptique du virus, les cellules thalamiques postsynaptiques expriment le rapporteur rougeosaTom et leurs axones peuvent être identifiés dans le cortex fronto-associatif (FrA), moteur primaire et secondaire (M1 et M2), et partiellement dans le cortex somatosensoriel (S1). Barres d'échelle : 500μm.

3) Développement anatomique du tractus cérébello-cortical

Les noyaux thalamiques recevant une innervation du cervelet se projettent ensuite vers différentes zones du cortex cérébral. Pour comprendre quelles aires corticales pouvaient être influencées par le cervelet, nous avons caractérisé les aires corticales recevant l'innervation des noyaux thalamiques qui recevaient en retour l'innervation du cervelet à P8 (Figure 1C). Pour cela, nous avons injecté un virus antérograde exprimant la *Cre recombinase* dans le cervelet d'une souris transgénique exprimant conditionnellement le rapporteur rouge (animaux *RosaTom*, voir Figure 1C). Les cellules infectées dans le cervelet activent l'expression du reporter rouge, ce qui nous permet de suivre leurs projections du cervelet vers le thalamus. Une caractéristique de ce virus est qu'il n'est transduit qu'une seule fois d'une synapse à la cellule postsynaptique. Profitant de cette propriété, nous avons pu infecter les cellules postsynaptiques des noyaux thalamiques recevant des axones des DCN infecté et suivre leurs projections dans le cortex cérébral (voir les pointes de flèches jaunes dans la figure 4 A, B, C). Nous avons pu décrire la présence de cette innervation thalamique principalement dans les zones frontales (Figure 4 D, E, F), en particulier dans le cortex fronto-associatif (FrA), primaire (M1) et moteur secondaire (M2). Nous avons également observé une certaine innervation du cortex somatosensoriel primaire (S1).

Le cervelet projette vers le thalamus controlatéral, qui projette ensuite ipsilatéralement vers le cortex cérébral (voir figure 1C). Par conséquent, les zones corticales recevant l'innervation des noyaux thalamiques recevant l'entrée cérébelleuse étaient controlatérales par rapport au site d'injection dans le cervelet.

4) Développement fonctionnel de la connectivité cérébello-corticale

Après avoir établi quelles régions corticales étaient anatomiquement reliées au cervelet après la première semaine postnatale, nous avons voulu tester si ces circuits étaient fonctionnellement connectés. Pour répondre à cette question, nous avons utilisé un modèle de souris transgénique exprimant le *GCaMP* dans le cortex cérébral (*Thy1-GCaMP6f*). Nous avons effectué des enregistrements d'imagerie calcique en champ large *in vivo* sur le cortex cérébral de ces animaux tout en stimulant électriquement un hémisphère cérébelleux (Figure 1D). Nos enregistrements ont montré

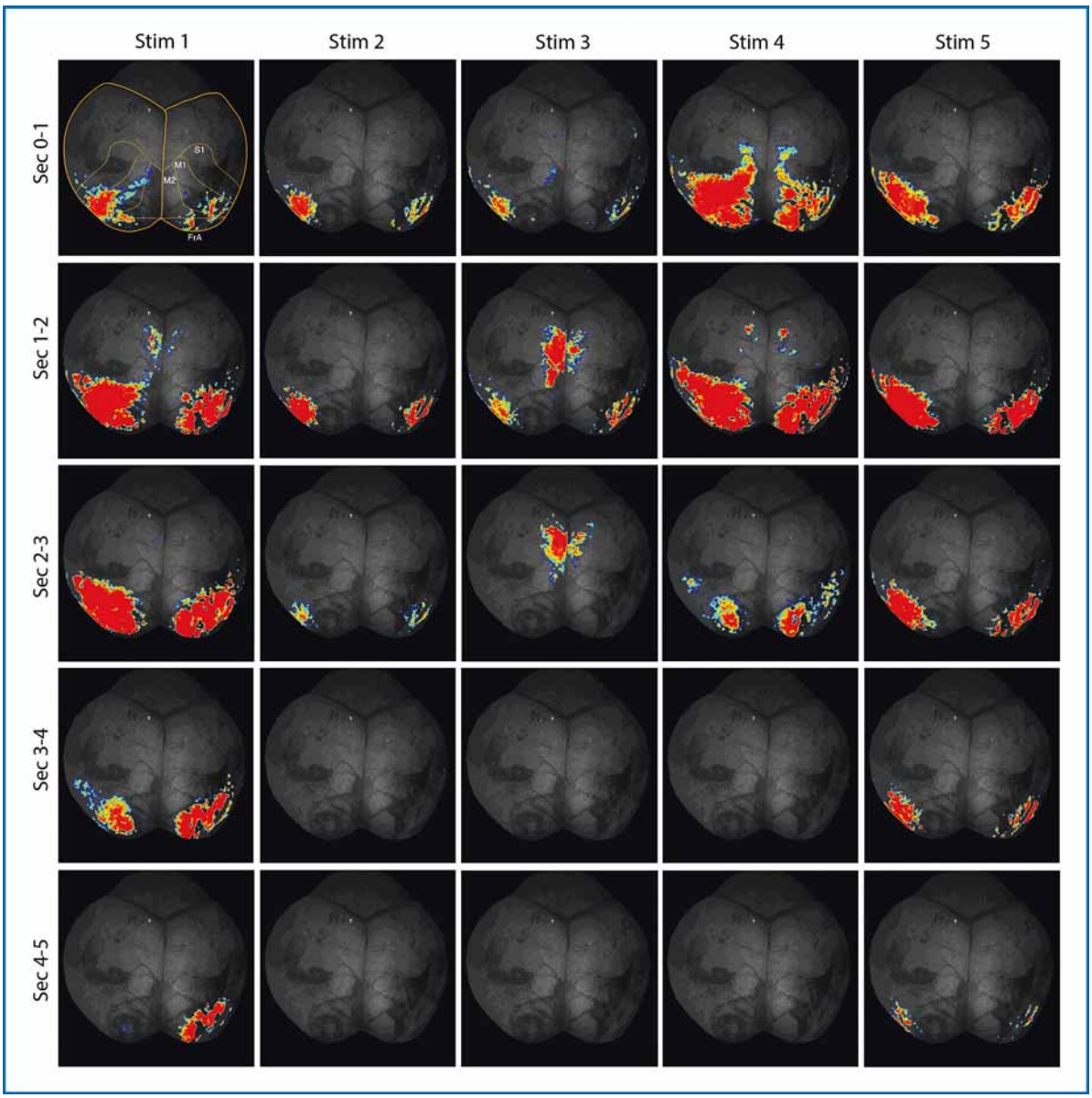


Figure 5. Développement fonctionnel du tractus cérébello-cortical. Représentation des réponses calciques évoquées dans le cortex cérébral des souris *Thy1-GCaMP6f* après stimulation électrique de l'hémisphère cérébelleux gauche. Les images représentent les projections maximales des réponses calciques 1-2-3-4 et 5 secondes après le stimulus. Aires corticales fronto-associative (FrA), motrice primaire et secondaire (M1 et M2), somatosensorielle (S1).

des réponses corticales calciques évoquées dans les aires fronto-associatives, motrices primaires et secondaires et partiellement dans les aires somatosensorielles (Figure 5). Il est intéressant de noter que, conformément à nos études anatomiques qui montrent une innervation bilatérale du thalamus par les axones cérébelleux, ces réponses ont été évoquées dans les deux hémisphères corticaux cérébraux, bien qu'un seul hémisphère cérébelleux ait été stimulé.

Discussion

La présente étude porte sur le territoire largement inexploré du développement cérébelleux au cours des stades embryonnaires et postnataux précoces, avec un accent particulier sur les DCN. Nos résultats mettent en lumière les modèles d'activité spontanée, les connexions anatomiques et les implications fonctionnelles de l'influence du cervelet sur des régions cérébrales éloignées. L'augmentation progressive observée de l'activité du DCN et du cortex cérébelleux depuis les stades embryonnaires jusqu'à la naissance est conforme à l'hypothèse selon laquelle l'activité cérébelleuse précoce pourrait jouer un rôle vital dans le câblage des circuits, à l'instar des systèmes sensoriels[14]. La diminution postnatale de l'activité des DCN et l'augmentation de l'activité du cortex cérébelleux pourraient être à l'origine de la maturation du système. En effet, c'est aux stades postnataux que les cellules de Purkinje, les cellules granuleuses et les interneurones mûrissent, prolifèrent et finissent de migrer pour atteindre leur destination finale[16]. En ce sens, l'augmentation de l'activité observée dans le cortex cérébelleux en période postnatale refléterait l'augmentation de l'activité de ces différents types de cellules qui atteignent leur position finale, mûrissent et établissent des connexions formant des circuits cérébelleux fonctionnels.

L'identification d'une activité en forme de vague dans les DCN, qui atteint son maximum à la naissance, mais qui persiste après la naissance même à des niveaux inférieurs, suggère un programme de développement orchestrant l'activité spontanée, influençant potentiellement la maturation du circuit. En effet, l'apparition de cette activité en forme de vague à E16.5 coïncide avec l'arrivée des axones cérébelleux dans le thalamus. A E17.5, lorsque les axones commencent à envahir le thalamus, cette activité augmente. À P0, lorsque les axones sont au maximum de leur ramification et de la formation de synapses, l'activité des DCN est également à son maximum. Aux stades postnataux ultérieurs, lorsque le tractus cérébello-thalamique est presque complètement formé, cette activité commence à diminuer, ce qui suggère ses implications possibles dans l'innervation correcte du thalamus par les axones cérébelleux.

Sur le plan anatomique, cette étude fournit une caractérisation des projections cérébelleuses, soulignant la nature dynamique de la voie cérébello-thalamo-corticale. La séquence temporelle de l'innervation des axones cérébelleux dans le thalamus met en évidence l'influence précoce que le cervelet pourrait avoir sur des régions cérébrales éloignées. Notamment, l'innervation complète des noyaux thalamiques à P8 et l'identification d'axones traversant la ligne médiane soulignent la complexité de la connectivité cérébelleuse. Une exploration plus poussée du tractus cérébello-cortical confirme les projections principalement vers les zones frontales du cortex cérébral, comme l'ont déjà rapporté des études réalisées sur des animaux adultes[17]. L'identification de l'innervation des zones fronto-associatives, motrices et somatosensorielles déjà en place au cours de la première semaine postnatale indique une large influence du cervelet en développement sur les régions corticales associées au traitement sensoriel et moteur. De plus, l'innervation des zones fronto-associatives dédiées aux fonctions corticales d'ordre supérieur, telles que l'attention ou la cognition sociale, corrobore l'hypothèse selon laquelle des lésions du cervelet pourraient indirectement affecter ces processus. L'évaluation fonctionnelle utilisant l'imagerie calcique *in vivo* fournit des preuves irréfutables que la stimulation d'un hémisphère cérébelleux évoque des réponses dans les deux hémisphères du cortex cérébral.

Cette découverte suggère un impact bilatéral du cervelet sur l'activité corticale cérébrale, soulignant la nature intégrative des interactions entre le cervelet et le cortex cérébral.

Dans l'ensemble, cette étude fait progresser de manière significative notre compréhension du développement du cervelet en mettant en évidence l'interaction complexe entre l'activité spontanée, les connexions anatomiques et les

résultats fonctionnels. Les modèles d'activités et les connexions observés soulignent l'importance de l'activité cérébelleuse précoce dans la formation des circuits neuronaux et l'influence sur des régions cérébrales éloignées. Ces résultats ouvrent la voie à de futures recherches visant à élucider l'importance fonctionnelle de l'activité cérébelleuse dans le traitement moteur et de haut niveau, tant au cours du développement qu'à l'âge adulte afin d'éclairer les interventions thérapeutiques pour les troubles associés au cervelet, comme les TSA.

"Les modèles d'activités et les connexions observés soulignent l'importance de l'activité cérébelleuse précoce dans la formation des circuits neuronaux et l'influence sur des régions cérébrales éloignées."

Remerciements

Je tiens à remercier la Fondation Fyssen pour le soutien généreux qu'elle m'a apporté pendant ces deux années de postdoc et pour m'avoir permis de mener les recherches présentées. Je voudrais également remercier le Dr Juan Antonio Moreno Bravo pour son mentorat et tous les membres du laboratoire pour leur aide précieuse.

Bibliographie

- 1.Schmahmann, J. D. The cerebellum and cognition. *Neurosci. Lett.* **688**, 62–75 (2019).
- 2.Xiao, L. & Scheiffele, P. Local and long-range circuit elements for cerebellar function. *Curr. Opin. Neurobiol.* **48**, 146–152 (2018).
- 3.Becker, E. B. E. & Stoodley, C. J. Autism Spectrum Disorder and the Cerebellum. *Int. Rev. Neurobiol.* **113**, 1–34 (2013).
- 4.Wang, S. S. H., Kloth, A. D. & Badura, A. The Cerebellum, Sensitive Periods, and Autism. *Neuron* **83**, 518–532 (2014).
- 5.Altman, J. & Bayer, S. A. Prenatal development of the cerebellar system in the rat. II. Cytogenesis and histogenesis of the inferior olive, pontine gray, and the precerebellar reticular nuclei. *J. Comp. Neurol.* **179**, 49–75 (1978).
- 6.Rakic, P. & Sidman, R. L. Histogenesis of cortical layers in human cerebellum, particularly the lamina dissecans. *J. Comp. Neurol.* **139**, 473–500 (1970).
- 7.Bolduc, M.-E. & Limperopoulos, C. Neurodevelopmental outcomes in children with cerebellar malformations : a systematic review. *Dev. Med. Child Neurol.* **51**, 256–267 (2009).
- 8.Limperopoulos, C. *et al.* Does cerebellar injury in premature infants contribute to the high prevalence of long-term cognitive, learning, and behavioral disability in survivors ? *Pediatrics* **120**, (2007).
- 9.Limperopoulos, C., Chilingaryan, G., Guizard, N., Robertson, R. L. & Du Plessis, A. J. Cerebellar injury in the premature infant is associated with impaired growth of specific cerebral regions. *Pediatr. Res.* **68**, 145–150 (2010).
- 10.Kang, S. *et al.* Recent Advances in the Understanding of Specific Efferent Pathways Emerging From the Cerebellum. *Frontiers in Neuroanatomy* vol. 15 (2021).
- 11.Tsai, P. T. *et al.* Autistic-like behaviour and cerebellar dysfunction in Purkinje cell Tsc1 mutant mice. *Nature* **488**, (2012).
- 12.Peter, S. *et al.* Dysfunctional cerebellar Purkinje cells contribute to autism-like behaviour in Shank2-deficient mice. *Nat. Commun.* **7**, (2016).
- 13.Bielle, F. *et al.* Multiple origins of Cajal-Retzius cells at the borders of the developing pallium. *Nat. Neurosci.* **8**, 1002–12 (2005).
- 14.Martini, F. J., Guillamón-Vivancos, T., Moreno-Juan, V., Valdeolmillos, M. & López-Bendito, G. Spontaneous activity in developing thalamic and cortical sensory networks. *Neuron* vol. 109 (2021).
- 15.McKinney, A. A., Petrova, R. & Panagiotakos, G. Calcium and activity-dependent signaling in the developing cerebral cortex. *Development (Cambridge)* vol. 149 (2022).
- 16.White, J. J. & Sillitoe, R. V. Development of the cerebellum : From gene expression patterns to circuit maps. *Wiley Interdiscip. Rev. Dev. Biol.* **2**, (2013).
- 17.Pisano, T. J. *et al.* Homologous organization of cerebellar pathways to sensory, motor, and associative forebrain. *Cell Rep.* **36**, 109721 (2021).

Introduction

The mouse cerebellum is a relatively small in volume, cauliflower-shaped structure located at the back of the brain, just above the brainstem. The cerebellum has been associated principally to motor functions. However mounting evidence have demonstrated its implication with higher order functions such as attention, language processing, social cognition, working memory and emotional regulation[2]. It is proposed that the influence of the cerebellum in high-order cognitive processing is via modulatory effects on the cerebral cortex to which it is connected through different pathways (ie.thalamus, ventral tegmental area)[2]. Abnormalities in the connections between these brain structures might underlie the emergence of several neurodevelopmental disorders, such as Autism spectrum disorders (ASD). Indeed, the cerebellum is one of the most consistently altered brain regions reported in ASD[3,4]. In this light it is important the understanding of the developmental mechanisms bringing to the formation of functional cerebellar and cerebello-cortical circuits.

The growth of the cerebellum and its connections is a crucial process that occurs from embryonic to early postnatal stages, both in humans and mice[5,6]. During this time, the cerebellum is particularly sensitive to issues that may arise during birth or from environmental factors. Premature birth can frequently lead to cerebellar injury, resulting in a reduced cerebellar size. This injury during early development can have lasting effects on various aspects of neurological development, impacting motor skills, cognitive abilities, social interactions, and language development[7,8]. It is noteworthy that such early damage to the cerebellum can also influence the growth of cortical regions, which are connected to the cerebellum[9].

In essence, it is crucial to understand that changes in the development of the cerebellum can lead to abnormalities in other parts of the brain, like the thalamus or the cortex, due to disruptions in the neural circuits that link these structures.

The cerebellar cortex is the most external part of the cerebellum and is composed of three main layers: the molecular layer, Purkinje cell layer, and granule cell layer. The molecular layer contains the dendrites of Purkinje cells, parallel fibers of granule cells, and the axons of various interneurons. The Purkinje cell layer contains large, flask-shaped neurons that are the primary output neurons of the cerebellar cortex. The granule cell layer contains small, densely packed granule cells that are the most numerous cells in the cerebellum. The primary output neurons of the cerebellum are the deep cerebellar nuclei (DCN) which are located deep within the cerebellum[3]. These nuclei receive mainly input from the Purkinje cells, the sole output of the cerebellar cortex, and project to various regions of the brain to influence motor control and other functions[10]. Up to now, most of the studies on cerebellar circuits have focused on the late postnatal period, where the cerebellum undergoes a massive increase in size due to the proliferation of the granule cells progenitors. Moreover, the most studied cerebellar populations are Purkinje cells and granule cells[11,12]. Here we focus our attention on the DCN which represent an understudied population.

Using the mice as a model, we are focused in understanding how the activity of these neurons emerge and evolve during embryonic and early postnatal stages. In addition, we are interested in how the functional connectivity between the cerebellum and the cerebral cortex develops at early postnatal stages, in order to understand which cortical areas could be influenced by the cerebellar activity. Since many findings support the concept that autism is a disorder of prenatal onset[3,4], understanding cerebellar involvement in autism spectrum disorders requires integration of new concepts that take into consideration the early functional aspects of the cerebellar miswiring. Overall, we are investigating from a developmental point of view the functioning of the cerebello-cortical pathway which is key to understand neurodevelopmental disorders.

Materials and Methods

Ex vivo calcium imaging

For *ex vivo* calcium imaging analysis we used transgenic mice expressing the calcium indicator *GCaMP6f* either in the whole cerebellum (*En1cre*), or exclusively in the glutamatergic D CN (*Ntsr1cre*). Brains of embryonic or early postnatal animals were dissected and cut in an ice-cold slicing solution at a thickness of 300 microns. After recovery at room temperature, slices were

[2] cf bibliography.

imaged using a Leica Thunder Imager microscope. Videos were analyzed using a custom-made MATLAB script to determine the total amount of fluorescence detected per video normalized for the background fluorescence (DF/F0).

In vivo calcium imaging

We used a transgenic mouse expressing *GCaMP6f* in the cerebral cortex (*Thy1-GCaMP6f*). P8 animals were anesthetized, and the skull was exposed. The animals were then imaged head-fixed with a Hamamatsu camera coupled to a stereo microscope that provided 470 nm LED illumination to record calcium activity. Videos were processed using a custom-made MATLAB script.

Tracings

P0 animals were anesthetized on ice and viral injections were performed in the right cerebellar hemisphere. Pups were left to recover in an incubator before being returned with the mother.

Immunohistochemistry

Animals were anesthetized and perfused. Brains were dissected and sectioned at 70 microns. Immunofluorescence staining was performed as previously described[13].

Results

1) Characterization of cerebellar Ca2+ spontaneous activity at embryonic and early postnatal stages

Despite the mechanisms orchestrating the establishment of cerebellar circuits during early development is well characterized, very little is known about how distinct cerebellar neuronal subsets form functional brain circuits. In sensory systems (ie. visual or somatosensory), it has been shown

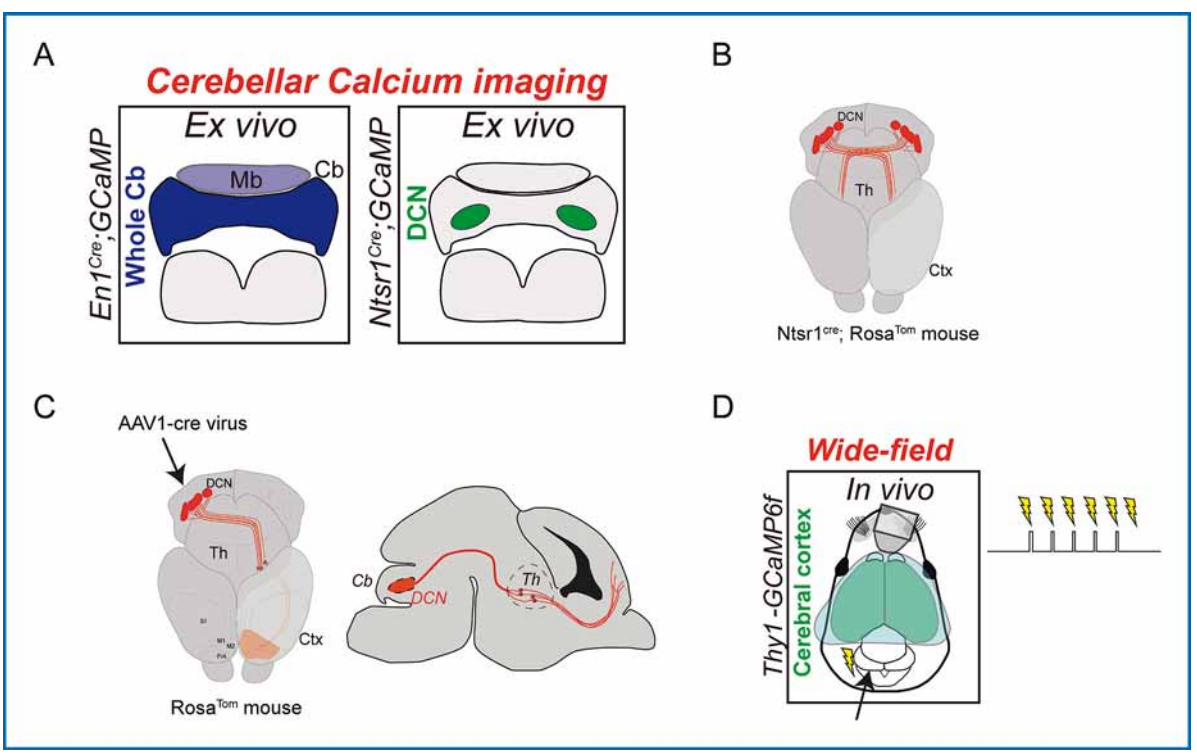


Figure 1. Schemes of the experimental procedures. A. Cerebellar calcium imaging has been performed either in *En1cre* animals allowing to image the whole cerebellum, or in *Ntsr1cre* animals to image the glutamatergic DCN. B. To study the development of DCN axons, we took advantage of a transgenic animal driving the expression of the tomato (red) reporter in the glutamatergic DCN (*Ntsr1cre; RosaTom*). C. To study the cerebello-thalamo-cortical connectivity we have injected in the cerebellum of *RosaTom* animals a AAV1cre virus which drove the expression of the red reporter in the DCN as well as the postsynaptic cells in the thalamus allowing us to trace the cerebello-thalamo-cortical tract. D. To perform the experiments of functional connectivity we used a transgenic model constitutively expressing *GCaMP* in the cerebral cortex (*Thy1-GCaMP6f*). We stimulated the left cerebellum for 5 time every 30 seconds and recorded the evoked response in the cerebral cortex.

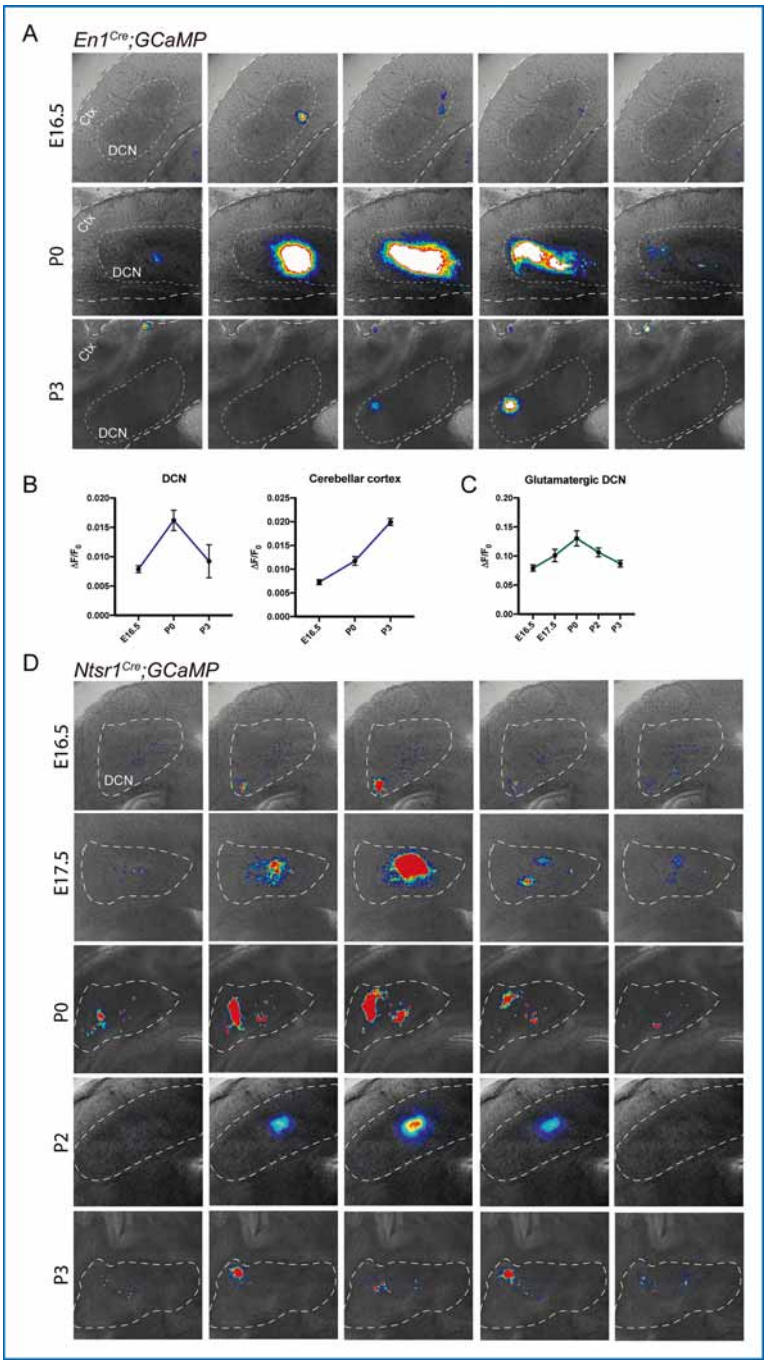


Figure 2. Characterization of early cerebellar activity. A. Frames of representative heat map videos of maximum fluorescence intensity of *En1cre;GCaMP* at different stages of embryonic (E16.5) or postnatal (P0 and P3) development. It is possible to observe wave-like activity spreading through the DCN. B. The graphs represent the mean of total fluorescent at the different stages either in the area of the DCN, or in the cerebellar cortex (Ctx). C. The graphs represent the mean of total fluorescent at the different developmental stages. D. Frames of representative heat map videos of maximum fluorescence intensity of *Ntsr1cre;GCaMP* at different stages of embryonic (E16.5 and E17.5) or postnatal (P0, P2 and P3) development. It is possible to observe wave-like activity spreading through the DCN.

that early calcium transients of activity are crucial in shaping the neural circuits that will later process sensory information[14,15]. These early patterns of neural activity refer to neural firing patterns that occur without external stimuli and before sensory experiences shape their connections. Thus, our hypothesis is that early activity patterns of the cerebellum might be important for the correct wiring of the cerebellar circuits itself and cerebello-cortical circuits. To investigate the development of the cerebellar spontaneous activity, we first started by assessing the emergence of the activity patterns by using a transgenic line expressing the calcium indicator *GCaMP* in the whole cerebellum (*En1cre*) (Figure 1A).

GCaMP is a molecular tool used to monitor calcium ion concentration changes within neurons. It is widely employed to study neuronal activity as changes in intracellular calcium levels are closely linked to neural activity. To perform the analysis, we focused our attention on the activity either in the region of the DCN, or in the rest of the cerebellum (ie. cerebellar cortex, Ctx) (See dashed lines in Figure 2A). We were able to observe a progressive increase in the DCN activity from embryonic stages up to P0 and a decrease of this activity after birth (Figure2B left panel). This increase in activity from embryonic stages to birth was observed also in the cerebellar cortex, but here, instead of declining after birth, it kept increasing at postnatal stages (Figure 2B right panel).

As the DCN is the initial population displaying spontaneous activity patterns and it constitute the main output of the cerebellum we investigated in more detail on the activity this neural population. In particular, we focused our attention on the glutamatergic DCN which are the ones projecting to rostral brain regions including the thalamus and thus, indirectly, to the cerebral cortex.

For that aim, we used (*Ntsr1cre*) which drives the expression of *GCaMP6f* exclusively in the glutamatergic DCN (See Figure1A). Our results confirmed the increase in glutamatergic DCN activity during the embryonic stages, reaching a peak at birth to then decrease during the first postnatal days (Figure2C and D). Importantly, we were able to describe the presence of wave-like activity starting from E16.5 and progressively increasing in numbers and size up to P0 (Figure2D). At postnatal stages this wave-like activity was still present but at lower level.

2) Anatomical development of the glutamatergic DCN projections

These results allowed us to determine that the cerebellum and, in particular, the glutamatergic DCN display dynamic patterns of spontaneous activity during development. We went further on to anatomically characterize the formation of the connections of this population during these early stages of embryonic development. These results would define whether the DCN and its activity patterns could be influencing these distant regions. To this purpose we used a transgenic animal expressing a red reporter in the glutamatergic DCN (*Ntsr1cre; RosaTom*, See Figure1B). This allowed us to trace the projections of the DCN to different brain regions. We mainly focused our attention on the thalamus as the cerebello-thalamo-cortical pathway is one of the principal pathways connecting the cerebellum with the cortex. Cerebellar axons from the DCN cross the midline of the brain in the midbrain and innervate the contralateral thalamus (See scheme in Figure 1B). We observed that cerebellar axons do not reach the thalamus before E16.5 and invade the thalamus at E17.5 (Figure 3). Thus, the cerebellum could be influencing the thalamus starting from this embryonic stage. By P8 the innervation of the cerebellum onto the thalamus is complete (Figure 4 A,B,C) and it mainly innervate ventro-medial (VM), ventro antero-lateral complex (VAL), centro lateral (CL), posterior (PO), mediodorsal (MD) and parafascicular (PF) nuclei. Interestingly, it was possible to identify axons crossing the midline and innervating the ipsilateral thalamus (See green arrowheads in Figure 4 A,B), suggesting that the cerebellum could bilaterally influence the thalamus and, thus, the cerebral cortex.

3) Anatomical development of the cerebello-cortical tract

The thalamic nuclei receiving innervation from the cerebellum project then to different areas in the cerebral cortex. In order to understand which cortical areas could be influenced by the cerebellum, we characterized the areas receiving innervation from the thalamic nuclei that in return received innervation from the cerebellum at P8. To this purpose we injected an anterograde virus expressing the cre recombinase in the cerebellum of a transgenic mouse conditionally expressing the red reporter (*RosaTom* animals, See Figure 1C).

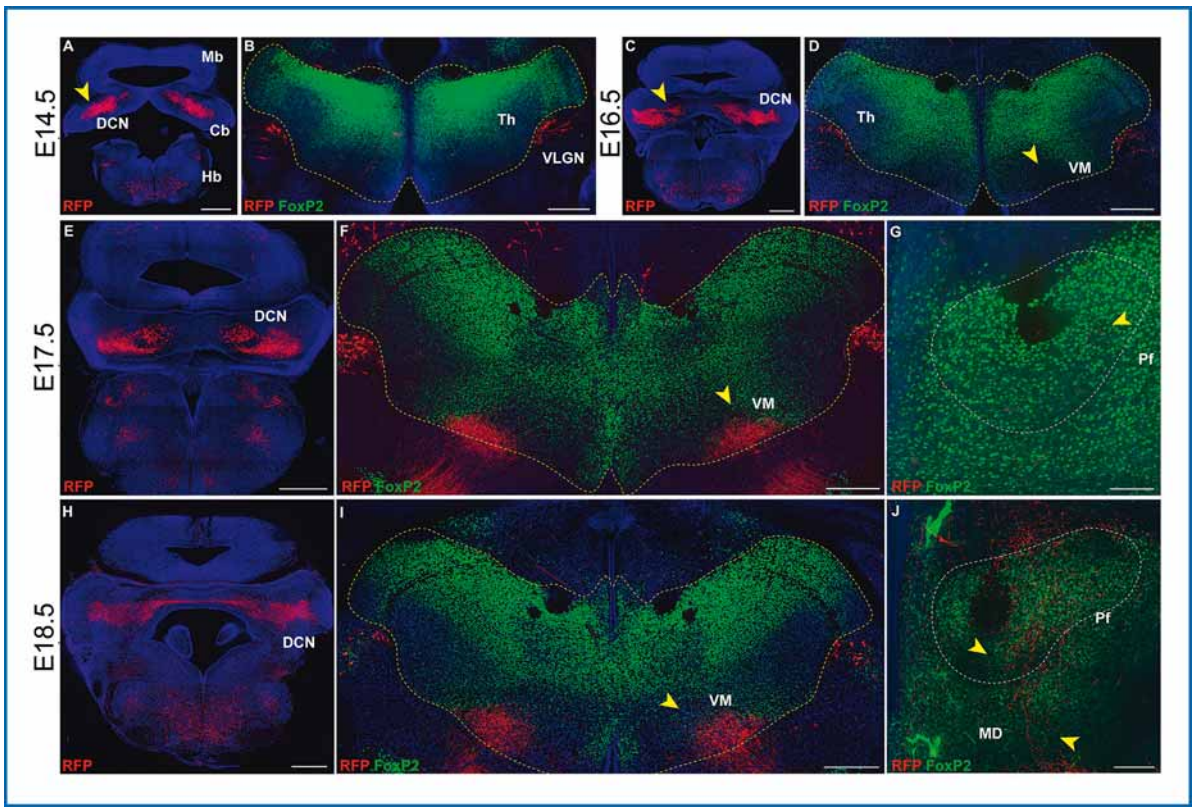


Figure 3. Development of cerebello thalamic tract. A.C. E. H. Cerebellum of an E14.5, E16.5, E17.5 and E18.5 *Ntsr1cre*; *RosaTom* animal respectively showing the expression of the tomato reporter in the DCN. B. Thalamus of an E14.5 animal showing no axons reaching the thalamus. D. Thalamus of an E16.5 animal showing the first axons reaching the thalamus. F. Thalamus of an E17.5 animal showing the first axons entering into the thalamus in the ventromedial (VM) nucleus. G. Cerebellar axons in the parafascicular (Pf) nucleus of the thalamus at E17.5. I. Thalamus of an E18.5 animal showing cerebellar axons innervating the VM nucleus. J. Cerebellar axons in the parafascicular (Pf) nucleus of the thalamus at E18.5. Scale bars: 500μm in A,C,E,H, 250μm in B, D, F,, 100μm in G,J.

The infected cells would turn on the expression of the reporter allowing us to follow their projections from the cerebellum to the thalamus. A characteristic of this virus is that it is able to be transducted only once from one synapse into the postsynaptic cell. Taking advantage of this property we were able to infect the postsynaptic cells in the thalamus receiving the axons from the infected DCN and to follow their projections into the cortex (See yellow arrowhads in Figure 4 A,B,C) . We were able to describe the presence of this thalamic innervation mainly in the frontal areas (Figure 4 D,E,F), in particular in the frontoassociative (FrA), primary (M1) and secondary motor cortex (M2). We also observed some innervation in the primary somatosensory cortex (S1). The cerebellum projects to the contralateral thalamus which then projects ipsilaterally to the cortex (See Figure1C). For this reason, the cortical areas receiving innervation from the thalamic nuclei receiving the cerebellar input were contralateral respect to the site of injection in the cerebellum.

4) Functional development of the cerebello-cortical connectivity

Once we established which cortical regions were are anatomically linked to the cerebellum after the first postnatal week, we wanted to test whether these circuits were functionally connected.

In order to address this question, we took advantage of a transgenic mouse model expressing *GCaMP6f* in the cerebral cortex (*Thy1-GCaMP6f*). We performed *in vivo* wild-field calcium imaging recording on the cortex of these animals while electrically stimulating one cerebellar hemisphere (Figure 1D). Our recordings

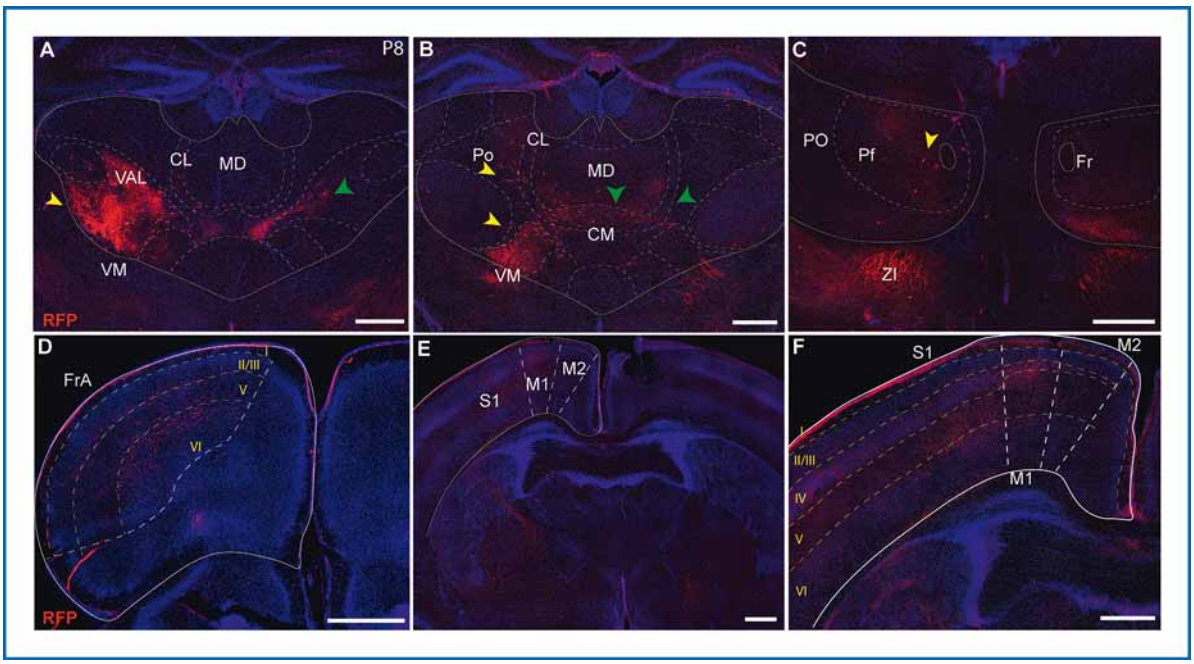


Figure 4. Anatomical development of the cerebello-cortical tract. A.B.C. At P8, innervation of the cerebellum into the thalamus. Cerebellar axons reach the ventroanterolateral (VAL), ventromedial (VM), centromedial (CM) centrolateral (CL) mediodordal (MD), posterior (PO) and parafascicular thalamic nuclei. In this nuclei we can also appreciate the soma of postsynaptic neurons which are labeled after the transduction of the virus injected in the cerebellum. D.E.F. After the synaptic transduction of the virus, the postsynaptic thalamic cells express the tomato reporter and it is possible to identify their axons in the frontoassociative (FrA), primary and secondary motor (M1 and M2) and partially in the somatosensory (S1) cortex. Scale bars: 500μm.

showed evoked cortical responses in the frontoassociative, primary and secondary motor and partially in the somatosensory areas (Figure 5). Interestingly, and in agreement with our anatomical studies, these responses were evoked in both cortical hemispheres, although only the one cerebellar hemisphere was stimulated.

Discussion

The presented study investigates the largely unexplored territory of cerebellar development during embryonic and early postnatal stages, with a particular focus on the DCN. Our results are shedding light on spontaneous activity patterns, anatomical connections, and the functional implications of cerebellar influence on distant brain regions.

The observed progressive increase in DCN and cerebellar cortex activity from embryonic stages to birth aligns with the hypothesis that early cerebellar activity could play a vital role in circuit wiring, akin to sensory systems[14]. The postnatal decrease on DCN activity and increase of cerebellar cortex activity might underline the maturation of the system. Indeed, is at postnatal stages that Purkinje cells, granules cells and interneurons mature, proliferate and end migrating to reach their final destination[16]. In this sense, the increase of activity observed in the cerebellar cortex postnatally would reflect the increase in activity of these different cells type which reach their final position, mature and establish connections forming functional cerebellar circuits.

The identification of wave-like activity in the DCN, peaking at birth, but still persisting postnatally even if at lower levels, suggests a developmental program orchestrating spontaneous activity, potentially influencing circuit maturation. Indeed, the appearance of this wave-like activity at E16.5 coincide with the arrival of the cerebellar axons to the thalamus. At E17.5, when axons start invading the thalamus this activity

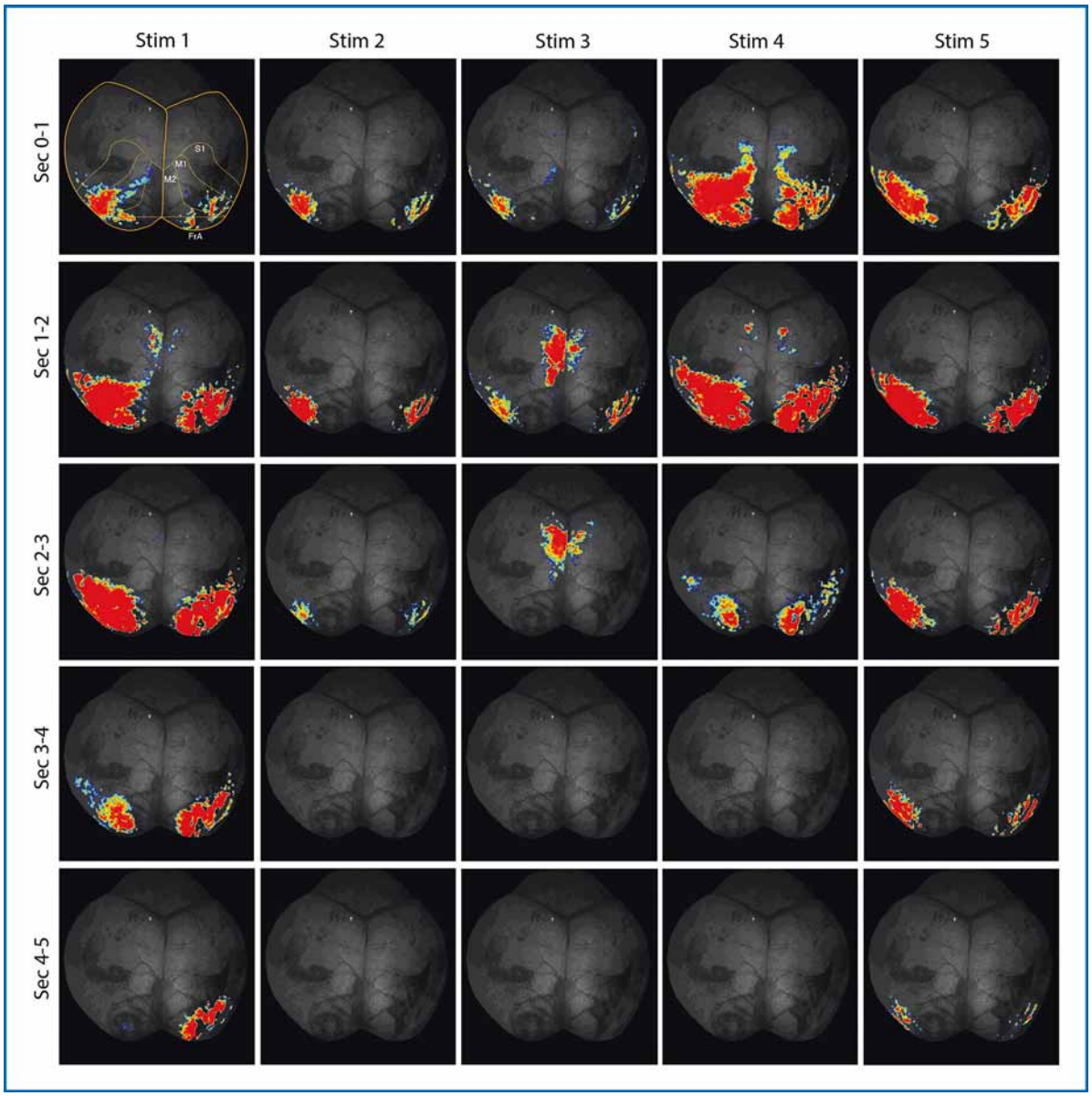


Figure 5. Functional development of the cerebello-cortical tract. Representation of the evoked responses in the cerebral cortex of *Thy1-GCaMP6f* animals after electrical stimulation of the left cerebellar hemisphere. The pictures represent maximum projections of the calcium responses 1-2-3-4 and 5 seconds after the stimulus.

increase. At P0 when the axons are at their peak of branching and forming synapses the DCN activity is also at its maximum. At later postnatal stages when the cerebello-thalamic tract is almost completely formed this activity starts to decrease, suggesting its possible implications in the correct innervation of the thalamus from cerebellar axons.

Anatomically, the study provides a characterization of cerebellar projections, emphasizing the dynamic nature of the cerebello-thalamo-cortical pathway. The temporal sequence of cerebellar axon innervation in the thalamus highlights the early influence that the cerebellum could have on distant brain regions. Notably, the complete innervation of thalamic nuclei by P8 and the identifi-

cation of axons crossing the midline underscore the complexity of cerebellar connectivity. Further exploration into the cerebello-cortical tract confirms projections primarily to frontal areas in the cerebral cortex as already reported by studies performed in adult animals[17]. The identification of innervation in frontoassociative, motor, and somatosensory areas already in place in the first postnatal week indicates a broad influence of the developing cerebellum on cortical regions associated with sensory and motor processing. Moreover, the innervation of frontoassociative areas which are devoted to high order cortical functions such as attention or social cognition corroborate the hypothesis that lesions in the cerebellum could affect indirectly these processes. The functional assessment using *in vivo* calcium imaging provides compelling evidence that stimulating one cerebellar hemisphere evokes responses in both hemispheres of the cerebral cortex. This finding suggests a bilateral impact of cerebellar activity, emphasizing the integrative nature of cerebello-cortical interactions.

"The observed patterns and connections underscore the importance of early cerebellar activity in shaping neural circuits and influencing distant brain regions."

Overall, this study significantly advances our understanding of cerebellar development, highlighting the intricate interplay between spontaneous activity, anatomical connections, and functional outcomes. The observed patterns and connections underscore the importance of early cerebellar activity in shaping neural circuits and influencing distant brain regions. These findings set the stage for future research elucidating the functional significance of cerebellar activity in motor and high order processing during both developmental and adult stages, potentially informing therapeutic interventions for cerebellar-associated disorders, such as ASD.

Acknowledgements

I would like to thank the Fyssen Foundation for their generous support during these two years of postdoc and for allowing me to carry out the presented research. I would also like to thank Dr. Juan Antonio Moreno Bravo for his mentorship and all the member of the lab for their precious help.

Des empreintes de pieds aux caractéristiques des hominines : biologie, locomotion, comportements

Jérémy DUVEAU[a,b]

[a] *Postdoctorant au DFG Center for Advanced Studies ''Words, Bones, Genes, Tools : Tracking Linguistic, Cultural and Biological Trajectories of the Human Past'', Eberhard Karls University of Tübingen, Allemagne.*

[b] *Chercheur associé de l'UMR 7194 Histoire Naturelle de l'Homme Préhistorique, CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, Université Perpignan Via Domitia, Paris, France.*

Résumé :

Dans les recherches sur l'évolution humaine, les empreintes de pieds sont un vestige particulier représentant de brefs moments de vie, échelle temporelle inaccessible à partir des restes squelettiques et des artéfacts archéologiques plus courants. Toutefois, l'étude des empreintes est complexe du fait de leur rareté et des nombreux facteurs impactant leur morphologie. Cet article se propose de détailler les informations biologiques, biomécaniques et comportementales qu'il est possible d'obtenir à partir de la morphologie des empreintes de pieds en s'appuyant sur une étude expérimentale et son application à deux sites à empreintes fossiles : Larache et Matalascañas. Les résultats obtenus soulignent l'originalité des informations fournies par les empreintes mais également des incertitudes qui leur sont propres et qu'il est nécessaire de prendre en compte afin de mieux comprendre l'évolution humaine.

Mots-Clés :

Empreintes de pieds, hominines, biologie, locomotion, comportements.

From footprints to the features of hominins : biology, locomotion, behaviours

Abstract :

In studies of human evolution, footprints are a particular vestige representing brief moments of life, a time scale inaccessible from more common skeletal remains and archaeological artifacts. However, the study of footprints is a challenging task due to their rarity and the many factors impacting their morphology. This article explains the biological, biomechanical and behavioural information that can be obtained from footprint morphology, based on an experimental study and its application to two fossil footprint sites : Larache and Matalascañas. The results obtained highlight the originality of the information that footprints provide, but also the uncertainties that are specific to them and that need to be taken into account in order to better understand human evolution.

Keywords :

Footprints, hominins, biology, locomotion, behaviours.

Introduction :

La connaissance que nous avons de l'évolution humaine, tant biologique que culturelle et comportementale, provient majoritairement des restes osseux fossilisés des hominines et d'un matériel archéologique de nature diverse (industries, structures d'occupations, restes d'animaux...). Toutefois, depuis quelques années un vestige particulier apporte de nouvelles informations sur notre évolution : les empreintes de pieds.

Résultant de la déformation du substrat suite à son interaction avec le pied, les empreintes représentent une échelle temporelle particulière : de brefs moments de vie souvent associés à des instantanés (Hatala *et al.*, 2020 ; Duveau, 2021). En effet, les empreintes sont un matériel particulièrement fragile qui doit être rapidement recouvert de sédiments pour être protégé et conservé à travers le temps. C'est pourquoi des empreintes issues d'une même surface représentent de très courtes périodes. Cette échelle temporelle est intéressante puisqu'elle est inaccessible à partir des vestiges paléoanthropologiques (restes osseux fossilisés) ou archéologiques (industries, structures d'occupation, restes d'animaux...) plus courants pour lesquels la période représentée est souvent difficile à estimer (e.g. Farizy, 1994). De par l'échelle temporelle particulière qu'elles illustrent, les empreintes de pieds peuvent offrir des informations originales et essentielles pour notre compréhension de l'évolution humaine : sur la taille et la composition des groupes, leurs caractéristiques locomotrices et leurs comportements (e.g. Bennett *et* Morse, 2014 ; Bustos *et al.*, 2018 ; Duveau *et al.*, 2019). Les pistes de Laetoli sont probablement l'exemple le plus célèbre et évocateur du potentiel des empreintes. Découvertes au milieu des années 70 par Mary Leakey et son équipe, ces pistes vieilles de 3,7 millions d'années représentent la première preuve directe d'une bipédie chez les hominines fossiles (Leakey *et* Hay, 1979 ; Masao *et al.*, 2016 ; McNutt *et al.*, 2021).

"De par l'échelle temporelle particulière qu'elles illustrent, les empreintes de pieds peuvent offrir des informations originales et essentielles pour notre compréhension de l'évolution humaine : sur la taille et la composition des groupes, leurs caractéristiques locomotrices et leurs comportements."

Cependant, l'étude des empreintes est une tâche complexe. D'une part, malgré une succession de découvertes au cours des deux dernières décennies, les empreintes de pieds sont relativement rares au sein du registre fossile par rapport au nombre de restes osseux fossilisés ou d'artéfacts archéologiques (Lockley *et al.*, 2016 ; Hatala *et al.*, 2023). D'autre part, leur morphologie résulte de la combinaison de plusieurs facteurs qu'il est nécessaire de comprendre afin d'inférer aux mieux les caractéristiques des individus ayant laissé des empreintes. La morphologie d'une empreinte dépend des caractéristiques corporelles (stature, masse, anatomie) et locomotrices (posture, démarche, vitesse) de l'individu mais également de la nature du substrat (minéralogie, granulométrie, humidité...) et des phénomènes taphonomiques intervenant après la formation de l'empreinte (*e.g.* Bennett *et* Morse, 2014). Du fait de cette combinaison de facteurs, de plus en plus d'études expérimentales se développent dans le but d'étudier l'impact d'un facteur particulier en contrôlant tous les autres (D'Août *et al.*, 2010 ; Dingwall *et al.*, 2013).

Dans ce contexte, cet article a pour but de montrer la diversité des informations qu'il est possible d'obtenir à partir des empreintes de pieds en s'appuyant sur les recherches que j'ai conduites au cours des deux dernières années. Pour cela, je me focaliserai sur (1) des études expérimentales menées dans le but de quantifier la relation entre la morphométrie des empreintes et les caractéristiques des individus et (2) sur leurs applications à deux sites fossiles : Larache et Matalascañas. Après avoir présenté les sites et le corpus expérimental, cet article détaillera les trois types d'informations qu'il est possible d'inférer à partir des empreintes : les caractéristiques biologiques, locomotrices et comportementales. Pour chacune de ces caractéristiques, les méthodes, résultats et discussion seront présentés.

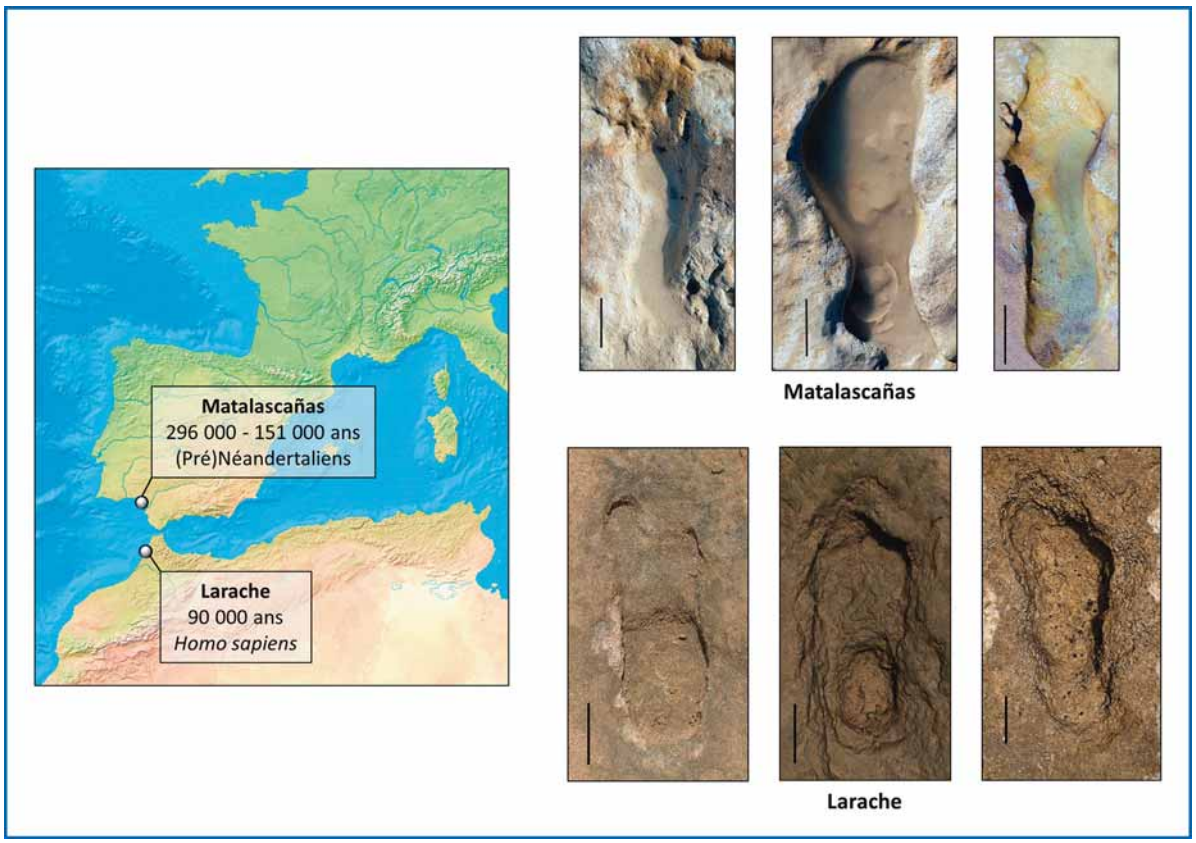


Figure 1 : Localisation des sites de Matalascañas (Espagne) et de Larache (Maroc) et photographies des empreintes de pieds découvertes
(barre d'échelle : 5 cm ; photos : E. Mayoral et M. Sedrati)

Empreintes de pieds et sites étudiés :

Au cours de cet article, deux sites à empreintes seront particulièrement traités : le site espagnol de Matalascañas et le site marocain de Larache (fig.1). Ces deux sites présentent certaines similarités, en étant notamment localisés en milieux côtiers, mais ont été occupés par deux taxons humains différents : des Néandertaliens et des *Homo sapiens*.

Le site de Matalascañas se situe sur la côte au sud-ouest de l'Espagne à une cinquantaine de kilomètres au sud-est de la ville de Huelva au sein du parc national de Doñana. C'est en 2020 que près de 87 empreintes de pieds ont été découvertes au sein d'une surface sableuse (Mayoral *et al.*, 2021) à proximité de nombreuses traces animales (Neto de Carvalho *et al.*, 2020). Ces empreintes de pieds sont en grande majorité isolées, seules quelques pistes composées de 2 à 3 empreintes ont été découvertes. Le contexte chronologique du site est incertain : suivant les études, les datations obtenues vont de 296 000 (Mayoral *et al.*, 2022) à 151 000 ans (Neto de Carvalho *et al.*, 2023). Le cadre chronologique, bien que variable, et la présence potentielle d'industrie lithique moustérienne (Neto de Carvalho *et al.*, 2023) permet d'attribuer les empreintes de pieds à des représentants de la lignée néandertalienne.

Le site de Larache est situé au nord-ouest du Maroc sur la côte atlantique entre les villes de Rabat et de Tanger. En 2022, 85 empreintes de pieds ont été découvertes dans deux surfaces sableuses de granulométrie fine à moyenne probablement issues de la même période d'occupation (Sedrati *et al.*, 2024). L'assemblage ichnologique est composé à la fois d'empreintes isolées mais également de plusieurs pistes. Les caractéristiques stratigraphiques semblent montrer que ces empreintes datent du Pléistocène supé-

rieur, ce qui est attesté par une datation OSL à 90 000 ans (Sedrati *et al.*, 2024). En l'absence de matériel archéologique ou paléoanthropologique associé, les empreintes ont été attribuées à des *Homo sapiens* sur la base du contexte chronologique (Sedrati *et al.*, 2024).

Les caractéristiques des hominines ayant laissé leurs empreintes sur ces deux sites ont été inférées à partir d'études expérimentales menées dans des conditions de substrat similaires. Ces études reposent sur un total de 50 participants d'âges variés (1-36 ans), originaires d'Europe et ne présentant aucune pathologie. Il a été demandé aux participants de réaliser des empreintes pieds nus en utilisant une marche habituelle. Les empreintes ont ensuite été modélisées en 3D par photogrammétrie en utilisant le logiciel Agisoft Metashape (v.2.0). Les modèles 3D obtenus ont ensuite fait l'objet des analyses morphométriques. Les études expérimentales ont été divisées en deux parties. La première partie avait pour but d'étudier les relations entre morphométrie des empreintes et les caractéristiques biologiques tandis que la seconde s'est concentrée sur les caractéristiques locomotrices.

Des empreintes de pieds aux caractéristiques biologiques des individus :

De par leur lien évident avec l'anatomie du pied, les empreintes sont régulièrement utilisées pour inférer différentes caractéristiques biologiques : la stature, la masse corporelle, l'âge ainsi que le sexe. Ces estimations sont réalisées dans des contextes paléoanthropologiques mais également médicolégaux.

La stature est la donnée biologique la plus estimée à partir des empreintes de pieds. Son estimation se base sur le ratio fortement corrélé entre la longueur du pied et la taille des individus (entre 13 et 16% suivant les populations) dont les premières quantifications eurent lieu dès la fin du XIXe siècle (Topinard, 1877). Toutefois, il est important de rappeler que la longueur de l'empreinte n'est pas uniquement liée à la longueur du pied et est notamment impactée par la nature du substrat dans lequel l'empreinte a été formée. Dans ce contexte l'étude expérimentale réalisée a permis de quantifier les relations entre la stature des individus et différentes caractéristiques morphométriques (dimensions, surfaces, volumes) des empreintes (fig.2). Comme attendu et de façon similaire à d'autres études expérimentales (Dingwall *et al.*, 2013), les longueurs totales des empreintes (notamment entre la base du talon et les trois premiers orteils) sont les variables les plus corrélées à la stature des individus. Cependant, d'autres variables plus rarement mesurées comme les longueurs tarsométatarsiennes sont également fortement corrélées, ce qui peut s'avérer utile pour estimer une stature à partir d'une empreinte de pied incomplète (Duveau, 2022). Les largeurs, surfaces et profondeurs montrent quant à elles des corrélations nettement moins importantes (fig.2). A partir des équations obtenues expérimentalement, des statures ont été estimées pour les sites de Larache et de Matalascañas. Les empreintes de Matalascañas correspondent à des statures comprises entre 104 et 188 cm (moyenne : 144 cm ; Mayoral *et al.*, 2021) alors que les empreintes de Larache correspondent à des statures comprises entre 121 et 189 cm (moyenne : 160 cm ; Sedrati *et al.*, 2024)

Une approche expérimentale similaire a été utilisée pour la masse corporelle. Toutefois, la corrélation entre cette masse et les caractéristiques morphométriques des empreintes est nettement plus faible que pour la stature. La superficie des empreintes est la variable la plus corrélée mais le coefficient de corrélation associé est trop faible ($r < 0.5$) pour pouvoir estimer de manière fiable une masse à partir d'empreintes de pieds fossiles.

L'âge des individus peut également être estimé à partir de la longueur des empreintes en se basant sur la croissance du pied. Cependant, cette estimation est soumise à de fortes incertitudes car la stature (et par conséquent la longueur du pied) d'individus de même âge peut fortement varier. C'est pourquoi, il est préférable d'estimer une classe d'âge (enfants, adolescents, adultes) plutôt qu'un âge précis. Une telle estimation a été faite pour les deux sites à empreintes fossiles. Dans les deux cas, les différentes classes d'âges sont représentées mais les profils diffèrent. A Matalascañas, les adolescents sont majoritaires (Mayoral *et al.*, 2021) alors qu'à Larache, la distribution est plus équilibrée (Sedrati *et al.*, 2024).

Dans certaines études, le sexe est estimé à partir de la morphologie des empreintes de pieds (e.g. Bennett *et* Morse, 2014 ; Villmoare *et al.*, 2019) mais les critères diagnostiques sont loin

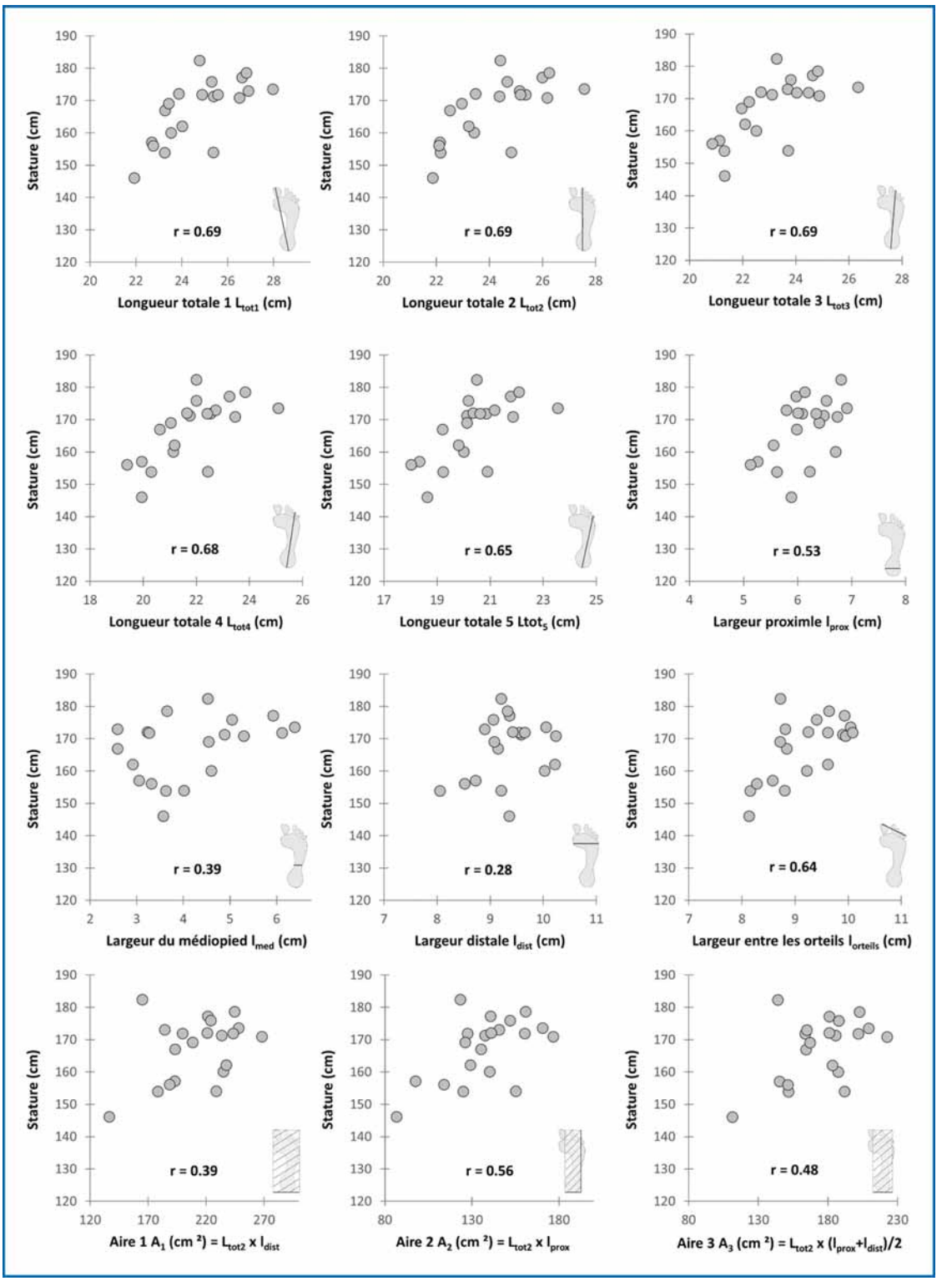


Figure 2 : Variation de la stature des individus en fonction des dimensions et des surfaces de leurs empreintes de pieds (modifiée d'après Duveau, 2022)

d'être consensuels. Les études morphométriques menées sur les empreintes expérimentales n'ont montré aucune différence de conformation entre des hommes et des femmes de même âge. La seule différence notable est une longueur des empreintes en moyenne plus importante chez les hommes que chez les femmes. Cette différence de longueur est due au dimorphisme sexuel de la taille chez les populations modernes. Cette particularité peut permettre dans certains cas d'inférer la présence de femmes (correspondant aux empreintes les plus petites) et d'hommes (correspondant aux empreintes les plus longues). Cependant, de telles estimations ne peuvent pas être faites sur un échantillon incluant les différentes classes d'âges (une empreinte attribuée par sa longueur à une femme adulte peut avoir été réalisée par un adolescent). Si les différentes classes d'âge sont représentées, seule la présence d'hommes adultes peut être déduite à partir des statures les plus importantes comme c'est le cas à Larache ou à Matalascañas (Mayoral *et al.*, 2021 ; Sedrati *et al.*, 2024).

Bien qu'elles soient courantes, les estimations biologiques à partir des empreintes de pieds n'en restent pas moins incertaines. En effet, elles sont liées à 4 sources d'incertitudes qu'il est important de considérer. La première incertitude concerne les erreurs résiduelles, quantifiées à partir du coefficient de corrélation lors des analyses. Le deuxième type d'incertitude est propre aux empreintes de pieds, il s'agit de la variation intra-individuelle : chaque individu va produire des empreintes de dimensions et de conformations variées même s'il se déplace dans un même substrat avec la même démarche. Cette variation peut être plus ou moins importante suivant le type de substrat mais aussi suivant les variables morphométriques. L'étude expérimentale ayant été menée a permis de quantifier cette variation intraindividuelle en milieux côtiers. La longueur est la dimension montrant la variation la plus faible tandis que la largeur de l'empreinte montre la variation la plus forte (Duveau, 2022). Cependant, même pour la longueur, la variation reste importante : la longueur des empreintes est comprise entre 95 et 115% de la longueur du pied associé. Il est donc fondamental de prendre en compte ce type de variation d'autant plus quand les estimations biologiques ont lieu sur des empreintes isolées pour lesquelles nous ne pouvons pas accéder à la variation intraindividuelle. Par exemple, du fait de cette seule variation, une empreinte isolée dont la stature estimée est de 1 m 85 aurait pu être laissée par un individu dont la stature réelle est de 1 m 60. La troisième source d'erreur est inhérente à la paléoanthropologie puisqu'elle concerne les variations de proportions corporelles au cours de l'évolution humaine. Le rapport entre la longueur du pied et la stature peut différer suivant les espèces d'hominines mais le registre fossile est trop fragmentaire pour connaître ce rapport chez les autres espèces que la nôtre y compris chez les Néandertaliens pourtant bien représentés. Enfin, la quatrième et dernière source d'erreur correspond aux modifications taphonomiques. Suite à sa formation, la morphologie d'une empreinte peut être modifiée notamment du fait d'agents météorologiques comme le vent ou les précipitations, biaisant les estimations réalisées par la suite (Wiseman *et* De Groote, 2018).

Malgré ces incertitudes, l'étude des empreintes de pieds permet d'obtenir des informations sur la biologie des individus. Ces informations dressent une image de la composition de groupes aujourd'hui disparus. Toutefois, le groupe reflété par des empreintes n'est pas forcément représentatif de l'ensemble du groupe social. En effet, les empreintes illustrant de brefs moments de vie, elles peuvent refléter des périodes trop courtes au cours desquelles seule une partie du groupe est représentée. Par ailleurs, une grande majorité des sites à empreintes dont ceux de Matalascañas et de Larache sont des sites de « passage » et non d'occupation. Seule une partie du groupe social, par exemple sélectionnée pour conduire une tâche, a pu se déplacer et laisser les empreintes.

Des empreintes de pieds aux caractéristiques locomotrices des individus :

Un des aspects les plus évidents lors de l'observation des empreintes de pieds est qu'elles reflètent le comportement locomoteur des individus. Trivialement, il est aisé de savoir si des empreintes de pieds ont été laissées par un individu bipède ou quadrupède.

Les pistes d'empreintes fournissent également des données, comme les longueurs de pas et de foulées ou l'angle formé par le pied qui informent directement sur le comportement locomo-

teur d'un individu. Ces données peuvent être utilisées pour estimer des vitesses de déplacement (Ruiz *et* Torices, 2013) ou simuler la locomotion d'espèces fossiles (Nicolas *et al.*, 2009). Tant dans le cas de Larache que de Matalascañas, les longueurs de pas et de foulées ainsi que les angles formés par les pieds s'intègrent à la variation observée expérimentalement chez les populations modernes.

La distribution des pressions plantaires est une donnée biomécanique importante pour comprendre la locomotion. Elle est inaccessible à partir des restes osseux fossilisés mais pourrait être estimée à partir de la profondeur des empreintes de pieds. Toutefois, la corrélation entre profondeur et pression plantaire est variable, la profondeur des empreintes étant également fortement impactée par la nature du substrat (*e.g.* Bates *et al.*, 2013 ; Hatala *et al.*, 2016). Dans ce contexte, j'ai cherché à connaître les relations expérimentales entre profondeur des empreintes et pressions plantaires enregistrées sur des plaques de pression. Cette recherche avait pour objectif d'une part de voir si des différences peuvent être perçues entre les empreintes les mieux conservées de Larache et de Matalascañas et le corpus expérimental. D'autre part, une comparaison de la profondeur suivant la dimension des empreintes a également été réalisée pour voir si des différences développementales peuvent être distinguées pour chaque groupe. De telles différences pourraient apporter des informations uniques sur l'apprentissage de la bipédie chez des groupes d'hominines fossiles si des empreintes de jeunes enfants sont découvertes.

La distribution de la profondeur a été caractérisée à partir d'analyses morphométriques (fig.3). Chaque empreinte a été divisée en 10 sections équidistantes et la position des zones de profondeurs maximales de chaque section a été marquée par un point-repère (fig.3-A). La distribution moyenne des profondeurs analysées par cette méthode entre les sites de Larache, Matalascañas et des empreintes expérimentales est assez similaire malgré quelques différences (fig.3-B). La distribution de profondeur ne suit pas un axe linéaire. Au niveau du talon, les profondeurs les plus importantes sont situées au centre. Puis, ces profondeurs sont dans des positions plus latérales au niveau du milieu du pied avant d'avoir des positions beaucoup plus médiales à l'extrémité du pied. Cette distribution de profondeur est cohérente avec la distribution moyenne des pressions plantaires chez les populations modernes. Schématiquement, lorsque le pied prend appui sur le sol, il y a d'abord un contact important avec le talon puis une pression plus faible au niveau de la partie latérale du médio-pied et enfin des pressions très importantes au niveau des têtes métatarsiennes et des premiers orteils (surtout de l'hallux) marquant la phase de propulsion (Elftman *et* Manter, 1935 ; Vereecke *et al.*, 2003).

Bien que des similitudes puissent être trouvées entre configurations moyennes de profondeurs et de pressions plantaires, il convient également de regarder les variations inter- et intraindividuelles. La distribution de profondeur des empreintes peut-être très variable comme le montre l'Analyse en Composantes Principales (ACP) réalisées sur les coordonnées des points-repères (fig.3-C). Les deux premières composantes principales (PC) traduisent la position des profondeurs maximales au niveau du médio-pied et de l'avant-pied, peu de variations existe quant à la position des profondeurs maximales du talon (fig.3-C). La variation morphologique des empreintes expérimentales, représentées sur l'ACP par des valeurs moyennes individuelles intègre les empreintes de Matalascañas et de Larache. Il est donc impossible de différencier les sites entre eux du point de vue de cette distribution de profondeur. Par ailleurs, la position des empreintes expérimentales dans l'ACP ne dépend pas de la dimension des empreintes, et donc de l'âge des individus, puisqu'il est impossible de faire des distinctions morphologiques claires entre les 4 classes de longueur utilisées (fig.3-C). Outre la forte variation inter-individuelle, il existe également une forte variation intra-individuelle. Comme expliqué précédemment, un même individu produit des empreintes morphologiquement variable y compris dans leur distribution de profondeur (fig.4).

Il y a donc une forte variation inter- et intraindividuelle de la profondeur des empreintes. Une telle variation existe également dans la distribution des pressions plantaires. Il convient donc d'analyser la corrélation entre profondeur et pression plantaire non pas sur une échelle moyenne mais au cas par cas pour chaque indi-

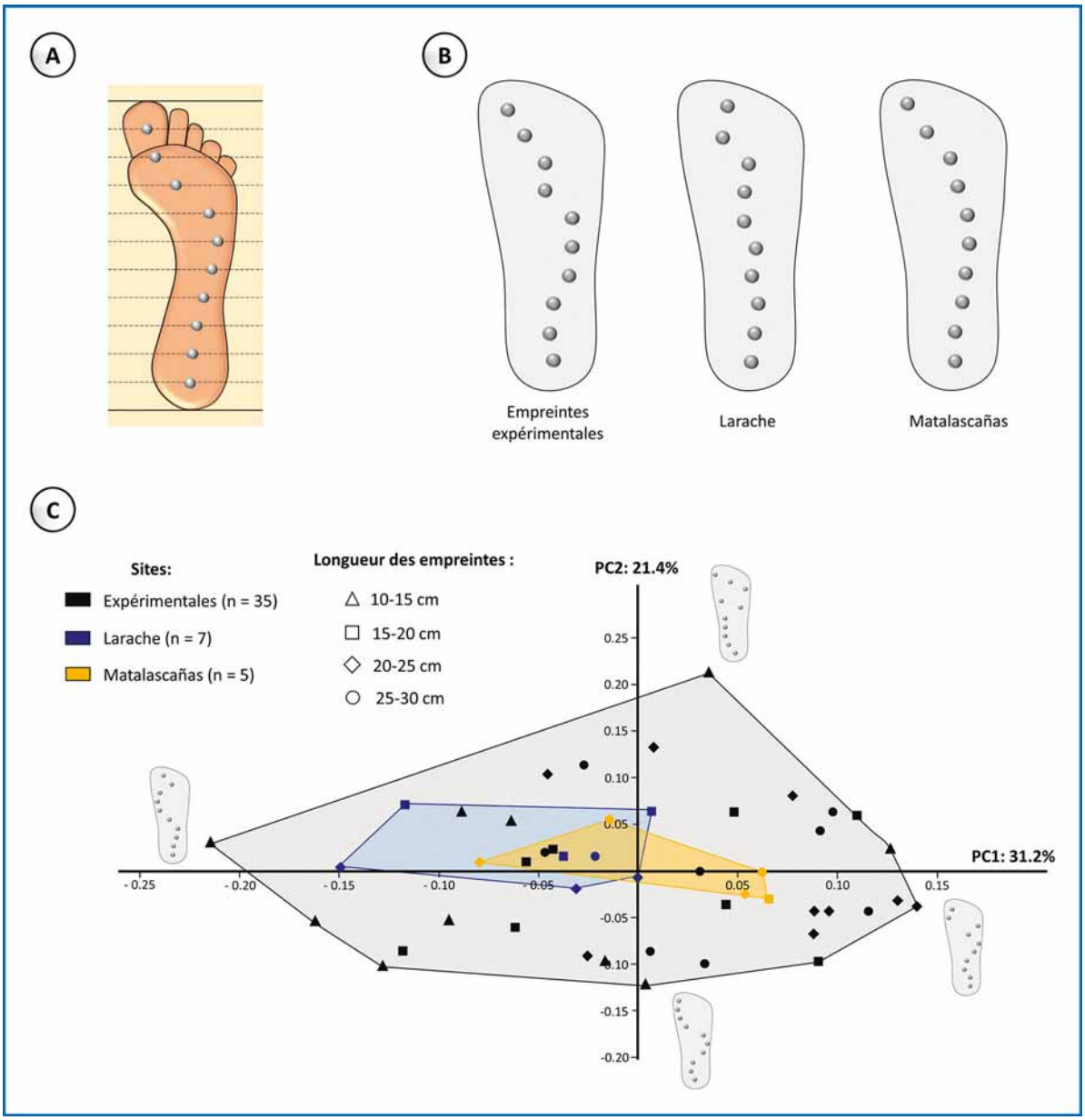


Figure 3 : Analyse de la distribution de profondeur des empreintes de pieds, les empreintes de pieds gauches ont été symétrisées pour que toutes les empreintes analysées correspondent à des empreintes droites. A-Position des points-repères : 10 points-repères ont été utilisés et positionnés sur des sections équidistantes perpendiculaires à l'axe longitudinal de l'empreinte, la position des points-repères sur chaque section correspond aux zones où la profondeur est la plus importante. B-Position moyenne des points-repères pour les empreintes de pieds expérimentales et les empreintes fossiles de Larache et de Matalascañas. C-Analyse en Composantes Principales réalisées sur les coordonnées des points-repères soumises à une Analyse Procustéenne Généralisée retirant les effets de dimensions et d'orientation pour se focaliser sur la conformation. Les empreintes de pieds expérimentales correspondent à une moyenne individuelle.

vidu et chaque empreinte. Une telle analyse montre que la corrélation est très variable pour ces deux niveaux. Tout d'abord, cette corrélation va varier entre différentes empreintes même si elles ont été laissées par un même individu dans un substrat similaire et utilisant un unique type

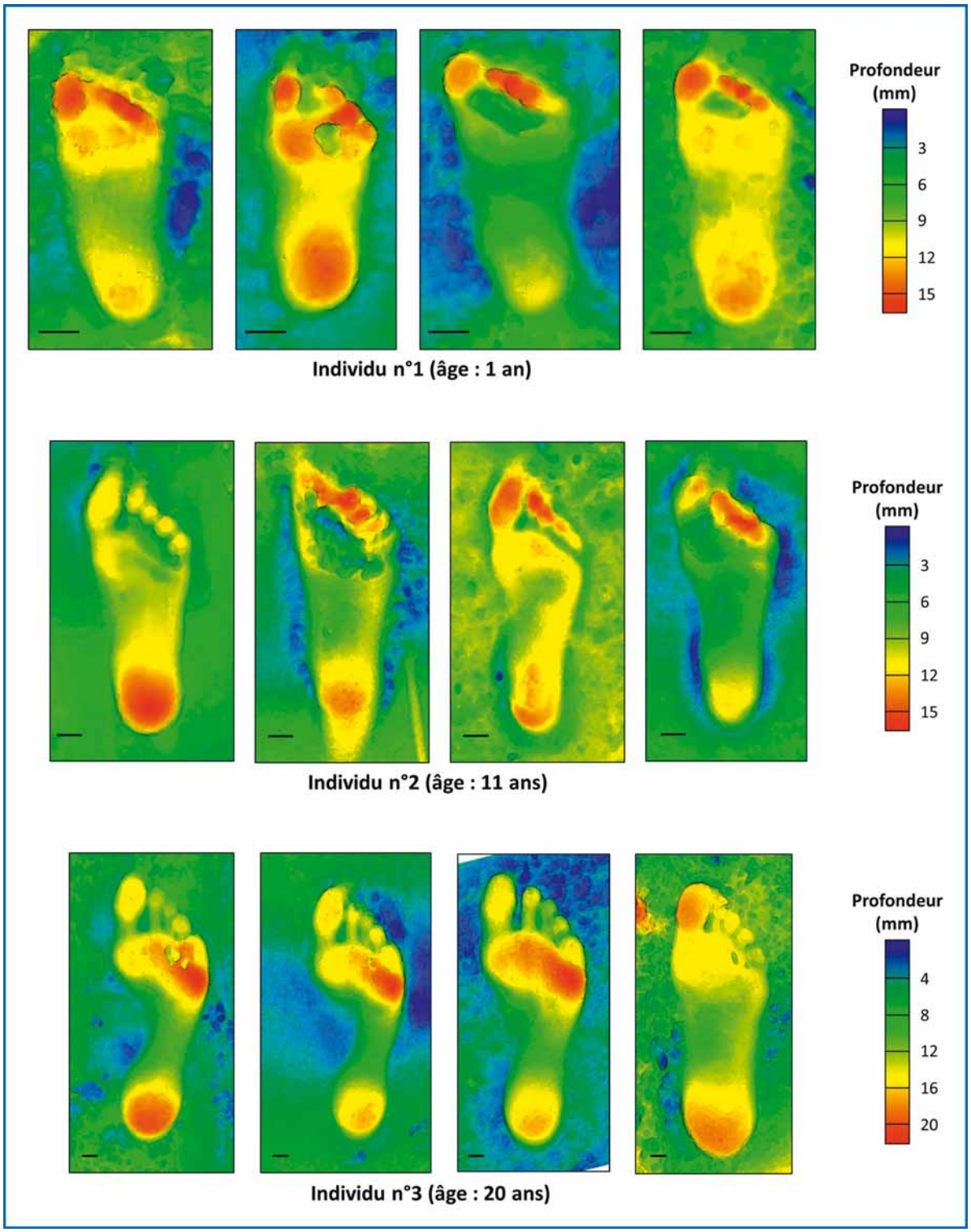


Figure 4 : Variation intra- et interindividuelle de la profondeur des empreintes de pieds expérimentales (barre d'échelle : 2 cm). Les cartes de profondeur ont été réalisées à partir du logiciel CloudCompare (v 2.13).

de démarche. Il y a également une variation de la corrélation au sein même de chaque empreinte, la profondeur de certaines parties comme l'avant-pied peut être plus corrélée aux pressions plantaires que d'autres comme le talon. Ces différences de corrélation au sein de l'empreinte peuvent être causées par plusieurs facteurs pouvant impacter sa morphologie : de très légères différences de minéralogie, d'humidité ou de topographie suivant les parties de l'empreinte, la remobilisation sédimentaire causée par le mouvement du pied ou des agents taphonomiques.

L'analyse réalisée a donc montré d'une part qu'il était impossible de distinguer les sites de Larache et Matalascañas du corpus expérimental à partir de variables morphométriques reflétant des caractéristiques locomotrices. Elle souligne également les fortes incertitudes lorsqu'il s'agit d'inférer la distribution des pressions plantaires à partir de la profondeur des empreintes.

Des empreintes de pieds aux comportements des individus :

Les empreintes de pieds représentant de brèves périodes de vie, une des questions que l'on peut naturellement se poser est : que faisaient les individus quand ils ont laissé leurs empreintes ? La réponse à cette question repose sur différentes méthodes. L'interprétation comportementale à partir d'empreintes se base généralement sur le contexte de la découverte notamment le matériel associé aux empreintes (qu'il soit paléoanthropologique, archéologique ou ichnologique) et les données environnementales. Sur le site de Matalascañas, l'orientation des empreintes humaines vers des traces animales a été interprétée comme un possible comportement de chasse auquel aurait pris part de jeunes individus pouvant indiquer des stratégies sociales complexes (Mayoral *et al.*, 2021). A Larache, les empreintes s'orientent vers le rivage ce qui pourrait induire la recherche et l'utilisation de ressources maritimes ou côtières (Sedrati *et al.*, 2024). Les interprétations comportementales peuvent également s'appuyer sur une approche dite « morpho-classificatoire » au cours de laquelle des pisteurs experts vont directement interpréter un comportement en observant les empreintes (Pastoors *et al.*, 2015 ; 2017).

Toutefois, quel que soit la méthode utilisée, il est difficile, voire impossible, de vérifier les comportements interprétés. Ces comportements doivent être traités comme des hypothèses et non comme des faits. Dans le cas d'empreintes humaines se dirigeant vers des traces animales, est-ce qu'elles traduisent réellement un comportement de chasse ou uniquement différents taxons se dirigeant dans la même direction ? A cette question s'ajoute aussi la problématique de l'échelle temporelle représentée par les empreintes. Est-ce que les empreintes humaines ont été laissées avant ou après les traces animales ? Combien de temps les sépare ? Des observations menées lors de l'étude expérimentale ont montré que des empreintes issues d'une même surface pouvaient avoir été réalisées aussi bien à quelques minutes qu'à quelques jours d'intervalle. Inférer de façon fiable un comportement à partir d'empreintes de pieds est donc loin d'être aisé.

Conclusion

Les études menées au cours des deux dernières années ont permis de souligner à la fois le potentiel des empreintes de pieds mais aussi leurs limites. Oui, les empreintes de pieds fournissent des informations souvent originales sur la biologie et la locomotion des individus qui les ont laissées. Cependant, leur étude est soumise à différentes incertitudes qui leur sont propres et qu'il est nécessaire de prendre en compte. D'une part la morphologie des empreintes ne dépend pas uniquement des caractéristiques biologiques et biomécaniques des individus mais aussi de la nature du substrat pouvant induire une forte variation morphologique intraindividuelle. D'autre part, les empreintes représentant de brèves périodes de vie, il est difficile de leur associer un comportement précis s'écoulant dans le temps ou de savoir si elles sont représentatives de l'ensemble d'un groupe social. On retrouve ici à une échelle différente des restes osseux fossilisés un biais d'échantillonnage inhérent à la paléontologie.

L'étude qui a été réalisée repose sur une méthode morphométrique et un cadre expérimental particulier, celui d'un substrat sableux en milieux côtiers, permettant une application aux empreintes de Larache et de Matalascañas. Il sera évidemment nécessaire au cours de futures analyses de diversifier le type de substrat afin de recouvrir l'ensemble des conditions de dépôts rencontrés sur les sites fossiles. Par ailleurs, il serait intéressant d'intégrer une plus grande diversité de participants aux expérimentations en incluant différents comportements (individus

habituellement chaussés ou non), origines géographiques mais aussi taxons (humains et primates non humains).

Enfin, les informations apportées par les empreintes ne doivent pas être utilisées seules et indépendamment des autres types de matériel. Il est nécessaire d'utiliser une approche intégrative utilisant la complémentarité des données obtenues à partir de restes ostéologiques, ichnologiques et archéologiques. C'est grâce à une telle approche combinée qu'il sera possible d'obtenir une image aussi précise que possible de notre évolution.

Remerciements :

En premier lieu, je souhaiterais adresser ma gratitude envers la fondation Fyssen ayant financé mes recherches au cours des deux dernières années. Je remercie également ma tutrice M. Soressi pour son suivi et ses commentaires sur mon projet. Je remercie aussi les membres du laboratoire DFG Center for Advanced Studies ''Words, Bones, Genes, Tools » de l'Université de Tübingen, et en particulier K. Harvati et M. Doll, pour m'avoir accueilli et m'avoir permis de travailler dans des conditions optimales. Je suis également très reconnaissant envers E. Mayoral et M. Sedrati qui m'ont permis de travailler avec eux sur les empreintes fossiles de Matalascañas et de Larache. Je veux également exprimer ma grande gratitude envers toutes les personnes ayant participé aux expérimentations. Enfin, je souhaiterais remercier G. Berillon et C. Verna mais aussi les membres de l'International Research Network « Bipedal Equilibrium » pour leur conseil et support lors de l'élaboration de ce projet sur les empreintes de pieds.

Références bibliographiques :

• Bates, K.T., Savage, R., Pataky, T.C., Morse, S.A., Webster, E., Falkingham, P.L., Ren, L., Qian, Z., Collins, D., Bennett, M.R., McClymont, J., Crompton, R.H., 2013. Does footprint depth correlate with foot motion and pressure ? Journal of The Royal Society Interface 10, 20130009.

• Bennett, M.R., Morse, S.A., 2014. Human footprints : fossilised locomotion ? Springer.

• Bustos, D., Jakeway, J., Urban, T.M., Holliday, V.T., Fenerty, B., Raichlen, D.A., Budka, M., Reynolds, S.C., Allen, B.D., Love, D.W., Santucci, V.L., Odess, D., Willey, P., McDonald, H.G., Bennett, M.R., 2018. Footprints preserve terminal Pleistocene hunt ? Human-sloth interactions in North America. Science Advances 4, eaar7621.

• D'Août, K., Meert, L., Gheluwe, B.V., Clercq, D.D., Aerts, P., 2010. Experimentally generated footprints in sand : Analysis and consequences for the interpretation of fossil and forensic footprints. American Journal of Physical Anthropology 141, 515–525.

• Dingwall, H.L., Hatala, K.G., Wunderlich, R.E., Richmond, B.G., 2013. Hominin stature, body mass, and walking speed estimates based on 1.5 million-year-old fossil footprints at Ileret, Kenya. Journal of Human Evolution 64, 556–568.

• Duveau, J., Berillon, G., Verna, C., Laisné, G., Cliquet, D., 2019. The composition of a Neandertal social group revealed by the hominin footprints at Le Rozel (Normandy, France). PNAS 116, 19409–19414.

• Duveau, J., 2021. The Le Rozel footprints : snapshots of Neandertal groups in the Late Pleistocene. A combined morphometric and experimental approach. Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris. BMSAP 33.

• Duveau, J., 2022. From footprint morphometrics to the stature of fossil hominins : A common but uncertain estimate. L'Anthropologie, Paléoanthropologie 126, 103067.

• Elftman, H., Manter, J., 1935. Chimpanzee and human feet in bipedal walking. American Journal of Physical Anthropology 20, 69–79.

• Farizy, C., 1994. Spatial Patterning of Middle Paleolithic Sites. Journal of Anthropological Archaeology 13, 153–160.

• Hatala, K.G., Wunderlich, R.E., Dingwall, H.L., Richmond, B.G., 2016. Interpreting locomotor biomechanics from the morphology of human footprints. Journal of Human Evolution 90, 38–48.

• Hatala, K.G., Harcourt-Smith, W.E.H., Gordon, A.D., Zimmer, B.W., Richmond, B.G., Pobiner, B.L., Green, D.J., Metallo, A., Rossi, V., Liutkus-Pierce, C.M., 2020. Snapshots of human anatomy, locomotion, and behavior from Late Pleistocene footprints at Engare Sero, Tanzania. Sci Rep 10, 7740.

• Hatala, K.G., Roach, N.T., Behrensmeyer, A.K., 2023. Fossil footprints and what they mean for hominin paleobiology. Evolutionary Anthropology : Issues, News, and Reviews 32, 39–53.

• Leakey, M.D., Hay, R.L., 1979. Pliocene footprints in the Laetolil Beds at Laetoli, northern Tanzania. Nature 278, 317–323.

• Lockley, M., Meldrum, J., Kim, J.Y., 2016. Major Events in Hominin Evolution, in : Mángano, M.G., Buatois, L.A. (Eds.), The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events : Volume 2 : Mesozoic and Cenozoic, Topics in Geobiology. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 411–448.

• Masao, F.T., Ichumbaki, E.B., Cherin, M., Barili, A., Boschian, G., Iurino, D.A., Menconero, S., Moggi-Cecchi, J., Manzi, G., 2016. New footprints from Laetoli (Tanzania) provide evidence for marked body size variation in early hominins. eLife 5, e19568.

• Mayoral, E., Díaz-Martínez, I., Duveau, J., Santos, A., Ramírez, A.R., Morales, J.A., Morales, L.A., Díaz-Delgado, R., 2021. Tracking late Pleistocene Neandertals on the Iberian coast. Scientific Reports 11, 1–12.

• Mayoral, E., Duveau, J., Santos, A., Ramírez, A.R., Morales, J.A., Díaz-Delgado, R., Rivera-Silva, J., Gómez-Olivencia, A., Díaz-Martínez, I., 2022. New dating of the Matalascañas footprints provides new evidence of the Middle Pleistocene (MIS 9-8) hominin paleoecology in southern Europe. Sci Rep 12, 17505.

• McNutt, E.J., Hatala, K.G., Miller, C., Adams, J., Casana, J., Deane, A.S., Dominy, N.J., Fabian, K., Fannin, L.D., Gaughan, S., Gill, S.V., Gurtu, J., Gustafson, E., Hill, A.C., Johnson, C., Kallindo, S., Kilham, B., Kilham, P., Kim, E., Liutkus-Pierce, C., Maley, B., Prabhat, A., Reader, J., Rubin, S., Thompson, N.E., Thornburg, R., Williams-Hatala, E.M., Zimmer, B., Musiba, C.M., DeSilva, J.M., 2021. Footprint evidence of early hominin locomotor diversity at Laetoli, Tanzania. Nature 600, 468–471.

• Neto de Carvalho, C., Muñiz, F., Galán, J.M., Rodríguez-Vidal, J., Gómez, P., Toscano, A., Ruiz, F., Belo, J., Belaústegui, Z., Cáceres, L.M., Finlayson, G., Finlayson, S., Guzmán, F.G., Finlayson, C., 2020. First vertebrate tracks and palaeoenvironment in a MIS-5 context in the Doñana National Park (Huelva, SW Spain). Quaternary Science Reviews 243, 106508.

• Neto de Carvalho, C., Muñiz, F., Cáceres, L.M., Rodríguez-Vidal, J., Medialdea, A., Val, M. del, Cunha, P.P., García, J.M., Giles-Guzmán, F., Carrión, J.S., Belaústegui, Z., Toscano, A., Gómez, P., Galán, J.M., Belo, J., Cachão, M., Ruiz, F., Ramirez-Cruzado, S., Finlayson, G., Finlayson, S., Finlayson, C., 2023. Neanderthal footprints in the « Matalascañas trampled surface » (SW Spain) : new OSL dating and Mousterian lithic industry. Quaternary Science Reviews 313, 108200.

• Nicolas, G., Multon, F., Berillon, G., 2009. From bone to plausible bipedal locomotion. Part II : Complete motion synthesis for bipedal primates. Journal of Biomechanics 42, 1127–1133.

• Pastoors, A., Lenssen-Erz, T., Breuckmann, B., Ciqae, T., Kxunta, U., Rieke-Zapp, D., Thao, T., 2017. Experience based reading of Pleistocene human footprints in Pech-Merle. Quaternary International, With the back to the art. Context of Pleistocene cave art 430, 155–162.

• Pastoors, A., Lenssen-Erz, T., Ciqae, T., Kxunta, U., Thao, T., Bégouën, R., Biesele, M., Clottes, J., 2015. Tracking in caves : experience based reading of Pleistocene human footprints in French caves. Cambridge Archaeological Journal 25, 551–564.

• Ruiz, J., Torices, A., 2013. Humans Running at Stadiums and Beaches and the Accuracy of Speed Estimations from Fossil Trackways. Ichnos 20, 31–35.

• Sedrati, M., Morales, J.A., Duveau, J., M'rini, A.E., Mayoral, E., Díaz-Martínez, I., Anthony, E.J., Bulot, G., Sedrati, A., Le Gall, R., Santos, A., Rivera-Silva, J., 2024. A Late Pleistocene hominin footprint site on the North African coast of Morocco. Sci Rep 14, 1962.

• Topinard, P., 1877. L'anthropologie. C. Reinwald et cie.

• Vereecke, E., D'Août, K., Clercq, D.D., Elsacker, L.V., Aerts, P., 2003. Dynamic plantar pressure distribution during terrestrial locomotion of bonobos (Pan paniscus). American Journal of Physical Anthropology 120, 373–383.

• Villmoare, B., Hatala, K.G., Jungers, W., 2019. Sexual dimorphism in Homo erectus inferred from 1.5 Ma footprints near Ileret, Kenya. Scientific Reports 9, 7687.

• Wiseman, A.L.A., De Groote, I., 2018. A three-dimensional geometric morphometric study of the effects of erosion on the morphologies of modern and prehistoric footprints. Journal of Archaeological Science : Reports 17, 93–102.

Our knowledge of human evolution - biological, cultural and behavioural - is largely based on the fossilized bone remains of hominins and various archaeological materials (industries, occupation structures, animal remains, etc.). In recent years, however, a particular vestige has provided new information on our evolution : footprints.

Resulting from the deformation of the substrate following its interaction with the foot, footprints represent a particular temporal scale : brief moments of life often associated with snapshots (Hatala *et al.*, 2020 ; Duveau, 2021). Indeed, footprints are a particularly fragile material that must be quickly covered with sediment to be protected and preserved over time. This is why footprints from the same surface represent very short periods of time. This temporal scale is interesting because it is inaccessible from the more common paleoanthropological (fossilized bone remains) or archaeological (industries, occupation structures, animal remains...) materials, for which the period represented is often difficult to estimate (e.g. Farizy, 1994). Because of the particular temporal scale they illustrate, footprints may offer original and essential information for our understanding of human evolution : on the size and composition of groups, their locomotor characteristics and behaviours (e.g. Bennett *et* Morse, 2014 ; Bustos *et al.*, 2018 ; Duveau *et al.*, 2019). The Laetoli trackways are probably the most famous and evocative example of the potential of footprints. Discovered in the 1970s by Mary Leakey and her team, these 3.7 million-year-old footprints represent the earliest direct evidence of bipedalism in fossil hominins (Leakey *et* Hay, 1979 ; Masao *et al.*, 2016 ; McNutt *et al.*, 2021).

"Because of the particular temporal scale they illustrate, footprints may offer original and essential information for our understanding of human evolution : on the size and composition of groups, their locomotor characteristics and behaviours."

However, the study of footprints is a complex task. On the one hand, despite a succession of discoveries over the last two decades, footprints are relatively rare within the fossil record compared with the number of fossilized bone remains or archaeological artifacts (Lockley *et al.*, 2016 ; Hatala *et al.*, 2023). On the other hand, their morphology results from a combination of several factors that need to be understood in order to best infer the characteristics of the individuals who left them. Footprint morphology depends on the body (stature, body mass, anatomy) and locomotor (posture, gait, speed) characteristics of the individual, but also on the nature of the substrate (mineralogy, granulometry, humidity...) and taphonomic phenomena occurring after the track formation (e.g. Bennett *et* Morse, 2014). Because of this combination of factors, more and more experimental studies are being developed with the aim of studying the impact of one particular factor while controlling all the others (D'Août *et al.*, 2010 ; Dingwall *et al.*, 2013).

In this context, the aim of this article is to show the diversity of information that can be obtained from footprints, based on the research I have carried out over the last two years. To this end, I will focus on (1) experimental studies performed with the aim of quantifying the relationship between footprint morphometry and individual characteristics, and (2) their application to two fossil sites : Larache and Matalascañas. After presenting the sites and the experimental material, this article will detail the three types of information that can be inferred from footprints : biological, locomotor and behavioural characteristics. For each of these characteristics, methods, results and discussion will be presented.

Footprints and sites :

In this article, I will focus on two footprint sites : the Spanish site of Matalascañas and the Moroccan site of Larache (fig.1). These two sites have some similarities, notably being located in coastal environments, but were occupied by two different human taxa : Neandertals and *Homo sapiens*.

The Matalascañas site is located on the southwest coast of Spain, some 50 km southeast of the city of Huelva in the Doñana National Park. In

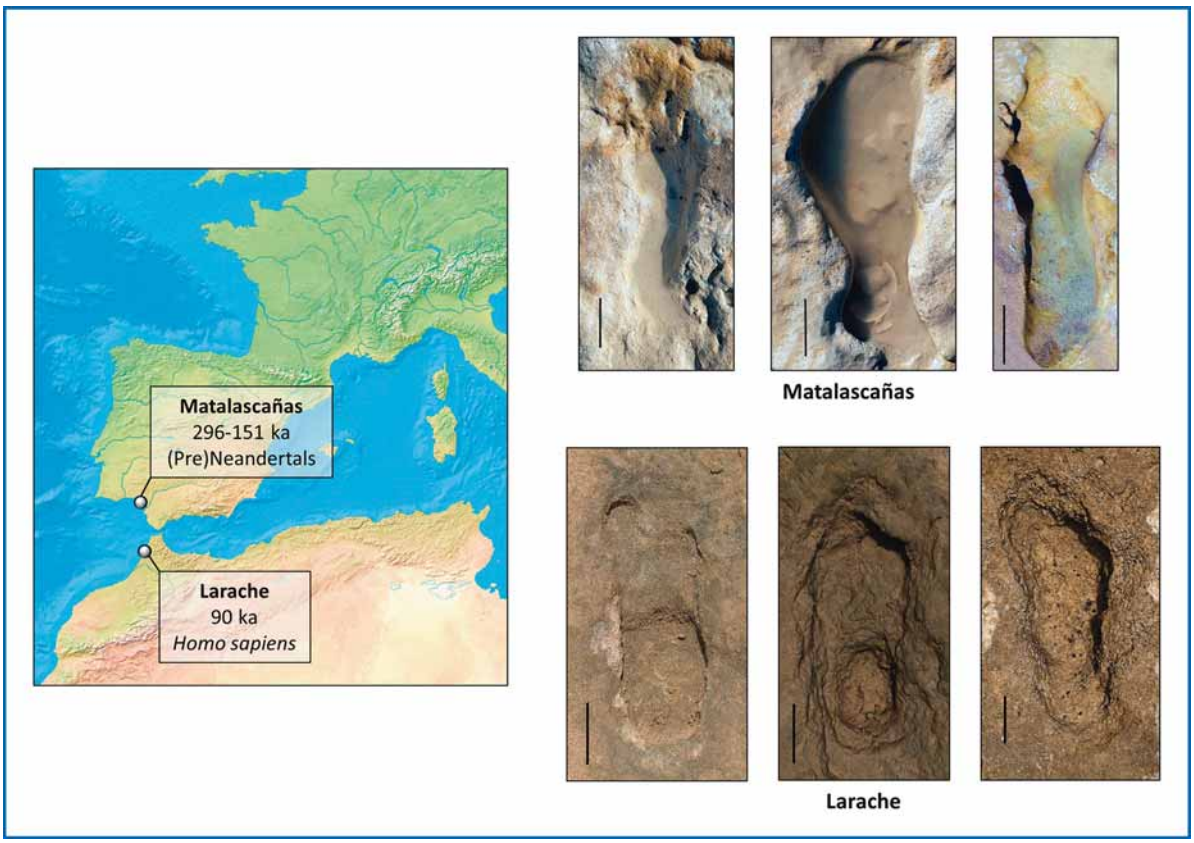


Figure 1 : Location of the Matalascañas (Spain) and Larache (Morocco) sites and photographs of some footprints found. (scale bar : 5 cm ; photos : E. Mayoral and M. Sedrati)

2020, 87 footprints were discovered on a sandy surface (Mayoral *et al.*, 2021), close to numerous animal tracks (Neto de Carvalho *et al.*, 2020). Most of these footprints are isolated, with only a few trackways including 2 to 3 footprints. The chronological context of the site is uncertain : depending on the study, the dates obtained range from 296,000 (Mayoral *et al.*, 2022) to 151,000 years (Neto de Carvalho *et al.*, 2023). The chronological framework, albeit variable, and the presence of Mousterian lithic industry (Neto de Carvalho *et al.*, 2023) allow to attribute the footprints to individuals of the Neandertal lineage.

The Larache site is located in northwest Morocco on the Atlantic coast between the cities of Rabat and Tangier. In 2022, 85 footprints were discovered in two sandy surfaces of fine to medium grain size, probably from the same period of occupation (Sedrati *et al.*, 2024). The ichnological assemblage is made up of both isolated footprints and several trackways. The stratigraphic characteristics seem to show that these prints date from the Upper Pleistocene, as attested by an OSL dating to 90,000 years (Sedrati *et al.*, 2024). In the absence of associated archaeological or paleoanthropological material, the footprints were attributed to *Homo sapiens* on the basis of chronological context (Sedrati *et al.*, 2024).

The characteristics of the hominins who left their footprints at these two sites were inferred from experimental studies conducted under similar substrate conditions. These studies were based on a total of 50 participants of varying ages (1-36 years old), from Europe and with no pathology. Participants were asked to make barefoot impressions using a habitual walk. The footprints were then photogrammetrically modelled in 3D using Agisoft Metashape software (v.2.0). The resulting 3D models were then subjected to morphometric analyses. The experimental studies were divided into two parts. The first part inves-

tigated the relationship between footprint morphometry and biological characteristics, while the second focused on locomotor characteristics.

From footprints to biological characteristics :

Because of their obvious link with foot anatomy, footprints are regularly used to infer various biological characteristics : stature, body mass, age and sex. These estimates are made in both paleoanthropological and forensic contexts.

Stature is the most widely estimated biological data from footprints. Its estimation is based on the highly correlated ratio between foot length and individual height (between 13 and 16%, depending on the populations) which was first quantified in the late 19th century (Topinard, 1877). However, it is important to remember that footprint length is not solely linked to foot length, and is also affected by the nature of the substrate in which the footprint is formed. In this context, the experimental study carried out enabled to quantify the relationships between the stature of the individuals and various morphometric characteristics (dimensions, surfaces, volumes) of the footprints (fig.2). As expected, and similar to other experimental studies (Dingwall *et al.*, 2013), total footprint lengths (notably between the base of the heel and the first three toes) are the variables most correlated with individual stature. However, other more rarely measured variables, such as tarsometatarsal lengths, are also highly correlated, which can be useful for estimating stature from an incomplete footprint (Duveau, 2022). Widths, areas and depths show much lower correlations (fig.2). Based on the equations obtained experimentally, statures were estimated for the Larache and Matalascañas sites. The Matalascañas footprints correspond to statures between 104 and 188 cm (mean : 144 cm ; Mayoral *et al.*, 2021), while the Larache footprints correspond to statures between 121 and 189 cm (mean : 160 cm ; Sedrati *et al.*, 2024).

A similar experimental approach was used for body mass. However, the correlation between this mass and the morphometric characteristics of the footprints is much weaker than for stature. Footprint area is the most correlated variable, but the associated correlation coefficient is too low ($r < 0.5$) to reliably estimate body mass from fossil footprints.

The age of individuals can also be estimated from the length of footprints, based on foot growth. However, this estimate is subject to considerable uncertainty, as the stature (and therefore foot length) of individuals of the same age can vary greatly. For this reason, it is preferable to estimate an age class (children, adolescents, adults) rather than a precise age. Such an estimate was made for the two fossil sites. In both cases, the different age classes are represented, but the patterns differ. At Matalascañas, adolescents are in the majority (Mayoral *et al.*, 2021), whereas at Larache, the distribution is more balanced (Sedrati *et al.*, 2024).

In some studies, sex is estimated from footprint morphology (e.g. Bennett *et* Morse, 2014 ; Villmoare *et al.*, 2019) but diagnostic criteria are far from consensual. Morphometric studies carried out on the experimental footprints have shown no difference in shape between males and females of the same age. The only notable difference is a greater average footprint length in males than in females. This difference in footprint length is due to the sexual dimorphism in the stature of modern populations. In some cases, this may allow us to infer the presence of females (corresponding to the smallest footprints) and males (corresponding to the longest footprints). However, such estimates cannot be made on a sample including all age groups (a print attributed by its length to an adult woman may have been made by an adolescent male). If the different age classes are represented, only the presence of adult males can be deduced from the largest statures, as is the case at Larache or Matalascañas (Mayoral *et al.*, 2021 ; Sedrati *et al.*, 2024).

Biological estimates based on footprints are common, but uncertain. In fact, they are linked to 4 sources of uncertainty that are important to consider. The first uncertainty concerns residual errors, quantified thanks to the correlation coefficient. The second type of uncertainty is specific to footprints, and concerns intra-individual variation : each individual will make footprints of varying sizes and shapes, even if they move in the same substrate with the same gait. This variation may be greater or lesser depending on the type of substrate, but also on morphometric variables. The experimental study carried out enabled us to quantify this intra-individual variation in coastal

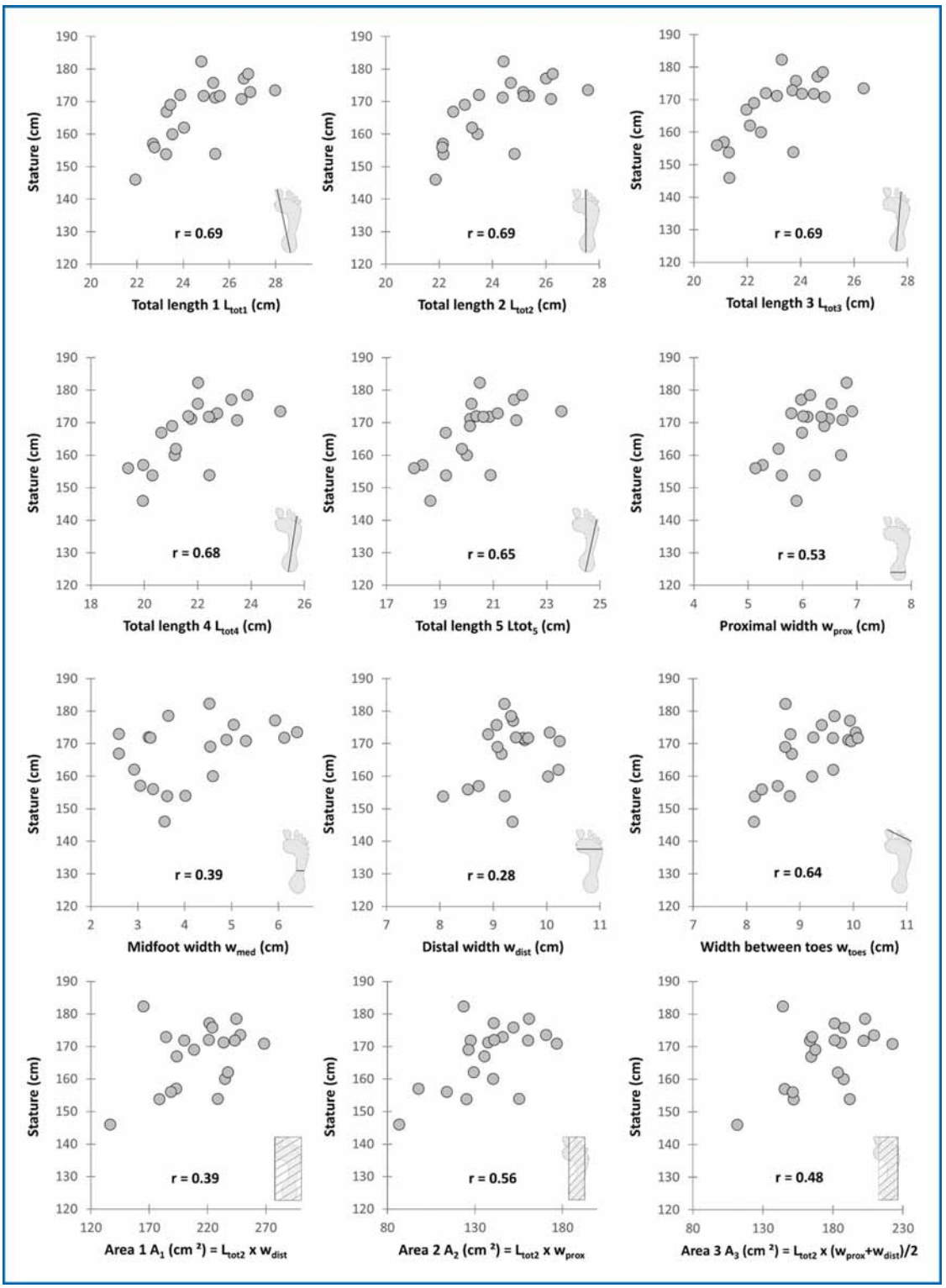


Figure 2 : Variation in individual stature as a function of the morphometric characteristics of their footprints (modified from Duveau, 2022)

environments. Length is the dimension showing the least variation, while footprint width shows the greatest variation (Duveau, 2022). However, even for length, the variation remains significant : the length of the footprints is between 95 and 115% of the length of the associated foot. It is therefore essential to take this type of variation into account, all the more so when biological estimates are made on isolated footprints for which we cannot access intra-individual variation. For example, due to this variation alone, an isolated footprint with an estimated stature of 1 m 85 could have been left by an individual whose actual stature is 1 m 60. The third source of error is inherent to paleoanthropology, since it concerns variations in body proportions of hominin species. The relationship between foot length and stature may differ between hominin species, but the fossil record is too fragmentary to know this relationship for other species than our own, including the well-represented Neandertals. The fourth and final source of error is taphonomic modifications. Following its formation, the morphology of a footprint can be modified by climatic or biological agents such as wind or precipitation, biasing the biological estimates that can be made (Wiseman *et* De Groote, 2018).

Despite these uncertainties, the study of footprints delivers information on the biology of individuals. This information provides a picture of the composition of groups that have now disappeared. However, the group reflected by footprints is not necessarily representative of the social group as a whole. Indeed, as footprints illustrate brief moments in the life of a group, they may reflect periods that are too short, during which only part of the group is represented. Furthermore, the vast majority of hominin footprint sites, including Matalascañas and Larache, are “passage” sites, not occupation sites. Only part of the social group, for example selected to carry out a task, could have left footprints.

From footprints to locomotor characteristics :

One of the most obvious aspects of footprints is that they reflect the locomotor behaviour of individuals. Trivially, it is easy to know whether footprints have been left by a biped or a quadruped.

Footprint trackways also provide data, such as step and stride lengths or the angle formed by the foot, that directly inform on the locomotor characteristics of an individual. These data can be used to estimate speeds (Ruiz and Torices, 2013) or simulate the locomotion of fossil species (Nicolas et al., 2009). In the case of both Larache and Matalascañas, step lengths, stride lengths and foot angles are included in the morphological range of the experimental footprints.

The distribution of plantar pressures is an important biomechanical data for understanding locomotion. It is inaccessible from fossilized bones but can be estimated from footprints based on their depth distribution. However, the correlation between depth and plantar pressure is variable, footprint depth is also strongly impacted by the nature of the substrate (e.g. Bates *et al.*, 2013 ; Hatala *et al.*, 2016). In this context, I investigated the experimental relationships between footprint depth and plantar pressures recorded on pressure plates. The aim of this research was, on the one hand, to see whether any differences could be perceived between the best-preserved footprints from Larache and Matalascañas and the experimental assemblage. On the other hand, a comparison of depth versus size was also carried out to see if developmental differences could be distinguished for each group. Such differences could provide unique insights into the learning of bipedalism in fossil hominin groups if footprints made by young children are discovered.

Footprint depth distribution was characterized by morphometric analyses (fig.3). Each footprint was divided into 10 equidistant sections, and the position of the maximum depth area in each section was marked by a landmark (fig.3-A). The average distribution of depths analysed by this method between the Larache, Matalascañas and experimental footprint sites is fairly similar, despite some differences (fig.3-B). The depth distribution does not follow a linear axis. At heel level, the greatest depths are located in the centre. These maximal depths are located to more lateral positions in the midfoot impression, and more medial positions at the ball of the foot. This pattern is consistent with the average distribution of plantar pressures in modern populations. Schematically, when the foot comes into contact with the ground, there is first of all significant contact with the heel, then less pressures on the lateral part of the midfoot and finally

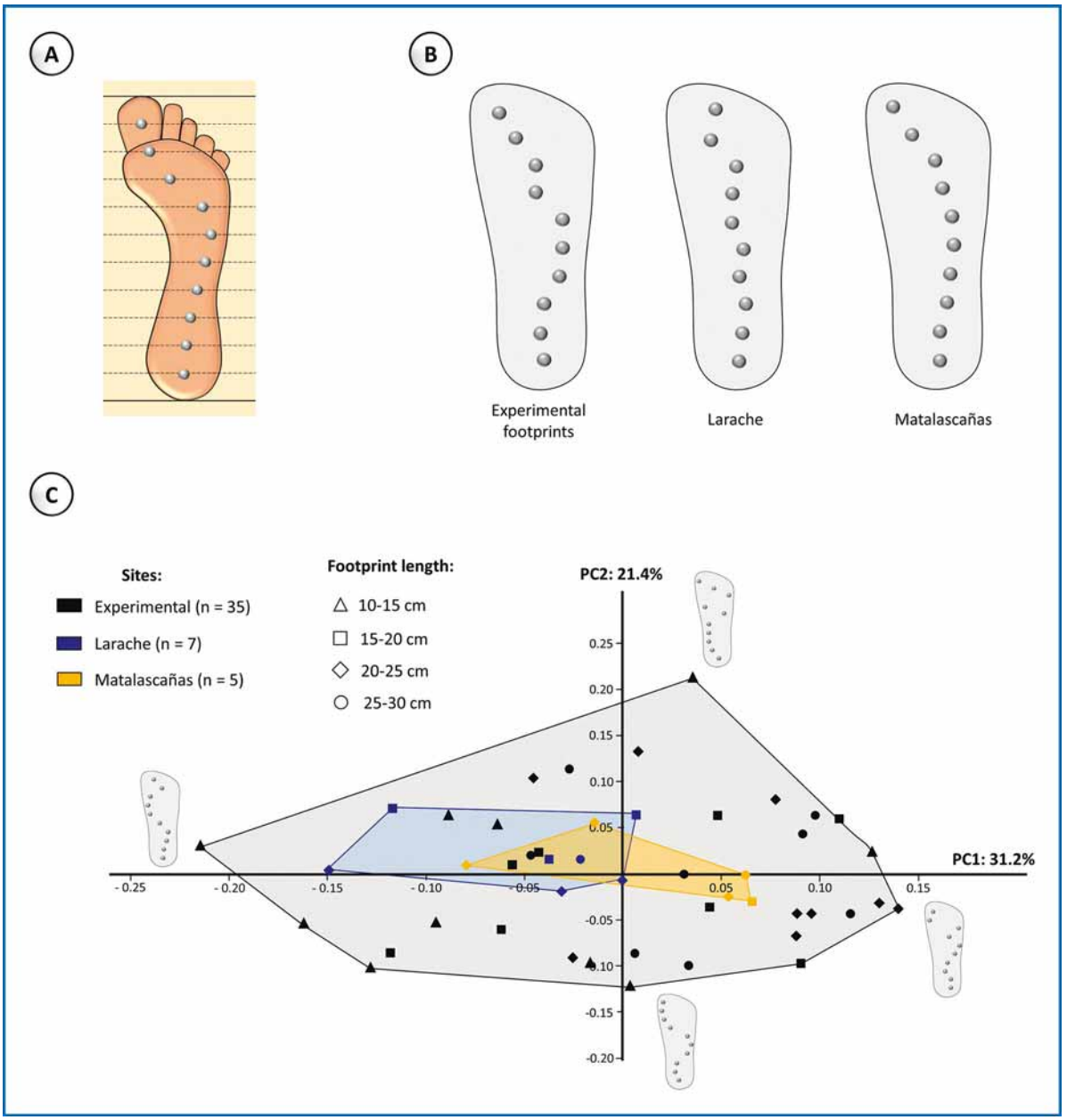


Figure 3 : Analysis of footprint depth distribution, left footprints were symmetrized so that all the footprints analysed corresponded to right footprints. A-Position of the landmarks used : 10 landmarks were positioned on equidistant sections perpendicular to the longitudinal axis of the footprint, the position of the landmark on each section corresponds to the areas of greatest depth. B-Average position of landmarks for experimental footprints and fossil footprints from Larache and Matalascañas. C-Principal Component Analysis performed on landmark coordinates subject to a Generalized Procrustean Analysis, removing dimensional and orientation effects to focus on shape. Experimental footprints correspond to individual averages.

very significant pressures on the metatarsal heads and first toes (especially the hallux) marking the propulsion phase (Elftman *et* Manter, 1935 ; Vereecke *et al.*, 2003).

Although similarities can be found between average depth and plantar pressure distributions, inter- and intra-individual variations must also be considered. Footprint depth distribution

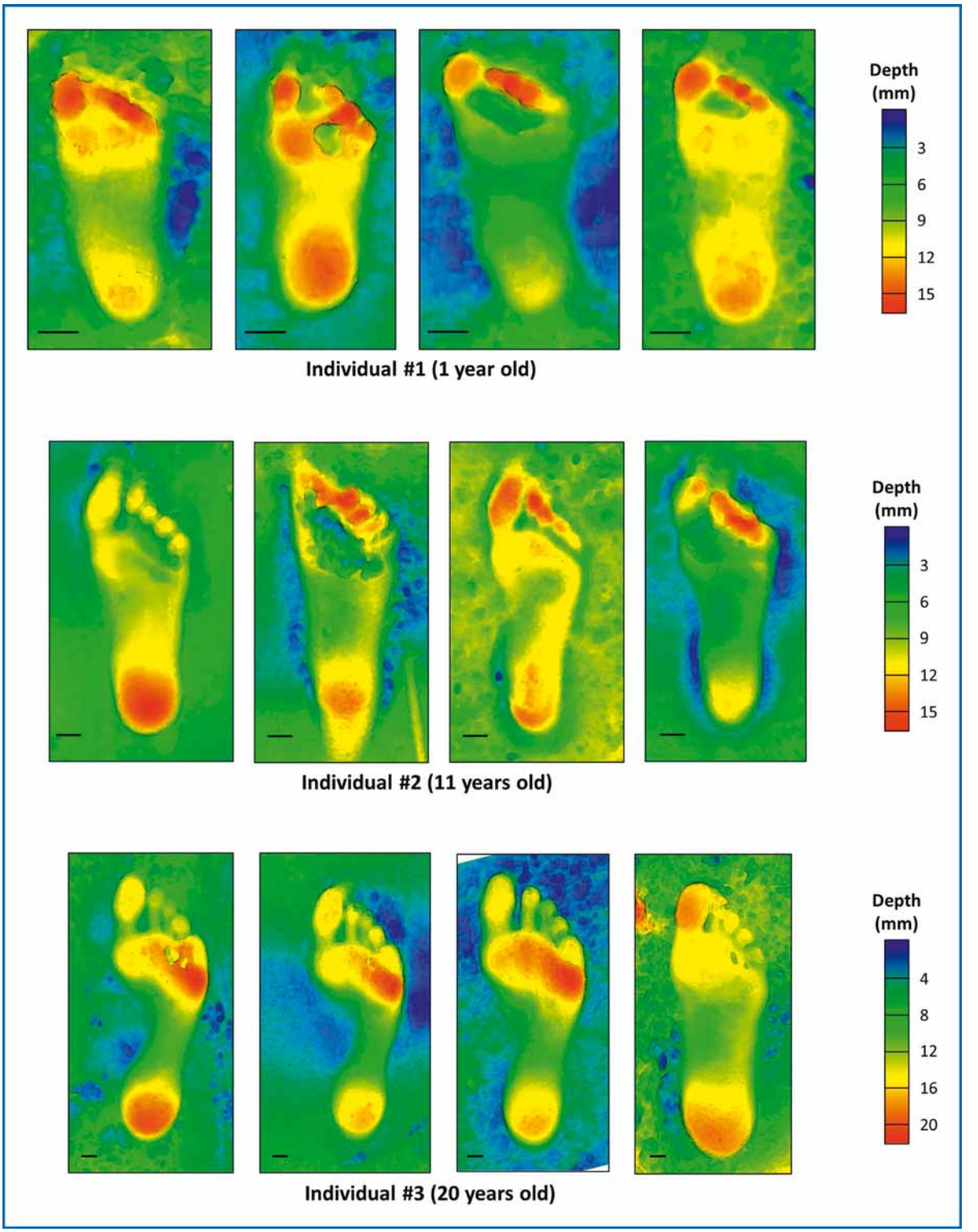


Figure 4 : Intra- and inter-individual variation in experimental footprint depths (scale bar : 2 cm). Depth maps were produced using CloudCompare software (v 2.13).

can be highly variable, as shown by the Principal Component Analysis (PCA) performed on landmark coordinates (fig.3-C). The first two principal components (PC) reflect the position of maximum depths in the midfoot and forefoot, while there is little variation in the position of maximum depths in the heel (fig.3-C). Morphological variation in the experimental footprints, represented on the PCA by individual mean values, includes the Matalascañas and Larache footprints. It is therefore impossible to differentiate between sites in terms of this depth distribution. Furthermore, the position of the experimental footprints in the PCA does not depend on the size of the footprints, and therefore on the age of the individuals, since it is impossible to make clear morphological distinctions between the 4 length classes used (fig.3-C). In addition to strong inter-individual variation, there is also strong intra-individual variation. As explained above, the same individual makes morphologically variable footprints, even in their depth distribution (fig.4).

There is therefore considerable inter- and intra-individual variation in footprint depth. Such variation also exists in the distribution of plantar pressures. Consequently, the correlation between depth and plantar pressure should be analysed not on an average scale, but on a case-by-case basis for each individual and each footprint. Such an analysis shows that the correlation is highly variable according to these two different levels. First of all, this correlation will vary between different footprints, even if they were left by the same individual in a similar substrate and using a single type of gait. There is also variation in correlation within each footprint itself, with the depth of some areas, such as the forefoot, being more correlated with plantar pressures than others, such as the heel. These differences in correlation within the footprint can be caused by a number of factors that can impact its morphology : slight differences in mineralogy, humidity or topography in different parts of the footprint, sediment remobilization caused by foot movement or taphonomic agents.

The analyses carried out showed that it was impossible to distinguish the Larache and Matalascañas sites from the experimental corpus on the basis of morphometric variables reflecting locomotor characteristics. It also highlights the considerable uncertainties involved in inferring the distribution of plantar pressures from the depth of footprints.

From footprints to behaviours :

Since footprints represent brief periods of life, a natural question to ask is : what were the individuals doing when they left their footprints ? Different methods can be used to answer this question. Behavioural interpretations of footprints is generally based on the context of discovery, in particular the material associated with the footprints (whether paleoanthropological, archaeological or ichnological) and environmental data. At the Matalascañas site, the orientation of human footprints towards animal tracks has been interpreted as possible hunting behaviour involving young individuals, possibly indicating complex social strategies (Mayoral *et al.*, 2021). At Larache, the footprints are oriented towards the shore, which could indicate the search for and use of maritime or coastal resources (Sedrati *et al.*, 2024). Behavioural interpretations can also be based on a so-called “morpho-classificatory” approach in which expert trackers will directly interpret a behaviour by observing footprints (Pastoors et al., 2015 ; 2017).

However, whatever the method used, it is difficult, if not impossible, to verify the behaviours interpreted. These behaviours must be treated as hypotheses, not facts. In the case of human footprints oriented towards animal tracks, do they really reflect hunting behaviour, or just different taxa moving in the same direction ? This question also raises the issue of the time scale represented by the footprints. Were the hominin footprints left before or after the animal tracks ? How much time separates them ? Observations made during the experimental study showed that footprints on the same surface could have been made over a period ranging from a few minutes to several days. Reliably inferring behaviour from footprints is therefore far from easy.

Conclusion

The studies that I carried out over the last two years have highlighted both the potential of footprints and their limitations. Yes, footprints often provide original information on the biology and locomotion of the individuals who left them. However, the study of footprints is subject to a number of inherent uncertainties that need to be

taken into account. On the one hand, the morphology of footprints depends not only on the biological and biomechanical characteristics of the individuals themselves, but also on the nature of the substrate, which can induce strong intra-individual morphological variation. On the other hand, as footprints represent brief periods of life, it is difficult to associate them with a precise behaviour or to know whether they are representative of an entire social group. Here, on a different time scale from fossilized bone remains, we find the sampling bias inherent in paleontology.

The studies that has been realised are based on a morphometric method and a specific experimental framework, a sandy substrate in coastal environments, enabling application to the Larache and Matalascañas footprints. It will of course be necessary in future analyses to diversify the substrate type in order to cover the full range of depositional conditions encountered in fossil footprint sites. In addition, it would be interesting to integrate a greater diversity of participants in the experiments, by including different behaviours (usually shod or unshod individuals), geographical origins and taxa (human and non-human primates).

Finally, the information provided by footprints should not be used in isolation from other types of material. An integrative approach is needed, based on the complementarity of data obtained from osteological, ichnological and archaeological remains. It is through such a combined approach that it will be possible to obtain a picture of our evolution as accurate as possible.

Acknowledgements :

First of all, I would like to express my gratitude to the Fyssen foundation for funding my research over the past two years. I would also like to thank my tutor M. Soressi for her comments on my project. I would also like to thank the members of the DFG Center for Advanced Studies ''Words, Bones, Genes, Tools'' laboratory at the University of Tübingen, and in particular K. Harvati and M. Doll, for welcoming me and enabling me to work in optimal conditions. I am also very grateful to E. Mayoral and M. Sedrati for allowing me to work with them on the Matalascañas and Larache fossil footprints. I would also like to express my great gratitude to all those who took part in the experiments. Finally, I would like to thank G. Berillon and C. Verna and the members of the International Research Network “Bipedal Equilibrium” for their advice and support during the development of this project on footprints.

Sur les traces des premiers débitages par pression au Japon : Fonctionnement et économie de l'outillage de pierre taillée à Pirika, île d'Hokkaïdō, Japon

Eugénie GAUVRIT ROUX

Postdoctorante, Géosciences Rennes UMR 6118 CNRS, membre associé au CREAAH UMR 6566 CNRS.

Résumé

L'histoire des techniques est jalonnée d'innovations plus ou moins pérennes qui ont transformé les les modes de vie des sociétés humaines au cours des millénaires et leur ont permis d'investir une grande variété d'environnements. La production d'outils par pression compte parmi les innovations ayant marqué un changement technique majeur au cours de cette histoire. Après son émergence pendant le Dernier Maximum Glaciaire, elle a été mise en œuvre pendant plus de dix millénaires pour répondre aux besoins des groupes humains en milieux subarctique et arctique au Nord-Est de l'Asie et en Amérique du Nord. Pour comprendre comment ce bagage technique éminemment innovant a participé à l'adaptation des sociétés humaines aux environnements froids, cet article analyse le fonctionnement et l'économie de l'outillage de pierre taillée du site de Pirika (Nord du Japon), qui livre l'un des plus anciens ensembles à composante lamellaire par pression connu en Asie du Nord-Est. L'anticipation des besoins a eu une place considérable dans l'organisation techno-économique de Pirika et cela a probablement largement participé au succès des technologies lamellaires par pression en milieu froid.

Mots clefs

Dernier Maximum Glaciaire, Outillage lithique, Débitage lamellaire par pression, Japon, Analyse fonctionnelle, Technologie lithique

Early pressure knapping microblade technologies in Japan: functioning and economy of stone tools at Pirika, Hokkaido Island

Abstract

The history of techniques is punctuated with innovations which transformed human ways of life over the millennia, enabling people to live in a wide variety of environments. The production of tools by pressure knapping is one of those innovations marking a major technical change. After its emergence during the Last Glacial Maximum, it was implemented for over ten millennia to meet the needs of human groups in subarctic and arctic environments in Northeast Asia and North America. This paper analyses the functioning and the economy of the stone tools from the Pirika site (Japan), which yields one of the earliest known pressure microblade component in Northeast Asia. The purpose is to understand how this innovative toolkit participated in the adaptation of human societies to cold environments. The anticipation of future needs had a key role in the techno-economic organisation at Pirika. This is likely to have greatly contributed to the success of pressure microblade technologies in cold environments.

Key-words

Last Glacial Maximum, Stone tools, Pressure microblade technology, Japan, Use-wear analysis, Lithic technology

1. Introduction

Le Dernier Maximum Glaciaire (DMG, ca. 26 500-19 500 cal. BP ; Clark et al., 2009) est une période de froid intense marquée par une innovation technique majeure à l'échelle de l'Humanité : vers 25 000 cal. BP les sociétés humaines d'Asie du Nord-Est commencent à détacher leurs outils des blocs de roche par pression, alors que pendant toute la Préhistoire les outils étaient presque exclusivement détachés par percussion. L'adoption du débitage par pression vise à confectionner de petits éclats fins et allongés, ou lamelles, particulièrement standardisées car l'application de la force sur le bloc de roche est désormais parfaitement maîtrisée. Ces premiers débitages lamellaires par pression émergent en Extrême-Orient, dans la zone Corée, Chine, Japon (Gómez Coutouly, 2018 ; Keates et al., 2019 ; Kuzmin et Keates, 2021), l'aire sibéro-mongole (Inizan, 2012 ; Inizan et al., 1992) ou au sud de la Sibérie (Kuzmin et al., 2005 ; Yue et al., 2021). Cette technologie novatrice accompagne ensuite le développement du peuplement humain en zone subarctique et arctique : elle est présente au Tardiglaciaire (ca. 19 000-12 000 cal. BP) dans une grande partie de la Sibérie, jusqu'au Kamtchatka et à l'Arctique russe en Iakoutie et en Tchoukotka (Dikov, 1996 ; Mochanov et Fedoseeva, 1996a, 1996b ; Slobodin, 2001 ; Gómez Coutouly, 2011), et se retrouve jusqu'au Nord-Ouest de l'Amérique du Nord en Alaska, ca. 14 000 cal. BP (Holmes, 2001 ; Gómez Coutouly et Holmes, 2018).

"Les sites d'Hokkaïdō offrent un aperçu des premiers temps des technologies lamellaires par pression et sont donc d'un intérêt considérable pour comprendre le succès de ce nouveau bagage technique dans un espace immense en période glaciaire."

FyssenAu Nord du Japon, l'île d'Hokkaïdō est considérée comme une zone d'émergence possible de ces technologies (e.g., Gómez Coutouly, 2018) puisque les premières composantes lamellaires par pression y sont attestées dès ca. 25 000 cal. BP, à une période où l'île est reliée au continent eurasiatique par la péninsule de PSHK (*Paleo-Sakhalin-Hokkaido-Kuril Peninsula*). Ces premières technologies lamellaires japonaises ne semblent toutefois pas faire l'objet d'une évolution locale comme c'est le cas dans le nord de la Chine ou dans le sud de la Sibérie et certains auteurs (Inizan, 1991 ; Takakura, 2012) considèrent donc que les industries lamellaires par pression se sont diffusées vers la péninsule japonaise depuis un foyer d'innovation extérieur au Japon.

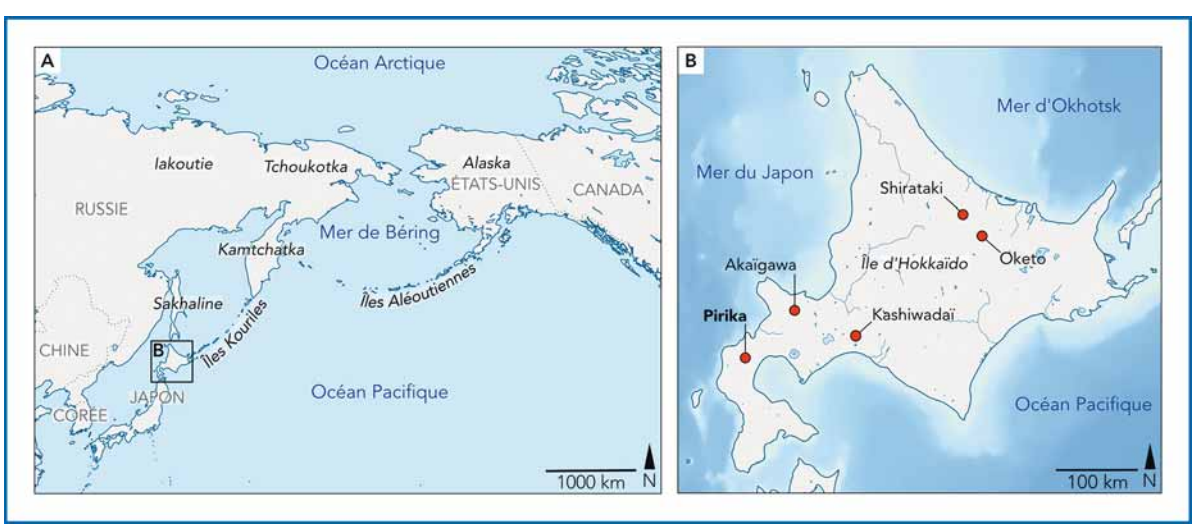


Figure 1 – Localisation de l'île d'Hokkaïdō au Nord du Japon (A) et du site de Pirika (B). Fonds de cartes : Wikicommons.

Les sites d'Hokkaïdō offrent un aperçu des premiers temps des technologies lamellaires par pression et sont donc d'un intérêt considérable pour comprendre le succès de ce nouveau bagage technique dans un espace immense en période glaciaire. Le riche assemblage lithique de Pirika (locus A) est, avec Kashiwadaï I, la plus ancienne attestation de débitage lamellaire par pression du Japon et l'une des plus ancienne au monde (Figure 1 ; Naganuma, 1985 ; Inizan, 1991, 2012 ; Takakura, 2012). À partir d'une approche croisant analyse fonctionnelle et technologique du matériel lithique du site de Pirika, cet article cherche à comprendre à quelles finalités répondent les premiers débitages par pression au Japon et comment ce bagage technique éminemment innovant est organisé.

2. Pirika : un site de plein air du Dernier Maximum Glaciaire

Pirika locus A se trouve à Imakane au Sud d'Hokkaïdō. C'est un site de plein air fouillé à partir de 1987 sur une surface d'environ 95 m^2 (Naganuma, 1985). Les datations du locus A s'échelonnent entre 25 et 20 000 cal. BP. Pirika ne livre pas de faune et seulement de très rares charbons, mal conservés comme généralement en contexte pléistocène sur l'île d'Hokkaïdō. Les données palynologiques montrent que l'environnement au sud de la péninsule de PSHK est composé de forêts froides de conifères et de zones steppiques pendant le DMG (Naganuma, 1985 ; Iwase, 2016).

L'ensemble lithique du locus A livre des dizaines de milliers de pièces réparties dans plusieurs concentrations (Figure 2). Ce travail se focalise sur les concentrations 1, 2, 3, 4 et 11, datées de ca. 25-23 000 cal. BP (Naganuma, 1985 ; Ono et al., 2002). Les concentrations 1 à 3 sont associées à la méthode Togeshita, qui consiste à détacher des lamelles sur la tranche d'éclats épais aménagés unifacialement ; les lamelles obtenues sont étroites et de profil droit (Tsurumaru, 1979). La méthode Togeshita est aussi utilisée dans les concentrations 4 et 11, mais l'essentiel des lamelles est ici produit avec la méthode Rankoshi, qui consiste à détacher des lamelles dans la longueur de nucléus aménagés bifacialement et précédemment employés pour produire des lames (Tsurumaru, 1979 ; Takakura, 2012). Les lamelles obtenues sont relativement larges et ont souvent un profil torse.

L'échantillon pour l'observation tracéologique comprend 358 pièces : 212 proviennent des concentrations 1 à 3, 56 de la concentration 4 et 90 de la concentration 11. Deux principales matières premières ont été exploitées : le shale, une boue silicifiée à grain fin disponible localement (i.e., à quelques centaines de mètres du site), domine largement les ensembles. L'obsidienne, un verre volcanique, est minoritaire, en particulier dans les concentrations 1, 2, 3. Cette roche provient essentiellement des sources d'Akaïgawa (ca. 100 km de Pirika) et, dans une moindre mesure, de Shirataki (ca. 300 km) et d'Oketo (ca. 300 km). Ces trois sources sont situées en direction du nord-est de l'île (Naganuma, 1985 ; Figure 1). L'échantillon comprend 296 pièces en shale (83 %), 61 en obsidienne (17 % ; provenant exclusivement des concentrations 4 et 11) et une pièce en roche indéterminée. Il est centré sur les lamelles brutes (n = 268 ; 238 en shale et 29 en obsidienne) et les lames (n = 64 ; 50 en shale et 14 en obsidienne) et inclut une partie de l'outillage retouché : l'étude des grattoirs complète le travail que S. Yabushita mène sur des burins et les perçoirs du site (Yabushita, 2012, 2014, sous presse).

La surface des artefacts a été examinée à l'œil nu, à la loupe binoculaire et au microscope optique à réflexion lumineuse pour identifier une série d'endommagements liés à la fabrication, à l'utilisation ou à l'altération des objets : fractures, esquillements, émoussés, stries, lustrés et polis, résidus. Chaque type d'endommagement cohérent avec une utilisation a été décrit selon ses attributs (e.g., localisation, organisation, morphologie, orientation, intensité, délinéation), dont les propriétés ont été combinées et croisées aux données expérimentales et ethnoarchéologiques pour parvenir à une interprétation fonctionnelle. Les données fonctionnelles ont été croisées aux données technologiques et pétroarchéologiques pour approcher au plus près le système lithique.

L'état de conservation des pièces en shale est satisfaisant (altérations mécaniques et chimiques d'intensité généralement faible), tandis que les pièces en obsidiennes sont plus altérées. Nous verrons qu'une analyse de la chrono-

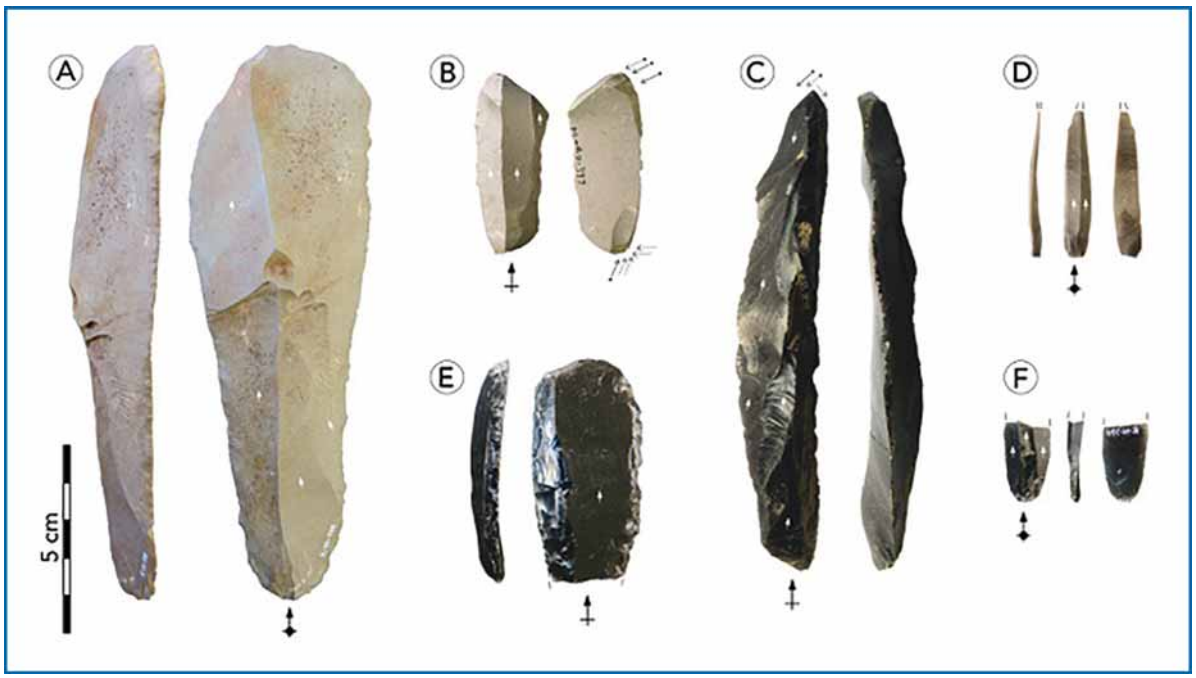


Figure 2 – Exemples de lames et lamelles de Pirika locus A. A et E-Grattoirs sur lames retouchées. B et C-Burins sur lame. D et F-Lamelles Rankoshi. A, B, D-Shale. C, E, F-Obsidienne.

logie relative entre stigmates de production, d'altération et d'utilisation participe à retracer des biographies complexes d'objets et montre que l'altération mécanique n'est pas nécessairement intervenue après la phase d'abandon des objets archéologiques.

3. Des activités tournées vers l'exploitation des ressources animales

L'analyse fonctionnelle montre que 37 des 358 pièces échantillonnées ont des traces d'utilisation (10 %). Cela concerne 6/212 pièces des concentrations 1-3 (3 %), 6/56 de la concentration 4 (16 %) et 22/90 de la concentration 11 (24 %). Les activités identifiées sont essentiellement liées à l'exploitation des ressources animales.

Les lamelles comptent parmi les pièces où les traces d'utilisation sont les plus rares : 7/268 lamelles brutes ont des traces d'utilisation (2,6 %). Il s'agit de deux pièces de la concentration 4 et de cinq de la concentration 11 (Figure 3). Toutes les lamelles avec des traces fonctionnelles sont en obsidienne, obtenues par la méthode Rankoshi et fracturées (quatre fragments mésiaux et trois proximaux). Les traces sont localisées sur un seul bord latéral (six cas) et sur les deux bords latéraux dans un cas. Les lamelles ont servi à découper des matériaux tendres ou semi-durs (six cas) et à racler probablement de la peau sèche (un cas). Les traces de découpe sont parallèles (quatre cas) ou obliques (deux cas) à la longueur des pièces, ce qui témoigne de deux cinématiques de découpe distinctes. Bien que les traces d'emmanchement soient absentes, on peut supposer que les lamelles étaient emmanchées puisque leurs petites dimensions (en moyenne 26 × 10 × 3 mm pour les pièces avec des traces d'utilisation) rendent leur manipulation difficile sans manche. Les deux cinématiques de découpe identifiées peuvent ainsi correspondre à des fixations différentes où les lamelles sont parallèles ou obliques au manche du couteau. Ces deux types de fixation sont reconnus dans le registre archéologique sibérien livrant des lamelles par pression fixées à des manches en matière osseuse ou végétale ; la fixation latérale parallèle au manche est la plus commune pour les contextes de la fin du Pléistocène (e.g., à Bol'shoi Iakor' ; Ineshin et Teten'kin, 2010) et la fixation oblique des lamelles n'est pour l'instant documentée qu'en contexte holocène (à Zhokhov ; Girya et Pitul'ko, 2003).

Parmi les 64 lames analysées, 46 sont brutes et 11 d'entre elles ont des traces d'utilisation (24 %) : cinq proviennent de la concentration 2 (Figure 3), trois de la concentration 4 et trois de la concentration 11. Ces pièces sont en shale et les traces sont localisées sur leurs longs tranchants latéraux. Ces bords ont le plus souvent servi pour la découpe (dans sept cas les usures de découpe sont présentes sur les deux tranchants latéraux et sont semblables sur les deux bords, et dans un cas un seul bord a des traces), plus rarement pour le raclage (sur ces trois lames seul un bord est utilisé). Les lames brutes ont été employées pour la découpe de matière carnée ou cutanée (deux outils), de peau sèche (un outil), de matière semi-dure (quatre outils) et le sciage de matière dure probablement osseuse (un outil). Les matériaux raclés sont différents dans chaque cas : matière dure, matière tendre abrasive, peau sèche.

Les lames à retouche latérale ou d'extrémité sont les outils présentant le plus souvent des traces d'utilisation (14/18 ; 78 %). Dix de ces pièces avec des usures fonctionnelles sont en shale (grattoirs, burins, lames retouchées ou tronquées) ; trois proviennent de la concentration 4 et sept de la concentration 11 ; quatre autres sont en obsidienne (trois grattoirs et un burin de la concentration 11). Les types d'outils ont les mêmes modes de fonctionnement quelle que soit la matière première.

Les huit grattoirs de la concentration 11 analysés ont servi à racler des peaux avec un angle de travail ouvert à l'aide de leur front large et convexe où les usures sont centrées et limitées au fil du tranchant. Lorsque les usures sont suffisamment développées, leurs caractéristiques montrent que les peaux animales ont été travaillées sèches. L'interruption de l'émoussé, du poli mat et rugueux et des fines stries à fond rugueux par de nouvelles générations de retouche montre que les outils ont été affûtés au cours de l'activité. Dans sept cas seul le front a des traces d'utilisation et une grande lame (140 × 44 × 15 mm) a aussi servi à découper de la peau sèche avec ses deux bords latéraux retouchés.

Deux des quatre burins analysés ont des traces d'utilisation ; ils proviennent de la concentration 11 ; l'un est en shale, l'autre en obsidienne. Ils ont servi à racler un matériau dur avec un pan de burin et l'outil en obsidienne a aussi servi à rainurer un matériau dur avec le biseau. Sur cette pièce, la présence ponctuelle de poli lisse associé à des stries à fond lisse suggère le travail de matière osseuse.

Trois lames retouchées de la concentration 4 et une lame tronquée de la concentration 11 ont des traces d'utilisation : les traces sont localisées sur les bords latéraux (un seul bord dans deux cas et les deux bords dans deux cas). Deux lames retouchées ont servi à découper un matériau tendre abrasif, probablement de la peau sèche dans un cas. Une lame retouchée à servi à racler un matériau semi-dur abrasif avec un bord. Les deux tranchants bruts de la lame tronquée ont servi à scier un matériau dur ; la lame a ensuite servi en pièce intermédiaire pour percuter une matière dure avec ses extrémités distale et proximale.

En parallèle de l'utilisation des lames et lamelles, les éclats et éclats laminaires en shale ont parfois été utilisés : un des quatre éclats laminaires analysés a servi à racler une matière tendre, probablement de la peau, avec un tranchant latéral (concentration 1-3) ; un des onze éclats bruts a servi à scier une matière dure abrasive avec ses deux tranchants latéraux (concentration 11) ; et un des deux éclats retouchés – un racloir latéral – a servi à gratter de la peau sèche (concentration 4).

Ces données montrent que les tranchants latéraux des lamelles, lames et éclats bruts ou retouchés étaient relativement polyvalents. Lorsque les traces d'utilisation sont suffisamment préservées et développées, on voit qu'ils servaient pour le traitement boucher, l'artisanat du cuir, voire le travail de matières osseuses. Les grattoirs étaient spécialisés dans la fabrication du cuir à l'aide de gestes normés. Les données obtenues pour les burins, croisées à celles précédemment recueillies par S. Yabushita (2012, 2014, soumis), montrent que ces outils étaient surtout voués au raclage de matières dures comme l'os ou le bois de cervidé. L'outillage en shale et en obsidienne semble donc avoir été essentiellement dédié au traitement des ressources animales à Pirika. Ces données fonctionnelles fournissent un témoignage indirect d'artisanats pléistocènes dont il ne reste pas de vestige sur l'île pour la période.

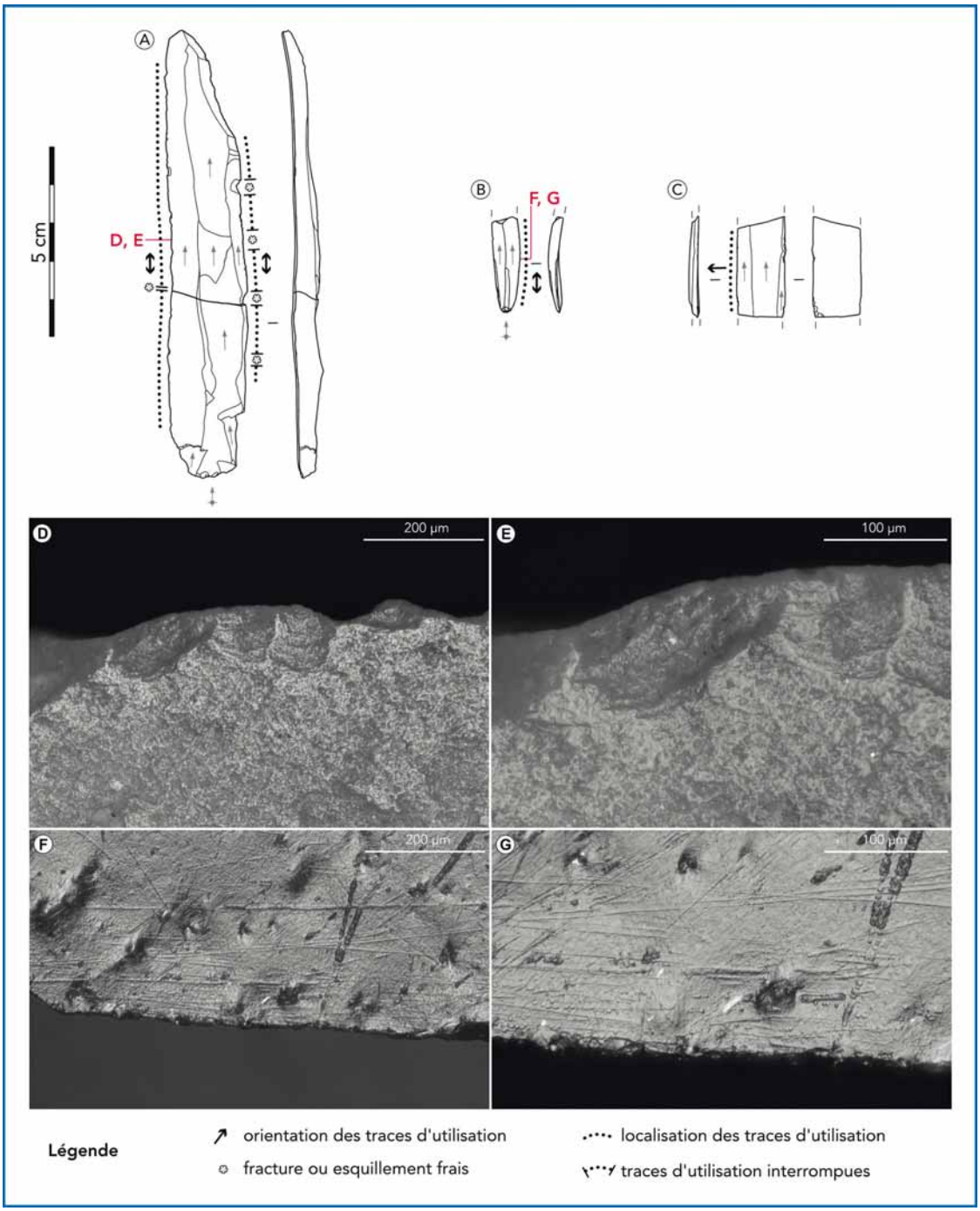


Figure 3 – Exemples de pièces brutes avec des traces d'utilisation. A-Lame en shale utilisée pour la découpe de matière tendre carnée ou cutanée avec ses deux bords latéraux, concentration 2. B-Lamelle Rankoshi en obsidienne utilisée pour la découpe de matière tendre, concentration 11. C-Lamelle Rankoshi en obsidienne utilisée pour le raclage de matière semi-dure abrasive (peau sèche ?), concentration 11. D, E-Fines stries parallèles au tranchant, poli rugueux d'extension modérée à délimitations floues, faible émoussé, liés à la découpe de matière tendre cutanée ou carnée. F, G-Longues stries fines parallèles au tranchant d'extension modérée, faible esquillement et faible abrasion du fil, liés à la découpe de matière tendre.

4. De la biographie des outils à l'organisation techno-économique

Restituer la biographie des objets (Kopytoff, 1986) consiste à établir la chronologie relative entre les étapes de fabrication, d'utilisation, d'affûtage, de recyclage, de transport et d'altération des outils. Cela donne accès à l'économie de l'outillage, centrée sur la phase de consommation des objets. Cette consommation peut notamment être différenciée (i.e., selon les types de supports ou de matériaux), différée (i.e., segmentation dans le temps et l'espace des étapes de production et d'utilisation), immédiate (i.e., pas de segmentation), spécialisée, versatile, intensive. L'économie de l'outillage, croisée aux modalités d'acquisition et de circulation des matériaux (économie des matières premières) et aux modalités de production des outils (économie du débitage), permet d'approcher l'organisation techno-économique (Inizan, 1980 ; Perlès, 1991).

4.1. Consommation immédiate et peu intensive des outils en shale

Dans les différents locus de Pirika, les lames et les lamelles en shale ont en grande partie été produites sur place à partir d'une source locale, comme en attestent la présence de nombreux sous-produits du débitage (esquilles, éclats, nucléus, produits laminaires semi-corticaux ou à crête) et le grand nombre de séquences de débitage remontées (Naganuma, 1985). Les éclats et les esquilles représentent ainsi 90 % des concentrations 1-3, 99 % de la concentration 4 et 96 % de la concentration 11, tandis que les lamelles représentent respectivement 6 %, 0,3 % et 1,8 % de ces concentrations, les lames 0,4 %, 0,5 % et 1,8 % et les pièces retouchées (burins, grattoirs, lames retouchées, racloirs, perçoirs, pièces à retouche bifaciale) moins de 0,5 %. L'abondance de vestiges lithiques produits *in situ* et la rareté des pièces retouchées a permis de proposer que les différentes occupations de Pirika étaient principalement dédiées à la production lamino-laminaire (Naganuma, 1985 ; Naganuma et Terasaki, 2022). Cette interprétation reposant uniquement sur le registre lithique faute de restes osseux et végétaux est néanmoins cohérente avec les données fonctionnelles acquises dans cette étude : dans les différentes concentrations du locus A échantillonnées, on observe systématiquement un faible taux d'utilisation des supports et des biographies d'outils relativement courtes, sauf pour les rares pièces retouchées et pour certains objets en obsidienne.

Les pièces entretenues par affûtage en vue de prolonger leur durée d'utilisation sont peu nombreuses et il s'agit uniquement de lames – jamais de lamelles. L'affûtage n'est identifié que sur les extrémités retouchées des lames et ne semble pas avoir été une pratique courante sur les bords latéraux. Vingt et une lames en shale ont des traces d'utilisation et neuf d'entre elles ont des usures fonctionnelles sur leurs deux tranchants latéraux ; dans huit de ces cas, les tranchants utilisés n'ont assurément pas été affûtés puisqu'ils sont bruts, et pour la neuvième lame les bords latéraux ont été retouchés et utilisés mais il n'y a aucun indice d'affûtage. Le shale était donc vraisemblablement disponible en quantité suffisante pour préférer changer de bord ou d'outil sans chercher à entretenir les tranchants en vue de prolonger leur durée d'utilisation. L'utilisation des lames brutes en shale apparaît ainsi avoir été peu intensive et immédiate (source locale). En parallèle, les pièces retouchées en shale ont fait l'objet d'un soin particulier : les fronts de grattoir voire aussi les burins sont les seules parties des lames témoignant d'affûtage. Cet entretien a pu être lié à une nécessité technique (e.g., tranchant mousse inefficace pour certaines activités), corrélée à un gain de temps (i.e., espacement des phases de désemmanchement et de réemmanchement éventuelles) et à une valorisation technique de certains objets (e.g., les grandes lames en obsidienne circulant sur de longues distances sont peu nombreuses et ont pu être valorisées par rapport à celles en shale, matériau disponible localement et en abondance).

4.2. Des pièces en obsidienne aux longues biographies

Dans les concentrations 4 et 11 on observe une économie différenciée entre le shale et l'obsidienne (probablement liée aux distances d'approvisionnement) et entre les différents types de supports en obsidienne (probablement liée à leurs modalités d'introduction sur le site).

Ces différences sont perçues par l'analyse des états de surface : l'altération mécanique intense est fréquente sur les pièces en obsidienne et n'est pas identifiée sur celles en shale. Sur les pièces en obsidienne, cette altération mécanique intense est caractérisée par des stries abondantes

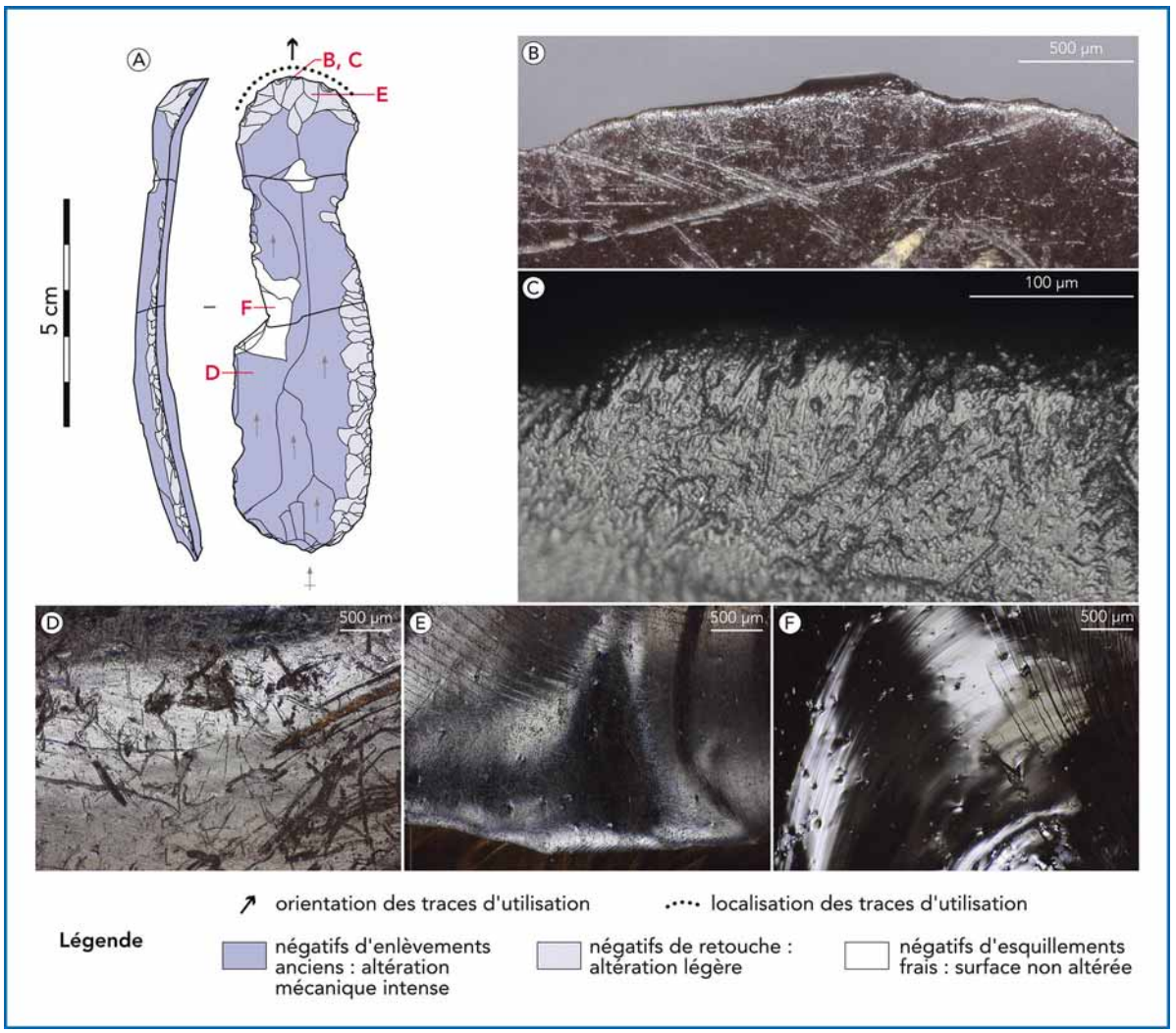


Figure 4 – Biographie d'un outil. A-Grattoir sur lame retouchée en obsidienne, concentration 11. B, C-Traces d'utilisation liées au grattage de peau avec le front ; la face inférieure présente une altération mécanique intense. D-Altération mécanique intense des négatifs d'enlèvements anciens. E-Altération légère des négatifs de retouche. F-Surface non altérée des négatifs d'enlèvements frais. La lame (A) a donc été débitée, puis altérée/transportée probablement brute (D), retouchée (E), utilisée (B, C), abandonnée, et de nouveau altérée pendant ou après la fouille (F).

d'orientation variable, un émoussé ou une abrasion et des écrasements des points saillants.

Ces stigmates ont une organisation technologique suggérant le développement de traces de transport depuis les gîtes éloignés de matière première. Sur les lames (concentrations 4 et 11), l'altération mécanique est localisée sur les négatifs d'enlèvement anciens et absente des négatifs de retouche, ce qui montre que les pièces ont été altérées/transportées après leur détachement et avant leur retouche, utilisation et affûtage (Figure 4). Sur les deux préformes de nucléus à lamelles Togeshita observées (concentration 11), l'ensemble des surfaces présente le même type d'altération mécanique intense, ce qui montre qu'elles ont été altérées/transportées après leur mise en forme et avant le détachement des lamelles. Les 29 lamelles en obsidienne (concentrations 4 et 11) n'ont en revanche jamais ce type d'altération mécanique intense.

Ces données suggèrent qu'après leur détachement des blocs d'obsidienne, les lames brutes

ont été altérées/transportées, retouchées, et utilisées pour une partie d'entre elles. Les nucléus à lamelles ont probablement circulé après leur mise en forme : les lamelles ont été produites à partir de nucléus altérés/transportés et elles n'ont que peu été altérées après leur détachement (Figure 5). Cette proposition est en accord avec 1) les données géochimiques montrant que l'obsidienne provient de sources situées de 100 à 300 km de Pirika, ce qui implique nécessairement un transport (Naganuma, 1985), et 2) la représentation des sous-produits des débitages laminaires et lamellaires en obsidienne à Pirika locus A (concentrations 4 et 11) : absence de nucléus à lames et rareté des éclats, mais présence de nucléus à lamelles à différents stades d'exploitation témoignant de l'import des lames et d'une production de lamelles *in situ*.

5. Anticipation des besoins : un facteur clef pour l'adaptabilité aux milieux froids

L'anticipation des besoins a eu une place considérable dans l'organisation techno-économique de Pirika et il est vraisemblable qu'elle ait également largement participé au succès des technologies lamellaires par pression en milieu subarctique et arctique. À Pirika, cette anticipation des besoins est perçue à travers plusieurs éléments :

1. La segmentation des chaînes opératoires

Une idée avancée pour comprendre le succès des premières industries lamellaires européennes est que la production d'outils à partir de petits volumes facilite la mobilité des objets ; cela permet potentiellement une relative indépendance par rapport aux gisements de matières premières et une mobilité importante des groupes humains (Bon, 2005). Ce raisonnement peut aisément être transposé aux premières productions lamellaires par pression du Nord-Est de l'Asie (Goebel, 2002). À Pirika, les pièces en obsidienne ont circulé sur de longues distances (jusqu'à 300 km) et la distribution de l'altération mécanique à la surface des pièces en obsidienne suggère le transport de nucléus à lamelles préformés et de lames brutes. La constitution de ces réserves en prévision des besoins futurs en matériaux et en tranchants utiles implique une segmentation dans le temps et l'espace entre production et utilisation de l'outillage. En milieu froid, la constitution de réserves de matériaux peut être une nécessité pour anticiper la période hivernale durant laquelle le couvert neigeux empêche la visibilité des gisements et complique leur accès. Par ailleurs, le traitement de peaux animales séchées mis en évidence à Pirika (sur les fronts de grattoirs, tranchants latéraux de lames et d'une lamelle) est par ailleurs un avantage pour des populations mobiles, puisqu'une peau sèche est bien plus légère qu'une peau fraîche et qu'elle se décompose moins vite, ce qui donne la possibilité de différer son traitement.

2. La surproduction et la standardisation de l'outillage

Le faible taux de lamelles portant des traces d'utilisation à Pirika (2,6 %) peut en premier lieu être lié au développement différent des traces selon les matières premières, puisque seules des lamelles en obsidienne ont des traces d'utilisation, alors qu'elles ne représentent que 11 % de l'échantillon de lamelles. Or, l'obsidienne est un verre volcanique où les traces se développent rapidement, tandis que le shale est une silicite moins fragile, où les traces n'ont donc pas la même intensité de développement. Les lamelles en obsidienne ayant plutôt été utilisées pour travailler des matériaux tendres, il ne peut être exclu que les traces liées à des tâches délicates ou brèves soient indétectables sur certaines pièces en shale. La rareté des pièces en shale avec des traces d'utilisation peut alors indiquer un remplacement fréquent des armatures sur les manches, même si elles n'étaient pas totalement usées.

Les faibles taux d'utilisation des lamelles par pression sont néanmoins une constante dans les sites pléistocènes ayant fait l'objet d'une étude tracéologique au Japon, en Sibérie et en Alaska : ils oscillent généralement entre environ 4 % et 15 % (Iwase, 2016 ; Iwase et al., 2016 ; Kanomata, 2005 ; Takase, 2008 ; Dikov et Kononenko, 1990 ; Gauvrit Roux et al., 2021, sous presse), sauf à Hopyeong-dong en Corée où 11/22 lamelles ont des usures fonctionnelles (Kononenko, 2008). Les taux d'utilisation souvent faibles suggèrent une surproduction d'outils standardisés fabriqués en série en prévision les besoins futurs. La standardisation des lamelles obtenues par pression devait permettre un remplacement rapide et facile des armatures sur les manches puisque chacune d'elles était interchangeable. Le caractère systé-

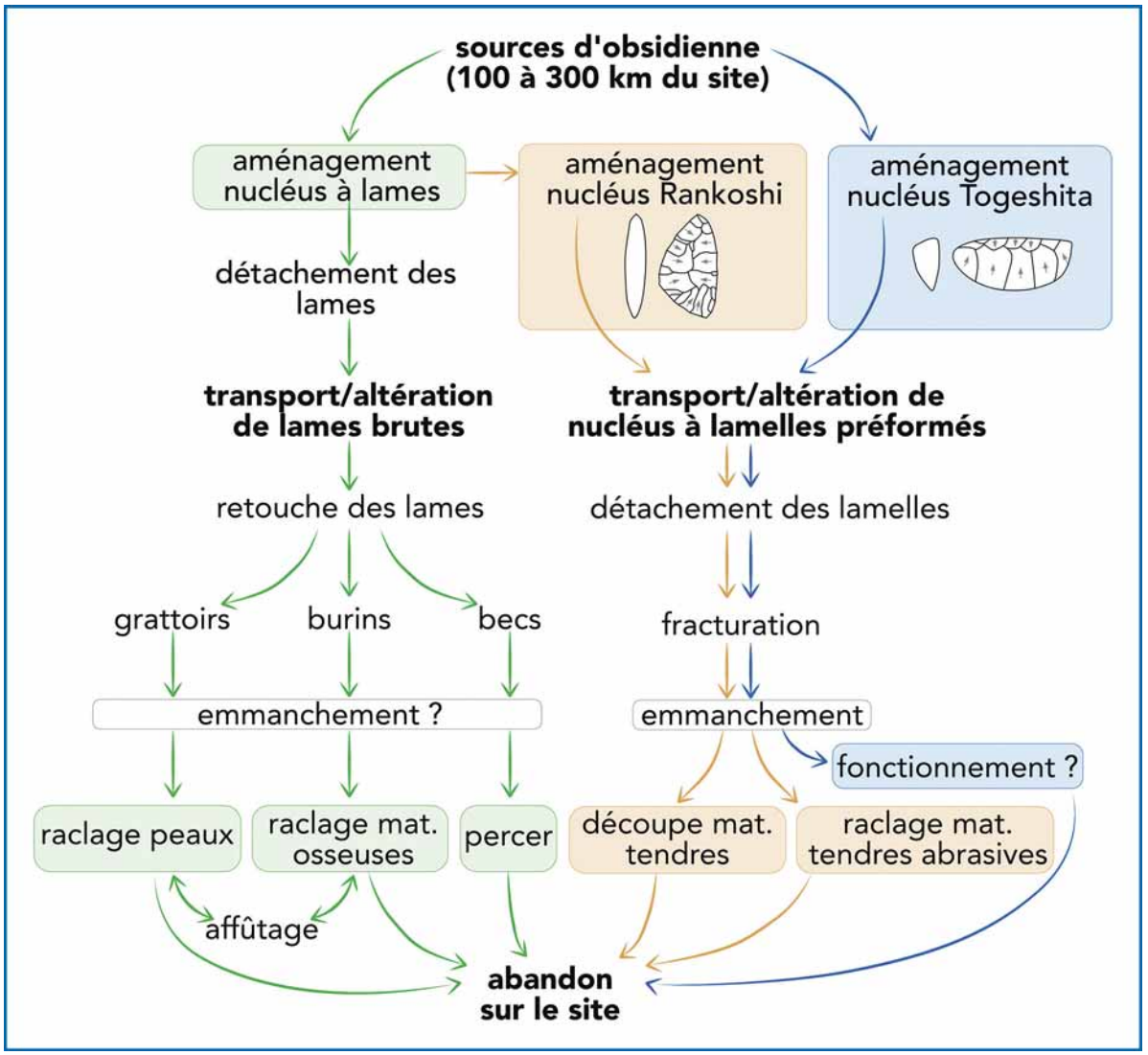


Figure 5 – Exploitation de l'obsidienne depuis les sources d'approvisionnement lointaines jusqu'à l'abandon des outils sur le site de Pirika.

matiquement polyvalent des lamelles par pression pléistocènes du Japon, de Corée, de Sibérie et d'Alaska montre par ailleurs que ces outils étaient produits pour répondre à des besoins variés (découpe, raclage, chasse).

6. Conclusion

Les productions lamellaires par pression de Pirika ont été fabriquées pour répondre aux besoins de groupes humains vivant en milieu froid pendant le DMG. Ce travail montre qu'à Pirika, le débitage par pression de lamelles standardisées ne répond pas à une spécialisation fonctionnelle de ces outils, mais à une relative versatilité. Le système lithique témoigne d'une économie basée sur la planification des besoins (segmentation des chaînes opératoires, constitution de réserves, surproduction), et cette capacité de planification a probablement été un élément crucial pour pouvoir investir de façon pérenne les environnements froids. Un enjeu majeur des recherches futures sera de comprendre à quelles finalités fonctionnelles répond l'importante variabilité des méthodes de débitage lamellaire par pression dès leur émergence sur l'île d'Hokkaïdō (Rankoshi, Togeshita, Yubetsu, Hiro-

sato, Oshorokko...), et comment elle s'articule avec les changements environnementaux marquant la fin de la dernière période glaciaire.

7. Remerciements

Cet article présente un pan des recherches effectuées dans le cadre d'un postdoctorat Fyssen mené entre avril 2021 et avril 2023 au Museum of the North-University of Alaska Fairbanks (États-Unis), à l'Irkutsk National Research Technical University (Fédération de Russie) et à l'Université d'Hokkaïdō à Sapporo (Japon), avec la supervision de C.E. Holmes et A.V. Teten'kin. Il m'est agréable de remercier l'ensemble des personnes ayant permis et accompagné l'étude du matériel de Pirika sur l'île d'Hokkaïdō, et en particulier M. Miyamoto, S. Yahara et l'ensemble du personnel du musée archéologique de Pirika à Imakane, Y. Terasaki du Service d'Archéologie d'Imakane, S. Yabushita du Service Historique de Kiyose et J. Takakura de l'Université d'Hokkaïdō à Sapporo. Je tiens également à remercier D. Pesesse pour son apport dans la réflexion sur la biographie des objets archéologiques, ainsi que P. Fernandes, V. Delvigne et L. Chesnaux pour leur apport méthodologique pour l'analyse des états de surface de l'outillage de pierre taillée.

Bibliographie

- BON F. (2005) – Little Big Tool. Enquête autour du succès de la lamelle, *in* F. Le Brun-Ricalens, J.-G. Bordes, et F. Bon (dir.), *Productions lamellaires attribuées à l'Aurignacien : Chaînes opératoires et perspectives technoculturelles*, Luxembourg, ArchéoLogiques, p.479-484.
- CLARK P.U., DYKE A.S., SHAKUN J.D., CARLSON A.E., CLARK J., WOHLFARTH B., MITROVICA J.X., HOSTETLER S.W., MCCABE A.M. (2009) – The Last Glacial Maximum, *Science*, 325, 5941, p. 710-714.
- DIKOV N.N. (1996) – The Ushki Sites, Kamchatka Peninsula, *in* H. West (dir.), *American Beginnings : The Prehistory and Palaeoecology of Beringia*, Chicago, p.244-250.
- DIKOV N.N., KONONENKO N.A. (1990) – Results of the Use-Wear Analysis of Wedge-Shaped Microcores from Level 6 of Ushki I in Kamchatka, *Ancient Monuments of the North of the Far East, Magadan, SVKNII DVO Academy of Science, USSR*, 9820, p. 170-175.
- GAUVRIT ROUX E., GÓMEZ COUTOULY Y.A., HOLMES C.E., HIRASAWA Y. (sous presse) – Early Beringian Traditions : Functioning and Economy of the Stone Toolkit from Swan Point CZ4b, Alaska, *American Antiquity*.
- GAUVRIT ROUX E., TETEN'KIN A.V., HENRY A. (2021) – Which Uses for the Late Glacial Microblades of Eastern Siberia ? Functional Analysis of the Lithic Assemblage of Kovrizhka IV, Level 6, *Proceedings of the Laboratory of Ancient Technologies*, 17, 2, p.9-22.
- GIRYA E.YU., PITUL'KO V.V. (2003) – Preliminary Results and Prospects for New Studies of the Site on the Zhokhov Island : Technological and Traceological Aspect, *in Natural History of the Russian Eastern Arctic in the Pleistocene and Holocene*, Moscou, GEOS, p.74-84.
- GOEBEL T. (2002) – The « Microblade Adaptation » and Recolonization of Siberia during the Late Upper Pleistocene, *Archeological Papers of the American Anthropological Association*, 12, 1, p.117-131.
- GÓMEZ COUTOULY Y.A. (2011) – *Industries lithiques à composante lamellaire par pression du Nord Pacifique de la fin du Pléistocène au début de l'Holocène : de la diffusion d'une technique en Extrême-Orient au peuplement initial du Nouveau Monde*, Thèse de doctorat, Paris X, Nanterre, Paris, 631 p.
- GÓMEZ COUTOULY Y.A. (2018) – The Emergence of Pressure Knapping Microblade Technology in Northeast Asia, *Radiocarbon*, 60, 3, p.821-855.
- GÓMEZ COUTOULY Y.A., HOLMES C.E. (2018) – The Microblade Industry from Swan Point Cultural Zone 4b : Technological and Cultural Implications from the Earliest Human Occupation in Alaska, *American Antiquity*, 83, 4, p.735-752.
- HOLMES C.E. (2001) – Tanana River Valley Archaeology circa 14000 to 9000 B.P., *Arctic Anthropology*, 38, 2, p.154-170.
- INESHIN E.M., TETEN'KIN A.V. (2010) – *Humans and the Environment in Northern Baikal Siberia During the Late Pleistocene. The Bol'shoi Iakor' I Site*, Naka, Novossibirsk, 270 p.
- INIZAN M.-L. (2012) – Chapter 2 – Pressure Débitage in the Old World : Forerunners, Resear-

chers, Geopolitics – Handing on the Baton, *in* P. M. Desrosiers (dir.), *The Emergence of Pressure Blade Making. From Origin to Modern Experimentation*, Québec, p.11-42.

• INIZAN M.-L. (1991) – Le débitage par pression : des choix culturels, *inActes des XIe Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, 18-20 octobre 1990*, Antibes, France, ERA 28 du CRA, APDCA, p.367-377.

• INIZAN M.-L. (1980) – Séries anciennes et économie du débitage, *in* J. Tixier (dir.), *Préhistoire et technologie lithique*, Valbonne, CNRS, p.28-30.

• INIZAN M.-L., LECHEVALLIER M., PLUMET P. (1992) – A Technological Marker of the Penetration into North America : Pressure Microblade Debitage, its Origin in the Paleolithic of North Asia and its Diffusion, *inMaterial Issues in Art and Archaeology*, Pittsburgh, United States, p.661-681.

• IWASE A. (2016) – A Functional Analysis of the LGM Microblade Assemblage in Hokkaido, Northern Japan : A Case Study of Kashiwadai 1, *Quaternary International*, 425, p.140-157.

• IWASE A., SATO H., YAMADA S., NATSUKI D. (2016) – A Use-Wear Analysis of the Late Glacial Microblade Assemblage from Hokkaido, Northern Japan : A Case Study Based on the Yoshiizawa Site, *Japanese Journal of Archaeology*, 4, p.3-28.

• KANOMATA Y. (2005) – Hafting and Function of Microblades in Japan - Based on an Analysis of Materials from Araya Site and Point C, Tachikarusyunai I site, *Journal of the Archaeological Society Nippon*, 88, 4, p.1-27.

• KEATES S.G., POSTNOV A.V., KUZMIN Y.V. (2019) – Towards the Origin of Microblade Technology in Northeastern Asia, *Bulletin of Saint-Petersburg State University. History*, 64, 2, p.390-414.

• KONONENKO N.A. (2008) – Functional Analysis of Stone Artefacts from the Palaeolithic Site of Hopyeong-dong, Korea, *in* M.-Y. Hong et J.-H. Kim (dir.), *Hopyeong-dong Paleolithic site (Namyangju, Gyeonggi Province, Korea)*, Séoul, Corée, Gijeon Institute of Cultural Properties (Excavation Report 93), p.746-789.

• KOPYTOFF I. (1986) – The Cultural Biography of Things : Commoditization as Process, *in* A. Appadurai (dir.), *The Social Life of Things. Commodities in Cultural Perspective*, Cambridge, p.64-91.

• KUZMIN Y.V., KEATES S.G. (2021) – Northeast China was not the Place for the Origin of the Northern Microblade Industry : A Comment on Yue et al. (2021), *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 576, p.110512.

• KUZMIN Y.V., PETROV V.G., KIM J.C. (2005) – Timing of the Origin of Microblade Technology in the Russian Far East : Chronology of the Khodulikha 2 Upper Paleolithic Site, *Current Research in the Pleistocene*, 22, p.7-9.

• MOCHANOV Y.A., FEDOSEEVA S.A. (1996a) – Berelekh, Allakhovsk Region, *in* F. H. West et C. F. West (dir.), *American Beginnings : The Prehistory and Palaeoecology of Beringia*, Chicago, Chicago University Press, p.218-222.

• MOCHANOV Y.A., FEDOSEEVA S.A. (1996b) – Dyuktai Cave, *in* F. H. West (dir.), *American Beginnings : The Prehistory and Palaeoecology of Beringia*, Chicago, Chicago University Press, p.164-174.

• NAGANUMA T. (1985) –*The site of Pirika-1, Excavation Report*, Hokkaido Center for Buried Cultural Property, Sapporo (23), 355 p.

• NAGANUMA T., TERASAKI Y. (2022) –*A Large Stone Tools Workshop from the Last Ice Ice Age : The Pirika Ruins*, Shisensha, Tokyo, Japon (Learning about Ruins 159), 93 p.

• ONO A., SATO H., TSUTSUMI T., KUDO Y. (2002) – Radiocarbon Dates and Archaeology of the Late Pleistocene in the Japanese Islands, *Radiocarbon*, 44, 2, p.477-494.

• PERLÈS C. (1991) – Économie des matières premières et économie du débitage : deux conceptions opposées ?, *in25 ans d'études technologiques en Préhistoire : bilan et perspectives*, Antibes, France, APDCA p.35-46.

• SLOBODIN S.B. (2001) – Western Beringia at the End of the Ice Age, *Arctic Anthropology*, 38, 2, p.31-47.

• TAKAKURA J. (2012) – Emergence and Development of the Pressure Microblade Production : A View from the Upper Paleolithic of Northern Japan, *in* P. M. Desrosiers (dir.), *The Emergence of Pressure Blade Making : From Origin to Modern Experimentation*, Boston, MA, Springer US, p.285-306.

- TAKASE K. (2008) – Use-wear Analysis of Chipped Stone Tools from the Paleolithic Assemblage of the Kamihoronai-Moi Site, Hokkaido (Japan), *Ronshu Oshorokko*, II, p.49-61.
- TSURUMARU T. (1979) – The Microlithic Cultures in the Hokkaido District, *Sundai Historical Review*, 47, p.23-50.
- YABUSHITA S. (2012) – Functional Analysis of the Burins from Pirika Location A, *Newsletter of the Society for Use-Wear Studies*, 12, p. VII-IX.
- YABUSHITA S. (2014) – The Burins from Pirika location A, *Newsletter of the Society for Use-Wear Studies*, 13, p. VII-VIII.
- YABUSHITA S. (in press) – Use Wear Analysis of Gravers from Pirika 1 Site Location A, *Memoirs of the Kokugakuin University Museum 2024*.
- YUE J.-P., YANG S.-X., LI Y.-Q., STOROZUM M., HOU Y.-M., CHANG Y., PETRAGLIA M.D. (2021) – Human Adaptations during MIS 2 : Evidence from Microblade Industries of Northeast China, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 567, p.110286.

1. Introduction

The Last Glacial Maximum (LGM, ca. 26,500-19,500 cal. BP; Clark et al., 2009) was a period of intense cold marked by a major technical innovation in the history of humankind: around 25,000 cal. BP, human societies in Northeast Asia began to detach their tools from rock cores by pressure. Throughout prehistory, tools were until then almost exclusively detached by percussion. The adoption of pressure knapping aimed at obtaining small, thin, elongated flakes (i.e., microblades). The use of pressure knapping allowed mastering the point of application of forces and microblades were, therefore, particularly standardised. The early microblade pressure knapping emerged in the Far East, in the Korea-China-Japan area (Gómez Coutouly, 2018; Keates et al., 2019; Kuzmin and Keates, 2021), the Sibero-Mongolian area (Inizan, 2012; Inizan et al., 1992) or in southern Siberia (Kuzmin et al., 2005; Yue et al., 2021). This innovative toolkit then accompanied the development of human occupation in subarctic and arctic zones: it was present in the Late Glacial (ca. 19,000-12,000 cal. BP) across much of Siberia, as far as Kamchatka and the Russian Arctic in Yakutia and Chukotka (Dikov, 1996; Mochanov and Fedoseeva, 1996a, 1996b; Slobodin, 2001; Gómez Coutouly, 2011), and as far northeast as Alaska ca. 14,000 cal. BP (Holmes, 2001; Gómez Coutouly and Holmes, 2018).

In Northern Japan, the island of Hokkaido has been considered a possible zone of emergence of these technologies (e.g., Gómez Coutouly, 2018), since pressure microblade components are attested as early as ca. 25,000 cal. BP, i.e., at a time when the island was connected to the Asian mainland by the PSHK peninsula (Paleo-Sakhalin-Hokkaido-Kuril peninsula). However, the early Japanese microblade technologies seemingly did not evolve locally, unlike northern China or southern Siberia, and several authors (Inizan, 1991; Takakura, 2012) therefore consider that pressure microblade technologies spread to the Japanese peninsula from an innovation centre located outside Japan.

Hokkaido sites offer an insight into the early stages of microblade pressure technologies. They are, therefore, of considerable interest in understanding the success of this innovative toolkit over an immense area during the Last Ice Age. The rich lithic assemblage from Pirika (locus A) is, along with Kashiwadai I, the oldest evidence of microblade pressure knapping in Japan and one of the oldest in Northeast Asia (Figure 1; Naganuma, 1985; Inizan, 1991, 2012; Takakura, 2012). Combining functional an technological analysis of the lithic material from the Pirika site, this article seeks to understand the functional purposes of early pressure microblade production, and how this innovative toolkit was organised.

“Hokkaido sites offer an insight into the early stages of microblade pressure technologies. They are, therefore, of considerable interest in understanding the success of this innovative toolkit over an immense area during the Last Ice Age.”

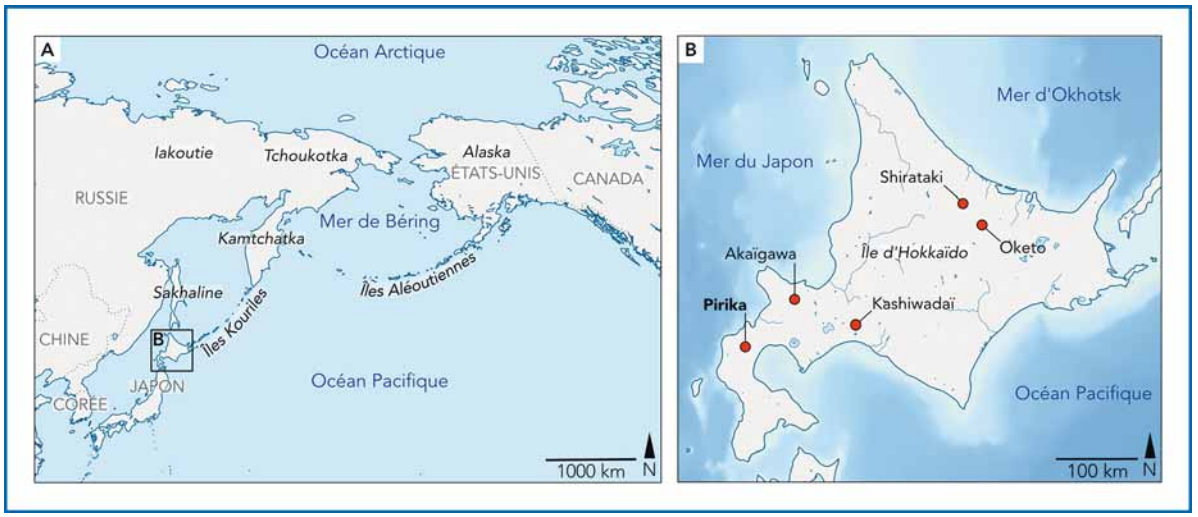


Figure 1 – Location of the Hokkaido Island in Northern Japan (A) and of the Pirika site (B). Basemaps: Wikicommons.

2. Pirika: an open-air site from the Last Glacial Maximum

Pirika locus A is located in Imakane, south of Hokkaido. It is an open-air site excavated from 1987 over an area of around 95 m2 (Naganuma, 1985). Locus A has been dated to between 25 and 20,000 cal. BP. Because of conservation issue, Pirika yields no fauna and only very rare charcoal, as is generally the case in Pleistocene contexts on the island of Hokkaido. Palynological data show that the environment south of the PSHK peninsula consisted of cold coniferous forests and steppe areas during the LGM (Naganuma, 1985; Iwase, 2016).

The lithic assemblage of locus A yields tens of thousands of pieces in several concentrations (Figure 2). This work focuses on concentrations 1, 2, 3, 4 and 11, dated to ca. 25-23,000 cal. BP (Naganuma, 1985; Ono et al., 2002). Concentrations 1 to 3 are associated with the Togeshita method, in which microblades are detached from the slice of thick, unifacially shaped flakes; the obtained microblades are narrow and straight in profile (Tsurumaru, 1979). The Togeshita method is also used in concentrations 4 and 11, but here microblades were mostly produced using the Rankoshi method, which consists in detaching microblades lengthwise from bifacially shaped cores previously used to produce blades (Tsurumaru, 1979; Takakura, 2012). The obtained microblades are relatively wide and often have a twisted profile.

The sample for use-wear analysis observation includes 358 pieces: 212 from concentrations 1 to 3, 56 from concentration 4 and 90 from concentration 11. Two main raw materials were exploited: 1) shale, a fine-grained silicified mud available locally (i.e., a few hundred meters from the site), largely dominates the assemblages; 2) obsidian, a volcanic glass, is more occasional, particularly in concentrations 1, 2 and 3. This last rock mainly comes from the Akaigawa (ca. 100 km from Pirika) and, to a lesser extent, Shirataki (ca. 300 km) and Oketo (ca. 300 km) sources. These three sources are located towards the northeast of the island (Naganuma, 1985; Figure 1). The sample includes 296 pieces of shale (83%), 61 of obsidian (17%; exclusively from concentrations 4 and 11) and one piece made of an undetermined rock type. The sample focuses on unretouched microblades (n = 268; 238 in shale and 29 in obsidian) and blades (n = 64; 50 in shale and 14 in obsidian) and includes part of the retouched pieces: the study of scrapers complements the work that S. Yabushita is carrying out on burins and perforators from Pirika (Yabushita, 2012, 2014, in press).

The surfaces of artifacts were examined with the naked eye, a binocular, and a metallurgical microscope, to identify a series of damages related to the manufacture, use or alteration of objects: fractures, scars, rounding, striations, shine and polishes, and residues. Each type of damage consistent with use was described accor-

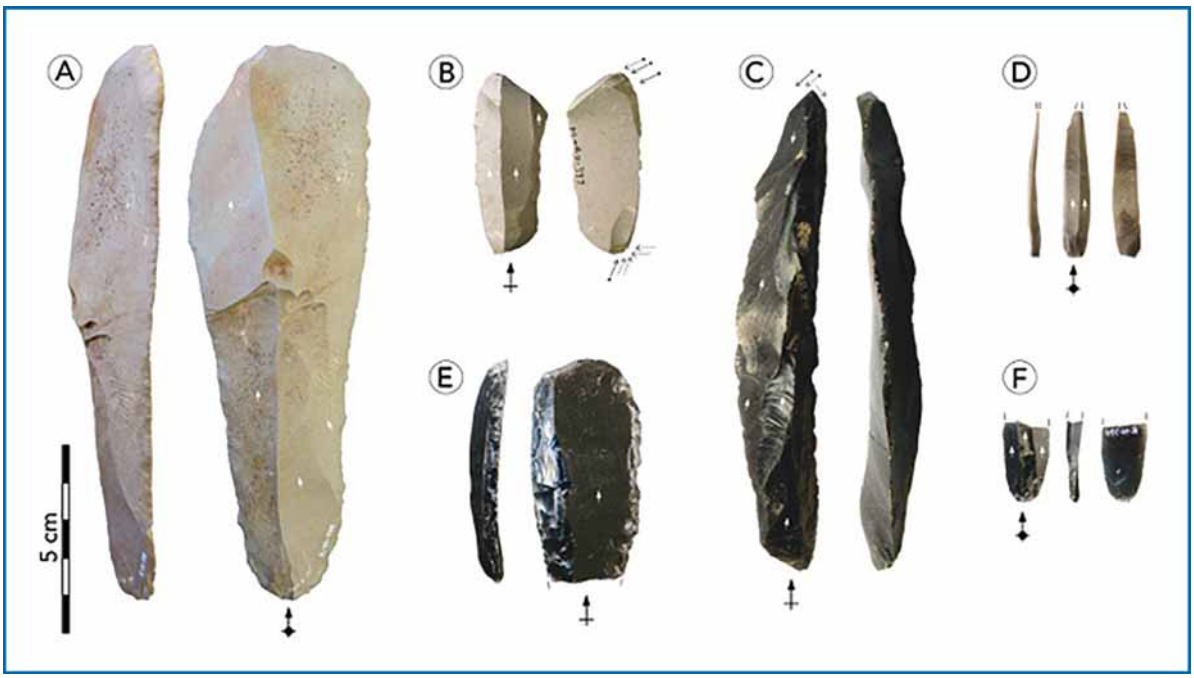


Figure 2 – Examples of blades and microblades from Pirika locus A. A and E-Endscrapers on retouched blade. B and C-Burins on blade. D and F-Rankoshi microblades. A, B, D-Shale. C, E, F-Obsidian.

ding to its attributes (e.g., location, organisation, morphology, orientation, intensity, delineation), whose properties were combined and cross-referenced with experimental and ethnoarchaeological data to reach a functional interpretation. Functional data were combined with technological and petroarchaeological data to provide a closer understanding of the lithic system.

The preservation of shale is satisfactory (generally low intensity of mechanical and chemical alterations), while obsidian pieces show more alteration damages. We will see that an analysis of the chronology of production, alteration and use stigmata helps to retrace complex tool biographies, and shows that mechanical alteration did not necessarily occur after the archaeological objects had been discarded.

3. Activities focused on the exploitation of animal resources

Functional data shows that 37 of the 358 pieces sampled have traces of use (10%). This concerns 6/212 artefacts in concentrations 1-3 (3%), 6/56 in concentration 4 (16%) and 22/90 in concentration 11 (24%). The identified activities are essentially linked to the exploitation of animal resources.

Microblades are among the artefacts where use-wear are the least common: 7/268 unretouched microblades have traces of use (2.6%). These include two pieces in concentration 4 and five in concentration 11 (Figure 3). All the microblades with use-wear are made of obsidian, obtained with the Rankoshi method, and fractured (four mesial and three proximal fragments). Traces are located on a single lateral edge (six cases) and on two lateral edges in one case. The microblades were used to cut soft or semi-hard materials (six cases) and probably to scrape dry skin (one case). The cutting wear are parallel (four cases) or oblique (two cases) to the length of the pieces, indicating two distinct cutting kinematics. Although hafting traces are absent, we can assume that the microblades were hafted, since their small dimensions (on average 26 × 10 × 3 mm for pieces with use-wear) make handling difficult without a haft. The two cutting kinematics identified may therefore correspond to different haft types, with microblades either parallel or oblique to the knife handle. Both hafting types are recognised in the Siberian archaeological record or pressure microblades fixed to bone or wood hafts; lateral hafting parallel to the handle is the most common for late

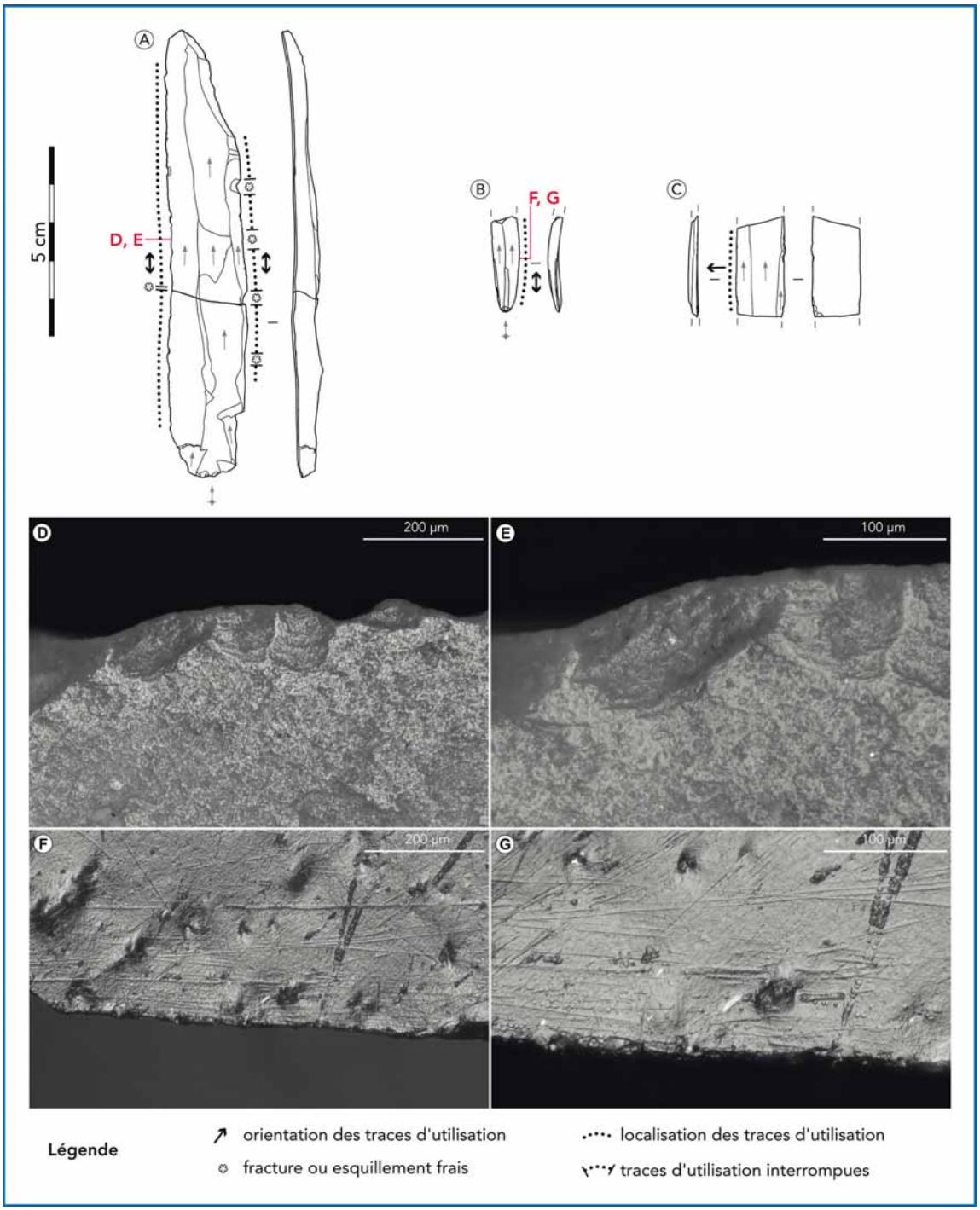


Figure 3 – Examples of unretouched pieces with use-wear. A-Shale blade used to cut soft material (skin or meat) with both lateral edges, concentration 2. B-Obsidian Rankoshi microblade used to cut soft material, concentration 11. C-Obsidian Rankoshi microblade used to scrape a semi-hard abrasive material (dry hide?), concentration 11. D, E-Traces related to cutting skin or meat: thin striations parallel to the edge, rough polish with a moderate extension and blurry delimitation, weak rounding. F, G-Traces related to cutting a soft material: Long thin striations parallel to the edge with a moderate extension, few scars, weak edge abrasion.

Pleistocene contexts (e.g., in Bol'shoi Iakor'; Ineshin and Teten'kin, 2010), while oblique hafting is currently only documented in Holocene contexts (e.g., in Zhokhov; Girya and Pitul'ko, 2003).

Of the 64 blades analysed, 46 are unretouched and 11 of them have use-wear (24%): five are from concentration 2 (Figure 3), three from concentration 4 and three from concentration 11. These pieces are made of shale and the traces are located on their long lateral edges. These edges were most often used for cutting (in seven cases, cutting wear is present on both lateral edges and is similar on both edges, and in one case only one edge has traces), more rarely for scraping (on these three blades only one edge is used). The unretouched blades were used for cutting meat (two tools), dry skin (one tool), semi-hard material (four tools) and sawing hard material, probably bone (one tool). The materials scraped are different in each case: hard material, soft abrasive material, dry skin.

Blades retouched laterally or on the extremities frequently show use-wear (14/18; 78%). Ten retouched blades with uwe-wear are made of shale (scrapers, burins, retouched or truncated blades); three come from concentration 4 and seven from concentration 11; four others are made of obsidian (three scrapers and one burin from concentration 11). Tool types have the same operating modes, regardless of raw material.

The eight endscrapers from concentration 11 were used to scrape hides with an open working angle, using their wide, convex fronts, where the wear is centred and limited to the cutting edge. When use-wear is sufficiently developed, its characteristics show that the animal skins were worked dry. The interruption of the rounding, of the dull and rough polish, and of the fine, rough-bottomed striations by new generations of retouch removals shows that the tools were sharpened during the activity. In seven cases, only the endscraper extremity shows use-wear, and one large blade (140 × 44 × 15 mm) was also used to cut dry hide with its two lateral retouched edges.

Two of the four burins have traces of use; they come from concentration 11; one is made of shale, the other of obsidian. They were used to scrape a hard material with a burin facet, and one obsidian tool was also used to groove a hard material with the burin bevel. On this piece, the punctual presence of smooth polish associated with smooth-bottomed striations suggests use on osseous material.

Three blades with lateral retouch from concentration 4 and one truncated blade from concentration 11 have use-wear. The traces are located on the lateral edges; one single edge in two cases and both lateral edges in two cases. Two retouched blades were used to cut a soft abrasive material, probably dry skin in one case. One retouched blade was used to scrape a semi-hard abrasive material with one edge. The two unretouched edges of the truncated blade were used to saw a hard material; the blade was then used as an intermediate piece to strike a hard material with its distal and proximal ends.

Alongside the use of blades and flakes, shale flakes and blade-like flakes were sometimes used: one of the four blade-like flakes analysed was used to scrape a soft material, probably skin, with a lateral edge (concentration 1-3), one of the eleven unretouched flakes was used to saw an abrasive hard material with its two lateral edges (concentration 11) and one of the two retouched flakes - a lateral scraper - was used to scrape dry skin (concentration 4).

These data show that the lateral edges of unretouched and retouched flakes, blades and microblades were versatile. When traces of use are sufficiently preserved and developed, they allow evidencing butchery, leather craft, and bone processing. Scrapers were specialised in hide processing, using standardised gestures. The data obtained for burins, combined with those previously collected by S. Yabushita (2012, 2014), show that these tools were mainly dedicated to scraping hard materials, such as bone or antler, with a burin facet. Shale and obsidian tools therefore seem to have been essentially dedicated to processing animal resources at Pirika. These functional data provide indirect evidence of Pleistocene crafts of which no remains have been preserved on the island for this period.

4. From the biography of tools to the techno-economic organisation

Analysing the biography of objects (Kopytoff, 1986) consists in establishing the relative chronology between the stages of manufacture, use, sharpening, recycling, transport and alteration. This gives access to the economy of tools, centered on the phase of consumption of objects. This

consumption can notably be differentiated (i.e., depending on the type of blank or material), deferred (e.g., segmentation in time and space of the production and use stages) immediate (e.g., no segmentation), specialised, versatile, or attest of an overproduction. The economy of tools, combined with the modalities of acquisition and circulation of tool stone (economy of raw materials) and the modalities of production (economy of *débitage*), allow an insight into the techno-economic organisation (Inizan, 1980; Perlès, 1991).

4.1. Immediate and low-intensity use of shale tools

In the Pirika loci, shale blades and flakes were mainly produced at the site from a local rock source, as evidenced by the presence of numerous *débitage* by-products (flakes, chips, cores, semi-cortical or crested blade products) and the large number of knapping sequences that have been refitted (Naganuma, 1895). Chips and flakes represent 90% of concentrations 1-3, 99% of concentration 4 and 96% of concentration 11, while microblades represent 6%, 0.3% and 1.8% respectively, blades 0.4%, 0.5% and 1.8%, and retouched pieces (burins, scrapers, retouched blades, scrapers, drills, bifacial pieces) represent less than 0.5%. The abundance of lithic remains produced *in situ* and the scarcity of retouched pieces have allowed proposing that the various Pirika occupations were primarily dedicated to the production of shale microblades and blades (Naganuma, 1985; Naganuma and Terasaki, 2022). This interpretation is based solely on the lithic record because bone and plant remains are not preserved. It is nonetheless consistent with the techno-functional data acquired in this study: in the sampled concentrations, we systematically observe a low rate of use of blanks and relatively short tool biographies, except for the few retouched pieces and some obsidian objects.

Few pieces are maintained by sharpening to extend their duration of use; this concerns only blades – never microblades. Sharpening is only identified on blades retouched at an extremity and does not appear to have been a common practice on the lateral edges. Nine of the 21 shale blades with use-wear have functional traces on their two lateral edges; in eight of those cases, the lateral edges have not been sharpened as they are unretouched, and for the ninth blade, the lateral edges have been retouched and used, but there is no evidence of sharpening. The raw materials were therefore probably available in sufficient quantity to allow the crafspersons to change edges or tools without seeking to maintain the cutting edges to extend their duration of use. The use of unretouched shale blades thus appears to have been short and immediate (local source). Conversely, retouched shale pieces have been the object of particular care: the retouched extremities of endscrapers and burins are the only parts of the blades showing evidence of sharpening. This maintenance may have been linked to a technical necessity (e.g., blunt edges inefficient for certain activities), correlated with time saving (i.e., spacing out de-hafting and re-hafting phases) and a technical valorisation of certain objects (e.g., large obsidian blades circulating over long distances are infrequent and may have been valorised compared to those in shale, a material available locally and in abundance).

4.2. The long biography of obsidian pieces

In concentrations 4 and 11, we observe a differentiated economy between shale and obsidian (probably linked to procurement distances) and between the different types of obsidian blanks (probably linked to their modality of introduction at the site).

These differences can be seen by the analysis of surface conditions of artefacts: intense mechanical alteration is frequent on obsidian pieces, while it is absent from shale pieces. On obsidian pieces, this intense mechanical weathering is characterised by abundant striations of variable orientation, rounding or abrasion and crushing of the prominences.

The organisation of this alteration follows the same pattern on specific categories of artefacts, and we can therefore propose that it developed during transport from the distant obsidian sources, or even during storage, both aiming at deferring the use of the objects. On the blades (concentrations 4 and 11), mechanical alteration is located on the oldest removal negatives and absent from the retouch negatives, showing that the pieces were altered/transported after their detachment from the core but before retouching, use and sharpening (Figure 4). All the surfaces of the two Togeshita microcore preforms observed (concentration 11) have the same type of intense mechanical alteration, showing that they were

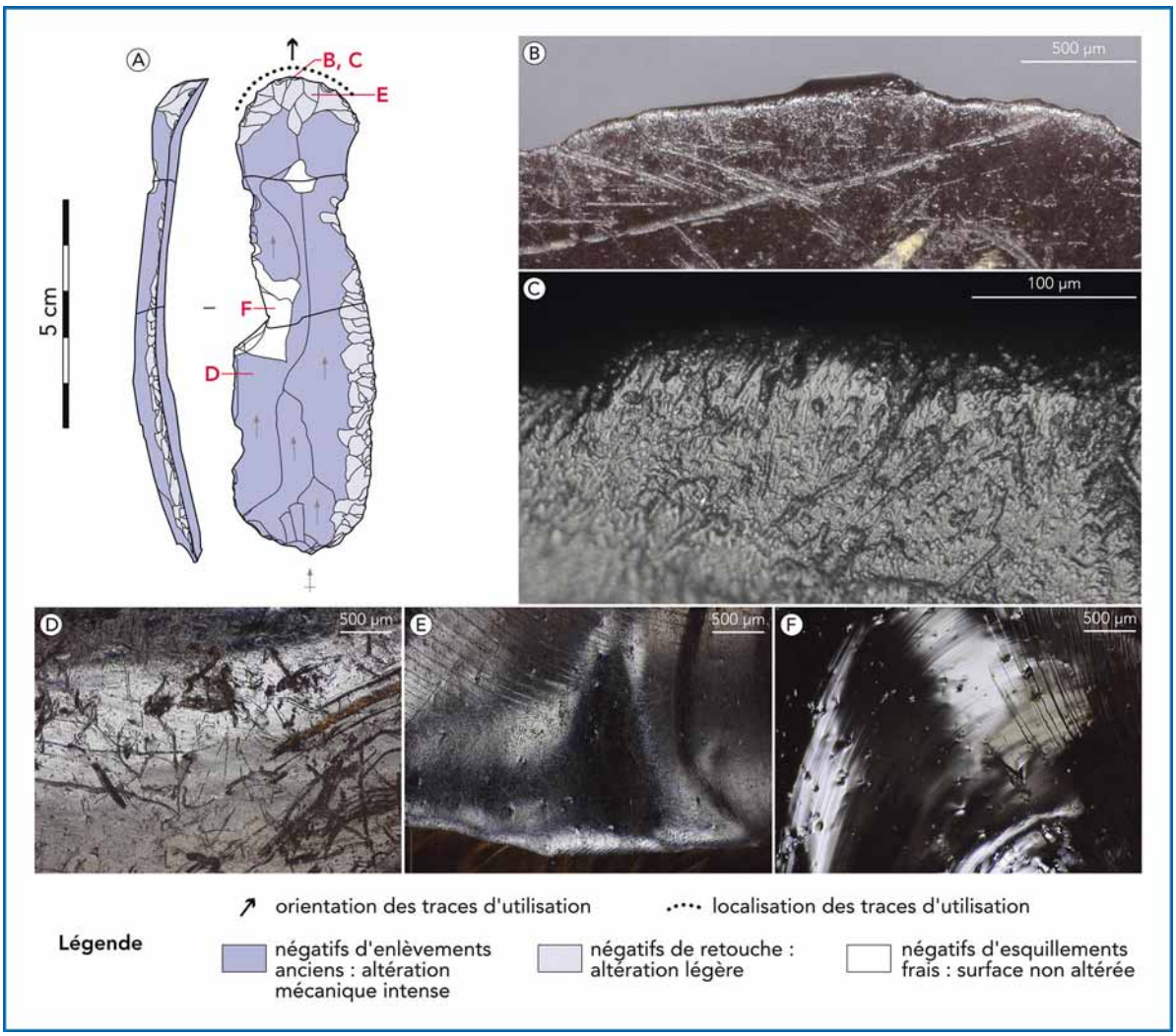


Figure 4 – Biography of a tool. A-Obsidian endscraper on retouched blade, concentration 11. B, C-Use-wear related to hide scraping; the lower face shows mechanical alteration wear. D-Intense mechanical alteration of the early negatives of removal. E-Low alteration of the retouch removals. F-Unaltered surface of the recent negatives of removal. The blade (A) was therefore knapped, then altered/transported probably unretouched (D), then retouched (E), used (B, C), discarded, and again altered during of after the excavation (F).

altered/transported after shaping but before microblade knapping. On the other hand, the 29 analysed obsidian microblades (concentrations 4 and 11) never have this type of intense mechanical wear, but only relatively unaltered surfaces.

These data suggest that the blades were first detached from the obsidian cores, then the unretouched blades were altered/transported, retouched and, in some cases, used. Conversely, microcores probably circulated after the shaping out phase: microblades were produced from altered/transported microcores and were only slightly altered after detachment (Figure 5). This hypothesis is consistent with 1) the geochemical data showing that the obsidian comes from sources located 100 to 300 km away from Pirika, which necessarily implies transport (Naganuma, 1985), and 2) the representation of the by-products of obsidian blade and microblade knapping at Pirika locus A (concentrations 4 and 11): absence of blade cores and scarcity of flakes, but presence of microcores at various stages of exploitation evidencing *in situ* microblade knapping.

5. Anticipating needs: a key factor to adapt to cold environments

Anticipating needs has played a major role in the techno-economic organisation at Pirika, and it is probable that it also played a large part in the success of pressure microblade technologies in cold environments. At Pirika, this anticipation of needs can be seen through several elements:

1.Segmentation of the *chaînes opératoires*

One idea previously put forward to understand the success of the first European bladelet industries is that the production of tool blanks from small volumes facilitates the mobility of objects, as the cost of transporting small reserves of raw material is low; this potentially allows a relative independence from the raw material sources and facilitates mobility of human groups (Bon, 2005). This hypothesis can easily be transposed to the early microblade pressure production in Northeast Asia (Goebel, 2002). At Pirika, obsidian pieces were transported over long distances (up to 300 km), and the distribution of mechanical alteration on the surface of artefacts suggests the transport of microcore preforms and unretouched blades. Transporting these reserves in anticipation of future needs for materials and useful cutting edges implies a segmentation in

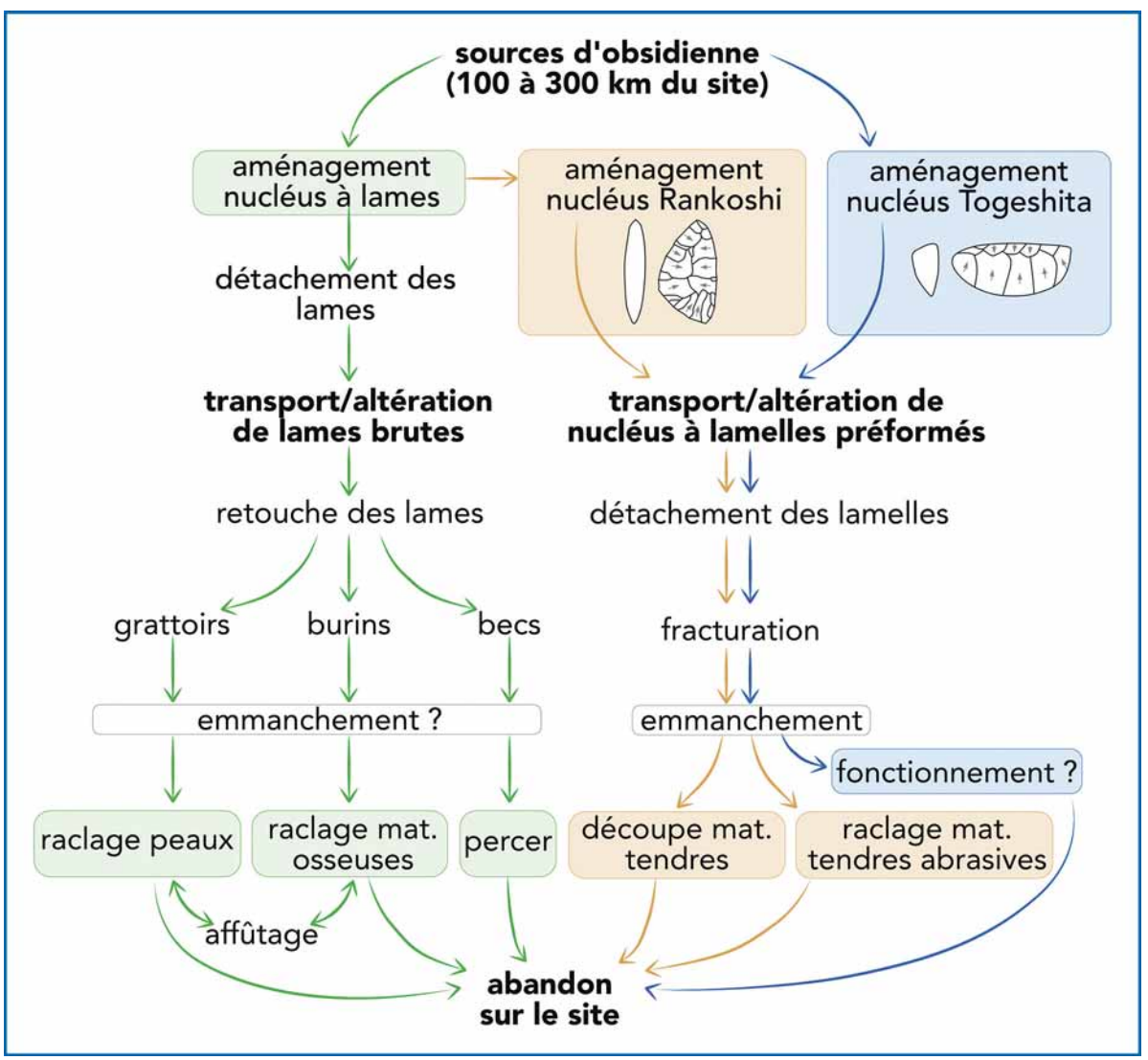


Figure 5 – Obsidian exploitation from the distant sources to tools discard at Pirika.

time and space between tool production and use. In cold environments, these reserves can be a necessity to anticipate the winter period, when the snow covering complicates visibility and access to the raw material sources. Furthermore, the processing of dried animal skins evidenced at Pirika (on endscraper distal edges, lateral edges of blades and a microblade) is also an advantage for mobile populations, since a dried skin is much lighter than a fresh one and decomposes more slowly, making it possible to defer its processing.

2.Overproduction and standardisation of tools

The low percentage of microblades with use-wear at Pirika (2.6%) may be linked first and foremost to the different development of traces according to the raw material types, since only obsidian microblades have use-wear, even though they represent only 11% of the microblade sample. Obsidian is a brittle volcanic glass on which wear develop easily and quickly, whereas shale is a less fragile silicious rock. As obsidian flakes were mostly used to work soft materials, it cannot be ruled out that traces due to delicate or brief tasks may be undetectable on some shale pieces. The scarcity of pieces with use-wear may therefore indicate frequent replacement of lithic inserts on the hafts, even if they were not completely worn out.

The low rate of pressure microblades with use-wear is a constant in the Pleistocene sites where use-wear analysis was implemented (Japan, Siberia and Alaska) they generally range from around 4% to 15% (Iwase, 2016; Iwase et al., 2016; Kanomata, 2005; Takase, 2008; Dikov and Kononenko, 1990; Gauvrit Roux et al., 2021, in press). These frequently low use rates suggest an overproduction of standardised tools in anticipation of future needs. The standardisation of pressure microblades therefore enabled fast and easy replacement of the lithic inserts on the hafts, since each of them was interchangeable. The versatile nature of Pleistocene pressure microblades from Japan, Korea, Siberia and Alaska also shows that these tools were produced to meet a variety of needs (cutting, scraping, hunting).

6. Conclusion

Pressure microblade productions of Pirika are among the oldest in Northeast Asia, and were made to meet the needs of human groups living in cold environments during the LGM. This work shows that at Pirika, the production of highly standardised microblades did not correspond to a functional specialisation of these tools but rather to their versatility. The microblade system was related to an economy based on the planning of needs (segmentation of the *chaînes opératoires*, transport, overproduction). This planning depth was probably a crucial factor in being able to live in cold environments. A major challenge for future research will be to understand the functional purposes of the different methods of production of pressure microblades at their emergence on the island of Hokkaido and during the Late Glacial (Rankoshi, Togeshita, Yubetsu, Hirosato, Oshorokko...), and how they relate to the environmental changes marking the end of the last Ice Age.

7. Acknowledgements

This article presents part or the research carried out during a Fyssen postdoc between April 2021 and April 2023 at the Museum of the North-University of Alaska Fairbanks (USA), the Irkutsk National Research Technical University (Russian Federation) and the University of Hokkaïdō in Sapporo (Japan), with the supervision of C.E. Holmes and A.V. Teten'kin. It is my pleasure to thank all those who enabled and accompanied the study of the Pirika material on the island of Hokkaïdō, in particular M. Miyamoto, S. Yahara and the entire staff of the Pirika Archaeological Museum in Imakane, Y. Terasaki of the Imakane Archaeology Department, S. Yabushita of the History Compilation Office in Kiyose city and J. Takakura of the University of Hokkaïdō in Sapporo. I would also like to thank D. Pesesse for his contribution to the reflection on the biography of archaeological objects, as well as P. Fernandes, V. Delvigne and L. Chesnaux for their methodological contribution to the analysis of the surface conditions of stone tools.

Un aspect méconnu de l'adaptation côtière au cours de l'Holocène moyen en Arabie du sud-est : la production et l'utilisation d'outils en coquille du Néolithique à l'Âge du Bronze tardif (vers 6500-1300 BCE) aux Émirats Arabes Unis – approche expérimentale et tracéologique.

Kevin LIDOUR

Instituto Internacional de Investigaciones Prehistóricas de Cantabria (Universidad de Cantabria, Gobierno de Cantabria, Grupo Santander).

Historic Environment Department, Department of Culture and Tourism (DCT) Abu Dhabi. (Emirats Arabes Unis).

Résumé

Bien que la recherche archéologique ait souligné l'importance des écosystèmes côtiers et des ressources marines dans le développement cognitif et culturel récent de l'homme moderne, la péninsule arabique est restée peu étudiée sous cet angle jusqu'à tout récemment. Pourtant, les adaptations côtières s'inscrivent dans l'évolution socio-culturelle de la région, se manifestant notamment, au Néolithique (c. 6500-3300 av. J.-C.), par une maîtrise de la navigation permettant la colonisation d'îles parfois situées à plusieurs dizaines de kilomètres du rivage et par l'exploitation intensive des ressources marines, non seulement comme base alimentaire mais aussi pour l'obtention de matières dures animales, dont des coquillages, employées dans des productions tant symboliques que technologiques, respectivement sous la forme de parures et d'outils.

La présente étude constitue le premier examen complet de l'outillage sur coquilles marines en Arabie du sud-est, proposant des informations précieuses sur les adaptations côtières anciennes dans le cadre du développement général des cultures néolithiques en cette région. Les modalités de production et les fonctionnalités des outils en coquille y sont éclairées à travers une approche expérimentale et des analyses fonctionnelles basées sur l'examen des traces d'usure fonctionnelle. L'étude contribue à la compréhension des processus techno-culturels des populations côtières au Néolithique en décrivant pour la première fois des activités de production telles que le traitement des peaux animales à l'aide d'ocre ainsi que le travail des fibres végétales, pouvant indiquer un début d'exploitation du palmier-dattier et de la vannerie. La méthodologie et les résultats présentés dans cet article ouvrent de nouvelles pistes pour la recherche archéologique en péninsule arabique, appelant à une poursuite des études fonctionnelles et, plus largement, à examiner la place des ressources marines dans les adaptations côtières à des périodes anciennes.

Mots-clefs :

Péninsule arabique ; Néolithique ; Adaptation côtière ; Outils en coquille ; Analyse fonctionnelle

Another component of coastal adaptation during the Middle Holocene in South-East Arabia. The production and use of seashell tools from the Neolithic to the Late Bronze Age (c. 6500-1300 BCE) in the United Arab Emirates – experimental approach and use-wear analysis.

Abstract

Previous research has underscored the importance of coastal ecosystems and marine resources in modern humans' cognitive and cultural developments, yet the Arabian Peninsula has, until quite recently, remained understudied on this particular issue. Coastal adaptation however constitutes a component of the sociocultural evolution in this region. During the Neolithic (c. 6500-3300 BCE), it is expressed by the colonisation of offshore islands supported by advanced seafaring and the intensive exploitation of marine resources not only for staple food but also for obtaining hard animal materials such as seashells used for both symbolic and technological productions, respectively in the form of personal adornments and tools.

This research introduces the first comprehensive examination of ancient shell tools in South-East Arabia, offering valuable insights into the past coastal adaptations among the broader development of Neolithic cultures in the region. Through experimental works and functional analysis based on the observations of use-wear traces, this study sheds light on the modalities of production and the functional attributes of shell tools. Notably, it contributes to the knowledge of techno-cultural processes among the coastal Neolithic populations with the first documentation of productive activities such as the treatment of animal skins using ochre and the processing of vegetal fibres – which potentially provide indicators of early date palm exploitation and basketry in the region. The methodology and the results discussed in the present paper open up new areas of research for the Archaeology in the Arabian Peninsula, encouraging further use-wear studies and to explore the ancient significance of marine resources in the past coastal adaptations.

Keywords :

Arabia ; Neolithic ; Coastal adaptation ; Shell tools ; Use-wear analysis

1. Introduction

Des recherches récentes ont souligné le rôle des ressources marines dans l'essor des premières cultures humaines, notamment en termes de stratégies de subsistance dans les régions côtières (voir par exemple, Henshilwood & Sealy 1997 ; Marean et al. 2007 ; Cortés Sánchez et al. 2011) et pour la production de parures en coquille, qui comptent parmi les premières manifestations du symbolisme et de l'esthétisme (D'Errico et al. 2009 ; Hoffmann et al. 2018).

Parallèlement, des traces précoces de l'emploi de coquillages marins comme outils ont été relevées sur des sites associés à l'*Homo erectus* de Sangiran (Indonésie) vers 1,6-1,5 mya (Choi & Driwantoro 2007) et à *Homo neandertalensis* en Italie et en Grèce vers 110-50 kya (entre les SIO 5 et 3) (voir par exemple, Romagnoli et al., 2016), soulignant la place des ressources marines dans les systèmes techniques et leur apport aux modes de production à des périodes anciennes. À cet égard, les écosystèmes côtiers doivent être vus comme des réservoirs majeurs de biomasse et de biodiversité, offrant à l'homme une source inépuisable tout à la fois de nourriture, de matières premières et de représentations symboliques.

La rareté des traces archéologiques d'adaptations côtières en péninsule arabique avant le début de l'Holocène est intrigante. Il convient d'envisager que des sites côtiers anciens aient pu

disparaître suite à des variations du niveau marin au pléistocène. L'archéologie a toutefois mis en évidence depuis peu l'exploitation de ressources marines dans la région. Deux coquilles d'escargot de mer (Turbinidae) remontant à 8.500 ans avant notre ère, découvertes dans l'abri sous roche du site de FAYNE1, dans l'Émirat de Sharjah (ÉAU), (Armitage et al. 2011), apportent la preuve la plus ancienne de l'utilisation des ressources marines dans la région, tandis que les fouilles de la grotte Natif 2 HBM-10 dans la région du Dhofar (Sultanat d'Oman) révèlent pour la même période une économie centrée sur l'exploitation des mollusques marins et du poisson (Charpentier et al. 2016). Ces évolutions coïncident avec l'apparition d'écosystèmes littoraux au début de l'Holocène, grâce au climat plus humide et à la formation de bassins marins peu profonds suite à la transgression marine post-glaciaire (Lidour 2023). Des pluies plus abondantes ont été associées à un décalage vers le nord de la zone de convergence intertropicale (ZCIT) et à l'irruption, vers 8.600 ans avant notre ère, des moussons de l'océan Indien à la latitude de 17° N qui est celle de la grotte de Natif (Fleitmann et al. 2007). Mangroves, prairies sous-marines et récifs coralliens sont des hauts lieux de biodiversité marine (Harold et al. 2010) et auraient donc pu être identifiés comme des refuges écologiques par les nombreux groupes humains peuplant alors la péninsule arabique. La faible pluviosité n'ayant jamais permis le développement d'une agriculture non-irriguée dans la région, l'introduction de caprinés domestiques en provenance du sud du Levant vers le milieu du 7e millénaire avant notre ère a contribué au développement d'économies originales dérivées du modèle néolithique, associant l'élevage et la pêche côtière avec un degré de sophistication rarement égalé en Asie du Sud-Ouest.

"L'analyse fonctionnelle menée dans le cadre de la présente étude a fourni des données précieuses sur diverses activités de production, parfois jamais décrites jusque-là en Arabie."

Ces adaptations côtières apparaissant en Arabie du sud-est du 7e au 4e millénaire avant notre ère sont à considérer comme une composante-clef du processus régional de néolithisation. Elles voient non seulement une diversification et un perfectionnement des stratégies, techniques et outils pour l'exploitation des ressources marines, mais aussi le développement de la navigation afin d'accéder à des bancs de poissons en haute mer et de coloniser des îles situées jusqu'à plusieurs dizaines de kilomètres du continent. L'appropriation d'un univers symbolique maritime se voit également dans la fréquence, dans les dépôts funéraires, de coquilles, perles et restes de mammifères marins ou tortues de mer (Salvatori 2007 ; Charpentier et al. 2012). De même, à Akab (Émirat d'Umm al-Quwain, ÉAU), avant la fin du 4e millénaire avant notre ère, une structure cérémonielle unique a été édifiée à partir des squelettes de plus de quarante dugongs sur lesquels de nombreuses ornementations ont pu être identifiées (Méry et al. 2009). Des structures similaires chez les populations du détroit de Torres (Queensland, Australie), vers 1600 à 1900 de notre ère, illustrent remarquablement les convergences qui peuvent amener les expressions culturelles à des représentations symboliques similaires à travers les lieux et les époques. Ces productions symboliques comprennent aussi des parures faites de coquillage et des pendentifs en dent de requin ou, plus rarement, sculptées dans l'ivoire de dugong ; leur abondance dans le mobilier funéraire a retenu l'attention des archéologues de la région, notamment en ce qu'elles fournissent des indices sur la nature et la chronologie des cultures matérielles de l'Arabie néolithique (Méry & Charpentier 2013).

Si des études comparatives avec les données ethnographiques sur les Polynésiens ont souligné l'importance des hameçons en coquille (Charpentier & Méry 1997), d'autres outils créés à partir de coquilles marines ont été moins étudiés jusqu'ici. Au début des années 2000, Charpentier et al. (2004) ont mis en évidence la production et l'utilisation d'outils en coquille en Arabie du sud-est depuis le Néolithique (vers 6500-3300 avant notre ère) jusqu'à l'Âge du Bronze récent (vers 1600-1300 avant notre ère) – voire jusqu'au début de l'Âge du Fer qui succède après vers 1300 avant notre ère) ; ils sont identifiés sur une aire étendue ,depuis le nord des ÉAU et suivant la côte du Sultanat d'Oman jusqu'à la région d'Aden au

Yémen. Surtout signalés dans les régions de Suwayh et Ruways au Sultanat d'Oman pour cette période, ils sont attestés depuis lors sur des sites néolithiques des régions de Ra's al-Hamra (District de Muscat, Sultanat d'Oman) et d'Umm al-Quwain (ÉAU), mais aussi sur les îles de Marawah et Ghagha, dans l'émirat d'Abu Dhabi (ÉAU) (Marcucci et al. 2014 ; 2021 ; Méry 2015 ; Beech et al. 2022) ainsi que sur le site de Masafi 5, dans l'arrière-pays de l'émirat de Fujairah (ÉAU) et daté de l'Âge du Bronze tardif (Lidour et al. 2023) (fig. 1).

Il ne fait aucun doute que les outils en coquille furent également employés sur d'autres sites, même s'ils n'ont pas toujours été identifiés et triés par les fouilleurs. Charpentier et al. (2004) ont décrit de tels outils sous la forme de grandes valves présentant des retouches de type scalaire le long de leur marge ventrale. Ils ont pu être employés comme grattoirs ou comme couteaux pour la boucherie, le traitement des peaux et le travail du bois, bien que ceci restait à confirmer par une analyse fonctionnelle appropriée. La présente étude vise à donner un premier aperçu

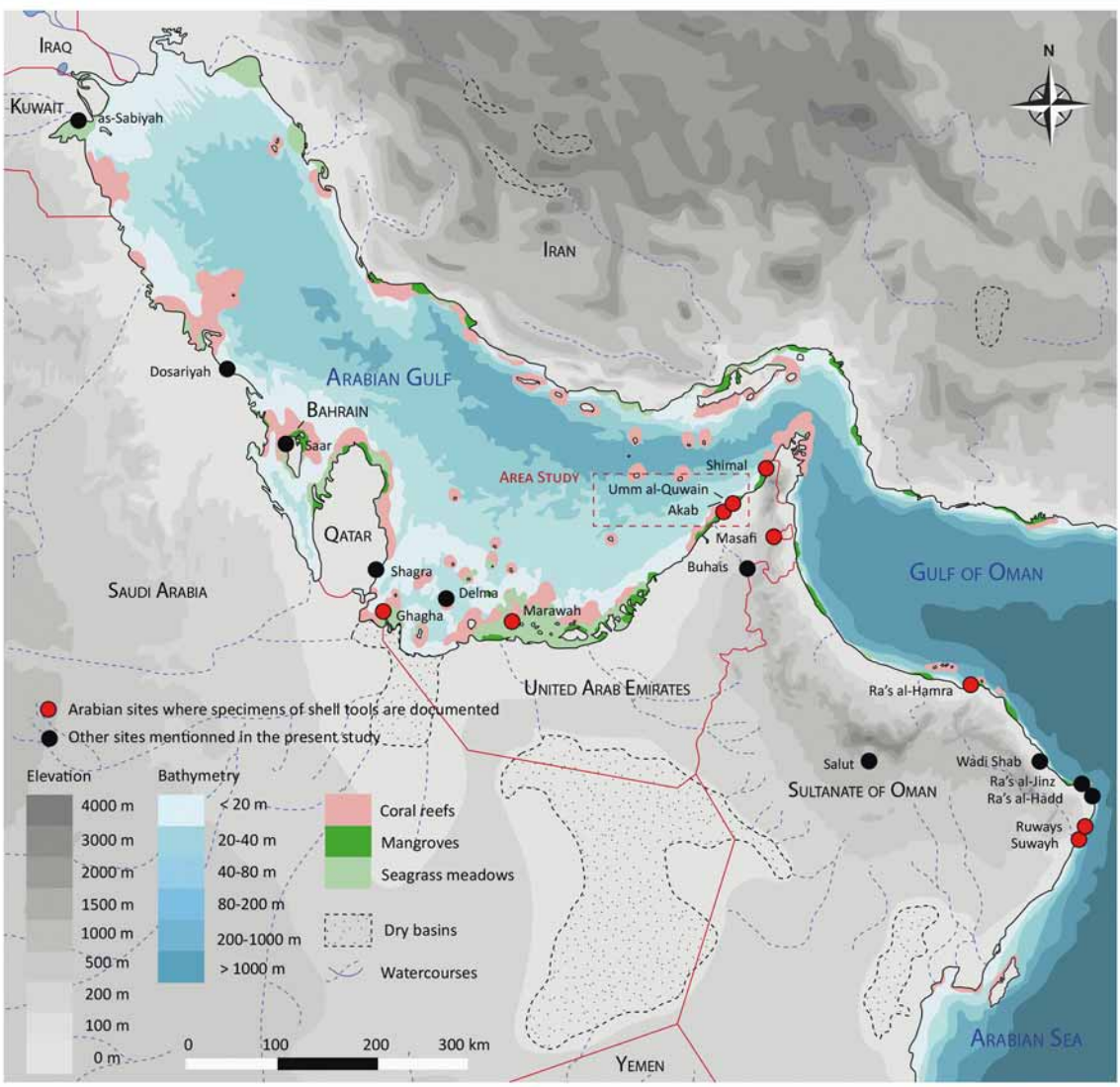


Figure 1. Carte régionale localisant les sites archéologiques mentionnés dans cette étude.

des modalités de production et d'utilisation des outils en coquille en Arabie du sud-est.

2. Matériel et méthode

La partie suivante de l'article présente la méthodologie mise en œuvre pour les analyses technologiques et fonctionnelles. Celles-ci sont fondées sur l'observation macro- et microscopique des traces d'usure – méthode proposée dès la première moitié du 20e siècle par Semenov (1964) pour l'étude d'outils lithiques, et progressivement étendue à l'étude de spécimens en coquille aux Caraïbes, en Océanie et en Europe (voir, entre autres, Lammers Keijsers 2008 ; Szabo & Koppel 2005 ; Tumung et al. 2015 ; Manca 2016 ; Weston et al. 2017 ; Cuenca Solana 2013 ; Cuenca & Clemente Conte 2017 ; Cuenca Solana et al. 2015 ; Cuenca Solana et al. 2021). L'approche expérimentale et la constitution de collections de référence se sont imposées comme des outils essentiels pour l'interprétation des traces d'usure fonctionnelle, permettant en effet de mieux comprendre leur origine et ainsi d'identifier les matériaux traités (González Urquijo & Ibáñez Estévez 1994 ; Cuenca Solana et al. 2010).

Dans le cadre de la présente étude, un échantillon de référence d'outils en coquille a été constitué par un travail expérimental de taille et d'utilisation. La comparaison des traces d'usure fonctionnelle observées sur les spécimens archéologiques avec cet échantillon a permis d'identifier des similitudes et des récurrences informant sur leur utilisation. Les résultats de cette étude nous ont permis d'explorer l'utilisation des ressources marines dans la production technique, complétant notre perception des activités productives au Néolithique et améliorant notre connaissance des adaptations côtières anciennes dans la région.

L'assemblage archéologique

Le présent article se concentre sur l'étude d'outils en coquille découverts lors de la fouille de trois sites néolithiques de la région côtière d'Umm al-Quwain, dans le nord des Émirats arabes unis. En tout, 149 valves et fragments de valves de coquillage ont été découverts à UAQ2, un important site d'habitat occupé du milieu du 6e à la fin du 5e millénaire avant notre ère (Méry 2015 ; Méry et al. 2016 ; Mashkour et al. 2016). Les sites UAQ36 et d'Akab, occupés durant la seconde moitié du 5e millénaire avant notre ère (Charpentier & Méry 2008 ; Méry et al. 2019), ont livré respectivement deux et cinq spécimens supplémentaires.

Les outils en coquille sélectionnés n'ont pas été nettoyés à l'eau afin de préserver d'éventuels résidus et phytolithes susceptibles d'apporter des informations supplémentaires sur leurs caractéristiques fonctionnelles. Certains contaminants de surface ont toutefois dû être éliminés manuellement pour préparer les spécimens à l'analyse microscopique.

Programme expérimental d'analyse

En Arabie du sud-est, les espèces utilisées pour produire des outils en coquille sont de grands bivalves, principalement *Callista erycina* (Linné, 1758) et *Callista umbonella* (Lamarck, 1818). Plus occasionnellement, l'utilisation d'*Asaphis violascens* (Forsskål, 1775) et *Meretrix* sp. est également attestée (Charpentier et al. 2004). L'assemblage examiné comprend 76 valves de *C. erycina*, 71 valves de *C. umbonella* et deux valves d'*A. violascens*. Les mêmes espèces ont été retenues pour constituer le corpus de référence (fig. 2), provenant de coquillages frais achetés sur les marchés locaux ou ramassés sur les plages à marée basse.

Le bord ventral des valves de *C. erycina* et *C. umbonella*, naturellement épais et lisse, a dû être retouché pour obtenir une arête tranchante. Les valves d'*A. violascens*, au bord plus fin et tranchant, ont également subi des modifications bien moins marquées. Les retouches observées sur les spécimens archéologiques sont de type « scalariforme » et limitées à la marge ventrale de la valve, sous la forme d'une série de petits esquillements semi-circulaires et en demi-lune, se recouvrant. Mais il reste difficile de spécifier la méthode de retouche sur les coquilles archéologiques, car leurs bords sont très usés et arrondis, à la fois du fait de leur utilisation comme outils et par des altérations taphonomiques (Moss, 1983). Plusieurs techniques de retouche ont été expérimentées pour reproduire des bords tranchants comparables aux spécimens archéologiques : retouche à plat, technique « bloc sur bloc » (fig. 3, A-B) et enfin la « retouche de type Quina », détaillée par Romagnoli et al. (2016) au sujet d'outils arché-

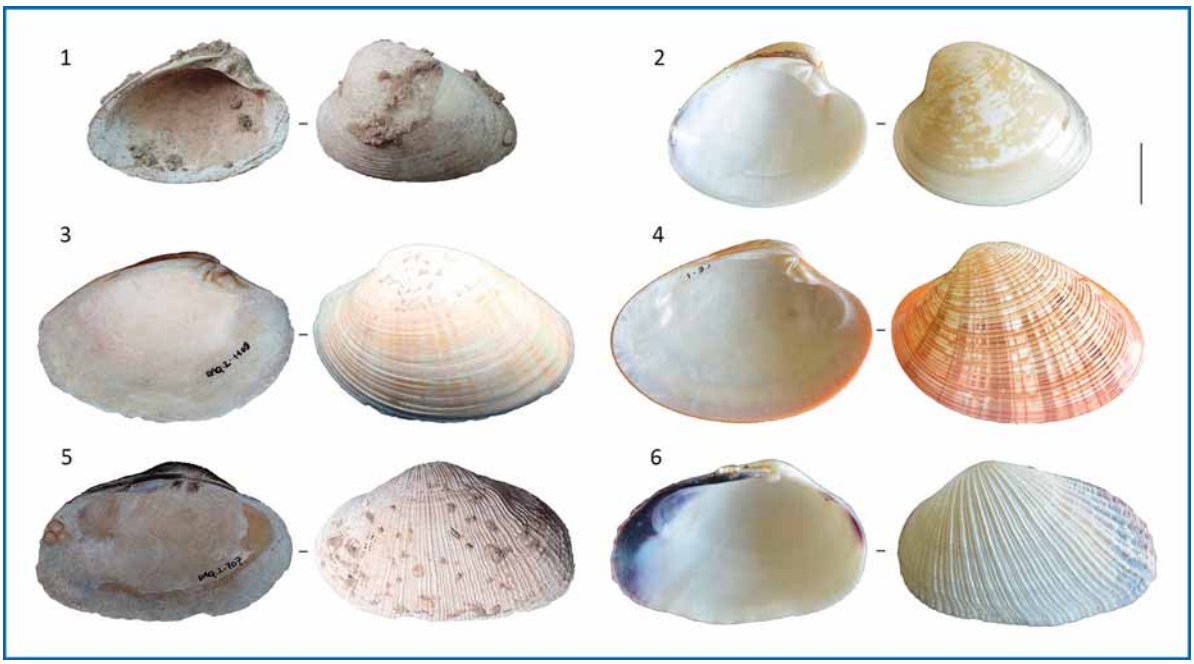


Figure 2. Spécimens archéologiques d'outils en coquille d'Arabie orientale et valves actuelles de même espèce. Échelle : 2 cm. 1-2. Valves gauches de *Callista umbonella* (Lamarck, 1818) ; 3-4. Valves gauches de *Callista erycina* (Linné, 1758) ; 5-6. Valves gauches d'*Asaphis violascens* (Forsskål, 1775).

ologiques créés à partir de valves de *Callista chione* (Linné, 1758), observés dans des contextes associés à Neandertal sur des sites méditerranéens.

Les travaux ethnographiques montrent que des outils en coquille peuvent servir efficacement à diverses fins (voir Cuenca Solana et al. 2011 pour une compilation de précieuses références), dont le traitement de diverses matières, tant animales que végétales ou minérales (fig. 3, C à F).

Les 65 expérimentations du protocole développé pour la présente recherche se sont basées sur l'utilisation de valves de coquillages pour différentes activités spécifiques, probablement effectuées par les pêcheurs-éleveurs néolithiques en péninsule arabique, parmi lesquelles la découpe de la viande, le nettoyage et l'assouplissement de peaux, le travail du bois (par exemple écorçage, aplanissage), l'étirage et la coupe de fibres végétales, ou encore le grattage de l'ocre. Chaque matière a été testée en différents états ; en effet, dureté, densité et humidité peuvent affecter significativement l'usure fonctionnelle, dont l'expérimentation a permis de mesurer l'apparition graduelle au fil de séances d'une durée variant de 5 minutes à une heure.

Observations de surface et des traces d'usure fonctionnelle

Les traces d'usure fonctionnelle sur le corpus de référence et sur les spécimens archéologiques ont été observées par stéréomicroscopie (Leica S8 APO) et par microscopie numérique (Leica DM 2500M), avec un grossissement variant de 10 à 200x.

Les observations par stéréomicroscopie permettent une description générale de l'outil en coquille : dimensions, forme, mode de retouche, dommages apparents et une première localisation de la zone active. Le plus souvent, abrasions, arrondis et fractures se voient déjà à faible grossissement, confirmant l'origine fonctionnelle des traces d'usure. Les observations au microscope numérique à fort grossissement permettent, elles, une description plus détaillée des traces d'usure fonctionnelle, notamment le poli et les éraflures, tandis que les arrondis et les brisures sont aussi plus aisément repérables sur l'arête (Kamminga 1982).

Il importe de noter que l'angle entre l'outil en coquille et la platine du microscope, de même que l'intensité et l'incidence de la lumière, peuvent largement affecter la visibilité du poli. En condi-

Figure 3. Travail expérimental : A. Geste de la retouche à plat ; B. Technique du « bloc sur bloc » ; C. Décharnement d'une patte d'agneau ; D. Lavage et traitement d'une peau de mouton à l'aide d'une solution émulsionnée de cervelle d'agneau et de poudre d'ocre ; E. Découpe de folioles de palmier ; F. Écorçage et rabotage d'une branche d'acacia.

tions optimales, les observations effectuées sous fort grossissement permettraient de préciser le matériau traité et le type d'action effectué (Keeley & Newcomer 1977).

Les photographies ont été prises à l'aide d'une caméra pour microscope numérique (Leica MC190 HD) reliée à un ordinateur utilisant le logiciel d'acquisition Leica Application (v. 4.13.0).

La plupart des prises de vue ont été réalisées avec un grossissement de 100x, qui couvre un champ suffisant tout en permettant une bonne lecture des détails. Les images multifocales peuvent être traitées à l'aide du logiciel Leica ou de Helicon Focus v. 8.1.0.

3. Résultats

Modifications de surface

La plupart des valves de *C. erycina* (95,6 %) présentent une abrasion et un lissage caractéristique de leurs dents cardinales, altérations superficielles correspondant à des spécimens trouvés échoués sur le rivage. En effet, Bosch et al. (1995 : 269) notent que *C. erycina* occupe exclusivement des substrats situés sous la ligne des basses eaux, ce qui suggère qu'ils ne sont récoltés qu'en plongée ; Villa et al. (2020) arrivent aux mêmes conclusions dans leur étude des valves de *C. chione* utilisées par les néandertaliens de la grotte de Moscerini (Latium, Italie) – bien que je n'adhère pas entièrement à cette hypothèse. Par contre, seules quelques valves de *C. umbonella* (13,7 %) et aucune d'*A. violascens* présentent des traces d'attrition marine suggérant l'utilisation de spécimens fraîchement collectés. Cependant, aucune des deux espèces ne semble avoir été consommée au Néolithique à Umm al-Quwain : les valves de ces deux espèces, peu nombreuses, sont généralement travaillées. Le degré de bioérosion d'une coquille marine dépendrait en partie de la distance entre l'habitat du mollusque et le rivage, plus importante pour *C. erycina* que pour les espèces trouvées sur les substrats d'estran, telles que *C. umbonella* et *A. violascens* (Bernard et al. 1993 ; Bosch et al. 1995 : 259, 269). On peut noter à cet égard que deux spécimens de *C. umbonella*, présentant des coquilles de balanes sur leurs faces internes, ne montrent pas d'abrasion sur leurs dents cardinales, ce qui confirme que les coquilles ramassées sur le rivage ne présentent pas toujours des traces d'attrition marine ; de telles altérations dues à des organismes marins parasites ou foreurs, à l'extérieur ou à l'intérieur de la valve, restent toutefois rares dans de l'assemblage (env. 6 %).

Concernant l'intégrité des spécimens, la plupart des valves étudiées (env. 65 %) sont quasi-complètes, à l'exception des marges ventrales retouchées et légèrement abrasées par l'utilisation comme outil. Une part significative présente toutefois une brisure transversale de l'extrémité postérieure (env. 23 % des cas) ; par contre, la perte de l'extrémité antérieure est rare (à peine 0,7 %), quelle que soit la latéralité de la valve. Ce type de rupture correspond à une utilisation préférentielle de la moitié postérieure de la valve comme outil, occasionnant probablement des contraintes physiques plus importantes et causant les cassures, ce que corrobore le fait que 72 % des traces d'usure sont concentrées sur cette partie de la valve. Point intéressant, une étude antérieure de Charpentier et al. (2004) sur l'assemblage des sites de Suwayh et Ruways notait déjà qu'une retouche concentrée sur cette partie de la valve indiquait une préférence pour l'extrémité postérieure du bord ventral comme outil.

Tandis que la même étude conclut à une utilisation préférentielle des valves gauches (96 % des 57 valves), considérées comme mieux en main pour les droitiers, qui font environ 90 % de toute population humaine, l'assemblage étudié ici présente une répartition plus équilibrée entre les valves gauches (N=78) et les valves droites (N=71), suggérant que gauchers et droitiers ont pu manier indifféremment les unes et les autres, comme l'expérimentation l'a confirmé : bien que la préhension diffère selon la latéralité de la valve vu leur forme non superposable –, elle dépendrait beaucoup aussi selon l'activité effectuée, l'angle de travail et le geste requis (transversal ou longitudinal, mono- ou bidirectionnel, etc.). Cette question demande un complément de recherche.

Près de la moitié des valves de l'assemblage (48,6 %) présentent une réduction visible de leur volume, liée à l'abrasion, à la fragmentation et au réaffûtage des zones actives, dont l'usure indique une utilisation prolongée, reflétant une stratégie d'économie de la matière première.

Analyse de l'usure fonctionnelle

Une analyse complète de l'usure fonctionnelle a été possible pour 46,3 % des valves de l'assemblage ; 26,5 % des valves n'ont pu être analysées, le poli et autres traces d'usure fonctionnelle n'étant pas distinctement visibles – il faut noter que l'observation des émoussés et des stries suffit à indiquer une utilisation comme outil, mais non à fournir des données fonctionnelles précises (Keeley 1980). Enfin 27,2 % des valves ne montraient aucune usure fonctionnelle, bien que la présence de retouches le long de la marge ventrale indiquât qu'elles étaient bien destinées à servir d'outils : ici, l'absence d'usure fonction-

nelle peut souvent renvoyer à des altérations chimiques ou des processus taphonomiques.

Les résultats de l'analyse fonctionnelle montrent le recours aux outils en coquille pour traiter divers matériaux d'origine animale, végétale et minérale (tab. 1).

Tableau 1. Synthèse des activités productives mis en évidence par l'analyse de l'usure fonctionnelle dans le cadre de la présente étude.

Matériau	Action	UAQ2	UAQ36	Akab
Viande	Longitudinale	2	-	-
Peau animale ocrée	Transversale	2	-	-
Bois ou écorce	Transversale and oblique	3	-	-
Fibres végétales	Longitudinale	38	1	2
Ocre	Transversale	2	-	-

Au moins deux spécimens de UAQ2 présentent des usures fonctionnelles interprétées comme résultant d'activités de boucherie. Le fait que le poli ne se déploie, de part et d'autre, que dans une zone restreinte autour de l'arête, ainsi que son aspect gras et de rares arrondis et stries, suggèrent le traitement de matériaux doux et non abrasifs comme la viande (fig. 4, UAQ2.1111). L'usure fonctionnelle présente une trame diffuse, aux limites imprécises, mais peut aussi montrer des zones isolées, de trame plus compacte, là où les surfaces ont été en contact avec de l'os. On distingue parfois de brèves stries, fines et peu profondes, alignées le long de l'arête, indiquant un travail de découpe.

Deux valves de UAQ2 sont interprétées comme ayant servi au traitement de peaux avec emploi d'ocre, produisant un poli caractéristique avec une trame progressive, une texture grasse et grenue et des arrondis caractéristiques sur les reliefs et l'arête de la valve (fig. 4, UAQ2.1259). La formation de micro-trous sub-circulaires accentuant l'aspect rugueux est lui aussi reconnu comme caractéristique du traitement des peaux, surtout séchées (González Urquijo & Ibáñez Estévez 1994 : 51 ; Cuenca Solana 2013 : 178, fig. 3.30.8). L'apport d'ocre produit un poli plus compact et brillant, avec des arrondis accentués et des stries profondes d'épaisseur variable, longues, fines, parallèles, transversales ou obliques par rapport à l'arête.

Des taches rouges ou rougeâtres ne sont pas toujours visibles, mais la présence d'oxyde de fer (FeO) a été démontrée par spectroscopie de rayons X à dispersion d'énergie (EDX) (fig. 5, gauche), confirmant l'emploi d'ocre comme abrasif, colorant et agent antibactérien pour traiter les peaux d'animaux à UAQ2 (Cuenca Solana et al. 2013 ; Cuenca Solana et al. 2016) ; il est suggéré que les outils en coquille ont pu être employés pour nettoyer les peaux d'animaux et y répandre de l'ocre. L'identification sur deux autres valves de l'assemblage de traces d'usure caractéristiques du traitement de matières minérales confirme l'exploitation directe de l'ocre à UAQ2. Un poli d'aspect compact et brillant, concentré sur le bord de la zone active, avec de longues stries, fines et plus ou moins profondes, orientées transversalement par rapport à l'arête, indique la haute dureté du matériau travaillé. Sur l'un des spécimens, l'arête est très émoussée, indiquant un matériau très abrasif quoique de dureté modérée (fig. 4, UAQ2.1676) – probablement un schiste à forte teneur en fer ou une argile schisteuse plutôt qu'un bloc d'hématite. Un résidu de matière rouge, identifié par EDX comme de l'oxyde de fer (fig. 5, droite), est visible des deux côtés de l'arête, suggérant le grattage de nodules d'ocre pour les réduire en poudre.

Trois valves de UAQ2 sont associées au travail du bois. Pour deux des spécimens, l'usure fonctionnelle est concentrée sur un seul segment de l'arête, indiquant un contact restreint avec un matériau peu flexible, d'où un relief abrasé et un profil bombé caractéristiques. Le poli est compact, modérément brillant, à la texture rêche, marquée de stries brèves, plus ou moins épaisses et profondes (fig. 4, UAQ2.2247), disposées transversalement ou obliquement par rapport à l'arête. Des stries et des crevasses sont parfois bien visibles sur la face externe de la valve aussi. Ces caractéristiques de l'usure sont associées à l'utilisation de l'outil pour l'écorçage de bois sec et peut-être aussi son rabotage. L'expérimentation montre en effet que l'écorçage de bois frais ou tendre occasionne un poli plus étendu et à la trame moins compacte, moins brillant et d'aspect souvent satiné ; l'abrasivité est sensiblement réduite, avec des reliefs légèrement atténués et

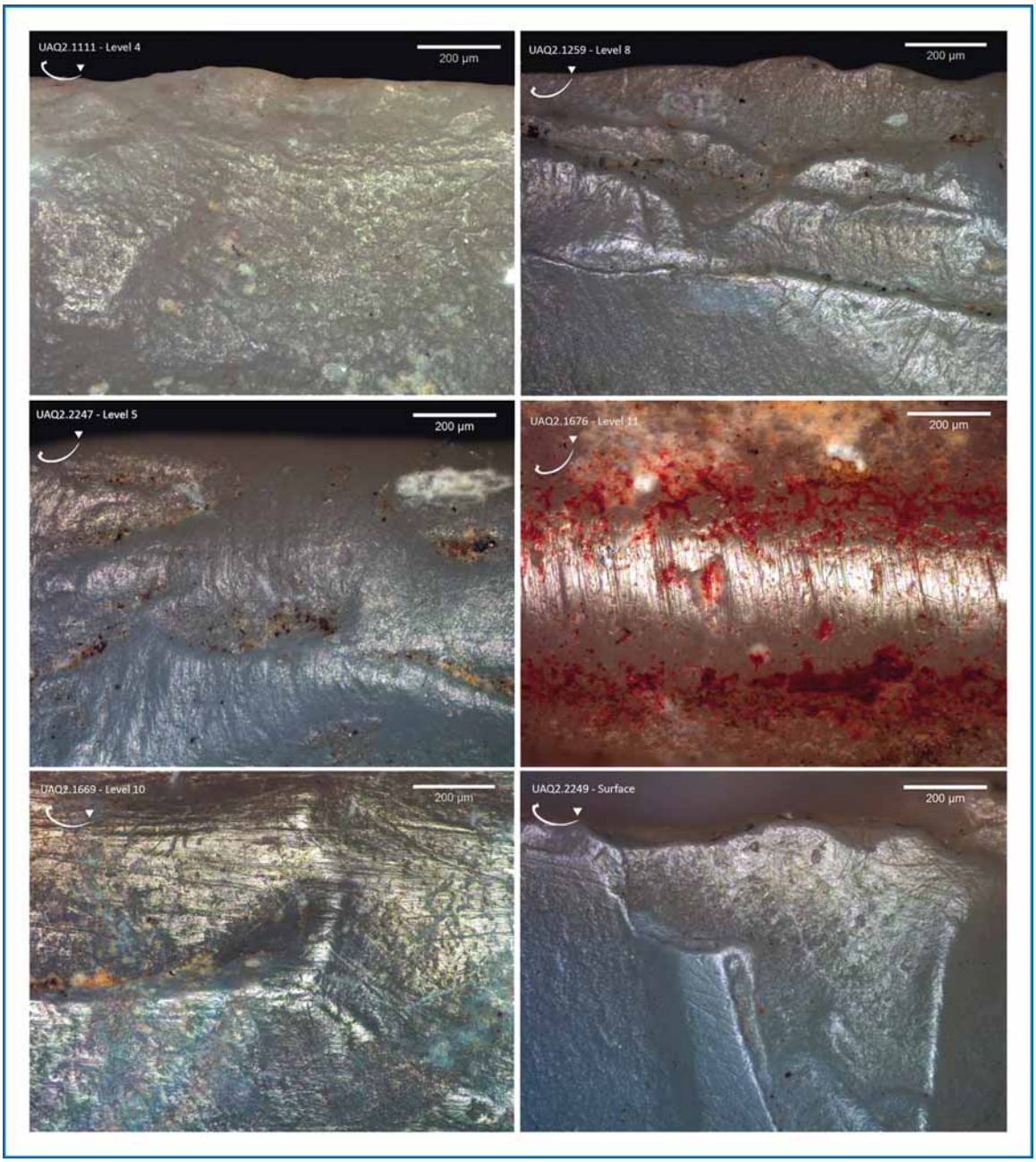


Figure 4. Traces d'usure fonctionnelle sur les outils en coquille de UAQ2. UAQ2.1111. Poli d'aspect gras à trame diffuse, interprété comme résultant d'activités de boucherie ; UAQ2.1259. Poli brillant et compact présentant des stries entrecroisées, associées au grattage de peaux animales avec épandage d'une poudre minérale abrasive (probablement de l'ocre) ; UAQ2.2247. Poli compact à texture rêche, avec de nombreuses stries profondes, interprétées comme résultant d'un travail d'écorçage ou de rabotage du bois ; UAQ2.1676. Poli compact et brillant avec de fines stries parallèles ainsi que des résidus rouges, interprétés comme résultant du grattage de l'ocre ; UAQ2.1669. Poli compact et brillant avec de nombreuses stries longitudinales, indiquant le découpage de fibres végétales – peut-être des folioles de palmier ; UAQ2.2249. Poli compact et modérément brillant avec des arrondis et des stries, interprété comme le résultat du travail de fibres végétales – peut-être l'étirage ou le tranchage de liffe de palmier. Prise de vues : Leica DM 2500M, grossissement x100.

sans stries caractéristiques. Cette usure fonctionnelle a été identifiée sur un seul outil en coquille, alors que la plupart des valves étudiées (31 spécimens en tout : 29 provenant de UAQ2 (N=29), un de UAQ36 et un d'Akab) présentent des traces associées au travail de végétaux non ligneux, spécialement de fibres tendres.

Les traces d'usure fonctionnelle correspondant au traitement de fibres végétales sont très distinctives, présentant généralement un poli vif et pénétrant, avec une trame compacte, une forte abrasion des reliefs et de nombreuses stries (fig. 4, UAQ2.1669). Les expérimentations montrent que la découpe de folioles de palmier occasionne des surfaces planes étendues avec un poli compact uniforme présentant des stries longues et profondes, longitudinales par rapport à l'arête, également visibles sur la face extérieure de la valve ; ces stries, caractéristiquement, entaillent le relief sans réellement l'émousser. Par contraste, le travail du liffe de palmier donne un relief plus arrondi (légèrement bombé) et des stries moins développées (fig. 4, UAQ2.2249). Mais distinguer ces deux types de traces d'usure sur les pièces étudiées n'est pas toujours simple et requiert des analyses plus approfondies. Ainsi, nombre de spécimens ont pu être associés au travail de végétaux non-ligneux, sans davantage de précisions.

4. Discussion

Technologie des coquilles et stratégie d'économie de matières premières

La réduction considérable de volume observée sur de nombreuses valves peut être imputée à un usage prolongé des outils en coquille, ayant pu

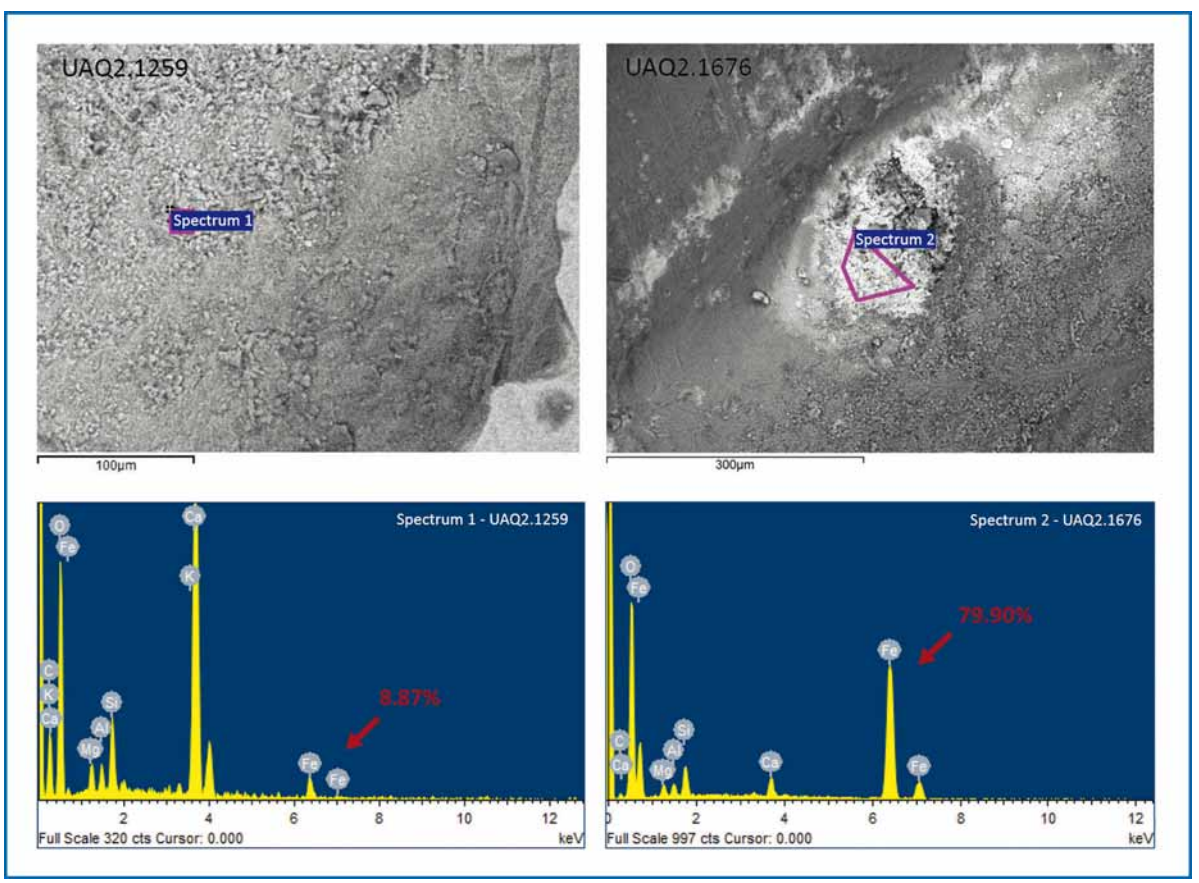


Figure 5. Spectres de spectroscopie de rayons X à dispersion d'énergie (EDX) suggérant l'emploi d'outils en coquille pour étaler l'ocre (oxyde de fer, FeO) sur des peaux animales (UAQ2.1259) et gratter un nodule d'ocre (UAQ2.1676). Prise de vues : Microscope électronique à balayage (MEB), avec l'aimable autorisation d'Ana Cimentada Hernández (LADICIM, Universidad de Cantabria).

occasionner l'abrasion ou la fracture de la zone active puis son réaffûtage. En effet, la nature abrasive des fibres végétales, surtout les feuilles, peut bien provoquer un émoussement rapide de la zone active, de même que le travail du bois et le grattage de l'ocre peuvent occasionner de fréquentes ruptures de l'outil. À l'inverse, les expérimentations montrent que les opérations de boucherie et le traitement des peaux animales ont un impact minime sur le tranchant de l'arête, qui ne s'émousse qu'après plus d'une heure lors du dégraissage d'une peau d'animal, mais en moins de 10 minutes pour la coupe de feuilles. En outre, un même outil a pu servir à plusieurs usages, occasionnant, sur la même zone active divers types d'usure fonctionnelle, les moins prononcés devenant progressivement indiscernables. On peut dès lors souligner que la présente étude fonctionnelle peut amener à sous-estimer l'importance des activités de boucherie. L'observation de traces diverses d'usure fonctionnelle sur certaines valves corrobore en partie cette supposition : ainsi, sur une valve de UAQ2, des traces d'usure caractéristiques du travail de fibres végétales et du grattage de l'ocre ont été observées en différents points de la même zone active.

L'utilisation prolongée et polyvalente d'outils en coquille témoigne d'une stratégie de conservation des ressources, laquelle suggère que la matière première constituée par les valves ramassées sur le rivage, sans être rare, n'était pas non plus disponible en grandes quantités. Vu leur importance dans l'accomplissement de diverses tâches quotidiennes, il était nécessaire de disposer d'un approvisionnement régulier en valves, bien que leur disponibilité soit très incertaine selon les marées. Il en aurait été tout autrement à Suwayh et Ruways, où la majeure partie de l'outillage coquillier consiste en des valves de *C. umbonella* et de *Meretrix* sp., collectées avant tout à des fins alimentaires (Martin 2005). Les spécimens les plus grands et de latéralité adaptée aux besoins auraient ainsi pu être sélectionnés au sein d'une source de matière première bien plus abondante.

Les outils en coquille ne sont pas très efficaces pour le travail du bois et le grattage de l'ocre, au moins relativement selon la dureté du matériau. On peut dès lors suggérer que les outils en coquille se sont substitués à l'outillage lithique de manière opportuniste dans ces activités particulières. L'absence de ressources lithiques locales sur la côte d'Umm al-Quwain renforce cette hypothèse. L'analyse du matériel lithique du site d'UAQ2 montre que les matières premières (sous forme de nucléus) mais aussi les produits finis (tels que pointes de projectiles et racloirs sur lame) faisaient l'objet d'échanges avec des groupes de l'intérieur qui exploitaient notamment des gisements de silex, de chaille et de calcédoine (données non publiées). Ceci octroyait une place importante aux outils en coquille pour les tâches quotidiennes, laissant supposer que l'outillage lithique, spécialement les grattoirs sur lame, était de préférence destiné à des tâches où les outils en coquille sont moins efficaces (notamment le travail du bois et le grattage de l'ocre) ; mais cette hypothèse reste à confirmer par de futures analyses comparatives de l'usure fonctionnelle sur les outils coquilliers et lithiques.

L'expérimentation montre que les outils en coquille sont plus rapides et plus faciles à produire que les outils lithiques, qui souvent demandent un apprentissage approfondi. Contrairement à la « retouche Quina », dont Romagnoli et al. (2016) suggèrent le transfert par les néanderthaliens de Méditerranée depuis des grattoirs lithiques vers des outils en valves de *C. chione*, d'autres méthodes de retouche étudiées ici ne requièrent pas de maîtriser la taille de la pierre. La méthode de retouche à plat, où un mouvement rectiligne frappe abruptement le percuteur contre l'arête de la valve, diffère assez peu de la technique du « bloc sur bloc », où la valve est frappée directement sur une pierre fixe tenant lieu de percuteur. De telles méthodes mettent la fabrication d'outils en coquille à la portée du plus grand nombre, ce qui pourrait expliquer que les outils en coquille demeurent en usage à Masafi 5 (Lidour et al. 2023) à l'Âge du Bronze récent : alors que la métallurgie permet certes la réalisation d'outils recyclables indéfiniment, les rares spécialistes qui produisaient les outils, tant lithiques que métalliques, n'étaient sans doute pas toujours en mesure de répondre à tous les besoins quotidiens.

Documentation des activités de production anciennes

L'analyse fonctionnelle menée dans le cadre de la présente étude a fourni des données précieuses sur diverses activités de production, parfois jamais décrites jusque-là en Arabie.

L'emploi d'outils en coquille pour des activités de boucherie n'est pas une surprise, l'expérimentation démontrant leur efficacité pour couper la viande, les tendons et le cartilage ; mais il est difficile de préciser si les outils ont servi pour de la chair de mammifères ou du poisson, l'usure fonctionnelle étant similaire dans les deux cas. Toutefois, alors que prélever la viande de mammifère (pour l'abattage, l'éviscération, le dépeçage et le décharnement) requiert des outils tranchants, les poissons peuvent être cuits entiers, directement sur la braise, ce que corrobore l'absence générale de traces de découpe sur les arêtes de poisson archéologiques (Lidour 2023). Des recherches complémentaires pourront seules déterminer si les traces de découpe qui sont plus souvent observées sur les os de mammifères proviennent de couteaux en pierre ou en coquille.

Le traitement des peaux animales à l'aide d'outils en coquille est une activité décrite pour la toute première fois en péninsule arabique. Ces outils s'avèrent efficaces pour racler les chairs et graisses de l'hypoderme, surtout en combinaison avec un agent abrasif comme l'ocre. Des expérimentations (Audouin & Plisson 1982) et nombre de données ethnographiques en Argentine (Gusinde 1982 ; 1986 ; 1991, par exemple) ou en Éthiopie du sud (Weedman Arthur 2010) suggèrent que l'application de poudre d'ocre sur les peaux améliore leur conservation à long terme en minimisant l'activité bactérienne et fongique.

L'application d'ocre sur les peaux est aussi attestée par la présence de bandes rouges sur des perles et pendentifs trouvés sur des sites tels que Dosariyah (Arabie saoudite) (Drechsler 2018 : fig. 15.4.a) et Buhais BHS18 (Emirat de Sharjah, ÉAU) (De Beauclair 2008 : fig. 9). Selon D'Errico et al. (2010), ces bandes rouges pourraient s'interpréter comme des traces de cordons en cuir ou en tendon enduits d'ocre. Les racloirs en coquille conviennent aussi pour assouplir et lisser les peaux animales après traitement et séchage. Ces peaux sont un matériau essentiel pour la fabrication de vêtements, sacs, tentes et d'instruments de musique comme les tambours, mais peut-être aussi des voiles de bateau, élément important dans le développement de la navigation dans la région.

Des nodules d'ocre apparaissent souvent sur les sites néolithiques d'Arabie orientale, souvent en association avec des outils de broyage servant à les réduire en poudre, par exemple à Dosariyah (Arabie saoudite) et Shagra (Qatar) (Inizan 1988 ; Drechsler et al. 2018) ; de même, des galets d'hématite brute présentant des facettes d'abrasion ont été retrouvés sur certains sites, notamment à Dosariyah (Drechsler et al. 2018 : fig. 13.1) et Ra's al-Hamra RH5 (Sultanat d'Oman) (Marcucci et al. 2021 : fig. 7.33). L'emploi de l'ocre ne se limitait probablement pas au traitement des peaux, mais, pouvait aussi servir à la conservation des aliments ou comme protection solaire, pour repousser les insectes ou encore pour masquer son odeur à la chasse. En tant que pigment, l'ocre est d'usage courant pour peindre des récipients en plâtre (à Delma et Marawah dans l'Emirat d'Abu Dhabi, ÉAU : Beech et al. 2022) et comme cosmétique, voire pour le tatouage, ainsi que le suggèrent les taches rouges souvent observées sur la pointe d'outils en os aiguisé (Phillips 2002 : fig. 11 ; Salvatori 2007 : 38). Enfin l'ocre servait également à des fins symboliques ou rituelles, comme observé à Akab, où des os de dugong en sont délibérément recouverts (Méry et al. 2009 ; Méry & Charpentier 2012).

Le travail du bois est attesté, en association avec l'outillage lithique, dès le Paléolithique récent (vers 10 000-6 000 avant notre ère) dans le Dhofar (Sultanat d'Oman) (Hilbert et al., 2018). La présence de burins dans les assemblages lithiques a été associée à des opérations de rabotage ou de grattage de bois dur, probablement d'essences locales proches de l'acacia. De même, la présente étude suggère que quelques outils en coquille ont été utilisés pour écorcer et raboter le bois, peut-être pour emmancher d'autres outils ou des armes (harpons, lances), pour fabriquer arcs et flèches, ou pour affûter des sagaies en bois. L'expérimentation indique que les outils en coquille étaient probablement utilisés surtout pour travailler les fibres du palmier dattier (*Phoenix dactylifera* Linné, 1753), notamment les folioles et le liffe (bourre fibreuse du tronc). Ces fibres sont traditionnellement exploitées en péninsule arabique pour la vannerie et la production de cordages (Crocker Jones 1991).

L'ancienneté de la vannerie est attestée dans des contextes archéologiques par des fragments minéralisés et des empreintes laissées sur l'enduit bitumineux ayant garni des tapis et des paniers, sur des sites remontant jusqu'à l'Âge du

Bronze, dont Saar (Bahreïn), Ra's al-Jinz RJ2 (Sultanat d'Oman) et Ra's al-Hadd HD6 (id.). (Højlund 1995 ; Cleuziou et Tosi 2020). Des traces indubitables de l'emploi des folioles et du liffe de palmier dattier pour tresser des paniers apparaissent dans des contextes de l'Âge du Fer (dès 1200-1000 avant notre ère à Salut (Sultanat d'Oman) (Bellini et al. 2011 ; Degli Esposti 2021). Mais les premières traces de l'exploitation du palmier-dattier remontent au Néolithique, avec la découverte de noyaux carbonisés ou minéralisés sur des sites comme as-Sabiyah H3 (Koweït) (Parker 2010 : 198) et sur les îles de Delma et Marawah (Beech & Shepherd 2001 ; Beech et al. 2022). Les comparaisons morphologiques suggèrent que ces noyaux proviennent de formes sauvages indigènes du palmier dattier (Gros-Balthazard et al. 2017), dont les fruits faisaient probablement l'objet d'échanges entre les populations côtières et celles de l'intérieur des terres.

5. Conclusion

Des recherches antérieures ont mis en évidence l'importance, à l'échelle mondiale, des écosystèmes côtiers et des ressources marines dans le développement des premières cultures humaines, mettant spécifiquement l'accent sur l'emploi des ressources marines à des fins de subsistance mais aussi pour les productions techniques et symboliques.

Toutefois, bien que des preuves substantielles d'adaptations côtières soient clairement établies au début de l'Holocène, le cas de la péninsule arabique demeure assez peu étudié. La présente étude constitue le premier examen détaillé d'anciens outils en coquille en Arabie du sud-est, visant à éclairer leur mode de production et leurs fonctions. L'analyse fonctionnelle et la comparaison avec des données de référence élargissent notre compréhension des cultures néolithiques de la péninsule arabique en montrant l'emploi de ces outils dans une large gamme d'activités productives, dont l'ocrage des peaux animales, mais aussi le traitement de fibres végétales, ce qui pourrait fournir l'indication la plus ancienne de l'exploitation du palmier dattier et de la vannerie dans la région, dès le milieu du 6e millénaire avant notre ère.

Les recherches à venir devraient viser à élargir le corpus d'étude en y incluant des outils en coquille provenant d'autres contextes de péninsule arabique – y compris de sites de l'Âge du Bronze et de l'Âge du Fer – afin d'analyser toutes leurs fonctions potentielles. En outre, les assemblages malacologiques des sites inclus dans la présente étude demandent à être ré-évalués pour établir la présence éventuelle d'outils en coquillages non-travaillés, des relevés préliminaires ayant mis en évidence l'emploi possible de nombreuses valves non-travaillées de *Vasticardium lacunosum* Reeve 1845, de *Mimachlamys sanguinea* Linné 1758 et d'*Anadara* Gray 1847 pour des travaux de grattage sur le site d'UAQ2, tandis que des valves travaillées d'*A. violascens* et des valves non-travaillées d'*Anadara* sp. ont servi pour réaliser des récipients en plâtre à Marawah MR11 (données non-publiées) ; un emploi comparable dans la poterie dès l'Âge du Bronze ne peut être exclu, mais doit faire l'objet d'une étude plus poussée dans le cadre d'un nouveau programme expérimental.

La place de l'outillage lithique, notamment les grattoirs, demande aussi une étude plus poussée, en comparaison avec l'outillage en coquille, afin de comprendre leurs fonctions respectives dans les processus techno-culturels.

Le travail expérimental prospectif mené dans le cadre de cette étude a fourni une base méthodologique utile pour l'analyse et l'interprétation des traces d'usure fonctionnelle des outils en coquille, non seulement pour Arabie du sud-est, et en apportant des éléments pour la comparaison avec des sites d'autres régions. De nouveaux travaux d'expérimentation sont requis pour décrire les traces d'usure propres aux différentes étapes des activités de boucherie, dépeçage, et traitement des peaux, ou encore de la fabrication de récipients en plâtre et de poteries. Il apparait également important d'examiner un éventail plus large de variétés de bois et de fibres végétales présentes dans la même région, éventuellement en s'appuyant sur des données ethnographiques. Enfin, l'analyse de phytolithes sur les outils en coquille doit être envisagée pour mieux identifier les taxons végétaux exploités et travaillés.

En élargissant notre connaissance des outils archéologiques en coquille et de de leurs fonctions, la présente étude permet de comprendre plus précisément les adaptations côtières anciennes et leur place dans le développement des cultures néolithiques en péninsule arabique.

6. Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre d'une recherche post-doctorale intitulée « Procurement, working, and uses of hard marine animal materials during the Neolithic in Eastern Arabia », financée par une bourse de la Fondation Fyssen (Paris, France) entre 2021 et 2022. Le travail a été supervisé par David Cuenca Solana et Jesús Gonzáles Urquijo de l'Instituto Internacional de Investigaciones Prehistóricas de Cantabria (IIIPC) (Universidad de Cantabria, Santander, Espagne) ; il a également bénéficié du soutien financier du gouvernement de Cantabrie et de Banco Santander, S.A.

Je tiens à remercier ici le Département de la culture et du tourisme (DCT) d'Abu Dhabi, le Département du tourisme et de l'archéologie d'Umm al-Quwain, l'Autorité du tourisme et des antiquités de Fujairah et le Ministère du patrimoine et de la culture de Mascate (Sultanat d'Oman) pour la mise à disposition des outils archéologiques en coquille étudiés dans le cadre de ce projet. Je remercie tout particulièrement Peter Magee (directeur du Musée national Zayed, DCT Abu Dhabi), Noura Hamad al-Hameli (DCT Abu Dhabi), Richard Thorburn Cuttler (DCT Abu Dhabi), Mark Jonathan Beech (Musée d'histoire naturelle d'Abu Dhabi & DCT Abu Dhabi), Sophie Méry et Julien Charbonnier (Mission archéologique française aux Emirats Arabes Unis), et Vincent Charpentier (Les rivages de la Mer d'Arabie, entre 20 000 et 2000 ans avant notre ère – Mission archéologique française au Sultanat d'Oman) pour le partage de la documentation archéologique et pour leur soutien dans la conduite de ce projet. Un grand merci à Léa Lydie de Bruycker pour la traduction de cet article en français.

Références

• Armitage, S. J., Jasim, S. A., Marks, A. E., Parker, A. G., Usik, V. I., & Uerpmann, H.-P. (2011). The Southern Route of "Out of Africa" : Evidence for an Early Expansion of Modern Humans into Arabia. *Science*, 331(6016) : 453–6. https ://doi.org/10.1126/science.1199113s

• Audouin, F., & Plisson, H. (1982). Les ocres et leurs témoins au Paléolithique en France : enquête et expériences sur leur validité archéologique. In H. Plisson (Ed.), *Cahier du centre de recherches préhistoriques – Section 33* (pp. 33–80). U.E.R. d'Art et d'Archéologie, Université Paris I Panthéon-Sorbonne.

• Beech, M. J., & Shepherd E., 2001. Archaeobotanical evidence for early date consumption on Dalma Island, United Arab Emirates. *Antiquity*, 75(287), 83–99. https ://doi.org/10.1017/S0003598X00052765

• Beech, M. J., Hamad Al Hameli, N., Cuttler, R. T., Lidour, K., Roberts, H., Crassard, R., Yalman, Y., Davies, T. (2022). Neolithic settlement patterns and subsistence strategies on Marawah Island, Abu Dhabi Emirate, United Arab Emirates. *Proceedings of the Seminar for Arabian Studies*, 51, 7–24.

• Bellini, C., Condoluci, C., Giachi, G., Gonelli, T., & Mariotti Lippi, M. (2011). Interpretative scenarios emerging from plant micro- and macroremains in the Iron Age site of Salut, Sultanate of Oman. *Journal of Archaeological Science*, 38(10), 2775–89. https ://doi.org/10.1016/j.jas.2011.06.021

• Bernard, F. R., Cai, Y. Y., & Morton, B. (1993). *Catalogue of the living marine bivalve molluscs of China.* Hong Kong University Press.

• Bosch, D. T., Dance, S. P., Moolenbeek, R. G., & Oliver, P. G. (1995). *Seashells of Eastern Arabia*. Motivate Publishing.

• Charpentier, V., & Méry, S. (1997). Hameçons en nacre et limes en pierre d'Océanie et de l'Océan Indien : analyse d'une tendance. *Journal de la Société des Océanistes* 105(2), 147–56.

• Charpentier, V., & Méry, S. (2008). A Neolithic settlement near the Strait of Hormuz : Akab Island, United Arab Emirates. *Proceedings of the Seminar for Arab Studies*, 38, 117–36.

• Charpentier, V., Méry, S., & Phillips, C. (2004). Des coquillages… outillages des Ichtyophages ? Mise en évidence d'industries sur Veneridae, du Néolithique à l'Âge du Fer (Yémen, Oman, E.A.U.). *Arabian Archaeology and Epigraphy*, 15, 1–10. https ://doi.org/10.1111/j.1600-0471.2004.00019.x

• Charpentier, V., Phillips, C. S., & Méry, S. (2012). Pearl fishing in the ancient world : 7500 BP. *Arabian Archaeology and Epigraphy*, 23(1), 1–6. https ://doi.org/10.1111/j.1600-0471.2011.00351.x

• Charpentier, V., Berger, J.-F., Crassard, R., Borgi, F., & Béarez, P. (2016). Les premiers chasseurs-collecteurs maritimes d'Arabie

(IXe-IVe millénaires avant notre ère). In C. Dupont, & G. Marchand (Eds.), *Actes de la séance de la Société préhistorique française*, Rennes, 10-11 avril 2014 (Séances de la Société préhistorique française 6) (pp. 345–65). Société préhistorique française.

• Choi, K., & Driwantoro, D. (2007). Shell tool use by early members of Homo erectus in Sangiran, central Java, Indonesia : cut-mark evidence. *Journal of Archaeological Science*, 34, 48–58. https ://doi.org/10.1016/j.jas.2006.03.013

• Cleuziou, S., & Tosi, M. (2020). *In the Shadow of the Ancestors. The Prehistoric Foundations of the Early Arabian Civilization in Oman* (second expanded edition). Ministry of Heritage and Tourism, Sultanate of Oman.

• Cortés Sánchez, M., Morales Muñiz, A., Simón Vallejo, M. D., Lozano Francisco, M. C., Vera Peláez, J. L., Finlayson, C., Rodríguez Vidal, J., Delgado Huertas, A., Jiménez Espejo, F. J., Martínez Ruiz, F., Martínez Aguirre, M. A., Pascual Granged, A. J., Bergadà Zapata, M. M., Gibaja Bao, J. F., Riquelme Cantal, J. A., López Sáez, J. A., Rodrigo Gámiz, M., Sakai, S., Sugisaki, S., Finalyson, G., Fa, D. A., & Bicho, N. F. (2011). *Earliest Known Use of Marine Resources by Neanderthals*. PLoS ONE, 6(9), e24026. https ://doi.org/10.1371/journal.pone.0024026

• Crocker Jones, G. (1991). The Crafts. In P. M. Costa (Ed.), Musandam. *Architecture and material culture of a little known region of Oman* (pp. 145–90). IMMEL Publishing.

• Cuenca Solana, D. (2013). *Utilización de instrumentos de concha para la realización de actividades productivas en las formaciones económico-sociales de cazadores-recolectores-pescadores y primeras sociedades tribales de la fachada atlántica europea*. Editorial de la Universidad de Cantabria (PUbliCan).

• Cuenca Solana, D., & Clemente Conte, I., (2017). Pasado, presente y futuro del análisis functional aplicado al estudio de los instrumentos de concha prehistóricos. In F. Molina González (Ed.), *Cuadernos de Prehistoria y Arqueología de la Universidad de Granada* 27 (pp. 293–314). Universidad de Granada. https ://doi.org/10.30827/cpag.v27i0.8185

• Cuenca Solana, D., Clemente Conte, I., & Gutiérrez Zugasti, I. (2010). Utilización de instrumentos de concha durante el Mesolítico y Neolítico inicial en contextos litorales de la región cantábrica : programa experimental para el análisis de huellas de uso en materiales malacológicos. *Trabajos de Prehistoria*, 67(1), 211–25. https ://doi.org/10.3989/tp.2010.10037

• Cuenca Solana, D., Gutiérrez Zugasti, I., & Clemente Conte, I. (2011). The Use of Mollusc Shells as Tools by Coastal Human Groups : The Contribution of Ethnographical Studies to Research on Mesolithic and Early Neolithic Technologies in Northern Spain. *Journal of Anthropological Research*, 67(1), 77–102. https ://doi.org/10.3998/jar.0521004.0067.105

• Cuenca Solana, D., Gutiérrez Zugasti, I., González Morales, M. R., Setién Marquinez, J., Ruiz Martinez, E., García Moreno, A., & Clemente Conte, I. (2013). Shell Technology, Rock Art, and the Role of Marine Resources during the Upper Paleolithic. *Current Anthropology*, 54(3), 370–80. https ://doi.org/10.1086/670325

• Cuenca Solana, D., Dupont, C., & Hamon, G. (2015). Instrumentos de concha y producción cerámica en los grupos neolíticos de la costa Atlántica del oeste de Francia. In I. Gutiérrez Zugasti, D. Cuenca Solana, & M. R. González Morales (Eds.), La Investigación Arqueomalacológica en la Península Ibérica : Nuevas Aportaciones. *Actas de la IV Reunión de Arqueomalacología de la Península Ibérica* (pp. 101–11). Nadir Ediciones.

• Cuenca Solana, D., Gutiérrez Zugasti, I., Ruiz Redondo, A., González Morales, M. R., Setién, J., Ruiz Martínez, E., Palacio Pérez, E., de las Heras Martín, C., Prada Freixedo, A, Lasheras Corruchaga, J. A. (2016). Painting Altamira Cave ? Shell tools for ochre-processing in the Upper Palaeolithic in northern Iberia. *Journal of Archaeological Sciences*, 74, 135–51. https ://doi.org/10.1016/j.jas.2016.07.018

• Cuenca Solana, D., Clemente Conte, I., Lloveras, L., García Argüelles, P., & Nadal, J. (2021). Shell tools and productive strategies of hunter-gatherer groups : Some reflections from a use-wear analysis at the Balma del Gai site (Barcelona, Spain). *Journal of Archaeological Science : Reports*, 37, 102955. Online publication : https ://doi.org/10.1016/j.jasrep.2021.102955

• D'Errico, F., Vanhaeren, M., Barton, N., Bouzouggar, A., Mienis, H., & Richter, D. (2009). Additional evidence on the use of personal ornaments in the Middle Palaeolithic of North Africa.

PNAS, 106(38), 16051–6. https ://doi.org/10.1073/pnas.0903532106

• D'Errico, F., Salomon, H., Vignaud, C., & Stringer, C. (2010). Pigments from the Middle Palaeolithic levels of Es-Skhul (Mount Carmel, Israel). *Journal of Archaeological Science*, 37(12), 3099–110.

• De Beauclair, R. 2008. La parure funéraire de la nécropole néolithique d'al-Buhais 18 (Emirats Arabes Unis). *Préhistoires méditerranéennes*, 14, 39–52

• Degli Esposti, M. (2021). Iron Age basketry in South East Arabia : a note from Salūt (Oman). *Egitto e vicino oriente : rivista annuale della sezione di Egittologia e Scienze Storiche del Vicino Oriente* (Dipartimento di Civiltà e Forme del Sapere dell'Università degli studi di Pisa), 44, 221–29.

• Drechsler, P. (2018). Dosariyah : *Reinvestigating a Neolithic coastal community in Eastern Arabia* (British Foundation for the Study of Arabia Monograph 19). Archaeopress.

• Drechsler, P., Berthold, C., & Kainert C. (2018). Hematite Objects and the Use of Red Pigments. In P. Drechsler (Ed.), *Dosariyah : Reinvestigating a Neolithic coastal community in eastern Arabia* (British Foundation for the Study of Arabia Monograph 19) (pp. 302–9). Archaeopress.

• Fleitmann, D., Burns, S. J., Mangini, A., Mudelsee, M., Kramers, J., Villa, I., Neff, U., Al-Subbary, A. A., Buettner, A., Hippler, D., & Matter, A. (2007). Holocene ITCZ and Indian monsoon dynamics recorded in stalagmites from Oman and Yemen (Socotra). *Quaternary Science Reviews*, 26, 170–88. https ://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.04.012

• González Urquijo, J. E., & Ibáñez Estévez, J. J. (1994). *Metodología de análisis funcional de instrumentos tallados en sílex* (Cuadernos de Arqueología 14). Universidad de Deusto.

• Gros-Balthazard, M., Galimberti, M., Kousathanas, A., Newton, C., Ivorra, S., Paradis, L., Vigouroux, Y., Carter, R., Tengberg, M., Batesti, V., Santoni, S., Falquet, L., Pintaud, J.-C., Terral, J.-F., Wegmann, D. (2017). The Discovery of Wild Date Palms in Oman Reveals a Complex Domestication History Involving Centers in the Middle East and Africa. *Current Biology*, 24(14), 2211-8. https ://doi.org/10.1016/j.cub.2017.06.045

• Gusinde, M. (1982). *Los Indios de Tierra del Fuego. Tome 1. Los Selk'nam*, vol. 1. Centro Argentino de Etnología Américana, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

• Gusinde, M. (1986). *Los Indios de Tierra de Fuego. Tome 2. Los Yámana*, vol. 1. Centro Argentino de Etnología Américana, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

• Gusinde, M. (1991). *Los Indios de Tierra del Fuego. Tome 3. Los Halakwulup*, vol. 1. Centro Argentino de Etnología Américana, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

• Harold, L., Fossat, J., & Pelletier, D. (2010). Les indicateurs de la biodiversité marine et côtière : état des lieux institutionnel. *Vertigo*, 10(2). Online publication : https ://doi.org/10.4000/vertigo.9893

• Henshilwood, C., & Sealy, J. (1997). Bone artefacts from the Middle Stone Age at Blombos Cave, Southern Cape, South Africa. *Current Anthropology*, 38(5), 890–895.

• Hilbert, Y. H., Clemente Conte, I., Geiling, J. M., Setien, J., Ruiz-Martinez, E., Lentfer, C., Rots, V., & Rose, J. I. (2018). Woodworking sites from the Late Paleolithic of South Arabia : Functional and technological analysis of burins from Dhofar, Oman. *Journal of Archaeological Science : Reports*, 20, 115–34. https ://doi.org/10.1016/j.jasrep.2018.04.010

• Hoffmann, D. L., Angelucci, D. E., Villaverde, V., Zapata, J., & Zilão, J. (2018). Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neandertals 115,000 years ago. *Science Advances*, 4(2) : eaar5255. Online publication : https ://doi.org/10.1126/sciadv.aar5255

• Højlund, F. (1995). Bitumen-coated basketry in Bahraini burials. *Arabian Archaeology and Epigraphy*, 6, 100–2. https ://doi.org/10.1111/j.1600-0471.1995.tb00079.x

• Inizan, M.-L. (1988). *Préhistoire à Qatar, mission archéologique française a Qatar*, 2. Editions Recherche sur les Civilisations.

• Kamminga, J. (1982). *Over the Edge : Functional Analysis of Australian Stone Tools*. (Occasional papers in Anthropology 12). Anthropology Museum, University of Queensland.

• Keeley, L. H. (1980). *Experimental Determination of Stone Tool Uses : A microwear analysis* (Prehistoric Archaeology and Ecology Series). The University of Chicago Press.

• Keeley, L. H. & Newcomer, M. H. (1977). Microwear analysis of experimental tools : a test case. *Journal of Archaeological Science*, 4, 29–62. https ://doi.org/10.1016/0305-4403(77)90111-X

• Lammers Keijsers, Y M. J. (2008). *Tracing Traces from Present to past. A funtional analysis of Pre-columbian shell and stone artefacts from Anse à la Gourde and Morel, Guadaloupe, French West Indies*. Leiden University Press.

• Lidour, K. (2023). Thoughts on Neolithic fishing-based economies in coastal Eastern Arabia. *Journal of Anthropological Archaeology*, 70 : 101489. https ://doi.org/10.1016/j.jaa.2023.101489

• Lidour, K., Pellegrino, M. P., & Charbonnier, J. (2023). Coastal-hinterland exchange during the Late Bronze Age and the Early Iron Age across the northern &Hdotbelow;ajar mountains : the case of marine shells at Masāfī 5 (Emirate of Fujairah, United Arab Emirates). *Archaeological and Anthropological Sciences*, 15 : 29. https ://doi.org/10.1007/s12520-023-01732-5

• Manca, L. (2016). The shell industry in Final Neolithic societies in Sardinia : characterizing the production and utilization of Glycymeris da Costa, 1778 valves. *Anthropozoologica*, 51(2), 149–71. https ://doi.org/10.5252/az2016n2a6

• Marcucci, L. G., Badel, E., Genchi, F., Munoz, O., Todero, A., & Tosi, M. (2014). New investigations at the prehistoric Shell midden of Ra's al-Hamra 6 (Sultanate of Oman) : results of the 2012 and 2013 excavation seasons. *Proceedings of the Seminar for Arabian Studies*, 44, 235–56.

• Marean, C. W., Bar-Matthews, M., Bernatchez, J., Fisher, E., Goldberg, P., Herries, A., Jacobs, Z., Jerardino, A., Karkanas, P., Minichillo, T., Nilssen, P. J., Thompson, E., Watts, I., & Williams, H. M. (2007). Early human use of marine resources and pigment in South Africa during the Middle Pleistocene. *Nature*, 449, 905–8. https ://doi.org/10.1038/nature06204

• Martin, C. (2005). *Stratégies et statut de la collecte des mollusques marins sur les sites côtiers d'Oman du Néolithique à l'Âge du Bronze : apport des sites de Suwayh 1, Ra's al-Khabbah 1 et Ra's al-Jinz 2.* Paléorient, 31(1), 169–175.

• Mashkour, M., Beech, M. J., Debue, K., Yeomans, L., Bréhard, S., Gasparini, D., & Méry, S. (2016). Middle to Late Neolithic animal exploitation at UAQ2 (5500–4000 cal BC) : An Ubaid-related coastal site at Umm al-Quwain Emirate, United Arab Emirates. *Proceedings of the Seminar for Arabian Studies*, 46, 195–210.

• Méry, S. (2015). Mobilité et interculturalité en Arabie orientale durant la Protohistoire ancienne : la formation d'un ensemble culturel et d'entités régionales. In N. Naudinot, L. Meignen, D. Binder, & G. Guerré (Eds.), *Les systèmes de mobilité de la Préhistoire au Moyen Âge. XXXVes rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes* (pp. 353–68). Editions APDCA.

• Méry, S., & Charpentier, V. (2012). Akab Island, a Neolithic Sanctuary in the Gulf. In D. T. Potts, & P. Hellyer (Eds.), *Fifty Tears of Emirates Archaeology. Proceedings of the Second International Conference on the Archaeology of the United Arab Emirates* (pp. 69–77). Motivate Publishing.

• Méry, S., & Charpentier, V. (2013). Neolithic material cultures of Oman and the Gulf seashores from 5500-4500 BCE. *Arabian Archaeology and Epigraphy,* 24(1), 73–8. https ://doi.org/10.1111/aae.12010

• Méry, S., V. Charpentier, G. Auxiette, & E. Pelle (2009). A dugong bone mound : the Neolithic ritual site on Akab in Umm al-Quwain, United Arab Emirates. *Antiquity*, 83(321), 696–708. https ://doi.org/10.1017/S0003598X00098926

• Méry, S., Gasparini, D., Basset, G., Berger, J.-F., Berthelot, A., Borgi, F., Lidour, K., Parker, A., Preston, G., McSweeney, K. (2016). Mort violente en Arabie. La sépulture multiple d'Umm al-Quwain UAQ2 (Emirats Arabes Unis), VIe millénaire BC. In C. Dupont, & G. Marchand (Eds.), *Actes de la séance de la Société préhistorique française*, Rennes, 10-11 avril 2014 (Séances de la Société préhistorique française 6) (pp. 323–43). Société préhistorique française.

• Méry, S., Degli Esposti, M., Aoustin, D., Borgi, F., Gallou, C., Leroyer, C., Lidour, K., Lindauer, S., Preston, G. W., & Parker, A. (2019). Neolithic settlement pattern and environment evolution along the coast of the northern UAE : the case of Umm al-Quwain UAQ36 vs. UAQ2 and Akab shell-middens. *Proceedings of the Seminar for Arabian Studies*, 49, 223–40.

• Moss, E. H. (1983). Some comments on edge damage as a factor in functional analysis of stone artifacts. *Journal of Archaeological Science*, 10, 231–42. https ://doi.org/10.1016/0305-4403(83)90006-7

• Parker, A. G. (2010). Palaeoenvironmental evidence from H3, Kuwait. In R. A. Carter, & H. Crawford (Eds.), *Interactions in the Arabian Neolithic. Evidences from H3, As-Sabiyah, an Ubaid-Related Site in Kuwait* (American School of Prehistoric Research Monograph Series 8) (pp. 189–201). Brill.

• Phillips, C. S., 2002. Prehistoric Middens and a Cemetery from the Southern Arabian Gulf. In Cleuziou S., Tosi M., Zarins J. (eds.). *Essays on the Late Prehistory of the Arabian Peninsula* (Serie Orientale Roma XCIII) (pp. 169–86). Instituto Italiano per l'Africa e l'Oriente.

• Romagnoli, F., Baena J., & Sarti L. (2016). Neanderthal retouched shell tools and Quina economic and technical strategies : An integrated behaviour. *Quaternary International*, 407(B), 29–44. https ://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.07.034

• Salvatori, S. (2007). The Prehistoric Graveyard of Ra's al-Hamra 5, Muscat, Sultanate of Oman. *The Journal of Oman Studies*, 14.

• Semenov, S. A. (1964). *Prehistoric Technology* (translated from Russian by M. W. Thompson). Adams & Dart.

• Szabó, K. & Koppel, B. (2015). Limpet shells as unmodified tools in Pleistocene Southeast Asia : an experimental approach to assessing fracture and modification. *Journal of Archaeological Science*, 54, 64–76. https ://doi.org/10.1016/j.jas.2014.11.022

• Tumung, L., Bazgir, B., & Ollé, A. (2015). Applying SEM to the study of use-wear on unmodified shell tools : an experimental approach. *Journal of Archaeological Science*, 59, 179–96. https ://doi.org/10.1016/j.jas.2015.04.017

• Villa, P., Soriano, S., Pollarolo, L., Smriglio, C., Gaeta, M., d'Orazio, M., Conforti, J., & Tozzi, C. (2020). *Neandertals on the beach : Use of marine Resources at Grotta dei Moscerini (Latium, Italy)*. PLoS ONE, 15(1). Online publication : https ://doi.org/10.1371/journal.pone.0226690

• Weedman Arthur, K. (2010). Feminine Knowledge and Skill Reconsidered : Women and Flaked Stone Tools. *American Anthropologist*, 112(2), 228–43. https ://doi.org/10.1111/j.1548-1433.2010.01222X.x

• Weston, E., Szabó, K., & Stern, N. (2017). Pleistocene shell tools from Lake Mungo lunette, Australia : Identification and interpretation drawing on experimental archaeology. *Quaternary International*, 427(A) : 229–42. https ://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.11.048

1. Introduction

Recent research has emphasised the role of marine resources in the development of early human cultures, in particular regarding subsistence strategies in coastal territories (e.g., Henshilwood & Sealy 1997; Marean et al. 2007; Cortés Sánchez et al. 2011) and the production of seashell adornments that are among the earliest manifestations of symbolism and aesthetic (D'Errico et al. 2009; Hoffmann et al. 2018). In parallel, early evidence of tools made of marine shells has been reported among Homo erectus contexts from Sangiran (Indonesia) by 1.6-1.5 mya (Choi & Driwantoro 2007) and among Neanderthal-associated sites from Italy and Greece by 110-50 kya (between MIS 5 and 3) (e.g., Romagnoli et al. 2016). It highlights that marine resources have quite anciently integrated the technical systems and contributed to productive activities. In that respect, the coastal ecosystems should be recognised as major biomass and biodiversity reservoirs that have not only consisted of an inexhaustible source of food but also of raw materials and symbolic representations for humans.

The scarcity of evidence for coastal adaptation in the Arabian Peninsula before the early Holocene raises intriguing questions. It is worth considering the potential obliteration of ancient coastal sites due to sea-level variations during the Pleistocene. However, recent archaeological findings have begun to shed light on the use of marine resources in the region. At the rock shelter site of FAYNE1 in the Emirate of Sharjah, United Arab Emirates (UAE), two sea snail (Turbinidae) shells dating back to 8,500 BCE have been discovered (Armitage et al. 2011), providing the earliest evidence of the use of

marine resources in the region. Similarly, the Natif 2 HBM-10 cave in the Dhofar region (Sultanate of Oman) reveals an economy primarily based on the exploitation of marine molluscs and fish during the same period (Charpentier et al. 2016). These developments coincide with the emergence of coastal ecosystems during the early Holocene, allowed by the onset of wetter climatic conditions and the formation of shallow sea basins as a consequence of the postglacial sea-level transgression (Lidour 2023). Stronger rainfall has been related to the northward migration of the Intertropical Convergence Zone (ITCZ) and the associated incursion of the Indian Ocean Monsoon – by 8,600 BCE about the latitude of the Natif cave (17ºN) (Fleitmann et al. 2007). Mangroves, seagrass meadows, and coral reefs serve as significant marine 'biodiversity hotspots' (Harold et al. 2010) and thus could have been perceived as ecological refuges for many human groups inhabiting the Arabian Peninsula at that time. Although that rainfall has never been sufficient to support the development of rain-fed agriculture in the region, the introduction of domesticated caprines from the Southern Levant by the mid-7th millennium BCE has contributed to the development of original Neolithic-derived economies associating herding and fishing on coastal territories at a degree of sophistication that has been rarely equalled in South-West Asia.

"The functional analysis conducted during the present research has provided valuable insights into various productive activities, some of which have been documented for the first time in Arabia."

Such coastal adaptations developed in South-East Arabia between the 7th and the 4th millennia BCE and should be considered as a key component of the regional Neolithisation process. It is not only expressed by the diversification and the improvement of strategies, techniques, and tools devoted to the exploitation of marine resources but also by the development of seafaring, allowing the access of distant fish schools in the open sea and the colonisation of islands often located tens of kilometres off the mainland. A strong reliance on the symbolic maritime world is also highlighted by the frequent deposit of seashells, pearls, and marine mammals or sea turtle remains in burials (Salvatori 2007; Charpentier et al. 2012). At Akab (Emirate of Umm al-Quwain, UAE), it has been expressed by the edification of a unique ceremonial structure using the skeletons of more than forty dugongs by the end of the 4th millennium BCE and on which many sets of adornments have been exhibited (Méry et al. 2009). Comparable structures built by Natives from Torres Strait (Queensland, Australia) between c. 1600 and 1900 CE illustrate remarkably that cultural productions can follow converging paths and arouse similar symbolic representations regardless of time and place. Symbolic productions also take the form of adornments made of seashells, pendants in shark teeth, or, more rarely, carved in dugong ivory. These adornments have received significant interest from archaeologists working in the region, not only because they abound in the form of grave goods but also because they allow us to discuss the nature and the chronology of material cultures among the Arabian Neolithic (Méry & Charpentier 2013).

Apart from shell fishhooks, whose importance has been emphasised by comparative studies with ethnographic records on Polynesians (Charpentier & Méry 1997), tools made of marine shells have been less studied in the past. In the early 2000s, Charpentier et al. (2004) highlighted the production and the use of shell tools in South-East Arabia from the Neolithic (c. 6500-3300 BCE) to the Late Bronze Age (c. 1600-1300 BCE) – or the Early Iron Age (from c. 1300 BCE onwards). They showed a wide geographical distruibution, extending from the northern UAE, along the coast of the Sultanate of Oman, to the Aden region in Yemen. Reported mainly in the areas of Suwayh and Ruways in the Sultanate of Oman at that time, further specimens have been more recently attested at Neolithic sites of the Ra's al-Hamra (Muscat district, Sultanate of Oman) and Umm al-Quwain (UAE) areas, as well as on the islands of Marawah and Ghagha in the Emirate of Abu Dhabi (UAE) (Marcucci et al. 2014; 2021; Méry 2015; Beech et al. 2022) – and at Masafi 5 in the hinterlands of the Emirate of Fujairah (UAE) for the Late Bronze Age (Lidour et al. 2023) (Figure 1).

There is little doubt that shell tools were more widely used at other sites, but the latter are still not systematically identified and sorted by archaeologists. Charpentier et al. (2004) described that these shell tools consist of large valves showing scalar-like retouches along their ventral margin. Their possible use as scrapers or knives for butchering activities, the processing of animal skins and woodworking has been suggested, but so far, it has never been supported by a proper functional analysis. The present research aims to provide a first insight into the modalities of production and use of ancient shell tools in South-East Arabia.

2. Material and method

The subsequent sections of this paper introduce the methodology employed for conducting technological and functional analyses that have been based on the macro- and the microscopic observations of use-wear traces – a methodology initiated by Semenov (1964) for the study of lithic tools in the first half of the 20th century CE and progressively extended to shell specimens from

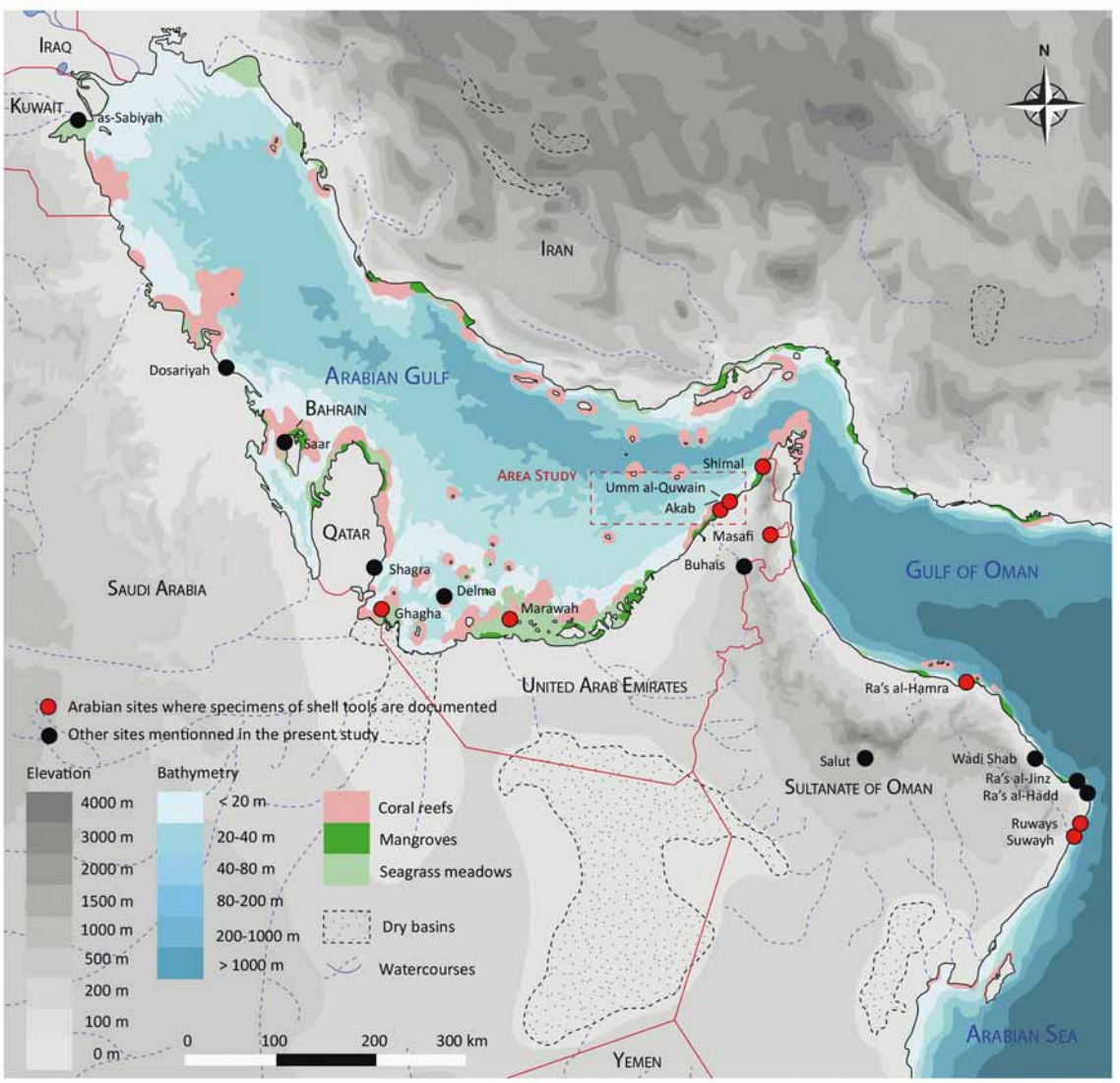


Figure 1. Regional map with the location of the archaeological sites mentioned in this study.

the Caribbean, Oceania, and Europe (e.g., Lammers Keijsers 2008; Szabo & Koppel 2005; Tumung et al. 2015; Manca 2016; Weston et al. 2017; Cuenca Solana 2013; Cuenca & Clemente Conte 2017; Cuenca Solana et al. 2015; Cuenca Solana et al. 2021). The experimental approach and building of reference collections have recently become essential for interpreting use-wear. Indeed, the experimental work allows a better understanding of the formation of the use-wear and thus facilitates the identification of the material processed (González Urquijo & Ibáñez Estévez 1994; Cuenca Solana et al. 2010).

A reference collection of shell tools has been produced through experimental knapping and use for the purpose of the present research. The use-wear traces observed on the archaeological shell tools were compared with the reference specimens to identify similarities or patterns that could provide insights into their functions. The results allow us to explore the technological productions associated with using marine resources, complete our knowledge of the productive activities during the Neolithic, and thus help us to better document the past coastal adaptations in the region.

The archaeological assemblage

The present paper focuses on studying shell tools retrieved from three Neolithic sites in the Umm al Quwain coastal area, in the northern UAE. A total of 149 shell valves or fragments of shell valves were obtained from UAQ2, a significant settlement site occupied from the mid-6th millennium to the end of the 5th millennium BCE (Méry 2015; Méry et al. 2016; Mashkour et al. 2016). In addition, two specimens were retrieved from UAQ36, and five specimens were from Akab, both associated with contexts from the second half of the 5th millennium BCE (Charpentier & Méry 2008; Méry et al. 2019).

The selected shell tools were not water-cleaned to preserve potential residues and phytoliths that could provide additional information on their functional attributes. However, surface contaminants were sometimes manually removed, ensuring the tools were in suitable condition for microscopic analysis.

Analytical experimental program

The species used to produce shell tools in South-East Arabia are large bivalves that principally consist of *Callista erycina* (Linnaeus, 1758) and *Callista umbonella* (Lamarck, 1818). Lesser quantities of *Asaphis violascens* (Forsskål, 1775) and *Meretrix sp.* are also reported being used (Charpentier et al. 2004). In the studied assemblage, 76 valves of *C. erycina*, 71 valves of *C. umbonella*, and two valves of *A. violascens* have been registered. The same species of shells used for the production of archaeological shell tools were chosen for composing the reference collection (Figure 2). They have been obtained from fresh specimens bought at local markets and washed-up material left on the beaches at ebb tide.

The naturally thick and smooth ventral margin of the valves of *C. erycina* and *C. umbonella* required transformation to obtain efficient cutting edges. The valves of *A. violascens*, with thinner and more sharp edges, also underwent slight modifications. The retouch observed on archaeological specimens is 'scalariform' and limited to the valve's ventral margin, resulting in overlapping small fractures with semi-circular and half-moon shapes. However, the specification of the method of retouch remains hard on archaeological shells since their edges are quite abraded and rounded because of both their use as tools and taphonomic alterations (Moss 1983). Various experimental retouch techniques have been employed for replicating efficient cutting edges comparable to archaeological specimens: the flat retouch, the 'block-on-block' technique (Figure 3. A-B) and the 'Quina-associated retouch' that has been studied in detail by Romagnoli et al. (2016) in the context of shell tools made of valves of *Callista chione* (Linnaeus, 1758) reported within Neanderthal-associated contexts in the Mediterranean.

Ethnographic works illustrate that shell tools can be efficiently used for various purposes (see Cuenca Solana et al. 2011 for a compilation of valuable references), including for processing various animal, vegetal, and mineral materials (Figure 3. C-F).

The experimental program developed for the present research has been based on using shell valves for several specific activities likely carried out by Neolithic fisher-herders living in the Arabian Peninsula: it comprises 65 experimentations. It includes, among many others, cutting meat, cleaning and softening animal skins, woodworking (e.g., debarking, planing), stretching and cutting vegetal fibres, and scraping ochre.

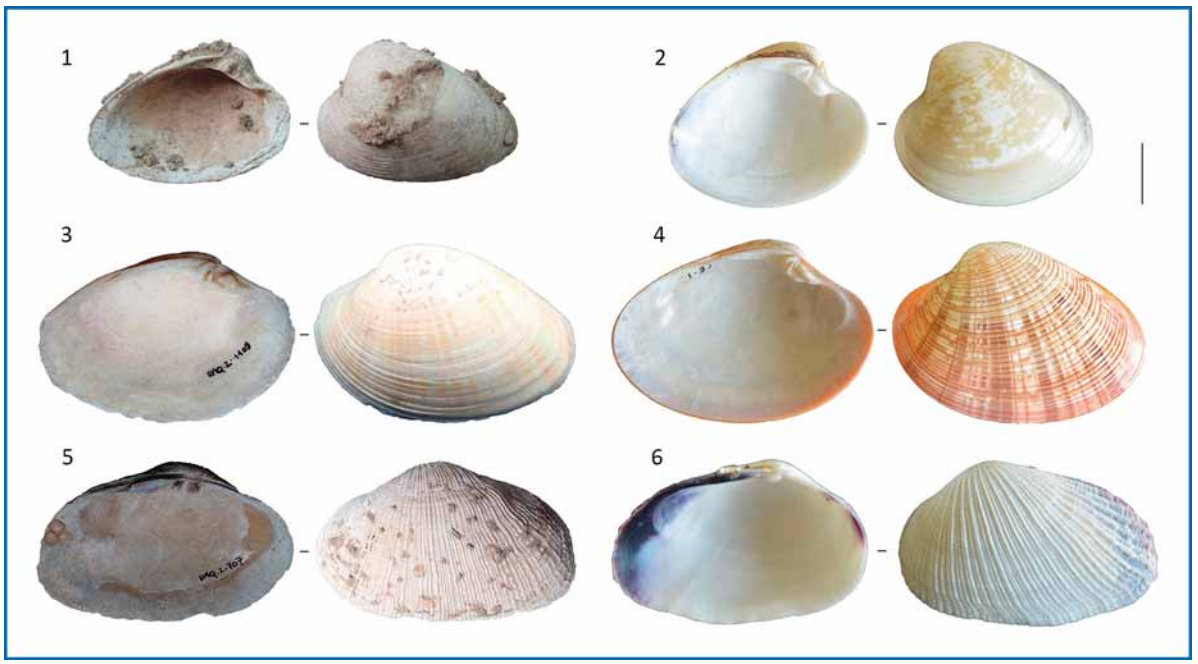


Figure 2. Examples of archaeological shell tools from Eastern Arabia and the corresponding modern valves of the same species. Scale: 2 cm. 1-2. Left valves of *Callista umbonella* (Lamarck, 1818); 3-4. Left valves of *Callista erycina* (Linnaeus, 1758); 5-6. Left valves of *Asaphis violascens* (Forsskål, 1775).

Different states of matter of each material worked have been experimented. Indeed, hardness, density, and hydration can be significant variables in use-wear formation. The duration of the experiments also varies significantly from one to another (from 5 min to an hour), resulting in a gradual development of the use-wear.

Surface and use-wear observations

Use-wear observations were performed on experimental and archaeological shell tools using stereomicroscopy (Leica S8 APO) and digital microscopy (Leica DM 2500M), allowing magnifications from 10 to 200x.

Observations using stereomicroscopy allow a general description of the shell tool, including size, shape, retouch patterns, visible damage, and a preliminary localisation of the active area. In most cases, abrasions, rounding, and scarring are already visible at low magnification and would confirm the presence of a use-wear. Observations at high magnification using digital microscopy allow a more detailed description of the use-wear traces. The latter include the polish and the striations principally, but the edge rounding and fracturing can also be better observed (Kamminga 1982).

It must be noted that the inclination of the shell tool on the microscope stage and both the intensity and the incidence of light are important factors that can affect the visibility of the polish. In optimal conditions, the observations conducted at high magnification would permit the specification of what material has been processed and the characteristics of the action performed (Keeley & Newcomer 1977).

Photographs have been done with a digital microscope camera (Leica MC190 HD) linked to a computer using the Leica Application Suite v. 4.13.0 – most photographs have been taken at the micro level 100x, combining enough detail and field of view simultaneously. Multifocal pictures can be processed using the Leica software or Helicon Focus v. 8.1.0.

3. Results

Surface modifications

The majority of *C. erycina* valves (95.6 %) exhibit abrasion and distinctive smoothing on their cardinal teeth. This type of surface modification has been associated with gathering specimens washed up on the shore. The idea is supported by the fact that *C. erycina* is reported as strictly

Figure 3. Experimental works. A. Flat retouch gesture; B. 'Block-on-block' technique; C. Defleshing a lamb limb; D. Cleaning and treating a sheep skin using an emulsified solution of lamb brain mixed with ochre powder; E. Cutting palm leaflets; F. Debarking and planing a branch of acacia wood.

inhabiting offshore substrates by Bosch et al. (1995: 269), suggesting that diving might be necessary to collect them. It is what has been assumed by Villa et al. (2020) for *C. chione* valves used by Neanderthals at Moscerini cave (Latium, Italy) – but I cannot entirely agree with this assumption.In contrast, only a few *C. umbonella* valves (13.7 %) and no *A. violascens* show marine

attrition, indicating that freshly collected specimens were likely used. However, neither species seems to have been consumed for food during the Neolithic in Umm al-Quwain – only a few valves are recorded, and most are worked.The degree of bioerosion of a marine shell would partly depend on the distance between the mollusc habitat and the shore – which is greater for *C. erycina* than for species available in intertidal substrates, such as C. *umbonella* and *A. violascens* (Bernard et al. 1993; Bosch et al. 1995: 259, 269). In this sense, it is interesting that two specimens of *C. umbonella* showing barnacle shells in their inner valves show no abrasion on their cardinal teeth, confirming that not all shells collected washed up on the shore would show marine attrition. However, modifications related to parasitising or boring marine organisms on the surface or inner the valve remain rare in the whole assemblage (c. 6 % of cases).

Regarding preservation, most of the studied valves are fairly complete (c. 65 % of the assemblage) – except for the retouched and moderately abraded ventral margins resulting from their use as tools. However, a significant number of valves exhibit transversal breakage, leading to the loss of the posterior end (c. 23 % of cases), while loss of the anterior end is rare (only 0.7 %), regardless of the laterality of the valve. This breakage pattern is associated with the preferential use of the posterior half of the valve, which has probably experienced greater physical strain and thus was more prone to fractures. The concentration of use-wear traces on this part of the valve (in 72 % of cases) supports this observation. Interestingly, a previous study by Charpentier et al. (2004) on the Suwayh and Ruways assemblage also noted a preference for the use of the posterior end of the ventral margin, indicated by the concentration of the retouch on this particular part of the valve.

The authors of the latter study have also pointed out the preferential use of left valves as tools (96 % on a corpus of 57 valves) – interpreted as having a better grip for right-handers and who represent about 90 % of any human population. The present assemblage exhibits a more balanced distribution of left (N=78) and right valves (N=71), suggesting that both could have been used interchangeably by left- and right-handed individuals – also confirmed by experimental research. Although the grip would not be the same for a left and a right valve because of their non-superimposable shapes, it would also greatly depend on the nature of the activity conducted, the working angle, and the gesture it requires (i.e. transversal vs longitudinal, mono– or bidirectional, etc.). Further research is needed to explore this aspect.

Nearly half of the valves (48.6 %) display visible volume reduction associated with the progressive abrasion, fragmentation, and re-sharpening of their working edges. This frequent attrition of the working edge indicates the prolonged use of shell tools over time and reflects a logic of raw material saving.

Use-wear analysis

A complete use-wear analysis was possible for 46.3 % of the valves in the assemblage studied. However, in 26.5 % of cases, the polish and other use-wear traces were not clearly visible and thus unusable for analysis. It should be noted that abraded surfaces and striations alone indicate tool use but do not provide detailed functional information (Keeley 1980). No visible use-wear was observed for the remaining 27.2 % of valves, but retouches along the ventral margin indicated their intended use as tools. The absence of use-wear in these cases can often be attributed to chemical alterations and post-depositional processes.

The results of use-wear analysis document the use of shell tools for processing various materials of animal, vegetal, and mineral origins (Table 1).

Table 1. Resuming the productive activities evidenced by the use-wear analysis conducted in the present study.

Matter	Action	UAQ2	UAQ36	Akab
Animal meat	Longitudinal	2	-	-
Skin with ochre	Transversal	2	-	-
Wood or wood bark	Transversal and oblique	3	-	-
Vegetal fibres	Longitudinal	38	1	2
Ochre	Transversal	2	-	-

At least two specimens from UAQ2 show use-wear traces interpreted as the result of butchering activities. The polish develops moderately far from the edge on both sides of the valve, with a greasy aspect and few roundings and striations, suggesting the processing of soft and non-abrasive materials such as animal meat (Figure 4. UAQ2.1111). The use-wear has a loose pattern with blurred limits but can also show isolated areas with a more compact pattern when the surfaces have been in contact with bones. Short, thin, and shallow striations are sometimes visible, arranged longitudinally to the edge, indicating a cutting action.

Two valves from UAQ2 have been interpreted as tools used for skin-processing activities associated with ochre. Skin processing typically produces a polish showing a gradual pattern, a greasy-grainy texture, and distinctive roundings on the reliefs and the edge of the valve (Figure 4. UAQ2.1259). The formation of sub-circular micro-holes that accentuate a rough aspect is also recognised as characteristic of the processing of skins, especially when dry (González Urquijo & Ibáñez Estévez 1994: 51; Cuenca Solana 2013: 178, fig. 3.30.8). The addition of ochre results in a more compact and bright pattern with accentuated rounding and deep striations showing various thicknesses – these striations are long, thin, parallel, and arranged transversally or obliquely to the edge.

Red or reddish stains are not always visible, but the presence of iron oxide (FeO) has been evidenced by Energy-dispersive X-Ray spectroscopy (EDX) (Figure 5. Left), confirming that ochre has been used as an abrasive, colouring, and antibacterial agent for treating animal skins at UAQ2 (Cuenca Solana et al. 2013; Cuenca Solana et al. 2016). It has been suggested that shell tools have been used to clean animal skins and spread ochre on them. Direct exploitation of ochre at UAQ2 is supported by two other valves exhibiting use-wear traces characteristic of the processing of mineral materials. A compact and shiny polish is concentrated on the edge of the active area and indicates the great hardness of the material worked. It also bears deep striations that are oriented transverse to the edge – they are long, thin, and variously deep. On one of the specimens studied, the edge has been well rounded, showing a great abrasivity despite a reduced hardness of the material worked (Figure 4. UAQ2.1676) – an iron-rich shale or mudstone rather than massive haematite probably. Red material residue, identified as iron oxide by EDX (Figure 5. Right), is present on both sides of the edge, suggesting the scraping of ochre nodules to obtain a powder.

Three valves from UAQ2 have been associated with woodworking tasks. The use-wear concentrates on restricted edge areas for two of the specimens studied, indicating limited contact with the material processed and its lack of flexibility. The relief is distinctively abraded, showing a characteristic domed profile. The polish is compact, moderately bright, and has a scratchy texture. It bears striations which are short and variably thick and deep (Figure 4. UAQ2.2247). The latter are arranged transversally or obliquely to the edge. Striations and scars are sometimes also well visible along the outer side of the valve. These characteristics have been associated with the removal of dry wood bark, possibly in association with the planing of the wood surface. Experimentations have shown that removing fresh and softwood bark produces a polish with a broader extension and shows a less compact pattern. It is also less bright and frequently shows a varnish-like aspect. The abrasivity is significantly reduced: the reliefs are slightly subdued and do not bear distinctive striations. This use-wear has been identified on a single shell tool. The majority of the shell valves studied show use-wear traces associated with the processing of nonwoody vegetal materials, particularly soft vegetal fibres – it concerns a total of 31 specimens retrieved from UAQ2 (N=29), UAQ36 (N=1), and Akab (N=1).

Use-wear traces associated with the processing of vegetal fibres are highly distinctive, usually showing a bright and penetrating polish with a compact pattern, strong relief abrasion, and numerous striations (Figure 4. UAQ2.1669). Experimentations have shown that cutting palm leaflets produce extensive flat surfaces with a unified compact polish that bears deep and long striations arranged longitudinally to the edge – also visible on the outer side of the valve. The striations are distinctively cutting through the relief without properly rounding it. Processing palm leaf sheath results in a gradually rounded relief (slightly domed) and less developed stria-

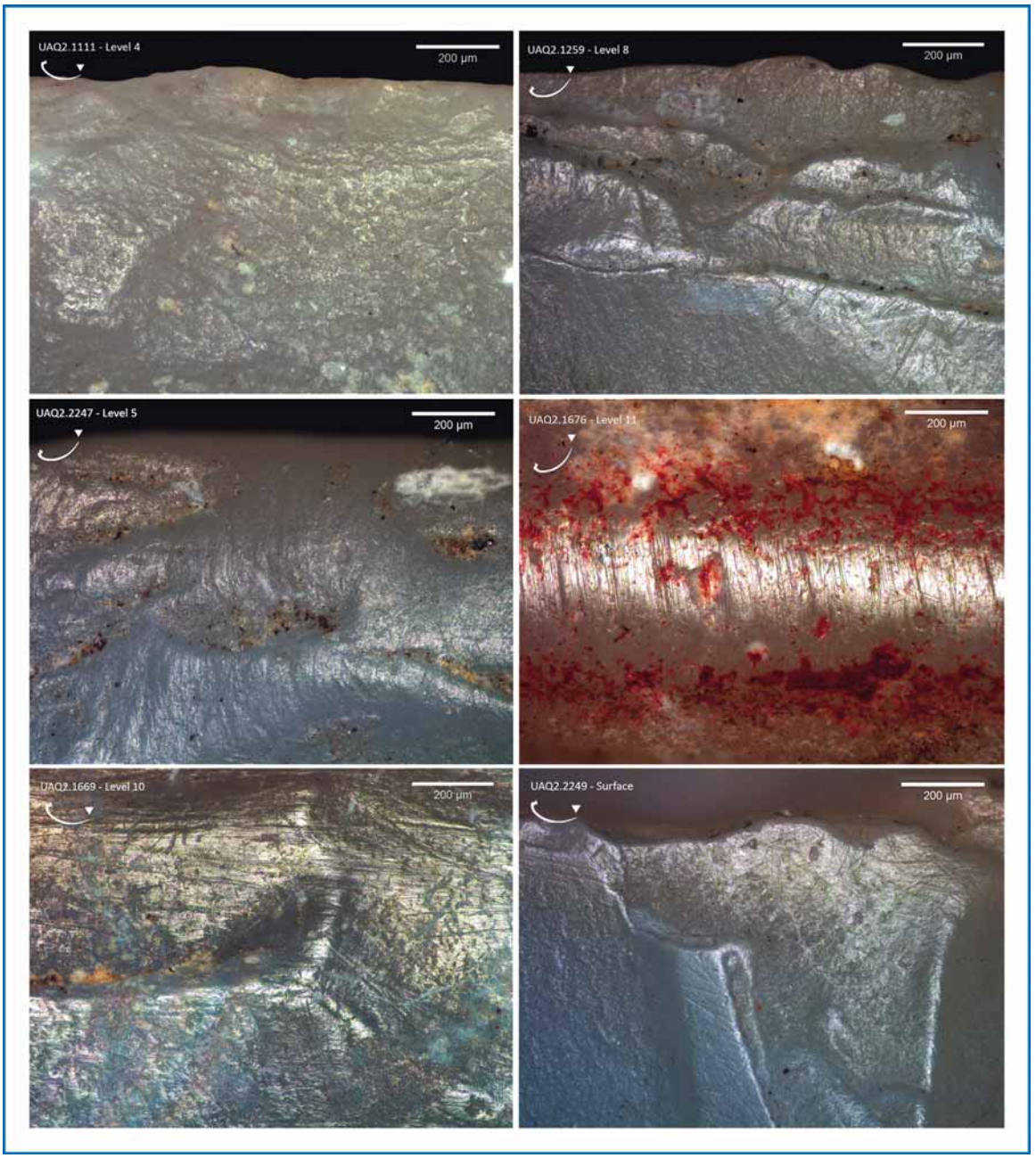


Figure 4. Use-wear traces observed on archaeological shell tools from UAQ2. UAQ2.1111. Greasy polish with a loose pattern interpreted as the result of butchering activities; UAQ2.1259. Bright and compact polish showing intersected striations associated with the scraping of animal skin and the spreading of an abrasive mineral powder (probably ochre); UAQ2.2247. Compact polish with a scratchy texture and numerous deep striations and scars interpreted as generated by the debarking or the planing of wood; UAQ2.1676. Compact and bright polish showing thin and parallel striations as well as red residues produced by the scraping of ochre; UAQ2.1669. Compact and bright polish showing many longitudinal striations indicating the cutting of vegetal fibres – possibly palm leaflets; UAQ2.2249. Compact and moderately bright polish showing rounding and striations interpreted as the result of the processing of vegetal fibres – possibly the stretching or cutting of palm leaf sheath. Images: Leica DM 2500M, 100x magnification.

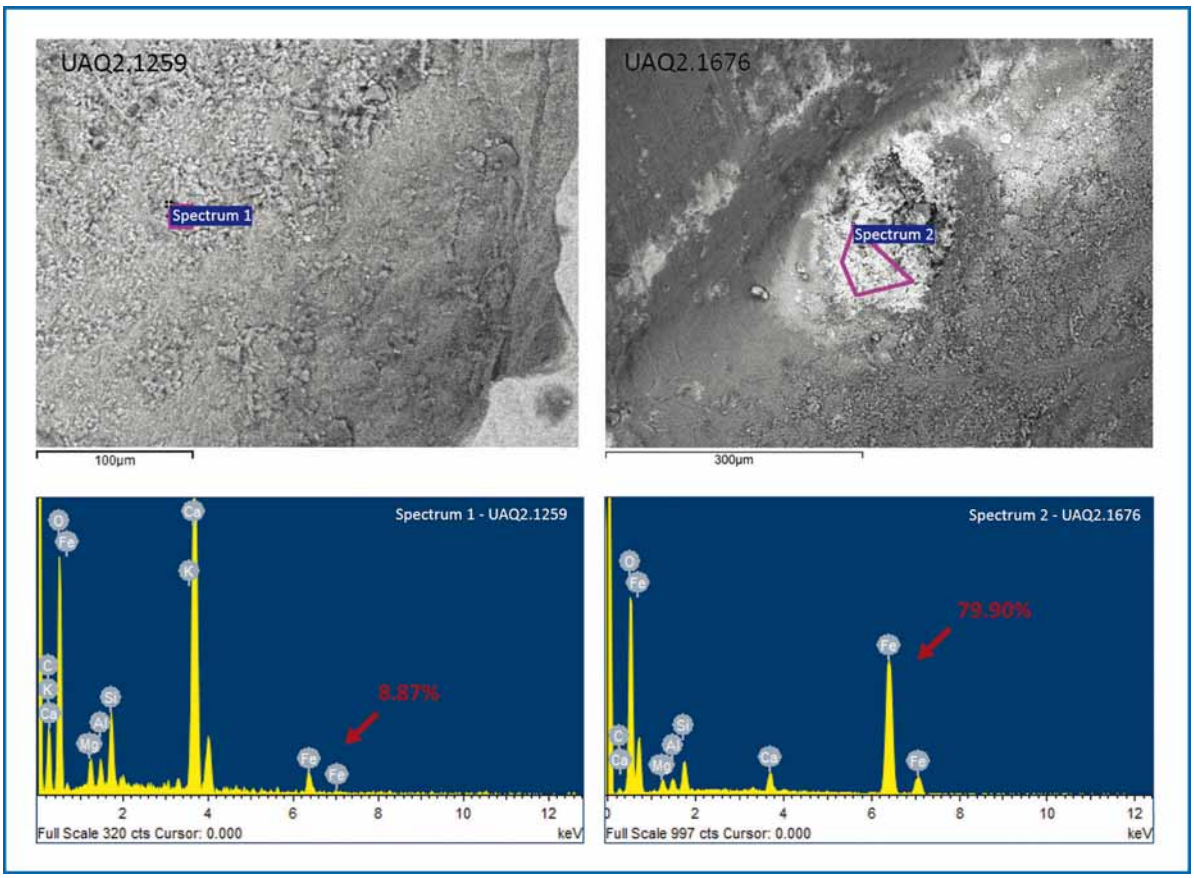


Figure 5. Energy-dispersive X-ray spectroscopy (EDX) spectra evidencing the spreading of ochre (iron oxide, FeO) on animal skins (UAQ2.1259) and the scraping of ochre (UAQ2.1676) using shell tools at UAQ2. Images: Scanning electron microscope (SEM), courtesy Ana Cimentada Hernández (LADICIM, Universidad de Cantabria).

tions (Figure 4. UAQ2.2249). However, distinguishing between use-wear traces associated with palm leaflets and palm leaf sheath on the study material is not always straightforward and requires further research. Many specimens were associated with processing nonwoody vegetal materials without more precise specifications.

4. Discussion

Shell technology and raw material-saving strategy

The noticeable reduction in volume observed for many shell valves can be attributed to their prolonged use over time, which could have led to either the abrasion or the fracture of their working edge before being re-sharpened. The abrasive nature of plant fibres, especially leaves, is expected to cause rapid blunting of the working edge. Similarly, woodworking and scraping ochre can cause frequent fractures. Conversely, experiments have shown that butchering tasks and activities related to the processing of animal skins have minimal impact on the effectiveness of the working edge over time. It takes over an hour for the working edge to dull when used for degreasing an animal skin, whereas it can become blunt in less than 10 minutes when used for cutting leaves. Another important observation is that a single shell tool could serve multiple purposes. It would accumulate different types of use-wear over time on the same active area, with the less pronounced ones eventually becoming indistinguishable. Consequently, it can be suggested that studies focusing on use-wear analysis may underestimate the significance of butchering activities compared to their actual importance. Distinct use-wear traces on certain valves partially support this assumption. For example, on a valve from UAQ2,

use-wear traces associated with processing plant fibres and scraping ochre were observed in different areas of the same active area.

The prolonged and versatile use of shell tools indicates a resource conservation strategy, suggesting that, although not scarce, the valves collected on shore as raw material were not available in vast quantities. Due to their significance in various daily tasks, a steady supply of valves would have been necessary despite their availability being highly unpredictable after each tide. It would have significantly differed in Suwayh and Ruways, where most of the shell tools consist of *C. umbonella* and *Meretrix sp.* valves primarily harvested for food (Martin 2005). In such a case, selecting specimens of the largest sizes and specific laterality would have been possible depending on the needs and preferences of an almost endless raw material source.

Shell tools are not highly effective for woodworking and scraping ochre, although their effectiveness may vary depending on the hardness of the material. It is possible to suggest that shell tools have been opportunistically used as replacements for lithic tools in these specific activities. The absence of local lithic resources along the coast of Umm al-Quwain supports this idea. The study of the UAQ2 lithic implement reveals that raw materials in the form of cores, but also achieved products such as projectile points and scrapers on blade, were obtained through trade with groups located inland who exploited sources of flint, chert, and chalcedony among others (unpublished data). In this context, shell tools played a significant role in daily tasks. It thus can be hypothesised that lithic tools, particularly scrapers on blade, were preferentially used for tasks in which shell tools show less effectiveness (including woodworking and scraping ochre). However, this assumption must be confirmed through future comparative analyses of use-wear on shell and lithic tools.

Experiments have shown that shell tools can be produced faster and more easily than lithic specimens, which often require extensive apprenticeship. While the transfer of the 'Quina-associated retouch' technique from lithic scrapers to shell tools has been suggested by Romagnoli et al. (2016) for *C. chione* valves used by Neanderthals in the Mediterranean, other retouch methods explored in the present research do not require specialised knowledge in lithic knapping. With the flat retouch method, a hammerstone is abruptly struck against the ventral margin of the valve with a straight motion. The principle is fairly similar for the 'block-on-block' technique, but the hammerstone is replaced by a resting stone on which the valve is directly struck. These methods make shell tool production accessible to a wider range of individuals. This accessibility may explain why shell tools continued to be used during the Late Bronze Age at Masafi 5 (Lidour et al. 2023), even though metallurgy allows for the production of fully reusable tools. A limited number of specialised craftsmen produced both lithic and metal tools and may not have always been able to meet all the daily needs in time.

Documenting the ancient productive activities

The functional analysis conducted during the present research has provided valuable insights into various productive activities, some of which have been documented for the first time in Arabia.

The use of shell tools for butchering tasks is not surprising, as experiments have shown their efficiency in cutting animal meat, tendons, and cartilage. However, specifying whether the tools were used for processing mammal meat or fish is challenging, as both activities produce similar use-wear. While cutting tools are required to obtain mammal meat (for slaughtering, gutting, skinning, and butchering), whole fish can be cooked directly on coals, which is supported by the general absence of cut marks on archaeological fish bones (Lidour, 2023). Further investigation is needed to determine whether lithic or shell knives were used to produce cut marks that are more often observed on mammal bones.

The processing of animal skins with shell tools counts among the activities documented for the first time in archaeological records in the Arabian Peninsula. Shell tools are effective for scraping flesh and fat from the skin hypodermis, especially when combined with an abrasive agent like ochre. Experiments (Audouin & Plisson 1982) and many ethnographic records from Argentina (e.g., Gusinde 1982; 1986; 1991) and Southern Ethiopia (Weedman Arthur 2010) suggest that applying ochre powder to animal skins contributes to their long-term preservation by reducing bacterial and fungal activity.

The use of ochre on skins is also indicated by the presence of red bands on beads and pendants found at sites such as Dosariyah (Saudi Arabia) (Drechsler 2018: fig. 15.4.a) and Buhais BHS18 (Emirate of Sharjah, UAE) (De Beauclair 2008: fig. 9). According to D'Errico et al. (2010), these red bands could be interpreted as remnants of threads made of leather or sinew coated with ochre. Shell scrapers are also suitable for softening and smoothing animal skins after treatment and drying. Animal skins are essential raw materials for producing clothing, bags, tents, and musical instruments like drums. They may have also been used for making boat sails, thus potentially playing a significant role in the regional development of seafaring.

Ochre nodules are frequently found at Neolithic sites of Eastern Arabia, often associated with grinding implements used to obtain ochre powder, such as at Dosariyah (Saudi Arabia) and Shagra (Qatar) (Inizan 1988; Drechsler et al. 2018). In this sense, pebbles of raw haematite showing abrading facets have been found at some sites, including at Dosariyah (Drechsler et al. 2018: fig. 13.1) and at Ra's al-Hamra RH5 (Sultanate of Oman) (Marcucci et al. 2021: fig. 7.33). Ochre likely was not only used in the context of the treatment of animal skins but also for a variety of other purposes: as a pigment, for the preservation of food, and as a traditional body sunblock, insect repellent, and odour masker used by hunters. As a pigment, ochre has been commonly used for aesthetic purposes: for painting plaster vessels at Delma and Marawah (Emirate of Abu Dhabi, UAE) (Beech et al. 2022) and as cosmetic or for tattooing as suggested by red stains frequently observed on the tips of sharpened bone tools (Phillips 2002: fig. 11; Salvatori 2007: 38). It was also used for symbolic or ritual purposes, as observed at Akab, where ochre was deliberately spread on dugong bones (Méry et al. 2009; Méry & Charpentier 2012).

Woodworking activities have been documented in association with lithic tools in a Late Palaeolithic context (c. 10,000-6,000 BCE) in Dhofar (Sultanate of Oman) by Hilbert et al. (2018). The production and use of burins have been associated with the planing or scraping of hardwood, likely acacia-related species found locally. Similarly, it has been suggested in the present study that a few shell tools were used for debarking and planing wood. These tasks could have been performed to produce shafts used for various tools and weaponry, such as harpoons, spears, bows and arrows, or sharpened wooden pikes. Experiments indicate that shell tools were likely used predominantly for processing date palm tree (Phoenix dactylifera Linnaeus, 1753) fibres, including leaflets and leaf sheath. In the Arabian Peninsula, date palm fibres are traditionally exploited for basketry and rope production (Crocker Jones 1991).

Evidence of ancient basketry within archaeological contexts includes mineralised bits and imprints on bitumen coatings of mats and baskets found at sites dated from the Bronze Age onwards, including at Saar (Bahrain), Ra's al-Jinz RJ2 (Sultanate of Oman), and Ra's al-Hadd HD6 (Sultanate of Oman) (Højlund 1995; Cleuziou and Tosi 2020). Unambiguous evidence of using date palm leaflets and leaf sheath for basket making has been found in Iron Age contexts at Salut by 1200- 1000 BCE (Sultanate of Oman) (Bellini et al. 2011; Degli Esposti 2021). The earliest evidence of date palm tree exploitation dates back to the Neolithic period and consists of charred or mineralised date stones found at sites like at as-Sabiyah H3 (Kuwait) (Parker 2010: 198) and on the islands of Delma and Marawah (Beech & Shepherd 2001; Beech et al. 2022). Morphological comparisons suggest that these stones belong to wild populations of date palm trees native to the region (Gros-Balthazard et al. 2017) and that fruits were likely exchanged between inland and coastal sites.

5. Conclusion

Previous research has highlighted the importance of coastal ecosystems and marine resources in the development of early human cultures worldwide. Specifically, studies have emphasised the use of marine resources for subsistence as well as for technological and symbolic productions.

However, while substantial evidence of coastal adaptations is clearly identified from the early Holocene, the Arabian Peninsula has been relatively understudied. The present study provides the first detailed examination of ancient shell tools in South-East Arabia, shedding light on their production and functional attributes. A range of productive activities has been documented through functional analysis and compa-

rison with reference data, significantly enhancing our understanding of the Neolithic cultures in the Arabian Peninsula. The new activities documented include, among others, the treatment of animal skins with ochre and the processing of vegetal fibres, possibly indicating the earliest evidence of date palm exploitation and basketry in the region by the mid-6th millennium BCE.

Future research should aim to expand the sample size by analysing shell tools from different areas and time periods in the Arabian Peninsula, including from Bronze and Iron Age sites, to capture the full diversity of their functional attributes. Additionally, a re-evaluation of malacological assemblages of the sites investigated in the present study is necessary to assess the presence of unworked shell tools. First observations have identified the potential use of numerous unmodified valves of *Vasticardium lacunosum* (Reeve, 1845), *Mimachlamys sanguinea* Linnaeus, 1758, and *Anadara* Gray, 1847 for scraping tasks at UAQ2. At Marawah MR11, both worked valves of *A. violascens* and unworked valves of *Anadara*sp. have been used to produce plaster vessels (unpublished data). A comparable use for pottery production from the Bronze Age onwards cannot be excluded at this moment but needs to be investigated in more detail and supported by a new experimental program.

The function of lithic tools, particularly scrapers, also requires further investigation and comparison with shell implement to understand their respective roles within techno-cultural processes.

The prospective experimental work conducted for this study has provided valuable methodological support for analysing and interpreting usewear on shell tools, not only in South-East Arabia but also as potential comparative data for other regions. Further experimental work is needed to document use-wear traces associated with distinct stages in butchering tasks, animal skin treatment, and the production of plaster vessels and pottery. It is also recommended to incorporate the processing of a broader range of wood varieties and vegetal fibres encountered in the region, eventually based on ethnographical records. Phytolith analyses on shell tools should be considered to identify better the vegetal taxa that have been exploited and worked.

By expanding our knowledge of ancient shell tools and their function, this study provides a more complete understanding of the past coastal adaptations and their contributions to the broader development of Neolithic cultures in the Arabian Peninsula.

6. Acknowledgements

This study was part of a post-doctoral research entitled 'Procurement, working, and uses of hard marine animal materials during the Neolithic in Eastern Arabia', funded by a grant from the Fyssen Foundation (Paris, France) between 2021 and 2022. It has been conducted under the supervision of David Cuenca Solana and Jesús Gonzáles Urquijo at the Instituto Internacional de Investigaciones Prehistóricas de Cantabria (IIIPC) (Universidad de Cantabria, Santander, Spain). It has also benefited from the financial support from the Government of Cantabria and Banco Santander, S.A.

I would like to thank the Department of Culture and Tourism (DCT) Abu Dhabi, the Department of Tourism and Archaeology Umm al-Quwain, the Fujairah Tourism and Antiquities Authority, and the Ministry of Heritage and Culture of Muscat (Sultanate of Oman) for providing archaeological shell tools that are studied within this project. Special thanks go to Peter Magee (Zayed National Museum Director, DCT Abu Dhabi), Richard Thorburn Cuttler (DCT Abu Dhabi), Noura Hamad al-Hameli (DCT Abu Dhabi), Mark Jonathan Beech (Natural History Museum Abu Dhabi & DCT Abu Dhabi), Sophie Méry and Julien Charbonnier (Mission archéologique française aux Emirats Arabes Unis), and Vincent Charpentier (Les rivages de la Mer d'Arabie, entre 20 000 et 2000 ans avant notre ère – Mission archéologique française au Sultanat d'Oman) for sharing archaeological documentation and for their support in the development of this project. Many thanks to Léa Lydie De Bruycker for translating this article into French.

L'archéologie de la lumière : une approche multi-proxy, interdisciplinaire et expérimentale des activités souterraines paléolithiques.

Mª Ángeles MEDINA-ALCAIDE

Université de Bordeaux, UMR CNRS 5199 PACEA, Pessac, France.

Résumé :

Cet article présente le projet postdoctoral A-LIGHT et les résultats obtenus entre 2021-2022 dans le cadre de l'allocation de la Fondation Fyssen (appel 2021). Le projet A-LIGHT, "Archéologie de la Lumière ", vise à améliorer notre connaissance des activités paléolithiques dans les grottes à travers une méthodologie pionnière et interdisciplinaire appliquée à des vestiges rarement étudiés dans ce contexte : les résidus lumineux paléolithiques provenant de lampes à graisse, de foyers et de torches en bois (en particulier le charbon de bois et la suie). Cette méthodologie comprend différentes approches et techniques pour caractériser et analyser ces vestiges, comme l'anthracologie, la datation C14-AMS, l'analyse bayésienne, le SIG, et d'autres analyses élémentaires et microscopiques (Raman, SEM-EDX, TEM-EDX...). Cette approche multi-analytique apporte des informations polyvalentes sur les activités paléolithiques menées dans les grottes (les systèmes d'éclairage choisis pour entrer dans les grottes et le combustible choisi, la chronologie et l'intensité des visites souterraines, les paléo-chemins, ...). En outre, les reproductions expérimentales des outils d'éclairage nous permettent d'évaluer leur potentiel lumineux, et nous fournissent des informations essentielles pour la recherche d'autres activités préhistoriques souterraines liées, comme l'exécution de l'art rupestre, sa visibilité et son accessibilité dans les parties profondes des grottes. En outre, ce projet fournit des données utiles pour parvenir à une simulation virtuelle plus réaliste des activités paléolithiques menées dans les grottes (avec la lumière originale), laquelle a les bénéfices directs intersectoriels dans les activités de diffusion culturelle. Le projet comprend également une section ethnographique qui aide à mettre en lumière des interprétations alternatives à l'aspect utilitaire de la lumière du feu.

Mots clés :

Lychnologie, Pyroarchéologie, Grotte Paléolithique, Art Paléolithique, Contexte Archéologique Interne, Charbon de bois, Suie.

The « Archeology of Light » : a multiproxy, interdisciplinary and experimental approach to Paleolithic subterranean activities.

Abstract:

This article presents the postdoctoral project A-LIGHT and the results obtained between 2021-2022 in the framework of the Fyssen Foundation Grant (call 2021). The A-LIGHT project, the « Archeology of Light », aims to improve our knowledge of paleolithic cave activities through a

pioneering and interdisciplinary methodology applied to rarely-studied remains in this context : the residues of Paleolithic light from grease lamps, fireplaces and wooden torches (specially charcoal and soot). The methodology includes different approaches and techniques to characterize and analyze these remains, such as Anthracology, C14-AMS dating, Bayesian analysis, GIS, and other elemental and microscopic analyses (Raman, SEM-EDX, TEM-EDX...). This multi-analytical approach contributes multifaceted information about the Paleolithic activities carried out in underground caves (the lighting systems selected to enter the caves and the fuel selected, the chronology and intensity of subterranean visits, paleo-path, etc.). Experimental reproductions of the lighting tools have also enabled evaluation of their lighting potential, and provide essential information for research into other related subterranean prehistoric activities such as the execution of Rock Art, its visibility and its accessibility. Moreover, this project provides useful data to achieve a more realistic virtual simulation of Paleolithic activities carried out in caves (in the original light), which has direct cross-sectoral benefits for cultural dissemination activities. The project also includes an ethnographic section which helps to shed light on alternative interpretations to the utilitarian aspect of firelight.

Key-words:

Lychnology, Pyroarchaeology, Paleolithic Cave, Paleolithic Art, Internal Archaeological Context, charcoal, soot.

Introduction

Les premières données solides de la “paléospéléologie”, c’est-à-dire la présence d’hominidés dans des grottes profondes, concerne les Néandertaliens. Elle a été découverte dans la grotte de Bruniquel (France) et datée à 176 ka BP. Il s’agit de six structures anthropiques circulaires, composées d’environ 400 spéléothèmes fracturés, avec plus de 18 traces de feu à l’intérieur, à 336 m de l’entrée (Jaubert et al. 2016a). Au Paléolithique supérieur, les résidus de combustion liés à l’éclairage ont proliféré dans les recoins intérieurs des grottes, surtout associés à l’activité graphique. Cependant, la recherche archéologique s’est traditionnellement concentrée sur l’art paléolithique. L’analyse du contexte archéologique interne (c’est-à-dire incluant les traces d’éclairage) a débuté dans la seconde moitié du 20e siècle. Ce sujet reçoit aujourd’hui une attention croissante et commence à être abordé de manière holistique et interdisciplinaire afin d’obtenir une connaissance globale de l’anthropisation paléolithique des grottes (Arias et Ontañón 2020, Medina et al. 2018, Pastoors et al. 2017, Jaubert et al. 2016b, Garate 2017, Clottes & Begouen 1990, parmi d’autres).

Les principales références sur l’éclairage paléolithique ont été publiées dans les années 1960-1980 (Allain 1965, Delluc & Delluc 1979, Beaune 1987). Ces études se sont principalement concentrées sur un seul type de moyen d’éclairage : les lampes mobiles allumées avec de la graisse animale. Il est frappant de constater que cet outil d’éclairage est le moins fréquent dans le registre archéologique et celui dont la capacité lumineuse est la plus faible. De plus, ces premières études ont été menées à une époque où les analyses physico-chimiques n’en étaient qu’à leurs balbutiements en archéologie. Aujourd’hui, il existe un contexte de recherche idéal pour avancer sur ce sujet, en utilisant des outils portables et non invasifs (Donais & Vandenabeele 2021, Ziemann & Madariaga 2021, Carrasco *et al.* 2016, Hernanz 2015, parmi d’autres).

Les charbons de bois, liés à l’utilisation de torches et de feux, sont les vestiges archéologiques associé à la lumière les plus récurrents dans le « contexte-archéologique-interne »

(Clottes 1993). Ils ont cependant fait l'objet de peu d'attention, sauf dans quelques grottes aux conditions de conservation exceptionnelles (Théry-Parisot *et al.* 2018, Théry-Parisot & Thiébault 2005). Pendant mon doctorat, j'ai étudié principalement ces résidus d'éclairage et les résultats ont montré leur potentiel pour la compréhension intégrale de l'anthropisation souterraine paléolithique, y compris dans les grottes non intactes (Medina 2019). Dans cet article, je présente mon projet postdoctoral *The "Archeology of Light" : a multiproxy, interdisciplinary and experimental approach to Paleolithic subterranean activities* et supervisé par C. Ferrier au laboratoire PACEA-UMR 5199 (Université de Bordeaux). Ce projet a été financé par la Fondation Fyssen (appel à projet 2020). Les sections suivantes présentent les objectifs, la méthodologie et les résultats obtenus pendant cette période d'un an. Actuellement, le projet est toujours en cours dans le cadre d'un contrat postdoctoral MSCA-PF (2022-2024).

Sites, objectifs, matériel et méthodologie

Dans le cadre du livre récemment publié " Archaeology of Light " (Papadopoulos & Moyes, 2017), l'objectif principal de ce projet était d'améliorer nos connaissances sur les premiers comportements souterrains de l'Humanité, à travers une méthodologie pionnière et interdisciplinaire appliquée sur des vestiges rarement étudiés : **les résidus de l'éclairage paléolithique, principalement les charbons de bois et la suie des foyers, des torches et des lampes** (Fig. 1). Cette recherche se concentre sur des vestiges exceptionnels d'éclairage paléolithique prove-

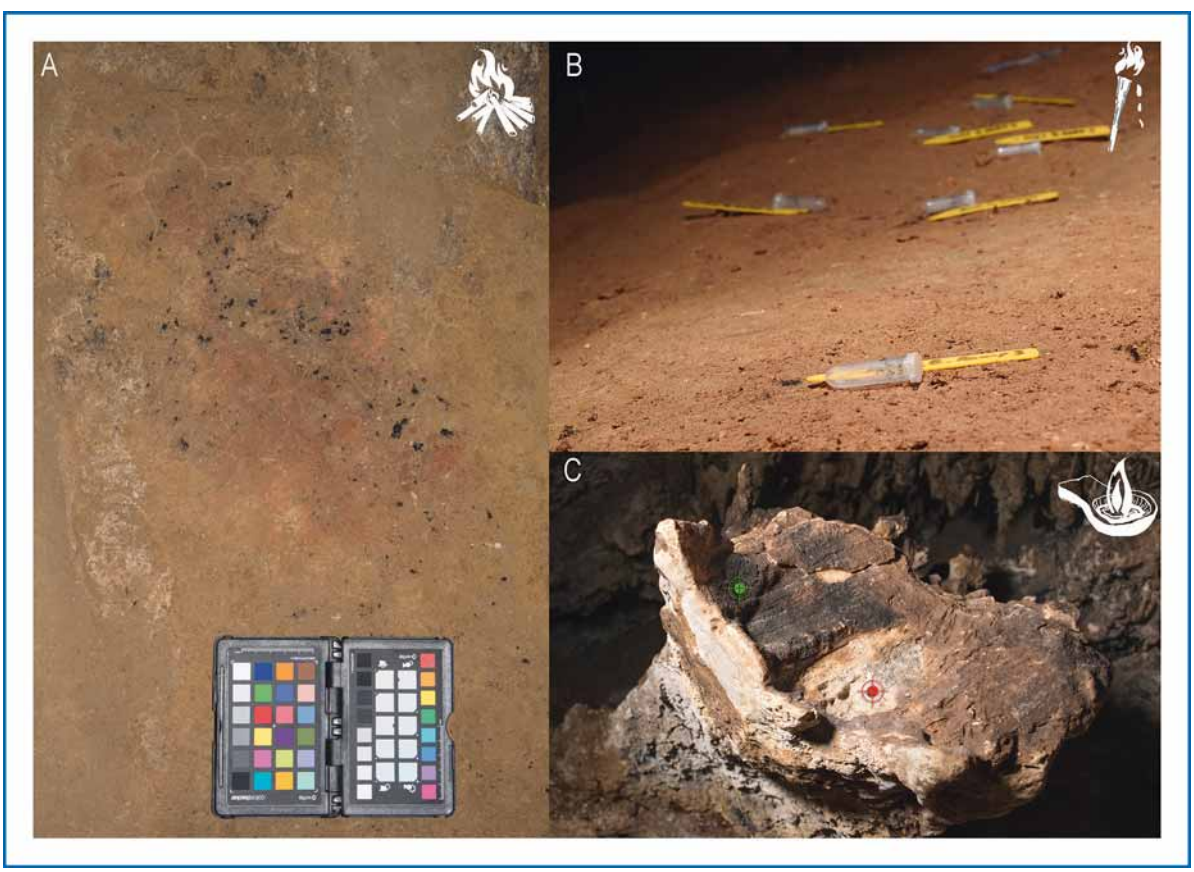


Fig. 1. Divers résidus des systèmes d'éclairage paléolithiques analysés dans le cadre de ce projet. *A. Cheminée d'Altxurra avec des restes de charbons de bois, de cendres et d'argile rubéfiée (Auteurs : A. Torres et M. Medina-Alcaide). B. Fusains épars liés à l'utilisation de torches en bois de la grotte Alkerdi 2 (Auteur : M. Medina-Alcaide). C. Lampe fixe de la grotte de Nerja avec dépôt de suie (vert) et restes de micro-charbons (rouge) (Auteurs : M. Medina-Alcaide et A. Torres).*

nant de six grottes européennes[1] , dont l'une a été déclarée site du patrimoine mondial par l'UNESCO (grotte d'Altxerri) (Fig. 2). Ces vestiges ont été soigneusement sélectionnés afin de (1) analyser et comparer les différents systèmes d'éclairage, (2) étendre l'analyse aux restes de combustion de différents types (au-delà des charbons de bois), (3) élargir le registre archéologique étudié au niveau international et (4) étendre la période étudiée, tout en incorporant la connaissance de la technologie d'éclairage possédée par différentes espèces humanoïdes (Neandertal et *H. sapiens*). Plus précisément, l'anthropisation interne des sites sélectionnés intègre différentes phases du Paléolithique supérieur (35-12 ka. BP), dont une période du Paléolithique moyen (176 ka. BP). Ceci est propice à une bonne compréhension diachronique du sujet.

Les **objectifs** du projet sont les suivants 1. Définir et analyser les systèmes d'éclairage utilisés par les chasseurs-cueilleurs paléolithiques dans chaque grotte, par une analyse multiproxy et multianalytique (en privilégiant les analyses sur site et non destructives). 2. Quantifier les paramètres physiques et les caractéristiques élémentaires, y compris leurs aspects résiduels, par la reproduction et le suivi expérimental. 3. Synthétiser les données et évaluer le rôle de la lumière du feu dans les sociétés de chasseurs-cueilleurs du paléolithique, y compris son importance pour l'anthropisation des grottes et la réalisation des premières activités symboliques dans celles-ci.

Au **niveau méthodologique**, le projet A-LIGHT comprend six « Work Packages » :

1. Travaux dans les grottes et échantillonnage : dans le cadre des projets de recherche dans chaque grotte, un relevé systématique de la surface de chaque grotte a été effectué, ainsi que de petites excavation dans des zones particulières pour évaluer les vestiges de l'activité anthropique souterraine au-delà du niveau de la surface (Medina-Alcaide et al. 2018). Des microscopes portables Dino-lite® ont été utilisés pour effectuer une caractérisation préliminaire des vestiges dans les grottes, et Disto X2 Leica pour la géolocalisation topographique sur la topographie 3D ou 2D des grottes (Intxaurbe et al. 2020). Les caractéristiques intrinsèques et extrinsèques de chaque résidu de combustion ont été enregistrées dans une base de données. L'échantillonnage a été réalisé de la manière la plus aseptique possible afin de ne pas contaminer l'échantillon pour la datation, et s'est fait soit manuellement pour les vestiges en surface, soit à l'aide d'un système de flottation pour les vestiges issus de sondes.

Fig. 2. Localisation du site, chronologie, types d'éclairage et de combustible (Auteurs : I. Intxaurbe et M. Medina-Alcaide).

[1] Ce projet est inclus dans les projets de recherche de chaque grotte et a été autorisé par les autorités régionales de chaque région en Espagne et en France: a) grotte d'Alkerdi II dirigée par J. Aguirre (Aranzadi Science Society) et autorisée par le gouvernement de Navarre (Espagne); b) grotte d'Atxerri dirigée par le Dr. Medina-Alcaide (Université de Bordeaux) et autorisée par le gouvernement du Pays basque (Espagne); c) grotte d'Atxurra dirigée par D. Garate (Université de Cantabrie) et autorisée par le gouvernement du Pays basque (Espagne); d) grotte de Bruniquel dirigée par J. Jaubert (Université de Bordeaux) et le Dr. Garate (Université de Cantabria) et autorisé par le Gouvernement du Pays Basque (Espagne); d) grotte de Bruniquel dirigée par J. Jaubert (Université de Bordeaux) et Dr. S. Verheyden (RBINS) et autorisée par le Service Régional de l'Archéologie Occitanie (France); e) grotte de Cussac dirigée par J. Jaubert (Université de Bordeaux) et autorisé par le Service Régional de l'Archéologie Occitanie (France); f) grotte de Nerja dirigée par J.L. Sanchidrián (Université de Cordoba) et autorisée par le Gouvernement d'Andalousie (Espagne).

2. Analyses de laboratoire : Sur les charbons de bois, *une* analyse anthracologique holistique a été mise en œuvre, couvrant si possible une approche taxonomique (pour caractériser l'espèce ligneuse d'origine), une approche taphonomique (pour identifier l'état physiologique et phénologique du bois) et une approche dendro-anthracologique (pour déterminer l'épaisseur du bois). Une analyse Raman a été réalisée sur certains charbons de bois afin de déterminer la température maximale de combustion, suivant Deldicque et al. (2016, 2023). Enfin, la datation 14C-AMS des charbons de bois a permis (et permettra pour les travaux en cours) de déterminer la date des visites humaines des grottes. Enfin, la datation 14C-AMS des charbons de bois a permis (et permettra pour les travaux en cours) de déterminer la date des visites humaines des grottes.

Le projet prévoit également l'utilisation de divers outils de laboratoire pour la détermination et l'étude des vestiges lumineux : loupe binoculaire, microscope optique, SEM-EDX et TEM-EDX. Ces deux derniers outils comprennent la technique de spectroscopie X à dispersion d'énergie qui permet d'obtenir des profils analytiques et des cartes de distribution à l'aide de l'énergie dispersée. Cela permet de caractériser la nature des restes qui ne présentent pas de structure identifiable. Les spectroscopies Raman et TEM-EDX se sont avérées extrêmement utiles pour caractériser les restes de suie préhistorique. Ce projet a également inclus une collaboration avec d'autres spécialistes et laboratoires, par exemple pour l'analyse fuliginochronologique (S. Vandevelde, Université du Québec), pour l'analyse Raman (D. Deldicque, École Normale Supérieure), pour l'analyse GC-AMS et la détermination des résidus gras (F. Lafont, Université de Cordoue) ou pour l'analyse micromorphologique, afin d'identifier les cendres et l'argile de rubéfaction, ainsi que les différentes phases de visite à l'intérieur des grottes (C. Ferrier, Université de Bordeaux et M. Arriolabengoa, Université du Pays Basque).

Revue ethnographique de la lumière du feu : Ce projet comprend une revue exhaustive de la littérature ethnographique sur la lumière du feu dans les sociétés circumpolaires (Evenks, Inuits), fréquemment comparées dans la littérature aux groupes paléolithiques pour leurs modes de vie, et sur les derniers groupes humains à avoir vécu dans des grottes (la tribu Tao't Bato). Dans l'ensemble, cela permettra d'acquérir des techniques et des connaissances (système d'assemblage, fonctionnement...) sur les systèmes traditionnels d'éclairage par le feu qui seront fondamentales pour le développement de l'activité expérimentale (section suivante sur la méthodologie). Ces informations sont essentielles pour explorer la signification sociale et culturelle de l'éclairage par le feu au-delà de l'activité pratique. Par exemple, il existe une relation culturelle curieuse entre le *qulliq* (lampe à graisse) et les femmes inuites (Billson, Mancini 2007).

Reproduction et monitorisation de la lumière paléolithique : La reproduction expérimentale en contexte souterrain dans des conditions contrôlées (monitoring et répétabilité) de chaque type de système d'éclairage relevé a permis de quantifier les paramètres physiques de la lumière paléolithique. Ces données enrichissent notre connaissance des activités paléolithiques développées dans l'obscurité des grottes par l'application d'études SIG (comportements paléo-spéléologiques, visibilité de l'art, techniques utilisées, etc.), et conduisent à une diffusion plus réaliste et attractive du patrimoine souterrain dans des environnements numériques et des répliques physiques. Ces activités expérimentales ont été menées dans une grotte naturelle, sans vestiges archéologiques, située à Lekeitio (Bizkaia, Espagne). Grâce à l'équipe du projet Before-Art (dir. Diego Garate, Université de Cantabrie), qui gère et conditionne cette grotte, celle-ci dispose de l'équipement nécessaire pour mener à bien l'expérimentation et la surveillance de la lumière. Les principaux outils utilisés pour le suivi des incendies sont un thermomètre à flux lumineux avec luxmètre intégré, des capteurs de température, de CO2 et d'humidité, des thermocouples, un réflectomètre et un spectrophotomètre. Les résidus de feu ont également été enregistrés lors de l'activité expérimentale, puis cartographiés pour être comparés aux archives archéologiques à l'aide du SIG et pour obtenir des échantillons de référence. Au cours de ces activités expérimentales, nous avons collaboré étroitement avec l'archéologue expérimental Jean Leblanc (Université de Toulouse).

5. Analyses, intégration des données et synthèse : Le logiciel statistique R pour le calcul statistique et les graphiques a été utilisé pour explorer l'ensemble des données, ainsi qu'un outil de carte thermique dans QGIS® pour créer une carte de densité de noyau par le biais de

couches de points vectoriels avec l'emplacement des traces lumineuses (résidus archéologiques et expérimentaux), pour observer les différents modèles de distribution et leur relation avec d'autres éléments souterrains (structures, art rupestre, etc.) et avec différents mouvements humains à l'intérieur de la grotte. Pour l'analyse des données SIG, nous avons travaillé en étroite collaboration avec le spécialiste SIG Iñaki Intxaurbe (Université du Pays Basque). L'analyse bayésienne (©Oxcal 4.4.) a été utilisée pour la gestion des données des résultats de datation. A la fin du projet, les résultats seront interprétés à la lumière de la littérature disponible sur les activités souterraines paléolithiques. Enfin, le rôle de la lumière du feu dans les comportements souterrains paléolithiques sera évalué sur la base des résultats obtenus au cours des différentes phases méthodologiques, en mettant l'accent sur l'importance de la lumière dans la réalisation des premières activités symboliques dans les grottes et sur ses implications économiques et socioculturelles au-delà des aspects purement utilitaires.

3. Résultats et discussion.

Dans ce qui suit, nous présenterons les résultats préliminaires obtenus dans le cadre du projet postdoctoral "Archaeology of Light" durant l'année 2021-2022 financé par une bourse de la Fondation Fyssen (appel à projet 2020).

– *Le bois pour la lumière. Au-delà de l'aspect fonctionnel ?*

Dans la grotte de Nerja (Málaga, Espagne), nous avons trouvé des vestiges de trois systèmes d'éclairage différents (torches, feux et lampes fixes). L'étude anthracologique de 336 charbons de bois utilisés dans ces moyens d'éclairage préhistoriques montre une préférence pour l'utilisation de *Pinus sylvestris-nigra* (51,79%) (Fig. 3). D'autres taxons ont également été identifiés[2] : *Pinus* cf. tp. *pinea-pinaster* (2,38%), *Pinus* sp. (3,87%), conifères (12,80%), Leguminosae (4,16%), Prunus sp. (0,30%), cf. Ulex sp. (0,30%), angiospermes (2,98%), charbons de bois indéterminables (7,44%) et restes de moelle (0,30%). En résumé, nous avons caractérisé 4 types de taxons différents : *Pinus* tp. *sylvestris-nigra* (pin sylvestre et pin noir), *Pinus* cf. tp. *pinea-pinaster* (pin maritime et pin laricio), *Prunus* sp. (prunellier) et *Ulex* sp. (ajonc). D'autres fusains ont été définis avec un degré d'identification plus faible ; ils pouvaient correspondre aux taxons mentionnés ci-dessus, ou à d'autres non identifiés au niveau taxonomique. Ceci est principalement dû à la faible consistance de la plupart des charbons de bois analysés, qui se sont désagrégés lors de la préparation d'une section optimale pour l'examen, et au mauvais état de conservation de certains vestiges.

Pinus tp. *sylvestris-nigra* est le type anthracologique le plus répandu à l'intérieur des grottes et est lié à l'éclairage artificiel au Paléolithique supérieur, plus précisément à la période prémagdalénienne (Medina-Alcaide et al. 2021). Dans certaines grottes, il a même été documenté de manière quasi exclusive : dans la grotte Chauvet, par exemple (Théry-Parisot, Thiébault 2005, Théry-Parisot et al. 2018), un seul fragment de *Rhamnus* cf. (famille du nerprun) a été identifié contre 292 fragments de *Pinus sylvestris*. La disponibilité environnementale dans les environs de la grotte, l'adéquation de ce bois pour l'éclairage de la grotte en raison de sa teneur en résine et d'autres aspects culturels ont été proposés pour expliquer ce choix préférentiel (Théry-Parisot, Thiébault 2005, Théry-Parisot et al. 2018).

Dans la grotte de Nerja, tous les bois identifiés utilisés pour allumer des feux ont également été déterminés dans les abris de l'habitat dans les zones d'accès de la grotte (Badal 1996), et s'inscrivent dans d'autres études paléoenvironnementales dans le sud de la péninsule ibérique, telles que les séquences de paléopollen de la grotte de Bajondillo (Torremolinos, Málaga) (López-Saez et al. 2007), de la grotte de Gorham (Gibraltar) (Carrión et al. 2008), de la tourbière de Padul (Grenade) (Pons et Reille 1988, Carrión 2012), etc. En d'autres termes, les espèces ligneuses utilisées pour l'éclairage étaient disponibles dans l'environnement de la grotte et ne semblent pas provenir de régions plus éloi-

[2] Lors de la définition de l'identification taxonomique, nous avons utilisé une série d'abréviations permettant de préciser le degré de certitude atteint. Ainsi, *cf.* a été ajouté lorsque la certitude était élevée mais non absolue (par exemple, cf. *Ulex* sp.), *sp.* lorsque l'identification ne caractérise que le genre (par exemple, *Pinus* sp.), et *tp.* lorsqu'il s'agit de définir un type spécifique de caractéristiques anatomiques que plusieurs espèces partagent (par exemple, *Pinus* tp. *sylvestris-nigra*). Lorsque l'identification n'était pas possible compte tenu du degré d'altération du spécimen, nous l'avons enregistré comme taxon *indéterminable*.

gnées. Concrètement, toutes les datations radiocarbone que nous avons réalisées sur des charbons de bois de Pinus tp. *sylvestris-nigra* ont une chronologie paléolithique (> 15000 ans), et en aucun cas une chronologie holocène. Ces données paléoenvironnementales sont en accord avec l'étude anthracologique réalisée dans la séquence stratigraphique du Vestibule (salle externe de la grotte) (Badal 1996), où, bien que ce bois soit présent tout au long de la séquence stratigraphique du Gravettien à l'Epipaléolithique, à partir du Magdalénien supérieur il perd son caractère prédominant et n'est présent qu'en faibles pourcentages. En outre, grâce à nos résultats, nous pouvons suggérer que le choix du bois de *Pinus* tp. *sylvestris-nigra* pour les activités liées à l'éclairage semble être un aspect interculturel, partagé par les paléogroupes sur une longue période de temps (30 000 ans). En particulier, le choix de ce type de bois pour l'éclairage a été enregistré de l'Aurignacien au Magdalénien supérieur dans la grotte de Nerja. De même, cet aspect, réitéré dans le temps, a été indiqué pour l'utilisation préférentielle de *Pinus sylvestris* dans la grotte Chauvet, bien que seulement pour deux périodes d'occupation différentes, l'Aurignacien et le Gravettien (Théry-Parisot et al. 2018).

Nos données sont également en accord avec la déduction socio-économique proposée dans l'étude anthracologique antérieure de la grotte de Nerja (Badal 1996) concernant l'évitement du bois de *Pinus pinea* comme combustible, compte tenu des rares fragments de ce bois carbonisé reconnus tout au long de la séquence stratigraphique externe contrastant avec l'abondance des bractées de pommes de pin et des coquilles de pignons de cet arbre. Ceci a conduit Badal à envisager l'exploitation de cet arbre pour l'alimentation plutôt que pour le combustible (Badal 1996, Badal et al. 2014). Nos résultats confirment cette gestion des ressources végétales par les groupes paléolithiques et la planification préalable du bois utilisé comme combustible en fonction de l'activité. Plus précisément, le combustible utilisé pour l'éclairage est principalement *Pinus* tp. *sylvestris-nigra*, *Pinus* tp. *pinea-pinaster* étant très peu représenté (2,38%).

La collecte manuelle des restes pourrait également être l'une des causes de la surestimation de certains taxons par rapport à d'autres (Chabal 1997). En effet, lorsque nous avons appliqué une collecte plus exhaustive des restes carbonisés (par flottaison), par exemple dans le cas de la corniche des chevaux de la grotte de l'Atxurra (Garate et al. 2023), un plus grand nombre de taxons ont été trouvés. Leur variabilité n'est cependant pas élevée et la représentativité de certains taxons par rapport à d'autres continue d'être éloquente en faveur d'une ou, au maximum, de deux déterminations. En ce sens, les études ethnographiques montrent que les feux monofonctionnels, c'est-à-dire liés à une activité spécifique (comme l'éclairage dans notre cas), ont un degré de sélection du combustible plus élevé (Henry et al. 2018).

En ce qui concerne les altérations taphonomiques des charbons de bois analysés, nous avons observé différentes anomalies liées au processus de combustion, telles que la vitrification (54,14%) et les fissures de retrait (32,41%). La vitrification est liée à plusieurs facteurs, dont certains peuvent correspondre aux particularités du contexte d'origine de nos charbons de bois, par exemple : a. l'interruption soudaine de la combustion comme déclencheur de la vitrification (Carrión 2005) pourrait être liée, dans notre contexte, au détachement progressif du charbon de bois des torches (pendant la phase de pyrolyse) ; b. la combustion de petites branches pourrait être liée, dans notre contexte, au détachement progressif du charbon de bois des torches (pendant la phase de pyrolyse). la combustion de petites branches (Marguerie, Hunot 2007) pourrait correspondre au diamètre du bois adapté au transport dans les contextes profonds des grottes, ainsi qu'à son aptitude à la fabrication de torches ; c. la combustion de bois dense à forte teneur en résine (Scheel-Ybert 1998, Py, Ancel 2006) pourrait être liée à l'identification taxonomique de la plupart de nos échantillons de charbon de bois (bois de pin et de conifère) ; d. la dégradation aérobie du bois avant combustion (Henry 2011) pourrait être liée à l'utilisation de bois mort issu de l'élagage naturel pour l'éclairage (Théry-Parisot, Thiébault 2005, Théry-Parisot et al. 2018). Concernant ce dernier point, notre identification de plusieurs échantillons à la structure fortement altérée (44,14%) et à la consistance faible (hyperfragmentation) pourrait également indiquer une utilisation préféren-

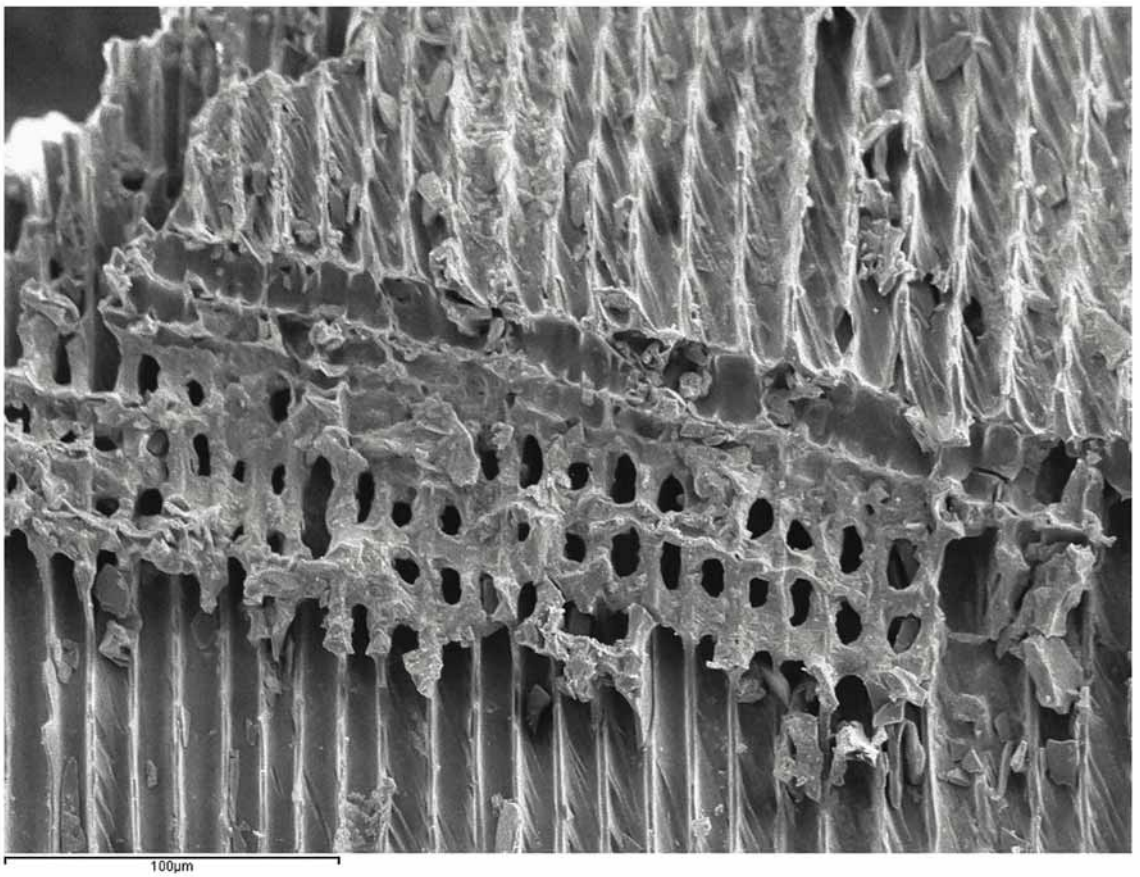


Fig. 3. Photographie MEB du charbon de *Pinus* tp. *sylvestris-nigra* provenant d'une lampe paléolithique (Fig. 1-C). *Détail du rayon du bois de pin (Auteur : M. Medina-Alcaide).*

tielle du bois mort, plus facile à collecter et à enflammer, pour l'éclairage artificiel (Scheel-Ybert 2001, Théry-Parisot 2001, Asouti et Austin 2005). De plus, cette préférence impliquerait une forte composante saisonnière pour le développement de l'activité souterraine, en dehors de la saison de neige, ou une planification de l'activité en tenant compte du temps de séchage nécessaire du bois (au moins deux ans) (Théry-Parisot et al. 2018). Seul le bois séché garantit une combustion homogène et persistante des gaz inflammables. Cependant, dans nos activités expérimentales, nous avons obtenu de bons résultats avec un temps de déshydratation légèrement plus court dans un environnement sec et abrité.

Toujours en relation avec cet aspect saisonnier, il faut souligner les bourgeons végétatifs de *Pinus sylvestris* situés dans le contexte interne de la grotte de Nerja et liés aux charbons de bois du Gravettien (il y a 27000 ans) liés à l'utilisation de torches en bois (Fig. 4). Cet élément est unique dans des contextes similaires. Ces bourgeons légèrement résineux se développent à l'extrémité des branches durant l'automne et l'hiver (Ruiz de la Torre 2006). Si le bois avait été récolté vert, nous pourrions en déduire des données saisonnières sur la période de l'année à laquelle la visite a pu avoir lieu ; cependant, les données obtenues jusqu'à présent suggèrent la récolte de bois mort ou sec, de sorte que ces pousses ont pu faire partie du combustible collecté après un élagage naturel. Cependant, la découverte de ces restes indique que les feux fixes ou les torches pouvaient inclure d'autres éléments végétaux que le combustible ligneux, tels que ces pousses riches en résine.

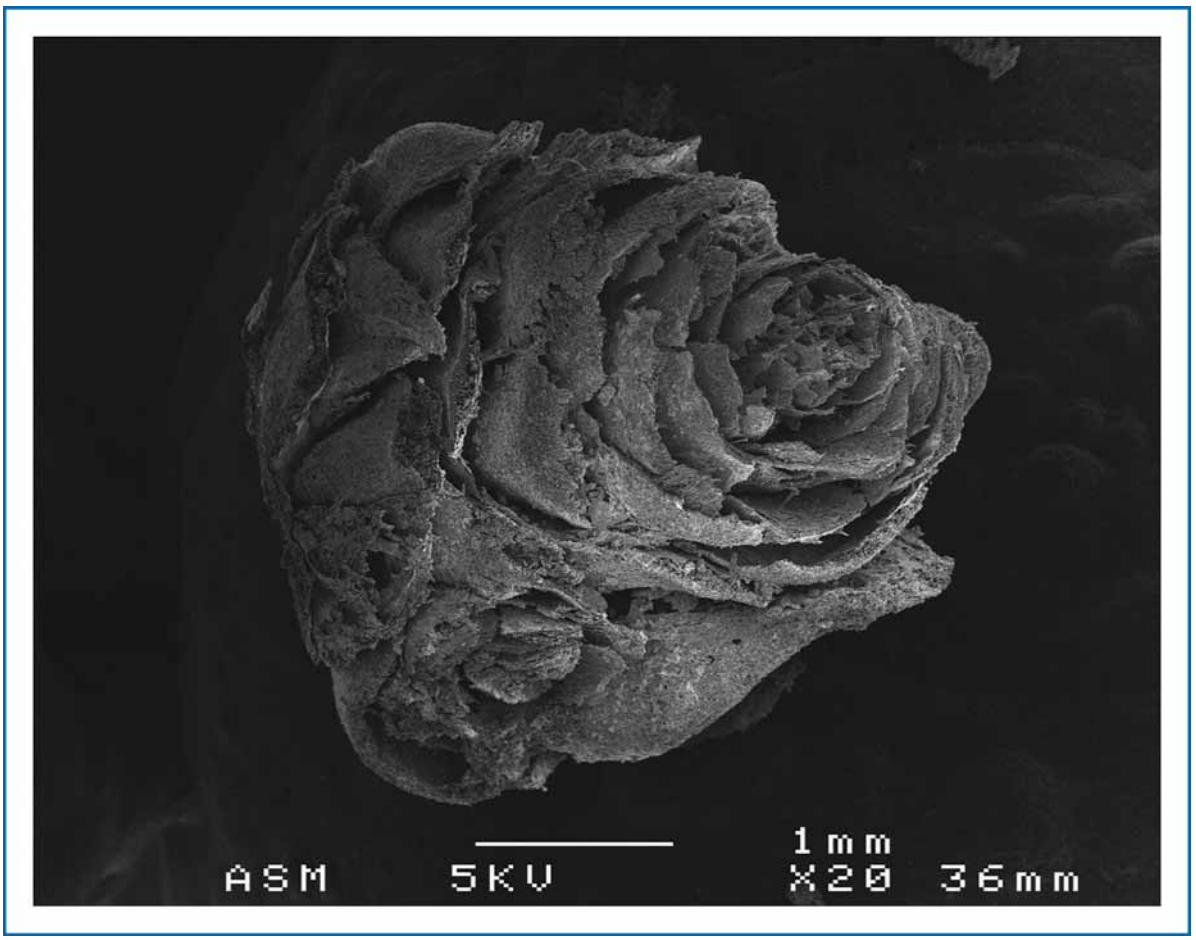


Fig. 4. Photographie MEB de bourgeons de *Pinus sylvestris* situés dans la grotte de Nerja liés au charbon de bois de torches paléolithiques *(Auteur : M. Medina-Alcaide).*

Enfin, les charbons de bois examinés présentent des taches brunâtres (22,07%). Sur la base d'observations expérimentales, nous attribuons ces taches à la combustion partielle et incomplète du bois. Cela s'est probablement produit lorsque le charbon de bois est tombé des torches avant la combustion complète ; certains restes pourraient également être dus à la combustion partielle d'un feu fixe.

En outre, des traces de bois de réaction ont été identifiées (31,72%), ainsi que quelques nœuds (1,38%). Ces altérations suggèrent que le bois de chauffage utilisé devait provenir d'un ensemble de branches fines. Le contexte spatial des échantillons (contexte interne des grottes, souvent de transit complexe) et l'adéquation de ce type de bois pour la fabrication de torches, ont conditionné l'utilisation de bois fin. De plus, des études antérieures ont proposé ce choix en se basant sur la taille des restes de bois conservés dans certaines grottes, par exemple les empreintes ligneuses trouvées dans l'argile du sol de la grotte Chauvet (Clottes 2001), ou les branches de bois conservées sous le concrétionnement de la grotte d'Aldène (Galant et al. 2007).

A ce stade, il convient de souligner que nous avons tenté de réaliser une analyse dendroanthracologique des charbons de bois, bien que l'absence d'écorce dans tous les échantillons (présence du dernier anneau), la petite taille et la faible consistance des échantillons aient fortement limité les résultats à cet égard. Parmi les restes analysés dans la grotte de Nerja, seuls 9 fragments présentaient une courbure modérée, 21 avaient des cernes fortement courbés et la

grande majorité (259) a été classée comme ayant une courbure indéterminée. Ceci a été déterminé en observant le degré de courbure des anneaux dans la section transversale du charbon de bois (Marguerie et Hunot 2007). La fréquence élevée des charbons de bois à courbure indéterminée limite considérablement la représentativité des résultats obtenus. Cependant, la plupart des courbures déterminables que nous avons observées présentent des courbures prononcées liées à une position du fragment de charbon proche de la moelle ou liées à des rameaux de petit diamètre ; dans une moindre mesure, elles correspondent à des courbures modérées liées à des branches plus grosses par rapport aux précédentes ou à des charbons plus éloignés de l'axe central ; à aucun moment nous n'avons observé de faibles courbures de cernes liées à la combustion de gros troncs.

La présence d'hyphes a également été enregistrée (32,76%), de préférence en post-combustion (blanc). Cette anomalie est liée à l'activité microbienne endokarst et à l'humidité élevée. Dans la mesure du possible, nous avons préféré ne pas envoyer de charbon de bois présentant ce type d'altération pour être daté, car cela a été lié au rajeunissement possible de certaines dates radiocarbone obtenues dans des contextes similaires (par exemple, dans la grotte de Tito Bustillo -Fortea 2007).

En résumé, au-delà de l'espèce, de l'état ou de la taille du bois choisi comme combustible, diverses études ethnobotaniques montrent également que des facteurs de conditionnement historiques et culturels ont influencé la sélection du bois de chauffage, même lorsque d'autres espèces étaient abondantes dans la végétation (Zapata et Peña-Chocarro 2003, Lavrillier 2007, Henry et al. 2009, Henry et al. 2018). Parallèlement, des facteurs socio-économiques ont été mis en évidence dans le choix du combustible, comme l'exemple déjà cité de la grotte de Nerja (Badal 1996, Badal et al. 2014). Si les facteurs de conditionnement culturels et symboliques sont difficiles à établir à partir des archives archéologiques, ils doivent néanmoins être pris en compte, en particulier dans le contexte archéologique examiné, qui est souvent très éloigné des activités de subsistance de base et soumis à des comportements de nature symbolique ou rituelle.

La vie dans les grottes préhistoriques à travers les traces de suie et de charbon de bois

Grâce à la datation C14-AMS de 53 de ces charbons de bois, nous avons construit un modèle bayésien de haute précision pour identifier le nombre minimum de visites préhistoriques à l'intérieur de la grotte de Nerja (Medina-Alcaide et al. 2023). Les différentes phases ont été définies en fonction de la présence de matériel archéologique (et non seulement à travers les résultats de la datation au radiocarbone) de chacune des phases proposées dans les dépôts stratigraphiques des salles d'entrée de la grotte, ou, à défaut, de la présence de ce type de matériel culturel dans le contexte régional. Pour ce faire, à l'aide d'OxCal4.4, nous avons séquencé ces phases proposées, limitées par des *Boundary* déterminant les distributions temporelles associées aux changements de phase. Nous avons également utilisé le modèle *Outlier Charcoal* (Bronk Ramsey 2009b) pour pondérer correctement les échantillons aberrants, en tenant compte de la longue durée de vie des échantillons de charbon de bois. Cela nous a permis tout d'abord de confirmer la plausibilité statistique du modèle, puis de déterminer les de débuts et de fin, bornant les différentes phases de la présence humaine dans la grotte, et ainsi de déterminer leurs durée, puis la période de transition entre ces phases (Bronk Ramsey, 1995, 2001 ; Bronk Ramsey et Lee 2013, Morrell 2019).

Le modèle bayésien suggère au moins 12 phases distinctes de visites à l'intérieur de la grotte de Nerja entre 41 218 et 3299 cal. BP, avec un indice de concordance (Aoverall) de 98. Ces phases de visites à l'intérieur de la grotte correspondent aux périodes chronoculturelles spécifiques du contexte régional préhistorique et aux périodes de transition : Aurignacien précoce (phase 1), Aurignacien récent (phase 2), Gravettien (phase 3), Solutréen inférieur (phase 4), Solutréen moyen (phase 5), Solutréen supérieur (phase 6), transition entre le Solutréen supérieur et le Magdalénien inférieur, et Magdalénien inférieur (phase 7), Magdalénien moyen (phase 8), Magdalénien supérieur (phase 9), Néolithique précoce (phase 10), Néolithique récent (phase 11) et Âge du cuivre (phase 12) (Fig. 5).

Il existe 12 intervalles de transition possibles entre les différentes phases. L'un d'entre eux, séparant les phases 9-10 (entre le Magdalénien

supérieur et le Néolithique ancien), a une amplitude chronologique notable (> 6000 ans). Il y a cependant 8 périodes de transition qui pourraient correspondre à 0 an (phases presque continues, en tenant compte des valeurs minimales, c'est-à-dire des périodes transitoires d'une durée pratiquement nulle), en particulier, celles entre les phases 1-2 (toutes deux pourraient être incluses dans l'Aurignacien, la première appartenant probablement à la phase ancienne et la seconde au stade évolué), 4-5 (entre le Solutréen inférieur et le Solutréen moyen), 5-6 (entre le Solutréen et le Solutréen moyen), 6-7 (autour du Solutréen supérieur et de la transition entre le Solutréen supérieur et le Magdalénien inférieur), 7-8 (entre le Magdalénien inférieur et le Magdalénien moyen), 8-9 (entre le Magdalénien moyen et le Magdalénien supérieur), 10-11 (entre le Néolithique ancien et le Néolithique récent), et 11-12 (entre le Néolithique récent et le Chalcolithique).

Grâce à l'identification, au microcomptage et à la datation de microcouches de suie (analyse fulinochronologique -Vandevelde et al. 2017, Vandevelde et al. 2018, Vandevelde 2021-) présentes à l'intérieur d'une petite stalagmite, nous avons précisé le nombre minimum de visites pour les trois dernières phases identifiées dans l'analyse bayésienne. Cette approche multianalytique a été développée en collaboration avec S. Vandevelde, E. Pons-Branchu et H. Valladas (Laboratoire des Sciences du Climat et de L'Environnement, LSCE/IPSL, CEA-CNRS-UVSQ, Université Paris-Saclay). La chronologie des microcouches de suie trouvées dans la stalagmite a été déterminée par la datation C14-AMS des couches de CaCO3 déposées avant et après elles, en suivant la méthodologie utilisée précédemment dans d'autres études sur la grotte de Nerja (Sanchidrián et al. 2017, Valladas et al. 2017, Pons-Branchu et al. 2022). Les dépôts de suie à la base de la stalagmite ont été déposés entre 7562 et 6736 cal. BP ; les microcouches de suie du niveau supérieur de la stalagmite ont été déposées entre 6836 et 2998 cal. ans BP en supposant 0 % de DCP (*dead carbon proportion*) pour l'étalonnage de la datation.

Un minimum de 64 occupations a été identifié entre 7000 et 3000 ans (un nombre minimum d'occupations-MNO qui peut être porté à 82 si l'on compte également les films de suie incertains et les

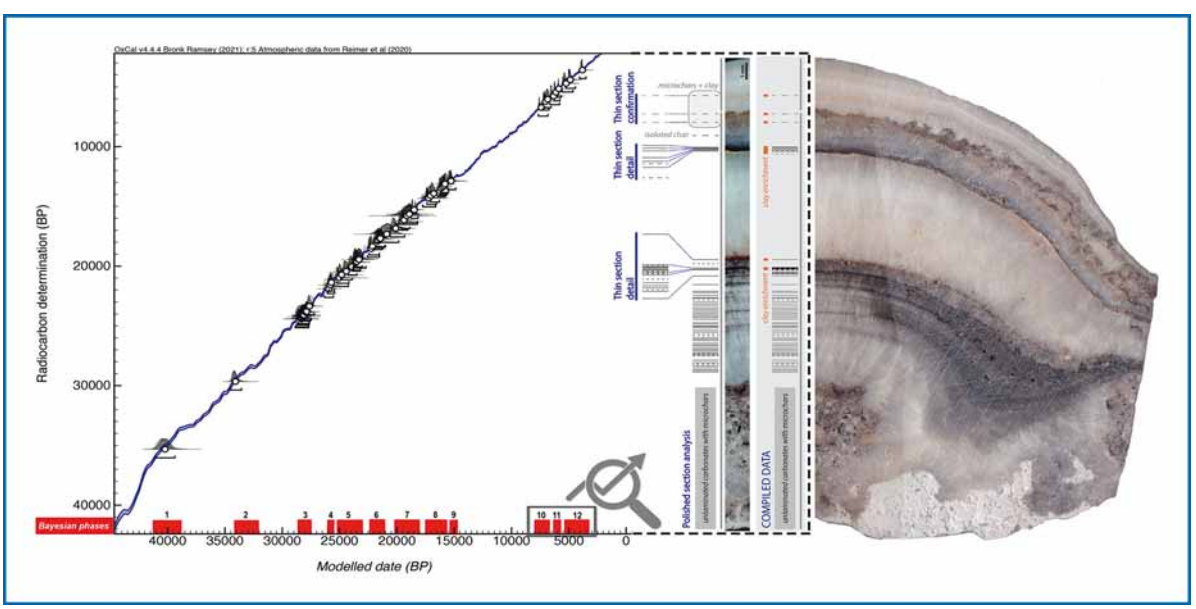


Fig. 5. Différentes phases de visites à l'intérieur de la grotte de Nerja identifiées par un modèle bayésien à partir du charbon de bois (en rouge) et de l'image des différentes micro-couches de suie de la stalagmite, ce *qui augmente le nombre minimum d'occupations à au moins 64 pour les 3 dernières phases bayésiennes. La succession des films de suie dans les carbonates est représentée sous forme de diagrammes à codes-barres. Les barres représentent les films de suie et les lignes pointillées représentent les films de suie probables. La longue ligne verticale grise à côté du code-barres représente l'épaisseur totale du spéléothème (auteurs : S. Vandevelde et M. Medina-Alcaide).*

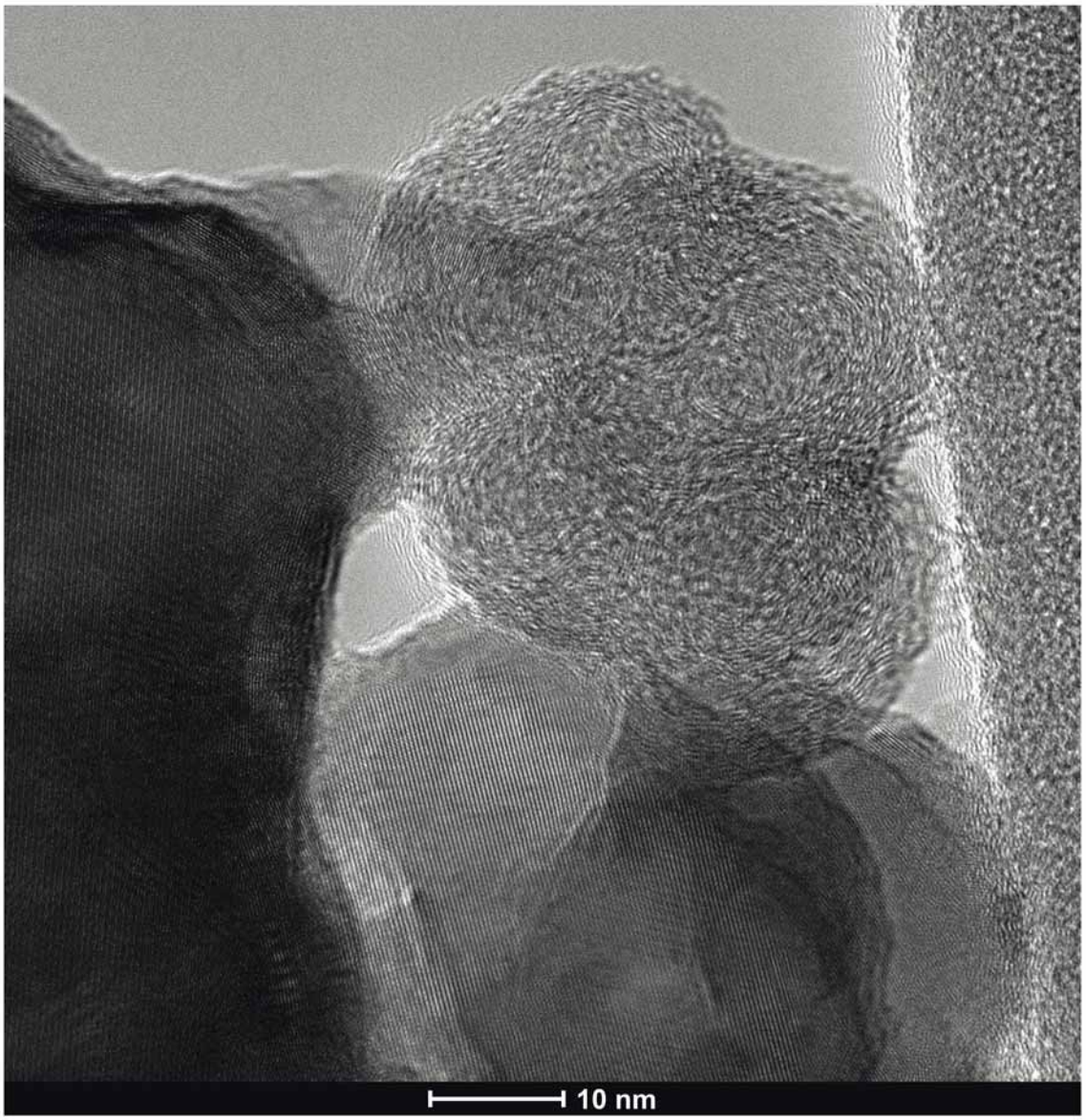


Fig. 6. Photographie TEM-EDX de particules sphériques nanométriques de suie fossilisée préhistorique. *(Auteur : M. Medina-Alcaide).*

alignements de microcharbons ; ce second cas sera dorénavant inclus entre parenthèses). Si nous rapportons ces données aux phases déterminées par l'analyse bayésienne, nous pouvons affirmer qu'au moins 58 (71) occupations différentes ont eu lieu dans les phases 10 et 11 (Néolithique ancien et Néolithique récent) sans hiatus apparent entre ces deux phases (un résultat qui est cohérent avec le modèle bayésien à partir du charbon de bois), et au moins 6 (8) visites dans la phase 12 (Âge du cuivre) (Fig. 5).

L'identification des restes de suie à l'intérieur de la stalagmite en tant que microcouches a été caractérisée par TEM-EDX (suivant Pawlyta et Hercman 2016) et l'analyse Raman (suivant Sadezky et al. 2005 et Deldicque et al. 2016). Les observations TEM-EDX ont révélé des particules de carbone sphériques d'agrégats de suie (Fig. 6).

Dans la grotte de Nerja, des particules similaires ont été observées à l'intérieur d'une lampe fixe paléolithique dans les galeries supérieures(Medina-Alcaide et al. 2019), mais des résidus de suie ont également été trouvés dans un autre fragment de spéléothème à l'intérieur de la grotte (Del Rosal 2016, Pons-Branchu *et al.* 2022). L'observation microscopique a également révélé des dépôts d'argile ainsi que des niveaux de microcharbon et de suie, ce qui suggère que l'argile n'a pas été apportée par percolation à différents moments de la formation de la stalagmite, mais que les visites humaines dans la grotte ont contribué à la suspension des argiles qui se sont redéposées dans la stalagmite avec les particules issues de la combustion du bois (suie et microcharbon).

"Grâce aux paramètres physiques de la lumière paléolithique ainsi déduites, nous avons développé des méthodologies pionnières dans des environnements SIG pour la détermination quantitative du degré de visibilité, de jaugeage et de difficulté d'accès à l'art paléolithique (Intxaurbe et al. 2021, 2022)."

Revivre la lumière du paléolithique pour mieux comprendre l'art rupestre du paléolithique.

La reproduction expérimentale de l'éclairage paléolithique a été suivie dans un environnement endokarst afin de se rapprocher le plus possible des conditions d'humidité, de température et d'hygrométrie du contexte paléolithique. Les paramètres physiques obtenus pour les trois systèmes d'éclairage paléolithiques sont présentés dans le tableau 1. Ces ressources lumineuses ont été construites sur la base d'une compilation exhaustive de la littérature existante sur le sujet, qui comprenait également des données archéologiques obtenues dans le cadre de ma thèse de doctorat (Medina 2019) et dans cet étude postdoctorale.

Le fonctionnement de cinq torches en bois a été étudié dans le contexte d'une grotte (expériences 1-5) (Tableau I) (Fig. 7). Elles étaient toutes constituées de branches de genévrier sec de 1,2 cm d'épaisseur assemblées. Ce type de structure a été choisi car il correspond aux données archéologiques et à la forme des quelques torches préhistoriques conservées. Il correspond par exemple à l'épaisseur des restes de branches retrouvés dans les grottes d'Aldène et du Réseau Clastres et à la morphologie d'une torche de Hallstatt (Medina-Alcaide et al. 2021). L'écorce de bouleau a été incluse parmi les branches de genévrier comme une sorte d'amadou pour démarrer la combustion. De même, le bois était fragmenté pour faciliter la combustion (par une oxygénation plus aisée) et l'imprégnation de combustible non-ligneux. Ainsi, de la résine de pin, de la graisse animale ou une combinaison des deux ont été ajoutées dans certains cas afin d'évaluer le fonctionnement des torches avec ces types de combustibles.

Pour les foyers, le bois de chauffage était constitué de fines branches de genévrier et de chêne à l'état sec, disposées dans une structure en forme de tipi. L'écorce de bouleau servait à allumer le feu. Celui-ci était placé à l'intérieur de

LIGHTING TYPE	TORCHES						LAMPS			FIREPLACE
Number of experiment	1	2	3	4	5	x̄	6	7	x̄	8
Max. duration (')	31	19	44	50	61	41	>60	>60	>60	>30
Average E (lux)	19.08	12	9,98	21.61	21.94	16.92	2.97	3.71	3.34	19.2
Average I (cd)	3.05	1.92	1.60	3.46	3.51	2.71	0.47	0.59	0.53	3.07
Average Radius (m.)	2.93	3.20	3.60	2.73	2.47	2.99	1.52	1.57	1.54	3.30
Average L (cd/m^2)	2.43	1.53	1.27	2.75	2.79	2.16	0.38	0.47	0.43	2.45
Average High Temperature. Center (°C)	537.80	307.25	662.00	666.25	633.88	561.44	144	176.33	160.16	586.67
Average High Temperature. Periphery (°C)	128.60	35.00	58.20	63.88	277.50	112.64	-	-	-	45.00

Tableau I. Valeurs moyennes des paramètres mesurés dans chaque expérience avec des torches, des lampes et des foyers paléolithiques *(Auteur M. Medina-Alcaide).*

Fig. 7. Photographie de la reconstitution expérimentale de l'éclairage paléolithique avec des torches *(Auteur : A. Torres).*

la structure de combustion. Le foyer avait un diamètre de 23 cm et une hauteur de 7 cm (mesurés avant l'allumage), n'avait pas de structure de délimitation et était allumé sur un substrat d'argile. Cette expérience a été réalisée à une distance de 80 cm du mur le plus proche et à 1,60 m du plafond afin de mieux évaluer la réflexion de la lumière.

Les lampes utilisées dans les expériences étaient des répliques de la lampe de la grotte de La Mouthe (Dordogne, France) (Berthelot 1901). Cette lampe a été façonné dans du grès, mesure 17 cm de long et 12 cm de large, et a une concavité d'une capacité de $\approx$150 cm^3. La moelle de bovidé était utilisée comme combustible principal, avec trois mèches ligneuses composées de bois de genévrier séché et broyé. Elles étaient disposées en forme de tipi au centre de la partie active de la pièce. De la résine de pin a été ajoutée dans une expérience (numéro 7) afin d'évaluer ses avantages en matière d'éclairage.

Grâce aux paramètres physiques de la lumière paléolithique ainsi déduites, nous avons développé des méthodologies pionnières dans des environnements SIG pour la détermination quantitative du degré de visibilité, de jaugeage et de difficulté d'accès à l'art paléolithique (Intxaurbe et al. 2021, 2022). D'une part, nous avons profité du potentiel des SIG (ArcGIS) pour concevoir une méthodologie de pointe afin de quantifier la visibilité et la capacité dans les secteurs avec de l'art paléolithique à l'intérieur des grottes. Cela nous a permis d'estimer le public potentiel maximum pour l'art paléolithique, et l'emplacement optimal pour la visibilité, en créant un script PYTHON qui a été intégré dans le logiciel, et a fourni une comparaison avec des données quantitatives entre différentes grottes. Cette méthodologie innovante a été appliquée avec succès dans trois grottes renommées du Pays Basque : Santimamiñe, Altxerri et Atxurra. Elle a montré que, dans certains cas, il peut y avoir eu une planification préalable pour améliorer la visibilité de certaines figures. Dans tous les cas, les groupes

de figures sont situés dans des parties profondes et cachées des grottes, normalement dans des secteurs ayant une capacité d'accueil limitée, ce qui correspondrait à un système de communication restreint (Intxaurbe et al. 2021).

Par exemple, dans le cas paradigmatique du plateau du secteur J de l'Atxurra, l'emplacement des foyers au pied de l'ensemble d'art rupestre (daté de la même période que les œuvres d'art elles-mêmes sur le mur adjacent) semble avoir été déterminé pour assurer la visibilité, car le halo de la lumière du feu aurait éclairé presque tout le mur avec de l'art paléolithique dans cette zone (Garate et al., 2020a, 2020b ; Medina-Alcaide et

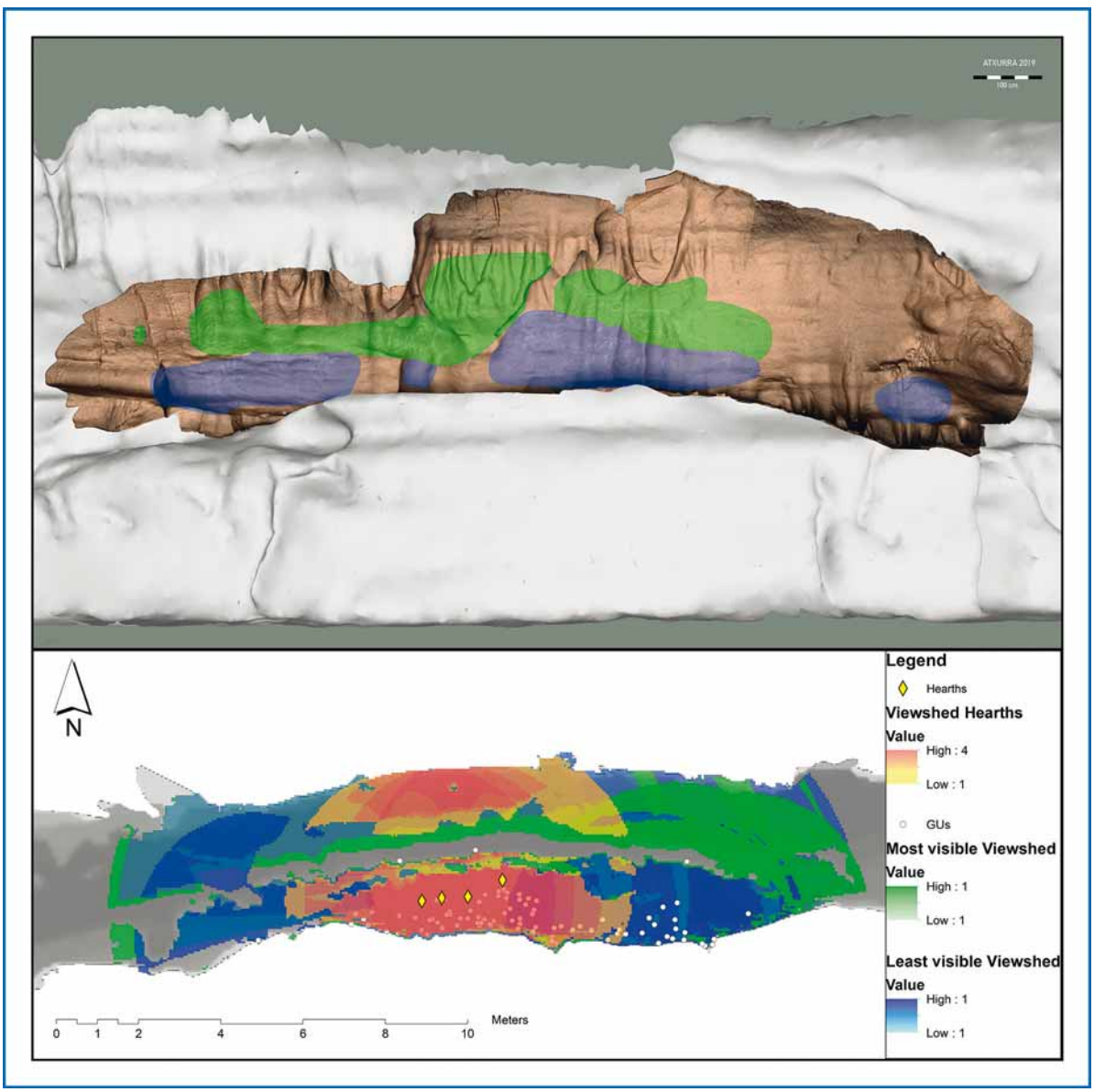


Fig. 8. Analyse du cône de vue du secteur J de la grotte d'Atxurra. *A : Restitution 3D de l'art rupestre combinée avec le modèle 3D de la grotte, montrant que le panneau est situé sur une corniche (auteurs O. Rivero, J.F. Ruiz-López, D. Garate, I. Intxaurbe, S. Salazar). B : Vues des GUs dans le secteur J en utilisant ArcMap™ dans ArcGIS®. Les figures les plus visibles sont dans un panneau haut. L'influence du contexte archéologique (dans ces cas, la présence de foyers) est également importante pour faire des déductions (auteurs M. Medina-Alcaide, J. Rios-Garaizar, M. Arriolabengoa, I. Intxaurbe, D. Garate). Image publiée dans Intxaurbe et al. 2021 : 169.*

al., 2021), augmentant ainsi les indices de visibilité des figures sur le côté droit du mur. Ceci est encore plus évident pour les deux chevaux principaux de la composition, car ils présentent un certain nombre de techniques telles que la gravure et le grattage, et peut-être la peinture.

Deuxièmement, les paramètres physiques de la lumière paléolithique obtenus grâce à nos études archéologiques et expérimentales ont été utilisés pour proposer une méthodologie de notation afin de quantifier l'accessibilité de l'art paléolithique à l'intérieur des grottes. La méthodologie proposée fournit des informations sur la difficulté d'accès, l'heure d'arrivée estimée, la longueur de l'itinéraire optimal, etc. (Intxaurbe et al. 2022). Nous avons développé un script PYTHON qui intègre les données de lumière et de vitesse (tests expérimentaux avec des spéléologues professionnels) pour l'analyse spatiale des modèles 3D des grottes à partir du SIG. Cette étude spatiale de l'art paléolithique dans les grottes permet de comparer l'accessibilité des sites avec des données quantitatives (et pas seulement qualitatives), ce qui est essentiel pour étudier quels éléments graphiques sont plus inaccessibles ou cachés et pourquoi.

Cette méthodologie a été appliquée dans la grotte d'Atxurra pour évaluer l'accessibilité de toutes les zones d'art rupestre (Fig. 8). En guise de conclusion préliminaire, les résultats obtenus semblent montrer que le choix du panneau par les artistes est directement influencé par la difficulté du passage. Les groupes du Magdalénien supérieur d'Atxurra ont choisi des panneaux difficiles d'accès, bien que les possibilités offertes par la grotte soient beaucoup plus larges et moins risquées. La raison en est cependant inconnue : volonté de " cacher " cet art, preuve de rites de passage (Owens et Hayden 1997 ; Arias 2009). Dans certains cas, il semble que les emplacements en hauteur aient pu être liés à des raisons plus fonctionnelles, comme la mise en valeur visuelle de certaines figures, comme dans le secteur J. Ceci, comme mentionné plus haut, est accentué par l'emplacement des feux allumés dans cette zone de la grotte.

Logiquement, le temps estimé pour accéder à chaque secteur augmente pour les zones qui comprennent des zones verticales constantes (praticables en escalade ou en traversée). L'expérience, la force physique ou la connaissance de la topographie de la grotte permettent d'optimiser le temps d'accès aux zones profondes.

Conclusion.

Les premiers résultats obtenus dans le cadre du projet intitulé "Archéologie de la lumière" (financé par la Fondation Fyssen entre 2021-2022, appel 2020) confirment le potentiel de l'étude interdisciplinaire des restes de combustion et d'éclairage dans les grottes pour la connaissance des activités souterraines préhistoriques, y compris l'art rupestre. L'analyse anthracologique exhaustive des charbons de bois, incluant des approches taxonomiques, taphonomiques et dendroanthracologiques, suggère qu'il y a eu une sélection du combustible pour l'éclairage des grottes, probablement liée à sa disponibilité environnementale, à ses capacités d'éclairage et à d'autres raisons économiques et culturelles. Grâce à une approche pionnière multi-proxy et interdisciplinaire, la datation C14-AMS, l'analyse bayésienne et l'étude interdisciplinaire des dépôts de suie, nous avons pu définir la durée de vie utile de la grotte (dans le cas de la grotte de Nerja, nous avons prolongé l'origine de l'occupation humaine de cette célèbre grotte de 10000 ans) et le nombre minimum de visites préhistoriques à l'intérieur de la grotte. La reproduction expérimentale et le suivi des paramètres physiques de la lumière paléolithique nous ont permis de mieux comprendre le fonctionnement de ces systèmes d'éclairage, ainsi que de développer des méthodologies innovantes pour l'évaluation de la visibilité et de l'accessibilité de l'art paléolithique à l'intérieur des grottes. En résumé, ces données démontrent que l'archéologie de la lumière est appelée à persister, consistant une approche essentielle pour une compréhension holistique des cavernes paléolithiques.

"En résumé, ces données démontrent que l'archéologie de la lumière est appelée à persister, consistant une approche essentielle pour une compréhension holistique des cavernes paléolithiques."

Remerciements

Je tiens à remercier la Fondation Fyssen pour l'attribution de la bourse postdoctorale pour 2021-2022 (appel 2020). Cette bourse a été essentielle pour ma carrière de chercheur, en particulier pour la poursuite de mes recherches après la soutenance de ma thèse de doctorat. J'aimerais également souligner ici que, bien que je figure comme seul auteur de cet article puisque j'étais le bénéficiaire de la bourse postdoctorale, ce projet a une forte composante interdisciplinaire, et l'appuis d'autres chercheurs (en particulier les directeurs des grottes incluses dans le projet - voir note de bas de page 1- et spécialement I. Intxaurbe, S. Vandevelde, E. Pons-Branchu, C. Ferrier, J. Leblanc, A. Quiles, D. Deldicque et H. Valladas), qui ont collaboré intensivement au projet, sans lesquels il aurait été impossible d'obtenir des résultats. Merci à tous ! Et aussi, à Olga Spaey et Gaëlle Rousseau pour la révision du français.

Références

- ALLAIN J. (1965) : "Les lampes magdaléniennes de Saint-Martin (Indre)". En *Congrès Préhistorique de France* : 178-183.
- ARIAS P. (2009) : "Rites dans l'obscurité ? Une évaluation des preuves actuelles pour les aires rituelles dans les grottes magdaléniennes". *World Archaeology* 41(2) : 262-294.
- ARIAS P. & ONTAÑÓN R. (2020) : " La Garma : un sitio excepcional, una metodología diferente ". In *Actualidad de la investigación arqueológica en España I (2018-2019) : conferencias impartidas en el Museo Arqueológico Nacional*. Subdirección General de Atención al Ciudadano, Documentación y Publicaciones. Madrid : 45-64.
- ASOUTI E. & AUSTIN P. (2005) : "Reconstruire la végétation forestière et son exploitation par les sociétés passées, sur la base de l'analyse et de l'interprétation des macrorestes archéologiques de charbon de bois". *Environmental Archaeology* 10(1) : 1-18.
- BADAL E. (1996) : "La végétation du Paléolithique supérieur et de l'Épipaléolithique aux alentours de la Cueva de Nerja. *Actes du colloque de Périgueux 1995. Supplément à la Rev. d'Archéom :* 171-176.
- BADAL E., VIDAL P., SANCHIDRIÁN J. & JORDÁ J.F (2014) : "Des pignons à manger ? Encore ?". *XVIIe Congrès mondial de l'UISPP* : 256. Burgos.
- BEAUNE S.A. (1987) : *Lampes et godets au Paléolithique*. Supplément à Gallia Préhistoire 23. Editions du Centre national de la recherche scientifique, Paris.
- BILLSON J. M. & MANCINI K. (2007) : Les *femmes inuites : leur esprit puissant dans un siècle de changement*. Ed. Rowman & Littlefield Publishers. New York.
- BRONK C. (2009b) : « Dealing with outliers and offsets in radiocarbon dating ». *Radiocarbon* 51 (3) : 1023-1045.
- BRONK RAMSEY, C., 1995. Radiocarbon calibration and analysis of stratigraphy : the OxCal program. Radiocarbon 37 (2), 425-430.
- BRONK RAMSEY, C., 2001. Development of the radiocarbon calibration program. Radiocarbon 43 (2A), 355-363.
- BRONK RAMSEY, C., Lee, S. 2013. Recent and planned developments of the program OxCal. Radiocarbon 55(2) : 720-730.
- CARRASCO-HUERTAS G., FORTES-ROMÁN F.J., LIÑÁN-BAENA C., CARRASCO-CANTOS F. & LASERNA J. (2016) : "Estudio de las alteraciones del soporte rocoso y de los espeleotemas de la Cueva de Nerja (Málaga) mediante tecnología LIBS". En B. Andreo y J. J. Durán (eds.) : *El karst y el hombre : las cuevas como Patrimonio Mundial*. Asociación de Cuevas Turísticas Españolas, Madrid : 347-360.
- CARRIÓN J. S. -coord.- (2012). *Paléoflore et paléovégétation de la péninsule Ibérique et des îles Baléares : Plioceno-Cuaternario*. Ministerio Economía y Competitividad, Universidad de Murcia, Murcia.
- CARRIÓN J.S., FINLAYSON C., FÉRNÁNDEZ S., FINLAYSON G., ALLUÉ E., LÓPEZ-SÁEZ J.A., LÓPEZ- GARCÍA P., GIL-ROMERA G., BAILEY G. & GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ P. (2008) : "Un réservoir côtier de biodiversité pour les populations humaines du Pléistocène supérieur : Palaeoecological investigations in Gorham's Cave (Gibraltar) in the context of the Iberian Peninsula". *Quaternary Sciences Reviews* 27 : 2118-2135.

• CARRIÓN Y. (2005) : *La vegetación mediterránea y atlántica de la península ibérica : nuevas secuencias antracológicas*. Diputación provincial de Valencia, Valencia.

• CHABAL L. (1997) : *Forêts et sociétés en Languedoc (Néolithique final, Antiquité tardive) : l'anthracologie, méthode et paléoécologie*. Maison des Sciences de l'Homme. Paris.

• CLOTTES J. y SIMONNET R. (1990). « Retour au Réseau Clastres (Niaux Ariege) ». *Préhistoire Ariégeoise* 45 : 51- 139.

• CLOTTES J. (1993) : « Contexte archéologique interne ». En G.R.A.P.P. (eds.) : L'art pariétal Paléolithique. Techniques et méthodes d'étude. CTHS, Paris : 49-58.

• CLOTTES J. (2001 -dir.-) : *La grotte Chauvet : l'art des origines*. Seuil, Paris.

• DELDICQUE D., ROUZAUD J. N., VANDEVELDE S., MEDINA-ALCAIDE M. Á., FERRIER C., PERRENOUD C., ... & CABANIS M. (2023). Effets de l'altération oxydante sur les spectres Raman de charbons de bois et d'os : conséquences en archéologie et en paléothermométrie. *Comptes Rendus. Géoscience, 355*(G1), 1-22.

• DELDICQUE D., ROUZAUD J.N. & VELDE B. (2016) : " Une étude Raman-HRTEM de la carbonisation du bois : Un nouveau paléothermomètre à base de Raman dédié à l'archéométrie". *Carbon* 102 : 319-329.

• DELLUC B. & DELLUC G. (1979) : "L'éclairage". En A. Leroi-Gourhan y J. Allain (eds.) : *Lascaux inconnu*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris : 121-142.

• DONAIS M. K., & VANDENABEELE P. (2021). La spectroscopie portable pour les études archéologiques sur site et in situ. *Portable Spectroscopy and Spectrometry* : 523-544.

• FORTEA J. (2007) : "39 edades 14C AMS para el arte paleolítico rupestre en Asturias". *Excavaciones arqueológicas en Asturias, 1999-2002* : 91-102.

• GALANT P., AMBERT P., COLOMER A. & GUENDON J.L. (2007) : "Les vestiges d'éclairages préhistoriques de la galerie des Pas de la grotte d'Aldène (Cesseras Hérault)". *Bulletin du Musée d'anthropologie préhistorique de Monaco* 47 : 37-80.

• GARATE D. (2017) : « Más allá de la imagen : el arte parietal paleolítico en su contexto arqueológico ». *Kobie Serie Anejo* 16 : 149-162.

• GARATE, D., RIVERO, O., RIOS-GARAIZAR, J., ARRIOLABENGOA, M., MEDINA-ALCAIDE, M.A, RUIZ-LOPEZ, J.F., INTXAURBE, I., SALAZAR, S., LIBANO, I., (2020a). The cave of Atxurra : a new major Magdalenian rock art sanctuary in Northern Spain. J. Archaeol. Sci. : Report 29. https ://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.102120.

• GARATE, D., RIVERO, O., RIOS-GARAIZAR, J., INTXAURBE, I., SALAZAR, S., (2020b). Modelled clay animals in Aitzbitarte IV Cave : a unique Palaeolithic rock art site in the Cantabrian Region. J. Archaeol. Sci. : Report 31. https ://doi.org/10.1016/j.jasrep.2020.102270.

• GARATE, D., RIVERO, O., RIOS-GARAIZAR, J., MEDINA-ALCAIDE, M. Á., ARRIOLABENGOA, M., INTXAURBE, I., ... & SALAZAR, S. (2023). Unravelling the skills and motivations of Magdalenian artists in the depths of Atxurra Cave (Northern Spain). *Scientific Reports, 13*(1), 17340.

• HENRY A. (2011) : *Paléoenvironnements et gestion des combustibles au Mésolithique dans le sud de la France : anthracologie, ethnoarchéologie et exp erimentation.Tesis* doctoral, Université Nice Sophia Antipolis, Nice.

• HENRY A., THÉRY-PARISOT I. & VORONKOVA E. (2009) : "La gestion du bois de feu en forêt boréale : problématique archéo-anthracologique et étude d'un cas ethnographique (Région de l'Amour, Sibérie)". En I. Théry-Parisot, S. Costamagno y A. Henry (eds.) : *Gestion des combustibles au paléolithique et au mésolithique Nouveaux outils, nouvelles interprétations/Fuel Management during the Palaeolithic and Mesolithic Periods New tools, new interpretations*. BAR S1914, Oxford : 17-37.

• HENRY A., ZAVADSKAYA E., ALIX C., KUROVSKAYA E. & BEYRIES S. (2018) : " Ethnoarchéologie de l'utilisation des combustibles dans les forêts nordiques : Vers une meilleure caractérisation des activités préhistoriques liées au feu". *Ethnoarchaeology* 10 (2) : 99-120.

• HERNANZ A. (2015) : "La spectroscopie Raman des matériaux picturaux préhistoriques". En P. Bueno-Ramírez y P. G. Bahn (eds.) : *Prehistoric Art as Prehistoric Culture. Études en l'honneur du professeur Rodrigo de Balbín-Behrmann* : 11-20.

• INTXAURBE, I., ARRIOLABENGOA, M., MEDINA-ALCAIDE, M. Á., RIVERO, O., RIOS-GARAIZAR, J., SALAZAR, S., ... & GARATE, D. (2021). Quantifying accessibility to Palaeolithic rock art : methodological proposal for the study of human transit in Atxurra Cave (Northern Spain). *Journal of Archaeological Science, 125,* 105271.

• INTXAURBE, I., GARATE, D., ARRIOLABENGOA, M., & MEDINA-ALCAIDE, M. Á. (2022). Application of Line of Sight and Potential Audience Analysis to Unravel the Spatial Organization of Palaeolithic Cave Art. *Journal of Archaeological Method and Theory, 29*(4), 1158-1189.

• INTXAURBE, I., RIVERO, O., MEDINA-ALCAIDE, M. Á., ARRIOLABENGOA, M., RÍOS-GARAIZAR, J., SALAZAR, S., ... & GARATE, D. (2020). Hidden images in Atxurra Cave (Northern Spain) : A new proposal for visibility analyses of Palaeolithic rock art in subterranean environments. *Quaternary International, 566,* 163-170.

• JAUBERT J., GENTY D., VALLADAS H., CAMUS H., COURTAUD P., FERRIER C., FERUGLIO V., FOURMENT N., KONIK E., VILLOTTE S., BOURDIER C., COSTAMAGNO S., DELLUC M., GOUTAS N.., KATNECKER E., KLARIC L., LANGLAIS M., LEDOUX L., MAKSUD F., O'FARRELL M., MALLYE J.B., PIERRE M., PONS-BRANCHU E., REGNIER E., THÉRY-PARISOT I. & BOURDIER C. (2016b) : " La chronologie de la présence humaine et animale dans la grotte ornée et sépulcrale de Cussac (France) ". *Quaternary International* 432 : 5-24.

• JAUBERT J., VERHEYDEN S., GENTY D., SOULIER M., CHENG H., BLAMART D., BURLET C., CAMUS H., DELABY S., DELDICQUE D., EDWARDS R.L., FERRIER C., LACRAMPE-CUYAUBÈRE F., LÉVÊQUE F., MAKSUD F., MORA P., MUTH X., RÉGNIER E., ROUZAUD J.N. & SANTOS F. (2016a) : "Des constructions néandertaliennes précoces au fond de la grotte de Bruniquel dans le sud-ouest de la France". *Nature* 534 (7605) : 111-114.

• LAVRILLIER A. (2007) : "Gestion duelle de l'espace à long terme chez les Évenks éleveurs de rennes et chasseurs des Monts Stanovoï : interférences ou cohérences des zones sauvages et humanisées". En S. Beyries y V. Vaté (eds.) : *Les civilisations du renne d'hier et aujourd'hui. Approches ethnohistoriques, archéologiques et anthropologiques*. APDCA, Antibes : 65-88.

• LÓPEZ-SÁEZ J. A., LÓPEZ-GARCÍA P. & CORTÉS M. (2007) : "Paleovegetación del Cuaternario reciente : Estudio arqueopalinológico". En M. Cortés (ed.) : *Cueva Bajondillo (Torremolinos). Secuencia cronocultural y paleoambiental del Cuaternario reciente en la Bahıa de Málaga*. Diputación de Málaga, Málaga : 139-156.

• MARGUERIE D. & HUNOT J.Y. (2007) : "Charcoal analysis and dendrology : data from archaeological sites in north-western France". *Journal Archaeologial Science* 34 (9) : 1417-1433.

• MEDINA M.A. (2019) : *Iluminando la oscuridad de las cuevas con manifestaciones gráficas paleolíticas : una visión integral e interdisciplinar del contextos arqueológico interno y de los carbones de madera*. Tesis doctoral. Universidad del Pais Vasco (UPV/EHU). Vitoria-Gasteiz.

• MEDINA-ALCAIDE M. Á., GARATE D., INTXAURBE I., SANCHIDRIÁN J. L., RIVERO O., FERRIER C., ... & LÍBANO I. (2021) : La conquête des espaces sombres : Une approche expérimentale des systèmes d'éclairage dans les grottes paléolithiques. *PLoS One, 16*(6), e0250497.

• MEDINA-ALCAIDE M. A., GARATE D., RUIZ-REDONDO A. & SANCHIDRIÁN J.L. (2018) : "Au-delà de l'art : Le contexte archéologique interne dans les grottes ornées paléolithiques". *Journal of Anthropological Archaeology* 49 : 114-128.

• MEDINA-ALCAIDE M.A., CABALÍN L.M., LASERNA J., SANCHIDRIÁN J.L., TORRES A.J., COSANO S. & ROMERO A. (2019) : " Approche multianalytique et multiproxy pour la caractérisation d'une lampe paléolithique. Un exemple de la grotte de Nerja (sud de la péninsule ibérique)". *Journal of Archaeological Science. Rapports* 28 : https ://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.102021

• MORRELL, B., 2019. La cronología como medio de interpretación social : los contextos funerarios del NE de la península ibérica entre finales del V inicios del IV milenio cal bc. Doctoral dissertation, Universitat Autònoma de Barcelona.

• OWENS, D. A., & HAYDEN, B. (1997). Prehistoric rites of passage : A comparative study

of transegalitarian hunter–gatherers. *Journal of Anthropological Archaeology, 16*(2), 121-161.

• PAPADOPOULOS C., & MOYES H. (Eds.). (2021). *The Oxford Handbook of Light in Archaeology*. Oxford University Press.

• PASTOORS A., LENSSEN-ERZ T., ONTAÑÓN R. & WENIGER G.C. (2017) : "Le dos à l'art. Contexte de l'art pariétal du Pléistocène". *Quaternary International* 430 : 1-4.

• PONS A. y REILLE M. (1988) : "The Holocene and Upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain) : a new study". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 66 (3-4) : 243-263.

• PONS-BRANCHU, E., BARBARAND, J., CAFFY, I., DAPOIGNY, A., DRUGAT, L., DUMOULIN, J.P., MEDINA-ALCAIDE, M.Á., NOUET, J., SANCHIDRIAN, J.L., TISNERAT, N., JIMENEZ DE CISNEROS, C., VALLADAS, H., 2022. U-series and radiocarbon cross dating of speleothems from Nerja Cave (Spain) : Evidence of open system behavior. Implication for the Spanish rock art chronology. Quaternary Science Reviews 290, 10.1016/j.quascirev.2022.107634

• PY V. & ANCEL B. (2006) : *Expériences archéologiques de mise à feu : protocole, combustible et approche anthracologique*. *BAR International Series S* 1483 : 71-82.

• RUIZ DE LA TORRE J. (2006) : Flora Mayor. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid. SCHEEL-YBERT R. (1998) : *Stabilité de l'Écosystème sur le litoral sud-est du Brésil à l'Holocène Supérieur (5500-1400 ans BP)*. Tesis doctoral, Université Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.

• SANCHIDRIÁN J.L., VALLADAS H., MEDINA-ALCAIDE M.A., PONS-BRANCHU E. y QUILES A. (2017c) : « New perspectives for 14 C dating of parietal markings using CaCO3 thin layers : An example in Nerja cave (Spain) ». *Journal of Archaeological Science Reports* 12 : 74-80.

• SCHEEL-YBERT R. (2001) : "L'homme et la végétation dans le sud-est du Brésil à la fin de l'Holocène". *Journal of Archaeological Science* 28 (5) : 471-480.

• THÉRY-PARISOT I. (2001) : *Economie des combustibles au paléolithique : expérimentation, taphonomie, anthracologie*. CNRS, Paris.

• THÉRY-PARISOT I. & THIÉBAULT S. (2005) : "Le pin (*Pinus sylvestris*) : préférence d'un taxon ou contrainte de l'environnement ? Étude des charbons de bois de la grotte Chauvet". *Bulletin de la Société préhistorique française* 102 (1) : 69-75.

• THÉRY-PARISOT I., THIÉBAULT S., DELANNOY J. J., FERRIER C., FERUGLIO V., FRITZ C., GELY B., GUIBERT P., MONNEY J., TOSELLO G., CLOTTES J. & GENESTE J. M. (2018) : " Illuminer la grotte, dessiner en noir : l'analyse des charbons de bois à Chauvet-Pont d'Arc ". *Antiquity* 92 (362) : 320-333.

• VALLADAS H., PONS-BRANCHU E., DUMOULIN J. P., QUILES A., SANCHIDRIÁN J.L. y MEDINA-ALCAIDE M.A. (2017) : « U/Th and 14 C Crossdating of Parietal Calcite Deposits : Application to Nerja Cave (Andalusia, Spain) and Future Perspectives ». *Radiocarbon* 59 (6) : 1955-1967.

• VANDEVELDE, S., 2021. Les rythmicités d'occupation d'un site au sein d'un territoire. Approche diachronique. In L, S., Y, G., L, M., P, Y. (Eds.), Mandrin. Des Derniers Néandertaliens Aux Premiers Hommes Modernes

• En France Méditerranéenne. A&t 4. MMSH, 694-709.

• VANDEVELDE, S., BROCHIER, J.É., DESACHY, B., PETIT, C., SLIMAK, L., 2018. Sooted concretions : A new Micro-

• chronological Tool for High Temporal Resolution Archaeology. Quaternary International 474, 103-118.

• VANDEVELDE, S., BROCHIER, J.É., PETIT, C., SLIMAK, L., 2017. Establishment of occupation chronicles in Grotte

• Mandrin using sooted concretions : rethinking the Middle to Upper Paleolithic transition. Journal of Human

• Evolution 112, 70-78.

• ZAPATA L. & PEÑA-CHOCARRO L. (2003) : "Uso y gestión del bosque en la Euskal Herria Atlántica : aprovechamiento tradicional de los recursos forestales en Encartaciones y Gorbea". *Zainak* 22 : 155-169.

• ZIEMANN M. A., & MADARIAGA J. M. (2021) : Applications de la spectroscopie Raman dans l'art et l'archéologie. *Journal of Raman Spectroscopy, 52*(1) : 8-14.

Introduction

The first solid data of «palaeospeleology», that is, the presence of ancient humans in deep caves, were related to Neanderthals. They were discovered in Bruniquel Cave (France) and dated 176 ka BP. They comprised six circular anthropic structures, made up of approximately 400 fractured speleothems, with more than 18 fire traces inside, 336 m. from the entrance (Jaubert et al. 2016a). In the Upper Palaeolithic, combustion residues related to lighting proliferated in the inner recesses of caves, especially associated with graphic activity. However, archaeological research traditionally focused only on Palaeolithic Art. Analysis of the Internal Archaeological Context(i.e., including the traces of lighting) began in the second half of the 20th century. This subject is now receiving increasing attention and is beginning to be addressed in a holistic and interdisciplinary way in order to obtain global knowledge of the palaeolithic anthropization of caves (Arias and Ontañón 2020, Medina et al. 2018, Pastoors et al. 2017, Jaubert et al. 2016b, Garate 2017, Clottes & Begouen 1990, among others).

The main references on palaeolithic lighting were published during the 1960s-1980s (Allain 1965, Delluc & Delluc 1979, Beaune 1987). These studies focused mainly on a single type of lighting resource: mobile lamps ignited with animal fat. Remarkably, this light-tool is the least frequent in the archaeological record and the one with the least light capacity. Furthermore, these early studies were conducted at a time when physicochemical analyses were only incipient within Archaeology. Now, there is an ideal research context to advance on this subject, using portable and non-invasive tools (Donais & Vandenabeele 2021, Ziemann & Madariaga 2021, Hernanz 2015, Carrasco *et al*. 2016, among others).

Charcoals, related to the use of torches and firelight, are the most recurrent archaeological remains of light in the Internal Archaeological Context. Little attention has been paid to them, however, except in a few caves with exceptional conservation conditions (Théry-Parisot *et al*. 2018, Théry-Parisot & Thiébault 2005). In my Ph.D., I studied mainly these lighting residues and the results showed their potential for the integral understanding of palaeolithic underground anthropization, including in non-intact caves (Medina 2019). In this article, I present the postdoctoral project *The «Archeology of Light»: a multiproxy, interdisciplinary and experimental approach to Paleolithic subterranean activities* directed by M.A. Medina-Alcaide and supervised by C. Ferrier at the PACEA-UMR 5199 Laboratory (Université de Bordeaux). This project was funded by the Fyssen Foundation with an allocation grant from October 2021 to October 2022 (call 2020). The following sections present the objectives, methodology and results obtained during this one-year period. At present, the project is still ongoing in the framework of a postdoctoral contract MSCA-PF.

Sites, Objectives, Materials and Methodology

In the framework of the recently published book «Archaeology of Light» (Papadopoulos & Moyes, 2017), the main aim of this project was to improve our knowledge of the early subterranean behaviour of Humanity, through a pioneering and interdisciplinary methodology applied on seldom studied remains: **the residues of Palaeolithic light, mainly charcoals and soot from fireplaces, torches and lamps** (Fig. 1). This research focuses on outstanding remains of palaeolithic lighting from six European caves[3], one of which has been declared a World Heritage Site by «UNESCO» (Altxerri cave) (Fig. 2). These remains were carefully selected in order to: (1) analyze and compare the different lighting systems, (2) extend the analysis to combustion remains of various kinds (beyond charcoals), (3) expand the archaeological record studied at the international level and (4) extend the period studied, whilst incorporating the knowledge of lighting technology possessed by different humanoid species (Neanderthal and *H. sapiens*). Spe-

[3] This project is included in the research projects of each cave and was authorized by the regional authorities of each region in Spain and France: a) Alkerdi II cave led by J. Aguirre (Aranzadi Science Society) and authorized by the Government of Navarra (Spain); b) Atxerri cave led by Dr. Medina-Alcaide (Université de Bordeaux) and authorized by Basque Country Government (Spain); c) Atxurra cave led by D. Garate (University of Cantabria) and authorized by Basque Country Government (Spain); d) Bruniquel cave led by J. Jaubert (Université de Bordeaux) and Dr. S. Verheyden (RBINS) and authorized by the Service Régional de l'Archéologie Occitanie (France); e) Cussac cave led by J. Jaubert (Université de Bordeaux) and authorized by the Service Régional de l'Archéologie Occitanie (France); f) Nerja cave led by J.L. Sanchidrián (University of Cordoba) and authorized by the Government of Andalusia (Spain).

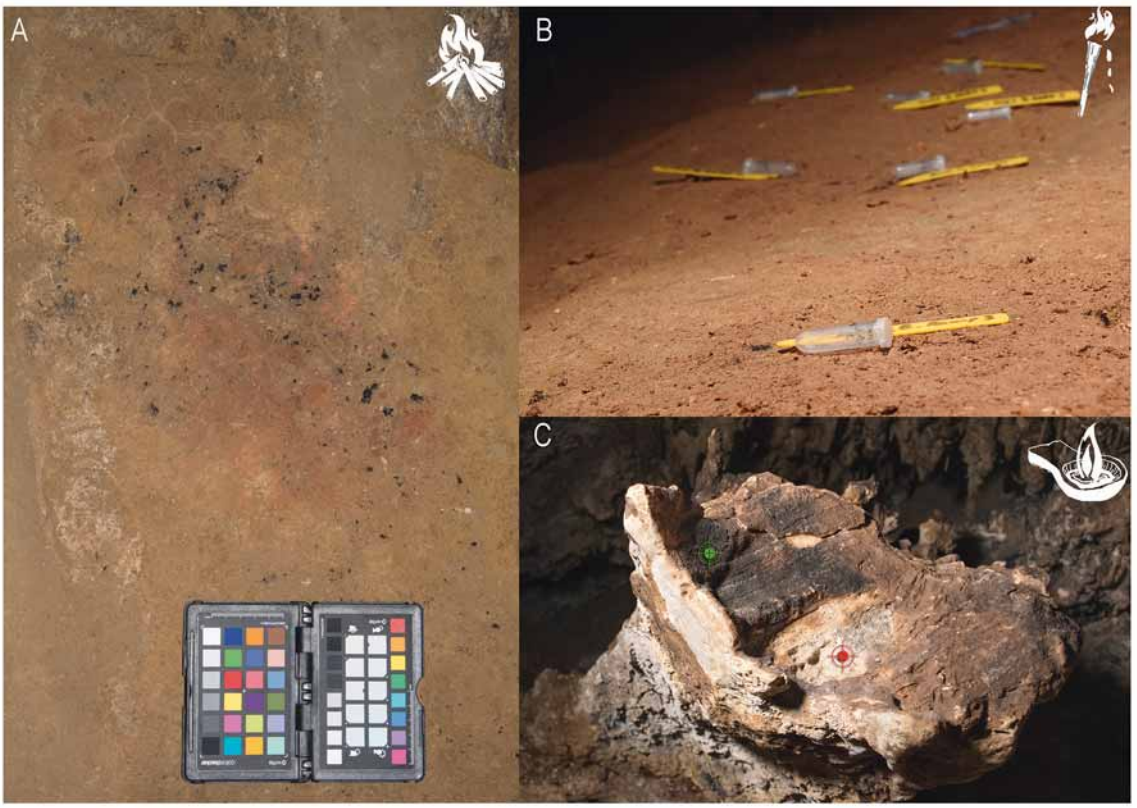


Fig. 1. Diverse residues of the Palaeolithic light systems analyzed in this project. *A. Fireplace from Altxurra with remains of charcoals, ash and rubefacted clay (Authors: A. Torres and M. Medina-Alcaide). B. Scattered charcoals linked to the use of wooden torches from Alkerdi 2 cave (Author: M. Medina-Alcaide). C. Fixed lamp of Nerja cave with soot deposit (green) and micro-charcoal remains (red) (Authors: M. Medina-Alcaide and A. Torres).*

cifically, the inner anthropization of the selected sites integrates different phases of the Upper Palaeolithic (35-12 ka. BP), including a period of the Middle Palaeolithic (176 ka. BP). This is conducive to a good diachronic understanding of the topic.

The **objectives** of the project are as follows: 1. Define and analyze the lighting systems used by palaeolithic hunter-gatherers in each cave, by multiproxy and multianalytical analysis (prioritizing on-site and non-destructive analysis). 2. Quantify the physical parameters and elemental characteristics, including their residual aspects, through experimental replication and monitoring. 3. Synthesize the data and evaluate the role of firelight in palaeolithic hunter-gatherer societies, including its significance for the anthropization of caves and the performance of the first symbolic activities in them.

At the **methodological level**, the A-LIGHT project comprises six Work Packages:

1. Work in caves and sampling: within the framework of the research projects in each cave, a systematic surface survey of each cave was carried out, as well as small probes in particular areas to assess the remains of anthropic activity underground beyond the surface level (Medina-Alcaide et al. 2018). Dino-lite® portable microscopes were used to conduct a preliminary characterization of the vestiges in caves, and Disto X2 Leica for the topographical geolocalization on the 3D or the 2D topography of the caves (Intxaurbe et al. 2020). The intrinsic and extrinsic characteristics of each combustion residue were recorded in a database. Sampling was carried out as aseptically as possible so as not to contaminate the sample for dating purposes, and was done either manually for the remains on the

Fig. 2. Site location, chronology, types of lighting and fuel (Authors: I. Intxaurbe and M. Medina-Alcaide).

surface or using a flotation system for the remains from probes.

2. Laboratory analyses: On the charcoals, holistic anthracological analysis was implemented, covering, if possible, a taxonomic approach (to characterize the woody species of origin), a taphonomic approach (to identify the physiological and phenological state of the wood) and a dendroanthracological approach (to determine the thickness of the wood). Raman analysis was carried out on some of the charcoals to determine the maximum combustion temperature, following Deldicque et al. (2016, 2023). Lastly, 14C-AMS dating of the charcoals was used to determine the date of human use of each cave.

The project also includes the use of various laboratory tools for the determination and study of lighting remains: binocular loupe, light microscope, SEM-EDX and TEM-EDX. The latter two tools include the Energy Dispersive X-ray spectroscopy technique which enables the analytical profiles and distribution maps to be obtained using the dispersed energy. This helps to characterize the nature of the remains that do not present an identifiable structure. Raman and TEM-EDX spectroscopy proved extremely useful to characterize the prehistoric soot remains.This project also included collaboration with other specialists and laboratories, for example, for the fuliginochronological analysis (S. Vandevelde, Université du Québec), for Raman analysis (D. Deldicque, École Normale Supérieure), for GC-AMS analysis and determination of the fatty residues (F. Lafont, University of Cordoba) or for micromorphology analysis, to identify the ash and rubefaction clay, and various phases of visits inside the caves (C. Ferrier, Université de Bordeaux and M. Arriolabengoa, University of the Basque Country).

Ethnographical review of firelight: This project includes an exhaustive review of the ethnographic literature on firelight in circumpolar societies (Evenks, Inuits), frequently compared in the literature with Palaeolithic groups for their lifestyles, and on the last human groups to live in caves (the Tao't Bato tribe). Altogether, this will allow the acquisition of techniques and knowledge (assembly system, operation ...) on traditional fire lighting systems that will be fundamental for the development of the experimental activity (next methodology section). This information is key to exploring the social and cultural meaning of firelight beyond practical activity. For example, there is a curious cultural relationship between the qulliq (fat lamp) and Inuit women (Billson, Mancini 2007).

Reproduction and monitorization of Paleolithic light: The experimental replication in a subterranean context under controlled conditions (monitoring and repeatability) of each type of lighting system recorded enabled the physical parameters Palaeolithic light to be quantified. These data enrich our knowledge of Palaeolithic activities developed in the darkness of caves through the application of GIS studies (palaeospeleological behaviours, visibility of art, techniques used, etc.), and lead to a more realistic and attractive dissemination of the underground heritage in digital environments and physical replicas. These experimental activities were carried out in a natural cave, without archaeological remains, located in Lekeitio (Bizkaia, Spain). Thanks to the Before-Art project team (dir. Diego Garate, University of Cantabria), that manages and has conditioned this cave, the cave has the

necessary equipment to carry out the experimentation and light monitoring. The main tools used for the monitoring of the fires were a luminous flux temperature meter with built-in luxmeter, sensors to record temperature, CO2 and humidity, thermocouples, a reflectometer and a spectrophotometer. Fire residues were also recorded from the experimental activity and then mapped for comparison with archaeological records using GIS and to obtain reference samples. During these experimental activities, we collaborated closely with the experimental archeologist Jean Leblanc (Université de Toulouse).

5.Analyses, integration of data and synthesis: The R statistical package for statistical computation and graphics was used to explore the data set, as well as a heatmap tool in QGIS® to create a Kernel Density Map through vector point layers with the location of the lighting traces (archaeological and experimental residues), to observe the different distribution patterns and their relationship with other underground elements (structures, rock art, etc.) and with different human movements inside the cave. For GIS data analysis, we worked closely with the GIS specialist Iñaki Intxaurbe (University of the Basque Country). Bayesian analysis (©Oxcal 4.4.) was used for data management of the dating results. At the end of the project, the results will be interpreted in light of the available literature on palaeolithic underground activities. Lastly, the role of firelight in palaeolithic underground behaviour will be assessed based on the results obtained throughout the different methodological phases, with emphasis on the importance of light in the performance of the first symbolic activities in the caves and on its economic and sociocultural implications beyond purely utilitarian aspects.

3. Results and discussion.

In the following, we will present the preliminary results obtained in the framework of the postdoctoral project "Archaeology of Light" during the year 2021-2022 funded by a Fyssen Foundation grant (call 2020).

– *Wood for light. Beyond a functional aspect?*

Inside Nerja cave (Málaga, Spain), we located remains of three different lighting systems (torches, fires and fixed lamps). The anthracological study of 336 charcoals from the woody fuel used in these prehistoric lighting resources shows a preference for the use of *Pinus sylvestris-nigra* (51.79%) (Fig. 3). Other taxa were also identified[4]: *Pinus* cf. tp. *pinea-pinaster* (2.38%), *Pinus* sp. (3.87%), conifer (12.80%), Leguminosae (4.16%), Prunus sp. (0.30%), cf. Ulex sp. (0.30%), angiosperm (2.98%), indeterminable charcoals (7.44%) and pith remains (0.30%). In summary, we characterized 4 different types of taxa: *Pinus* tp. *sylvestris-nigra* (scots pine and black pine), *Pinus* cf. tp. *pinea-pinaster* (maritime pine and stone pine), *Prunus* sp. (blackthorn) and *Ulex* sp. (gorse). Other charcoals were defined with a lower degree of identification; they could correspond to the taxa mentioned above, or to others not identified at the taxonomic level. This was mainly due to the low consistency of most of the charcoals analyzed, which disintegrated when trying to prepare an optimal section for examination, and to the poor state of preservation of some of the remains.

Pinus tp. *sylvestris-nigra* is the most common anthracological type found in the interior of caves and is linked to artificial lighting in the Upper Palaeolithic, specifically in the pre-Magdalenian period (Medina-Alcaide et al. 2021). In some caves, it has even been documented almost exclusively: in the Chauvet cave, for instance (Théry-Parisot, Thiébault 2005, Théry-Parisot et al. 2018), only one fragment of *Rhamnus* cf. (buckthorn family) was identified compared to 292 fragments of *Pinussylvestris*. Environmental availability in the surroundings of the cave, the suitability of this wood for lighting the cave due to its resin content and other cultural aspects have been proposed as the reasons for this preferential choice (Théry-Parisot, Thiébault 2005, Théry-Parisot et al. 2018).

In Nerja cave all the identified woods used to light fires were also determined in the habitat shelters in the access areas of the cave (Badal

[4] When defining the taxonomic identification, we used a series of abbreviations that allowed us to pinpoint the degree of certainty reached. Thus, *cf.* was added when the certainty was high but not absolute (for example, cf. *Ulex* sp.), *sp.* when the identification only characterises the genus (for example, *Pinus* sp.), and *tp.* when defining a specific type of anatomical characteristics that several species share (for example, *Pinus* tp. *sylvestris-nigra*). When identification was not possible given the degree of alteration of the specimen, we recorded it as an *indeterminable* taxon.

1996), as well as fitting in with other palaeoenvironmental studies in the south of the Iberian Peninsula, such as the palaeopollen sequences from Bajondillo cave (Torremolinos, Málaga) (López-Saez et al. 2007), from Gorham cave (Gibraltar) (CARRIÓN et al. 2008), from the Padul peat bog (Granada) (Pons and Reille 1988, Carrión 2012), etc. In other words, the woody species used for illumination were available in the cave environment and do not seem to come from more distant areas. Specifically, all the radiocarbon dates we have carried out on Pinus tp. *sylvestris-nigra* charcoals have a Palaeolithic chronology (> 15000 years ago), and in no case a Holocene chronology. These palaeoenvironmental data are in line with the anthracological study carried out in the stratigraphic sequence of the Vestibule (external room of the cave) (Badal 1996), where, although this wood is present throughout the stratigraphic sequence from the Gravettian to the Epipalaeolithic, from the Upper Magdalenian onwards it loses its predominant character and is present in low percentages. Also, thanks to our results, we can suggest that the choice of *Pinus* tp. *sylvestris-nigra* wood for lighting-related activities seems to be a cross-cultural aspect, shared by palaeogroups over a long period of time (30,000 years). In particular, the choice of this type of wood for lighting has been recorded from the Aurignacian to the Late Magdalenian in Nerja cave. Likewise, this aspect, reiterative over time, has been indicated for the preferential use of *Pinussylvestris* in the Chauvet cave, although only for two different periods of occupation, the Aurignacian and the Gravettian (Théry- Parisot et al. 2018).

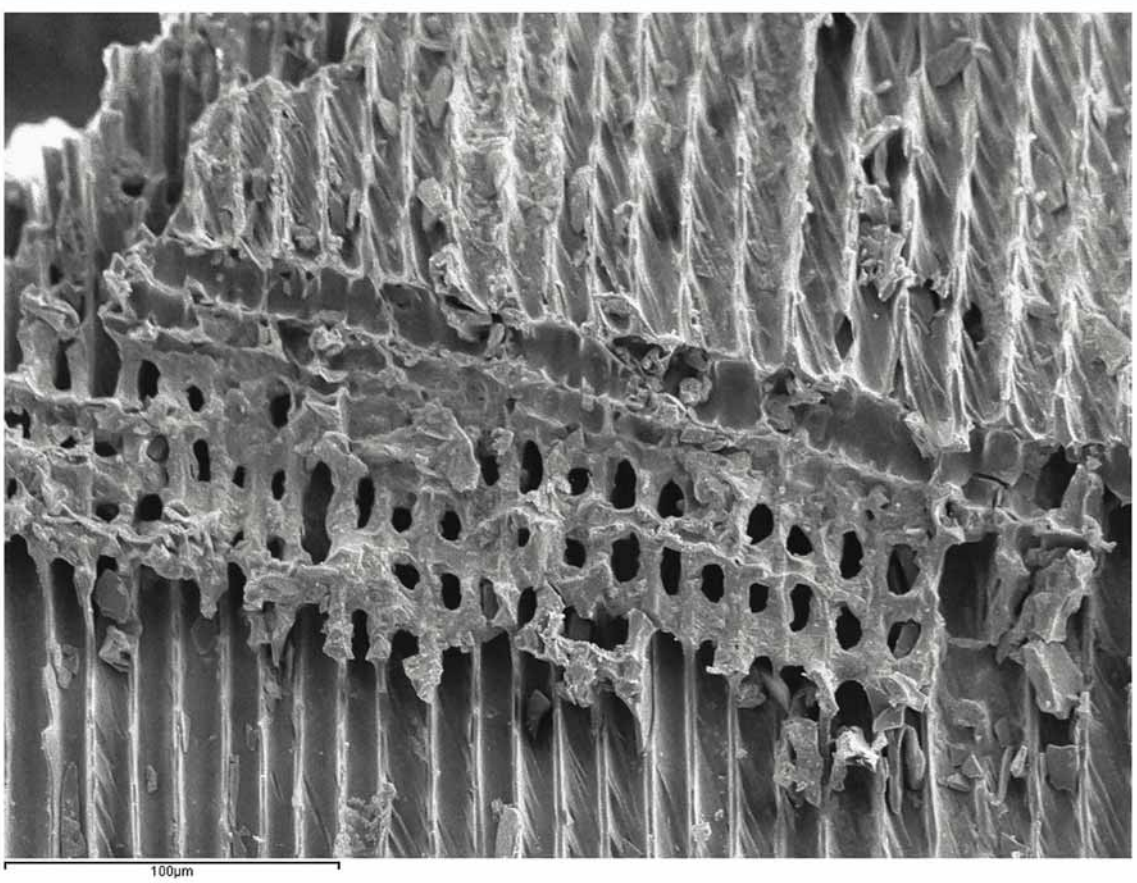


Fig. 3. SEM photograph of *Pinus* tp. *sylvestris-nigra* charcoal from a paleolithic lamp (Fig. 1-C). *Detail of the radius of the pine wood (Author: M. Medina-Alcaide).*

Our data also agree with the socio-economic deduction proposed in the previous anthracological study of Nerja cave (Badal 1996) regarding the avoidance of stone pine wood as fuel, in view of the scarce fragments of this carbonised wood recognised throughout the external stratigraphic sequence and the abundance of pine cone bracts and pine nut shells from this tree. This led Badal and colleagues to consider the exploitation of this tree for food rather than fuel (Badal 1996, Badal et al. 2014). Our results confirm this management of plant resources by Palaeolithic groups and the prior planning of wood used as fuel depending on the activity. Specifically, the fuel used for lighting is mainly *Pinus* tp. *sylvestris-nigra*, with *Pinus* tp. *pinea-pinaster* being very sparsely represented (2.38%).

The manual collection of the remains could also be one of the causes of the overestimation of some taxa over others (Chabal 1997). In fact, when we applied a more exhaustive collection of the carbonised remains (by flotation), for example in the case of the Ledge of Horses in the Atxurra cave (Garate et al. 2023), a greater number of taxa were found. Their variability is not high, however, and the representativeness of some taxa over others continues to be eloquent in favour of one or, at most, two determinations. In this sense, ethnographic studies show that monofunctional fires, i.e. those linked to a specific activity (such as lighting in our case), have a higher degree of fuel selection (Henry et al. 2018).

Concerning the taphonomic alterations of the analysed charcoals, we observed different anomalies linked to the combustion process, such as vitrification (54.14%) and shrinkage cracks (32.41%). Vitrification is related to several factors, some of which may fit with the particularities of the context of origin of our charcoals, for example: a. the sudden interruption of combustion as a trigger for vitrification (Carrión 2005) could be connected, in our context, to the gradual detachment of the charcoal from the torches (during the pyrolysis stage); b. the burning of small branches (Marguerie, Hunot 2007) could correspond to the diameter of wood suitable for transport to deep contexts of the caves, as well as its suitability for the manufacture of torches; c. the burning of dense wood with high resin content (Scheel-Ybert 1998, Py, Ancel 2006) could be linked with the taxonomic identification of most of our charcoal samples (pine and conifer wood); d. the aerobic degradation of the wood prior to combustion (Henry 2011) could be linked to the use of dead wood derived from natural pruning for lighting (Théry-Parisot, Thiébault 2005, Théry-Parisot et al. 2018). Concerning the last point, our identification of several samples with a strongly altered structure (44.14%) and with low consistency (hyperfragmentation) could also indicate a preferential use of dead wood, which is easier to collect and ignite, for artificial lighting (Scheel-Ybert 2001, Théry-Parisot 2001, Asouti and Austin 2005). In addition, this preference would imply a strong seasonal component for the development of subterranean activity, outside the snow season, or planning of the activity by taking into account the necessary drying time of the wood (at least two years) (Théry-Parisot et al. 2018). Only dried wood guarantees a homogeneous and persistent combustion of flammable gases. However, in our experimental activities, we obtained good results with a slightly shorter dehydration time in a dry and sheltered environment.

Also related to this seasonal aspect, we must highlight the vegetative buds of *Pinussylvestris* located in the internal context of the Nerja cave and related to Gravettian charcoals (27000 years ago) linked to the use of wooden torches (Fig. 4). This element is unique in similar contexts. These slightly resinous buds develop at the ends of branches during autumn and winter (Ruiz de la Torre 2006). If the wood had been harvested when green, we could infer some seasonal data about the time of year when the visit may have taken place; however, the data obtained to date suggest the harvesting of dead or dry wood, so these shoots may have been part of the fuel collected after natural pruning. However, the discovery of these remains indicates that the fixed fires or torches could include other plant elements apart from woody fuel, such as these resin-rich shoots.

Finally, the charcoals examined show brownish stains (22.07%). Based on experimental observations, we attribute these stains to the partial and incomplete burning of the wood. This likely occurred when charcoal fell from the torches before complete combustion; some remains could also be due to partial combustion of a fixed fire.

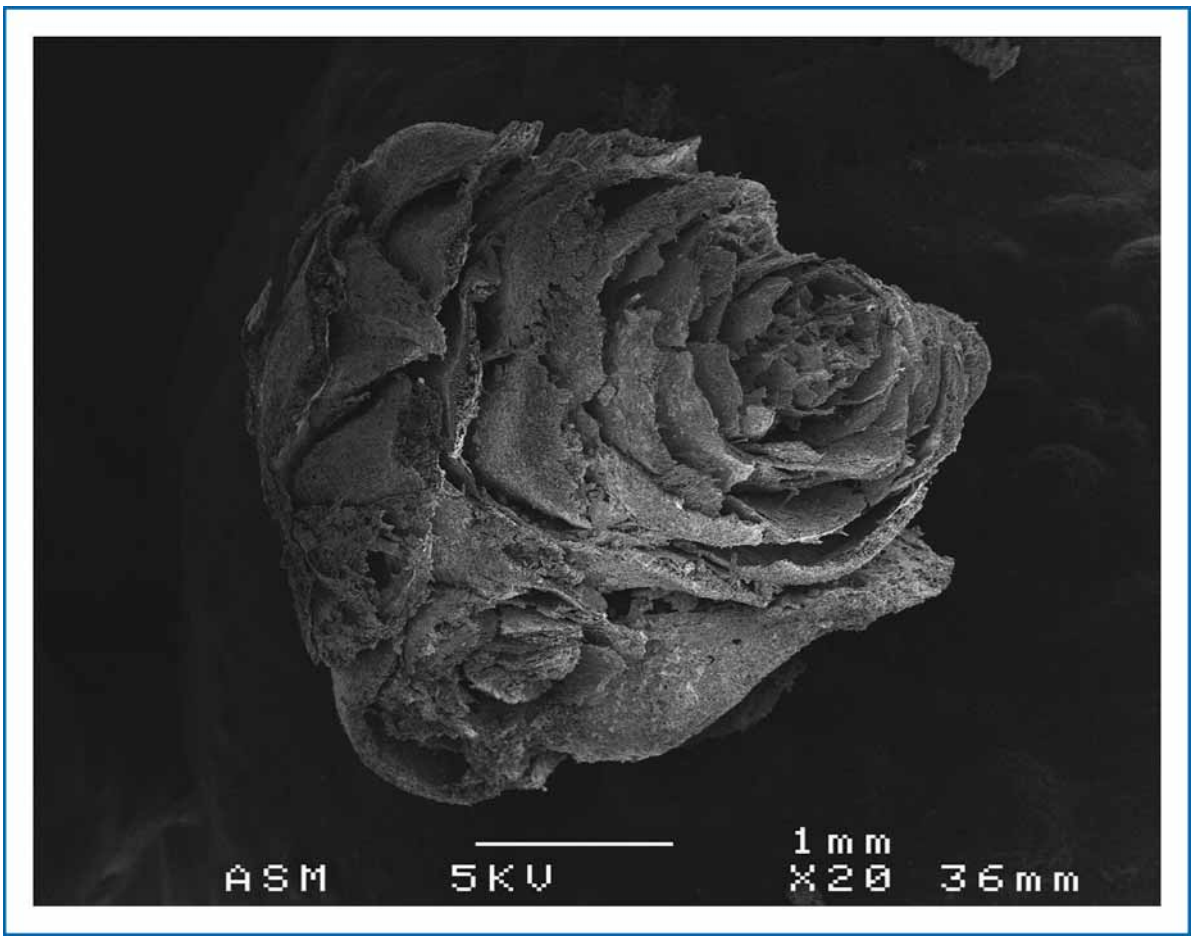


Fig. 4. SEM photograph of *Pinussylvestris* buds located in Nerja cave linked to charcoal from paleolithic wooden torches *(Author: M. Medina-Alcaide).*

In addition, traces of reaction wood were identified (31.72%), together with some knots (1.38%). These alterations suggest that the firewood used must have come from a set of thinbranches. The spatial context of the samples (internal context of caves, often of complex transit) and the suitability of this type of wood for the manufacture of torches, conditioned the use of thin wood. In addition, previous studies proposed this choice based on the size of the preserved wood remains in some caves, for example, woody imprints found in the clay from the floor of the Chauvet cave (Clottes 2001), or wood branches preserved under the concretion in the Aldène cave (Galant et al. 2007).

At this point, we should point out that we tried to carry out a dendroanthracological analysis of the charcoals, although the absence of bark in all the samples (presence of the last ring), the small size and low consistency of the samples severely limited the results in this respect. Of the remains analysed in Nerja cave, only 9 fragments were found to have moderate ring curvature, 21 had strongly curved log rings and the vast majority (259) were classified as having indeterminate ring curvature. This was determined by observing the degree of curvature of the rings in the cross-section of the charcoal (Marguerie and Hunot 2007). The high frequency of charcoals with indeterminate curvature considerably limits the representativeness of the results obtained. However, most of the determinable curvatures we observed present pronounced curvatures linked to a position of the charcoal fragment close to the pith or related to small diameter twigs; to a lesser extent they are

consistent with moderate curvatures related to larger branches in relation to the previous ones or coals further away from the central axis; on no occasion did we observe weak ring curvatures linked to the combustion of large trunks.

The presence of hyphae was also recorded (32.76%), preferably post-combustion (white). This anomaly is linked to the endokarst microbial activity and to the high humidity. As far as possible, we preferred not to send any charcoal with this type of alteration to be dated, as it has been related to the possible rejuvenation of some radiocarbon dates obtained in similar contexts (for example, in the Tito Bustillo cave -Fortea 2007).

In summary, beyond the species, the state or the size of the wood chosen as fuel, various ethnobotanical studies also show that historical and cultural conditioning factors influenced the selection of wood for firewood, even when other species were abundant in the vegetation (Zapata and Peña-Chocarro 2003, Lavrillier 2007, Henry et al. 2009, Henry et al. 2018). At the same time, socio-economic factors have been pointed out in the choice of fuel, such as the previously cited example of Nerja Cave (Badal 1996, Badal et al. 2014). While the cultural and symbolic conditioning factors are difficult to ascertain from the archaeological record, they must nevertheless be taken into account, particularly in the archaeological context examined, which is often far removed from basic subsistence activities and subject to behaviours of a symbolic or ritual nature.

Prehistoric cave life through soot and charcoal trails

Through the C14-AMS dating of 53 of these charcoals, we constructed a high-precision Bayesian model to identify the minimum number of prehistoric visits to the interior of Nerja cave (Medina-Alcaide et al. 2023). The different phases were defined according to the presence of archaeological materials (and not only through the radiocarbon dating results) of each of the proposed phases in the stratigraphic deposits of the entrance rooms of the cave, or, failing that, to the presence of this type of cultural material in the regional context. For this purpose, using OxCal4.4, we sequenced these suggested Phases, limited by Boundaries determining the temporal distributions associated with the changes of phase. We also used the Outlier Charcoal model (Bronk Ramsey 2009b) to properly down-weight outlier samples, taking into account the long life of the charcoal samples. This allowed us first to confirm the statistical plausibility of the model, then to determine the start date (beginning of the boundary) and the end date (end of the boundary) for the different phases of human presence within the cave, their duration and the transition period between phases (Bronk Ramsey, 1995, 2001; Bronk Ramsey and Lee 2013, Morrell 2019).

The Bayesian model suggests at least 12 distinct phases of visits to the interior of Nerja cave between 41,218 and 3299 cal BP, with an agreement index (Aoverall) of 98. These phases of visits to the interior of the cave correspond to the specific chronocultural periods for the prehistoric regional context and with transitional periods: Early Aurignacian (phase 1), Recent Aurignacian (phase 2), Gravettian (phase 3), Lower Solutrean (phase 4), Middle Solutrean (phase 5), Upper Solutrean (phase 6), transition between the Upper Solutrean and Lower Magdalenian, and Lower Magdalenian (phase 7), Middle Magdalenian (phase 8), Upper Magdalenian (phase 9), Early Neolithic (phase 10), Recent Neolithic (phase 11) and Copper Age (phase 12) (Fig. 5).

There are 12 possible transition intervals between the different phases. One of them, separating phases 9–10 (between the Upper Magdalenian and the Early Neolithic), has a notable chronological amplitude ($>$ 6000 years). There are however 8 transition periods that could correspond to 0 years (almost-continuous phases, taking into account the minimum values), in particular, those between phases 1–2 (both could be included in the Aurignacian, the former probably belonging to the ancient phase and the latter to the evolved stage), 4–5 (between the Lower Solutrean and the Middle Solutrean), 5–6 (between the Solutrean and the Middle Solutrean), 6–7 (around the Upper Solutrean and the transition between the Upper Solutrean and Lower Magdalenian), 7–8 (between the Lower Magdalenian and Middle Magdalenian), 8–9 (between the Middle Magdalenian and Upper Magdalenian), 10–11 (between the Early Neolithic and Recent Neolithic), and 11–12 (between the Recent Neolithic and Chalcolithic).

Through the identification, microcounting and dating of micro-layers of soot (fulinochronological analysis -Vandevelde et al. 2017, Vandevelde et al. 2018, Vandevelde 2021-) present inside a small stalagmite, we specified the minimum number of visits for the last three phases identified in the Bayesian analysis. This multianalytic approach was developed in collaboration with S. Vandevelde, E. Pons-Branchu and H. Valladas (Laboratoire des Sciences du Climat et de L'Environnement, LSCE/IPSL, CEA-CNRS-UVSQ, Université Paris-Saclay). The chronology of the soot microlayers found in the stalagmite was determined by the C14-AMS dating of CaCO3 layers deposited before and after them, following the methodology previously used in other studies on Nerja cave (Sanchidrián et al. 2017, Valladas et al. 2017, Pons-Branchu et al. 2022). The soot deposits at the base of the stalagmite were deposited between 7562 and 6736 cal. BP; the soot microlayers from the upper level of the stalagmite were deposited between 6836 and 2998 cal. years BP assuming 0% of DCP for the calibration of the dating.

A minimum of 64 occupations were identified between 7000 and 3000 years (a Minimum Number of Occupations—MNO that can be increased to 82 if we also count uncertain soot films and microcharcoal alignments; this second case will be included in brackets from now on). If we relate these data to the phases determined by Bayesian analysis, we can state that at least 58 (71) different occupations occurred in phases 10 and 11 (Early Neolithic and Recent Neolithic) with no apparent hiatus between these two phases (a result that is consistent with the Bayesian model from charcoal), and at least 6 (8) visits in phase 12 (Copper Age) (Fig. 5).

The identification of the soot remains inside the stalagmite as microlayers was characterised by TEM-EDX (following Pawlyta and Hercman 2016) and Raman analysis (following Sadezky et al. 2005 and Deldicque et al. 2016). TEM–EDX observations revealed spherical carbon particles of soot aggregates (Fig. 6). In Nerja Cave, similar particles were observed inside a Palaeolithic fixed lamp in the upper galleries(Medina-Alcaideet al. 2019), but soot residues were also located in another speleothem fragment inside the cave (Del Rosal 2016, Pons-Branchu *et al.* 2022). Microscopic observation also revealed clay deposits together with microcharcoal and soot levels, suggesting that clay was not brought in by percolation at different times of the stalagmite formation but that the human visits to the cave contributed to the

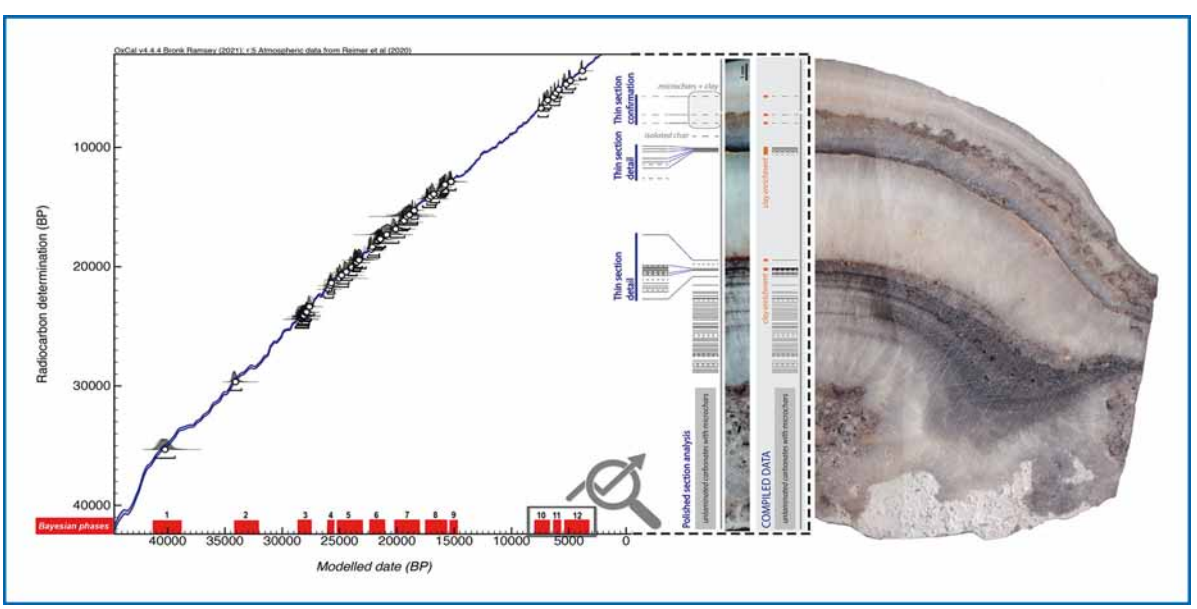


Fig. 5. Different phases of visits to the interior of Nerja cave identified by a Bayesian model from charcoal (in red) and image of the different micro-layers of soot of the stalagmite, *which increases the minimum number of occupations to at least 64 for the last 3 Bayesian phases. The succession of soot films in the carbonates is represented as barcode diagrams. Bars represent soot films and dashed lines represent probable soot films. The long vertical grey line next to the barcode represents speleothem total thickness (Authors: S. Vandevelde and M. Medina-Alcaide).*

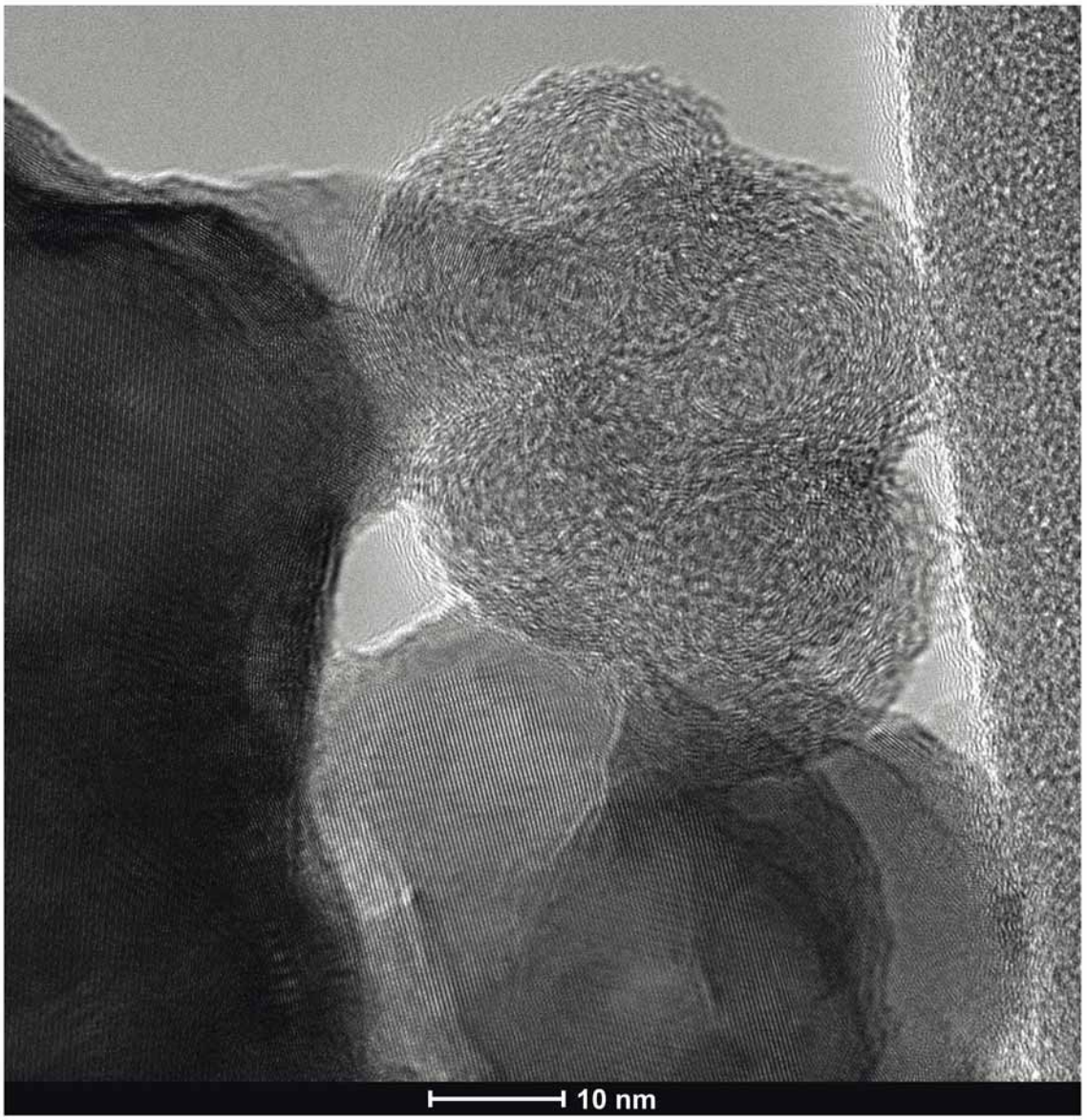


Fig. 6. TEM-EDX photograph of nanometric spherical particles of prehistoric fossilized soot *(Author: M. Medina-Alcaide).*

suspension of clays that re-deposited in the stalagmite together with the particulates from wood combustion (soot and microcharcoal).

Reliving paleolithic light for a better understanding of paleolithic cave art.

The experimental replication of Palaeolithic light was monitored in an endokarst environment in order to resemble the humidity, temperature and moisture conditions of the Palaeolithic context as closely as possible. The physical parameters obtained for the three Palaeolithic lighting systems are given in Table 1. These light resources were constructed on the basis of an exhaustive compilation of the existing literature on the subject, which also included archaeological data obtained as part of our doctoral thesis and postdoctoral study.

LIGHTING TYPE	TORCHES						LAMPS			FIREPLACE
Number of experiment	1	2	3	4	5	x̄	6	7	x̄	8
Max. duration (')	31	19	44	50	61	41	>60	>60	>60	>30
Average E (lux)	19.08	12	9,98	21.61	21.94	16.92	2.97	3.71	3.34	19.2
Average I (cd)	3.05	1.92	1.60	3.46	3.51	2.71	0.47	0.59	0.53	3.07
Average Radius (m.)	2.93	3.20	3.60	2.73	2.47	2.99	1.52	1.57	1.54	3.30
Average L (cd/m^2)	2.43	1.53	1.27	2.75	2.79	2.16	0.38	0.47	0.43	2.45
Average High Temperature. Center (°C)	537.80	307.25	662.00	666.25	633.88	561.44	144	176.33	160.16	586.67
Average High Temperature. Periphery (°C)	128.60	35.00	58.20	63.88	277.50	112.64	-	-	-	45.00

Table I. Average values of the parameters measured in each experiment with paleolithic torches, lamps and fireplaces *(Author M. Medina-Alcaide)*.

The functioning of five wood torches was evaluated in a cave context (experiments 1–5) (Table I) (Fig. 7). They were all made from branches of dry juniper wood 1.2 cm thick that were joined together. This type of structure was chosen because it fits with the archaeological data and the form of the few prehistoric torches that have been preserved. For example, it matches the thickness of the remains of branches that have been found in the caves of Aldène and Réseau Clastres and with the morphology of a Hallstatt torch (Medina-Alcaide et al. 2021). Birch bark was included among the juniper branches as a kind of tinder to start combustion. Similarly, the wood was broken up to facilitate combustion (through easier oxygenation) and impregnation with non-ligneous fuel. Thus, pine resin, animal fat, or a combination were added in some cases to assess the function of the torches with those fuel types.

Fig. 7. Photograph of the experimental recreation of paleolithic lighting with torches *(Author: A. Torres)*.

For fireplaces, the wood fuel was thin branches of juniper and oak wood in a dry state, arranged in a tepee-shaped structure. Birch bark was used to start the fire. This was placed inside the combustion structure. The fireplace was 23 cm in diameter and 7 cm high (measured before lighting), had no boundary structure, and was lit on a clay substrate. This experiment was carried out at a distance of 80 cm from the closest wall and 1.60 m from the ceiling in order to better assess the reflection of the light.

The lamps used in the experiments were replicas of the lamp from La Mouthe Cave (Dordogne, France) (Berthelot 1901). This lamp was made of sandstone, 17 cm long and 12 cm wide, and had a concavity with ≈ 150 cm^3 capacity. Bovid marrow was used as the main fuel, with three woody wicks composed of dried and crushed juniper wood. They were arranged in a tepee shape in the center of the active part of the piece. Pine resin was added in one experiment (number 7) to assess its lighting benefits.

Thanks to the physical parameters of Palaeolithic light thus deduced, we developed pioneer methodologies in GIS environments for the quantitative determination of the degree of visibility, gauging and difficulty of access to Palaeolithic Art (Intxaurbe et al. 2021, 2022). On the one hand, we took advantage of the potential of GIS (ArcGIS) to design a cutting-edge methodology to quantify the visibility and capacity in sectors with Palaeolithic Art inside caves. This allowed us to estimate the maximum potential audience for Palaeolithic Art, and the optimal location for visibility, by creating a PYTHON script that was integrated into the software, and provided a comparison with quantitative data between different caves. This innovative methodology was successfully applied in three renowned caves in the Basque Country: Santimamiñe, Altxerri and Atxurra. It showed that, in some cases, there may have been prior planning to improve the visibility of some figures. In all cases, the groups of figures are located in deep and hidden parts of the caves, normally in sectors with a limited capacity to hold people, which would be consistent with a restricted communication system (Intxaurbe et al. 2021).

"Thanks to the physical parameters of Palaeolithic light thus deduced, we developed pioneer methodologies in GIS environments for the quantitative determination of the degree of visibility, gauging and difficulty of access to Palaeolithic Art (Intxaurbe et al. 2021, 2022)."

For example, in the paradigmatic case of the shelf in sector J of Atxurra, the location of the hearths at the foot of the rock art ensemble (dated to the same period as the artworks themselves on the adjacent wall) seems to have been determined to provide visibility, as the halo of firelight would have illuminated almost the entire wall with paleolithic art in this zone (Garate et al., 2020a, 2020b; Medina-Alcaide et al., 2021), thus increasing the visibility indices of the figures on the right side of the wall. This is even more prominent for the two main horses of the composition as they feature a number of techniques such as engraving and scraping, and maybe painting.

Secondly, the physical parameters of Palaeolithic light obtained through our archeological and experimental studies were used to propose a scoring methodology to quantify the accessibility of Palaeolithic Art inside the caves. The proposed methodology provides information on the difficulty of access, the estimated time of arrival, the length of the optimal route, etc. (Intxaurbe et al. 2022). We developed a PYTHON script that integrates light and velocity data (experimental tests with professional cavers) for the spatial analysis of the 3D models of the caves from GIS. This spatial study of the paleolithic art in the caves makes it possible to compare the accessibility of the sites with quantitative (and not only qualitative) data, which is essential to investigate which graphical elements are more inaccessible or hidden and why.

This methodology was applied in Atxurra Cave to evaluate the accessibility of all the rock art zone. As a preliminary conclusion, the results obtained seem to show that the artists' choice of panel was directly affected by the difficulty of transit (Fig. 8). The Upper Magdalenian groups

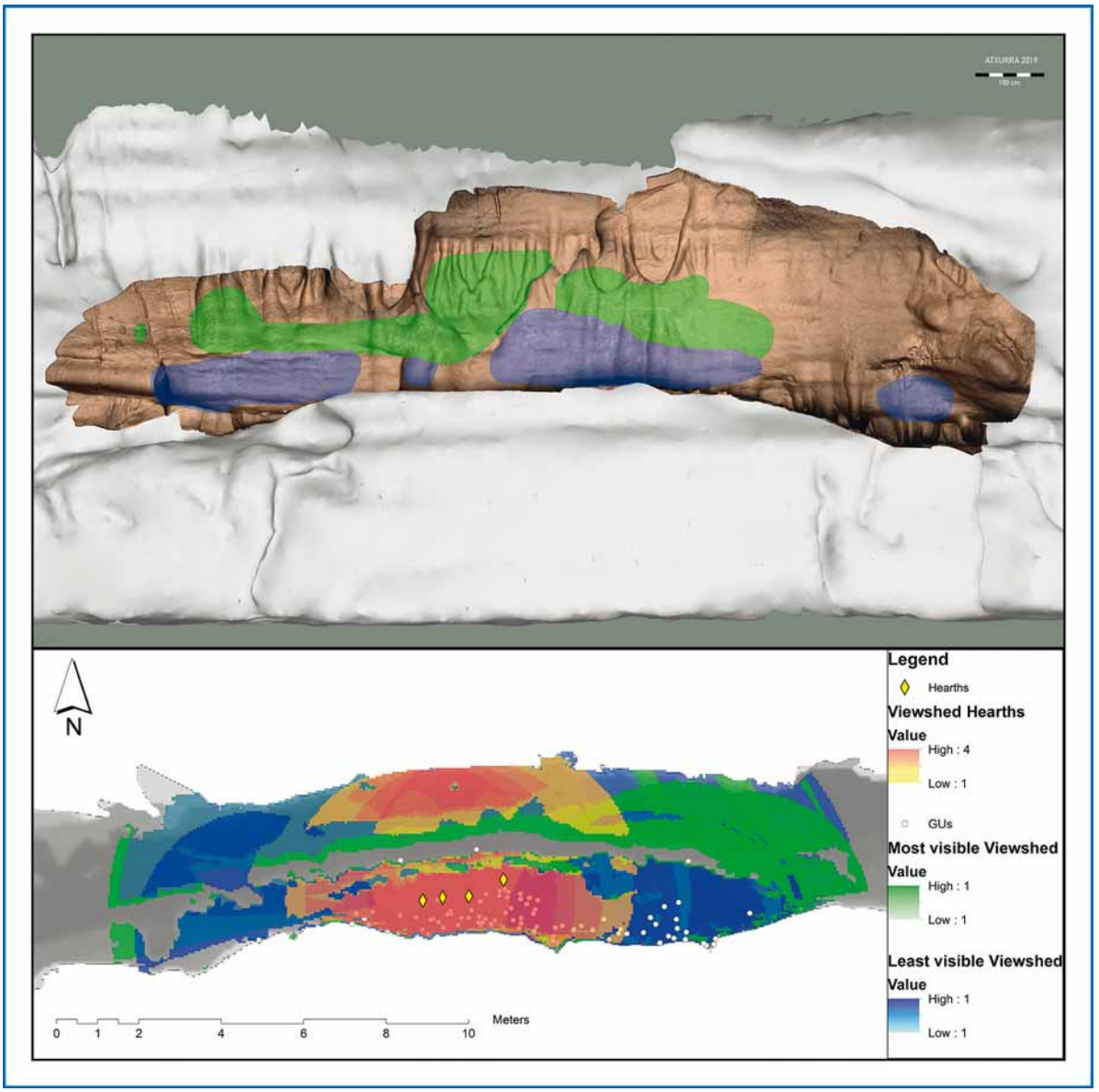


Fig. 8. Viewshed analysis of Sector J of Atxurra cave. *A: 3D restitution of the rock art combined with the 3D model of the cave, showing that the panel is located over a cornice (authors O. Rivero, J.F. Ruiz-López, D. Garate, I. Intxaurbe, S. Salazar). B: Viewsheds of the GUs in Sector J using ArcMap™ in ArcGIS®. The most visible figures are in a high panel. The influence of the archaeological context (in these cases the presence of hearths) is also important to make inferences (authors M. Medina-Alcaide, J. Rios-Garaizar, M. Arriolabengoa, I. Intxaurbe, D. Garate). Image published in Intxaurbe et al. 2021: 169.*

at Atxurra chose panels that were difficult to access, despite the fact that the options offered by the cave are much wider and less risky. However, the reason for this is unknown: a desire to "hide" this art? evidence of rites of passage? (Owens and Hayden 1997; Arias 2009). In some cases, it seems that the locations in high areas could have been related to more functional reasons, such as giving visual prominence to certain figures, as in Sector J. This, as mentioned above, is accentuated by the location of the fires lit in this area of the cave.

Logically, the estimated time to access each sector increases for areas that include constant

vertical zones (passable by climbing or traversing). The experience, physical strength or knowledge of the topography of the cave would help to optimise the time needed to access the deep areas.

"In short, these data demonstrate that the archaeology of light is here to stay and that it is an essential approach for a holistic understanding of Palaeolithic caves."

Conclusion

The first results obtained within the project entitled the «Archeology of Light» (funded by the Fyssen Foundation between 2021-2022, call 2020) confirm the potential of the interdisciplinary study of combustion and lighting remains in caves for the knowledge of prehistoric subterranean activities, including rock art. The exhaustive anthracological analysis of charcoals from fires, including taxonomic, taphonomic and dendroanthracological approaches, suggests that there was a selection of fuel for cave lighting probably linked to its environmental availability, its lighting capabilities and for other economic and cultural reasons. Thanks to a pioneering multiproxy and interdisciplinary approach, the C14-AMS dating, the Bayesian analysis, and the interdisciplinary study of the soot deposits, we have been able to define the useful life of the cave (in the case of Nerja cave we have extended the origin of human occupation of this famous cave by 10000 years) and the minimum number of prehistoric visits to the cave interior. Experimental replication and monitoring of the physical parameters of Palaeolithic light has allowed us to better understand the functioning of these lighting systems, as well as to develop innovative methodologies for the evaluation of the visibility and accessibility of Palaeolithic art inside the caves. In short, these data demonstrate that the archaeology of light is here to stay and that it is an essential approach for a holistic understanding of Palaeolithic caves.

Acknowledgements

I would like to thank the Fyssen Foundation for awarding the postdoctoral fellowship for 2021-2022 (call 2020). This has been essential for my research career, especially for the continuation of my research after the defense of my doctoral thesis. I would also like to point out here that, although I feature as the sole author of this article since I was the beneficiary of the postdoctoral grant, this project has a strong interdisciplinary component, and other researchers (especially the directors of the caves included in the project - see footnote 1- and specially I. Intxaurbe, S. Vandevelde, E. Pons-Branchu, C. Ferrier, J. Leblanc, A. Quiles, D. Deldicque and H. Valladas) have co-worked intensively in it, without whom the results of the project would have been impossible to achieve. Thank you everybody!!

Déterminants de la conformation endocrânienne au cours de l'évolution humaine : Un aperçu des facteurs généraux au rôle spécifique de l'épaisseur de la voûte crânienne

Sélim NATAHI[1, 2]

[1] *Chaire de Paléoanthropologie, Centre Interdisciplinaire de Recherche en Biologie (CIRB) - UMR 7241 – U1050, Collège de France, Paris, France*

[2] *Department of Human Origins, Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Leipzig, Germany*

Résumé

En paléoanthropologie, l'étude de la cavité endocrânienne nous permet de retranscrire l'évolution de la taille, de la conformation et de l'organisation cérébrale des fossiles de la lignée humaine et constitue donc une région d'intérêt pour tenter d'appréhender la nature des mécanismes évolutifs ayant contribué à conférer à notre espèce *Homo sapiens* les caractéristiques cognitives complexes que nous lui connaissons. La conformation de la cavité endocrânienne est déterminée par un ensemble de facteurs variés intervenant de manières différentes au cours de l'ontogénie. Le présent article constitue un état des lieux des connaissances sur la nature et la contribution de ces facteurs à la conformation de l'endocrâne au sein de la lignée humaine. Il est agrémenté des résultats d'une étude sur la contribution des variations d'épaisseur de la voûte du crâne aux différences de conformations endocrâniennes observées entre Néandertaliens et humains actuels. Dans un premier temps, cette étude rend compte des différences d'épaisseur de la voûte crânienne et de ses trois couches composites entre ces deux groupes humains. Dans un second temps, l'étude montre que si des changements d'épaisseur de la voûte sont en mesure d'expliquer certains aspects de la conformation endocrânienne des humains actuels, cela ne s'avère pas être le cas chez les Néandertaliens. Ces résultats étayent l'hypothèse selon laquelle les différences de conformations endocrâniennes entre Néandertaliens et humains actuels traduiraient des organisations cérébrales différentes.

Mots-clés :

Cavité endocrânienne, Endocast, Epaisseur de la voûte, Evolution du cerveau, Evolution humaine

Drivers of Endocranial Shape Variation in Human Evolution : An Overview from General Factors to the Specific Role of Cranial Vault Thickness

Abstract

In Paleoanthropology, investigating the morphology and size of the endocranial cavity provides substantial information regarding the evolution of brain size, shape and organization among fossils from the human lineage. This region is hence of primary interest for comprehending the evolutionary contexts in which the complex cognitive abilities specific to our species *Homo sapiens* emerged. However, the endocranial cavity is shaped by different factors throughout ontogeny. This article presents in presenting an overview of which factors and how they participate in shaping the endocranium within the human lineage. This article is enhanced by with results from a study that aimed at exploring the contribution of cranial vault thickness in explaining the differences between Neanderthals and present-day humans. Firstly, this highlights the main differences in the thickness of the cranial vault layers between the two groups. Secondly, the study shows that if overall cranial vault thickness can explain certain features of the endocranial shape in present-day humans, it fails

to predict them in Neanderthal individuals. These results support the hypothesis that differences in endocranial shape between Neanderthals and extant humans are likely related to differences of brain organization.

Keywords

Endocranial cavity, Endocast, Vault thickness, Brain evolution, Human evolution

Introduction

En comparaison avec celui des autres grands singes, le cerveau d'*Homo sapiens* se caractérise entre autres par une taille plus grande (relativement à la taille du corps ; Marino, 1998), par une période de croissance prolongée (e.g., Leigh, 2004) et par une organisation corticale spécifique (notamment au niveau du cortex préfrontal et des lobes pariétaux ainsi qu'occipitaux ; e.g., Armstrong et al., 1991 ; Aldridge, 2011 ; Sakai et al., 2011). Appréhender l'émergence de ces caractéristiques au cours de l'évolution constitue un enjeu majeur de la paléoanthropologie dans la mesure où le contexte évolutif de leur apparition offre une opportunité unique de comprendre les conditions dans lesquelles les aptitudes cognitives complexes propres à notre espèce sont apparues. Toutefois, contrairement au tissu osseux le cerveau n'est pas conservé dans le registre fossile. Estimer les différences d'organisation cérébrale au sein de la lignée humaine repose donc sur l'appréciation de la taille et la morphologie de la cavité endocrânienne (ou endocrâne). Celle-ci présente une conformation approximant celle du cerveau mais comprend aussi des empreintes laissées par les différents sulci et gyri en sa surface. Documenter l'évolution du cerveau en paléoanthropologie a donc largement reposé sur l'appréciation de ses changements de taille, de conformation, sur la présence et l'agencement des différents sulci et gyri (e.g., Gunz et al., 2020) mais aussi sur les relations spatiales entre ses structures anatomiques (e.g., Sansalone et al., 2023). Toutefois, la correspondance entre la conformation de la cavité endocrânienne et celle du cerveau n'est pas stricte et des mécanismes autres que la croissance et le développement cérébral peuvent aussi expliquer les différences de conformations endocrâniennes. En effet, la conformation adulte de la boite crânienne est en partie conditionnée par les modes et rythmes de croissance et de développement des unités viscérocrâniennes (i.e., la face) mais aussi neurocrâniennes (i.e., la voûte et la base du crane). Bien que ces structures se présentent sous la forme de sous-unités relativement indépendantes les unes des autres d'un point de vue fonctionnel et développemental, elles conservent malgré tout un certain degré d'intégration sur les plans génétiques mais aussi développementaux (e.g., Cheverud, 1996 ; Lieberman et al., 2000). Le présent article se propose d'établir un état des connaissances sur la nature des facteurs et leur mode d'interaction qui participent à conférer à la cavité endocrânienne sa conformation adulte. Dans un second temps, nous évaluerons dans quelle mesure les différences de conformations endocrâniennes que l'on observe entre les Néandertaliens et les humains actuels sont explicables par leur différence d'épaisseurs de voûte.

Agencement de la cavité endocrânienne

Durant l'ensemble de l'ontogénie, la croissance osseuse participe de deux manières différentes à la formation du crâne : par le dépôt osseux sur les bords suturaux et par croissance appositionnelle sur les faces ecto- et endocrâniennes du neurocrâne.

La croissance suturale

Lors des premières années de vie postnatales, la conformation de la cavité endocrânienne est influencée par le rythme et le mode de développement du cerveau dans la mesure où le tissu osseux crânien n'est pas totalement ossifié et confère au neurocrâne une certaine plasticité. Ainsi, le cerveau, du fait d'une croissance importante et rapide, constitue le moteur principal des changements de conformation du neurocrâne durant cette période (Moss & Young, 1960). Plus spécifiquement, le cerveau, les méninges (plus spécifiquement la dure-mère) et le liquide cérébrospinal agissent sur la croissance des os en exerçant des forces mécaniques sur ces derniers ; lesquelles contribueraient à leur déplacement mais aussi à leur expansion par le biais d'une production

osseuse intervenant au niveau des sites suturaux (Figure 1.a). Les éléments osseux de la calvaria seraient alors relocalisés dans l'espace passivement et secondairement (Figure 1 ; Moss, 1968). S'il existe une relation directe entre la croissance du cerveau et celle du neurocrâne, la nature de ce mécanisme ne serait pas exclusivement biomécanique et répondrait aussi à des systèmes coordonnés de signalisations et d'interactions moléculaires, génétiques and cellulaires (Clause et al., 2010 ; Marcucio et al., 2015). Passées les six premières années de vie postnatale, le cerveau d'un humain actuel a atteint environ 95% de sa taille adulte et les changements développementaux et ontogénétique de son cortex cérébral sont moindres jusqu'à l'âge adulte. Toutefois le neurocrâne, quant à lui, continue de croitre et de se développer. Le principal mode de croissance en activité au cours de cette période est la croissance appositionnelle osseuse qui consiste en des activités simultanées de résorption et d'apposition de tissu osseux.

La croissance appositionnelle

Tandis que la croissance suturale est principalement active pendant les premières années de la vie postnatale, la croissance appositionnelle se poursuit tout au long de l'enfance et de l'âge adulte. Les activités de modelage osseux en lien avec ce type de croissance créent et résorbent l'os respectivement sur les surfaces externes et internes des versants ectocrâniens et endocrâniens (Moss and Young, Enlow ; Dutterloo & Enlow 1970 ; Figure 1.b). Des études quantitatives ont démontré que le schéma global des activités de modelage osseux au niveau neurocrânien était en réalité plus complexe et que certaines différences inter-spécifiques, liées à la localisation et à l'âge, modifient la manière dont les activités cellulaires résorptives (ostéoclastiques) et dépositaires (ostéoblastiques) sont exprimées (Duterloo & Enlow, 1970 ; Mowbray, 2005 ; Kranioti et al., 2009). Notons que si le processus de modelage osseux intervenant endo- et ectocranialement a une activité faible en comparaison à l'activité ostéogénique au niveau sutural lors des quatre premières années de vie après la naissance, celui-ci contribue tout de même (dans une mesure plus discrète) à la croissance des os du crâne. Dans son ensemble, les activités osseuses en lien avec cette croissance appositionnelle contribuent à mettre en place la conformation

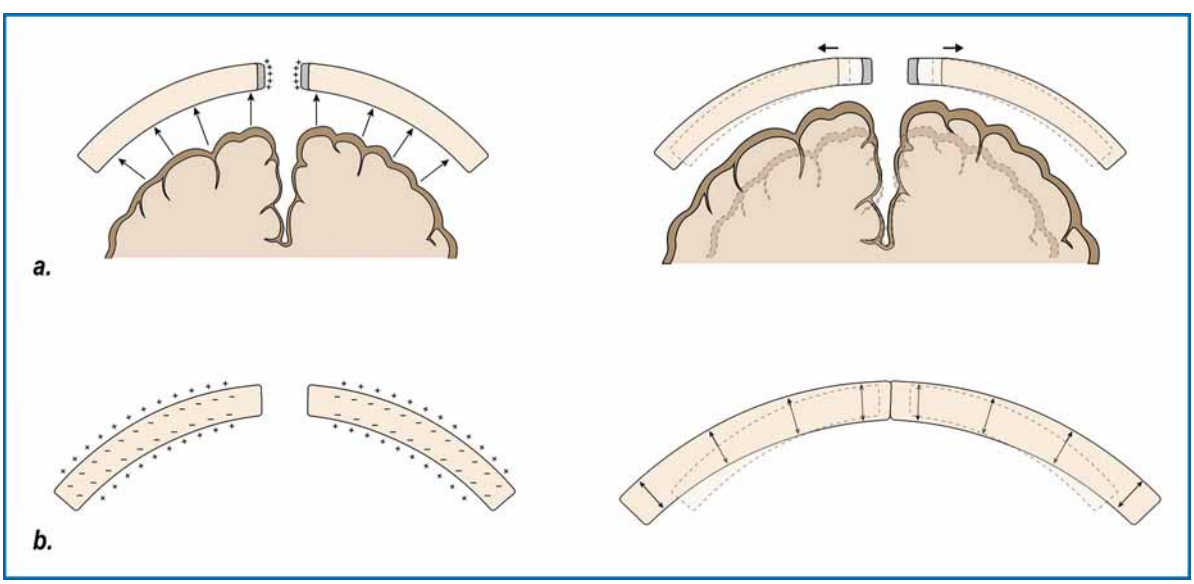


Figure 1 : Schéma d'une coupe coronale illustrant les différents modes de croissance du neurocrâne au niveau parasagittal. (a.) Sous l'influence mécanique du cerveau en croissance (entre autre), de l'os est déposé au niveau de la suture sagittale rapprochant les fronts suturaux tandis que les os pariétaux sont relocalisés dans l'espace. Les signes « + » désignent les zones d'apposition osseuse. (b.) Illustration du schéma des activités cellulaire osseuses contribuant à l'épaississement des os du neurocrâne. Les signes « - » et « + » désignent respectivement les activités de résorption et d'apposition osseuse intervenant respectivement sur les versants internes et externes des deux tables du neurocrâne.

neurocrânienne et contribuent à un épaississement de la voûte ainsi qu'à sa différenciation en trois couches distinctes. Étant donné que l'épaississement du crâne se poursuit jusqu'au début de l'âge adulte (bien après que le cerveau a cessé sa croissance corticale ;Roche, 1953 ; Anzelmo et al., 2015 ; Delye et al., 2015 ; García-Gil et al., 2016 ; Torimitsu et al., 2023), il participe donc à la production des changements de conformation endocrânienne documentés pour les stades ontogéniques tardifs (Neubauer et al., 2009 ; Neubauer et al., 2010). De plus, bien que l'intensité de l'activité osseuse (déposition/résorption) puisse sembler identique sur les côtés endo- et ectocrâniens, la croissance appositionnelle de l'os est régulée par des stimuli différents intervenant de manière différentielle au cours de l'ontogénie. Ainsi, le modelage osseux du côté ectocrânien répondrait à des sollicitations mécaniques engendrées par le développement et l'action des muscles de la mastication mais aussi de la nuque (Moss & Young, 1960) tandis que la production osseuse du côté endocrânien serait à mettre en lien avec le cerveau en croissance conjointement avec une accumulation de liquide cérébrospinal et une augmentation de la pression intracrânienne. L'action mécanique que ces derniers exercent sur le périoste endocrânien régulerait la production osseuse localement (e.g., Moss & Young, 1960). De manière plus générale, l'épaississement de la voûte dans son ensemble semble aussi déterminé par des facteurs systémiques (Ivanhoe, 1979 ; Kennedy, 1985 ; Hublin, 1986 ; Lieberman, 1996). Toutefois, ces facteurs ne semblent pas avoir de liens avec de potentielles différences d'exercice physique (Baab et al., 2018 ; Copes et al., 2018) comme cela a pu être proposé (Lieberman, 1996). De la sorte, en plus de sa croissance propre, l'os s'épaissit sous l'effet de stimuli divers dont les variations de timings et d'intensité régulent la production cellulaire osseuse. Ces différences d'activités osseuses aboutissent à des degrés et à des schémas d'épaississements du crâne différents ; lesquels ont des répercussions généralisées sur la conformation de la cavité endocrânienne. Ce constat appelle donc à la réalisation de nouvelles études sur l'influence de l'épaississement de la voûte sur la conformation de la cavité endocrânienne chez les grands singes actuels mais aussi parmi les fossiles de la lignée humaine. Si la conformation de l'endocrâne est donc déterminée par le neurocrâne, celle-ci est aussi en partie déterminée par la croissance des unités viscéro- et basicrâniennes.

L'influence de la croissance des viscéro- et basicrânes

Chez les humains actuels, la croissance rapide et la mise en place d'un cerveau volumineux (relativement à la taille du corps) en association avec une base du crâne de longueur réduite engendreraient des contraintes structurelles sur l'ensemble du crâne. Ce problème spatial trouverait résolution via une flexion marquée de la base du crâne (Ross & Ravosa, 1993 ; Lieberman et al., 2000). Cette proposition initialement présentée par Biegert (1957) et plus formellement établie par la suite sous le terme de *spatial packing hypothesis* par Ross and Ravosa (1993), introduit donc l'idée que la conformation de la cavité endocrânienne répondrait à des contraintes d'ordre spatial plutôt qu'à un schéma développemental propre. Si cette hypothèse a pu être confirmée chez les primates haplorrhiniens non-hominidés, cette corrélation n'est pas retrouvée chez les hominines (Ross & Ravosa, 1993 ; Ross & Henneberg, 1995). En effet, il a été démontré que les degrés de flexion basicrânienne entre des espèces fossiles de la lignée humaine et des humains actuels, étaient voisins bien que ces deux groupes aient pu présenter des tailles cérébrales relatives différentes (Ross & Henneberg, 1995).Ross and Henneberg (1995) émettent alors l'hypothèse de l'existence d'un effet de seuil de flexion de 90º en deçà duquel la base du crâne ne pourrait pas fléchir et proposent que d'autres changements anatomiques aient pu intervenir afin d'accommoder la mise en place d'un cerveau de taille importante. Il sera proposé que la taille de la face, la longueur et la largeur de la base du crâne puissent également avoir une influence sur le degré de flexion de la base du crâne (Lieberman et al. 2008). Toutefois, les études menées au sein de séries ontogéniques de grands singes actuels ont montré que la flexion basicrânienne résulte plus largement des interactions entre les conformations et/ou tailles différentes des modules crâniens (Lieberman et al., 2000 ; Lieberman et al., 2002 ; Lieberman et al., 2008 ; Neubauer et al., 2009 ; Zollikofer et al., 2017). Ces résultats sont confirmés de manière expérimentale chez la souris (Lieberman et al., 2008), mais aussi grâce aux études entreprises sur l'ontogénie pré- et

postnatale chez l'humain (Jeffery & Spoor, 2002 ; Jeffery, 2003 ; Bastir & Rosas, 2004 ; Jeffery & Spoor, 2004 ; Bastir & Rosas, 2005, 2006 ; Marcucio et al., 2011). Ainsi, il a été observé qu'avant la naissance, certaines caractéristiques de la conformation endocrânienne des humains actuels (en comparaison avec celles des chimpanzés par exemple) étaient déjà présentes, parmi lesquelles la flexion basicrânienne et que ces différences tendaient à s'accentuer au cours des premières années de vie postnatales (Neubauer et al., 2010). Dans la mesure où les premières étapes de l'ontogénie postnatale semblent indépendantes de contraintes d'ordre structurel imposées par une base du crâne de longueur réduite (Jeffery & Spoor, 2002 ; Neubauer et al., 2009 ; Zollikofer et al., 2017), l'accentuation de ces différences semble plutôt attribuable au mode d'expansion du cerveau. Cependant, une fois que la taille cérébrale adulte est atteinte, l'amplitude des changements de conformation de la cavité endocrânienne est alors à mettre en relation avec les changements ontogénétiques affectant la face aussi bien au niveau de son orientation, sa taille et sa conformation (Neubauer et al., 2010 ; Zollikofer et al., 2017 ; Scott et al., 2018).

Certains changements développementaux endocrâniens postérieurs à la phase de croissance cérébrale semblent s'opérer indépendamment du développement de la base du crâne (et par extension du développement de la face ; Zollikofer et al., 2017 ; Scott et al., 2018). Ces changements seraient alors vraisemblablement à mettre en relation avec la croissance et le développement du neurocrâne et affirment l'importance de la dimension intégrative entre la croissance et le développement du cerveau d'un côté et la croissance et le développement des unités osseuses crâniennes de l'autre.

Evolution de la conformation endocrânienne au sein de la lignée humaine

Interpréter la nature des changements de conformations de la cavité endocrânienne chez des fossiles appartenant à la lignée humaine doit donc faire appel à une approche intégrative qui tiendrait aussi compte des changements morphologiques des autres unités du bloc craniofacial. Comprendre de manière approfondie à quel point chacun de ces mécanismes contribue à l'établissement des différences morphologiques de la cavité endocrânienne observables entre des populations d'humains actuels, les premiers représentants de l'espèce *Homo sapiens* et chez les Néandertaliens est donc tout particulièrement important dans la mesure où il pourrait alors être possible de saisir quelles différences endocrâniennes peuvent être réellement imputables à des organisations cérébrales différentes.

Plusieurs études ont mis en avant l'existence de différences de conformation de la cavité crânienne entre les humains actuels, les Néandertaliens ainsi que parmi les premiers représentants *Homo sapiens*. Plus spécifiquement, ces différences trouveraient leur origine dans les tempos et modes de développement cérébraux de ces trois groupes (Gunz et al., 2012 ; Neubauer et al., 2018 ; Gunz et al., 2019). En effet, les humains actuels en comparaison avec les chimpanzés présentent un endocrâne de conformation globulaire qui résulterait d'une phase de développement cérébral spécifique intervenant aux alentours de la naissance (Neubauer et al., 2010). Cette phase dite de globularisation est absente non seulement chez les chimpanzés (Neubauer et al., 2010) mais aussi chez les Néandertaliens (Gunz et al., 2012) et participe à conférer aux humains actuels leur conformation endocrânienne caractéristique. Cette phase se manifeste par un renflement des régions occipitales et pariétales et par une flexion basicrânienne (Gunz et al., 2012) . En outre le lien qui unit cette caractéristique globulaire du crâne des humains actuels à des gènes impliqués dans la myélinisation et la neurogenèse, suggère que cette phase développementale serait directement liée à un mode de développement cérébrale spécifique (Gunz et al., 2019). Cette phase semble être apparue au cours de l'évolution d'*Homo sapiens* puisque les premiers représentants de notre espèce (datés aux alentours de 315 000 ans ; Hublin et al., 2017 ; Richter et al., 2017) ne présentent pas du tout ou pas complètement cette caractéristique globulaire propre aux humains actuels. Ils font état d'un endocrâne allongé qui constituerait une version agrandie d'un endocrâne d'*Homo erectus* (Neubauer et al., 2018). L'acquisition d'une conformation globulaire serait intervenue progressivement a posteriori au cours des derniers 300 000 ans et aurait atteint une conformation similaire à celle des humains actuels après 50 000 ans. Toutefois, il a été proposé que les étapes les plus récentes de

cette acquisition soient à mettre en lien avec une réduction de la taille de la face plutôt qu'avec une réorganisation cérébrale à proprement parler (Neubauer et al., 2018 ; Zollikofer et al., 2022).

En effet, l'existence de changements de conformation endocrânienne et d'une réduction de la taille de la face (indépendamment de sa conformation) entre les fossiles d'Herto (datés aux alentours de 160 000 ans) et les populations humaines actuelles, témoignent de la contribution possible de la réduction faciale dans l'acquisition graduelle de la morphologie endocrânienne globulaire. Les différences endocrâniennes observées entre des fossiles *Homo sapiens* immatures et adultes et des individus immatures et adultes appartenant à des populations actuelles seraient explicables par des rapports de taille différents entre les modules neuro- et viscérocrâniens (Zollikofer et al., 2022). En effet, ces fossiles présentent des tailles de la face plus grandes (absolues et relativement au volume endocrânien). Zollikofer et al. (2022) n'excluent pas la possibilité que des changements de la conformations endocrâniennes observés après 160 000 ans puissent être en rapport avec des changements de la conformation cérébrale. Toutefois, ils proposent l'idée que ces changements soient intervenus indépendamment de toute réorganisation cérébrale et traduiraient plutôt une réponse plastique de la face et du cerveau face à des contraintes développementales externes (e.g., un changement de mode alimentaire avec une consommation d'aliments plus tendres).

Comme nous l'avons précédemment introduit, l'utilisation de la conformation de la cavité endocrânienne comme un témoin de l'organisation cérébrale et son applicabilité au registre fossile posent des problèmes. Si la croissance et le développement de la face ont été plusieurs fois proposés comme les principaux facteurs expliquant les différences de conformation de cette structure chez les grands singes actuels (Lieberman et al., 2000 ; Lieberman et al., 2002 ; Lieberman et al., 2008 ; Neubauer et al., 2009 ; Zollikofer et al., 2017) mais aussi au sein de la lignée fossile (Neubauer et al., 2018 ; Zollikofer et al., 2022), l'influence du neurocrâne et plus spécifiquement de son épaisseur sur la conformation de la boite crânienne n'a jamais encore été évaluée.

Variation de l'épaisseur de la voûte et de ses trois couches composites chez des humains actuels et fossiles

Nous nous sommes donc attachés à évaluer l'existence ou non d'une relation entre épaisseur de la voûte crânienne et conformation crânienne

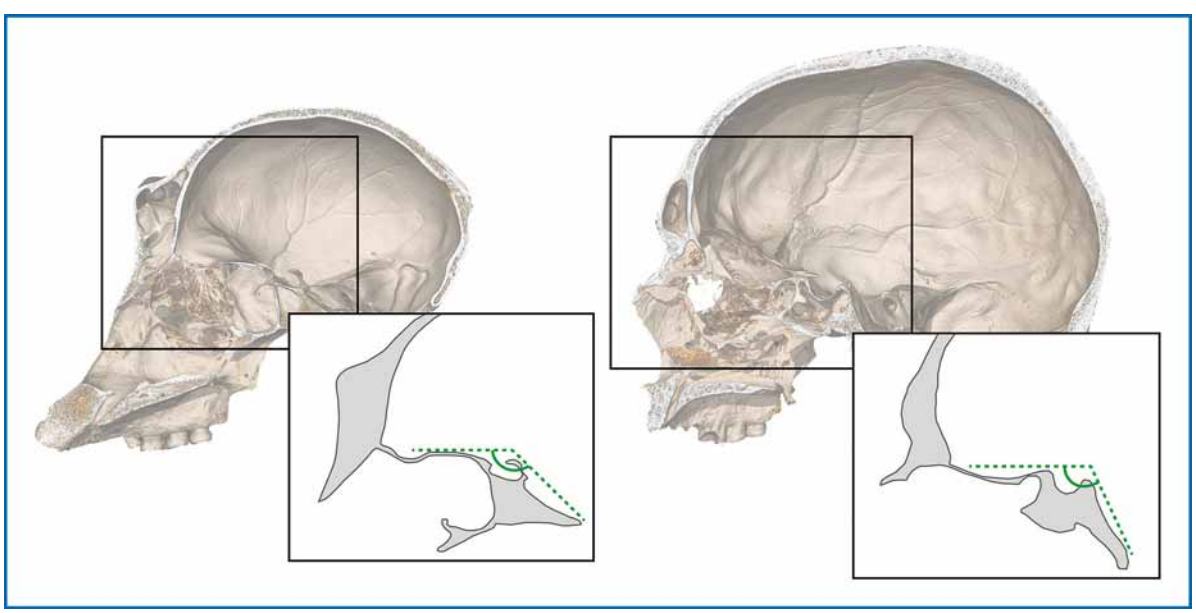


Figure 2 : Illustration de la flexion basicrânienne observée entre la fosse crânienne moyenne et postérieure chez un chimpanzé (a gauche) et un humain actuel (à droite).

et à en caractériser la nature (travail ayant fait l'objet d'une publication ; Natahi et al., in review). Dans cette optique, nous nous sommes employés à tester l'hypothèse selon laquelle les différences de conformations endocrâniennes entre les Néandertaliens et les humains actuels (que l'on impute à des organisations cérébrales différentes ; Gunz et al., 2012) puissent être explicables par des épaisseurs et des schémas d'épaisseur de voûte différents.

Matériels et méthodes

Une partie de notre travail a cherché, dans un premier temps, à définir un nouveau cadre méthodologique pour analyser les variations d'épaisseurs de voûte ainsi que celle de ses couches composites au sein d'un échantillon composé d'humains actuels et fossiles de la lignée humaine. La première étape de notre protocole a consisté, à partir de données tomodensitométriques à haute résolution, à segmenter et extraire les surfaces 3D endocrâniennes et ectocrâniennes d'un total de 75 *Homo sapiens* provenant de différentes populations et 7 Néandertaliens. Une fois cette première opération réalisée, nous nous sommes employés à segmenter les deux couches d'os cortical composant la voûte crânienne. Une segmentation manuelle aurait été irréalisable et peu fiable du fait de leur morphologie (le diploé est composé d'un réticule d'os trabéculaire et les couches internes et externes ont une topographie assez irrégulière sur leur versant interne en raison de ces mêmes trabécules). Pour parvenir à segmenter ces trois couches, nous avons donc eu recours à une technique de segmentation automatique ; laquelle a déjà été employée et validée dans des contextes d'études cliniques que cela soit pour mesurer l'épaisseur cortical d'os postcrâniens (Treece et al., 2012) ou bien l'épaisseur des trois couches de la voûte (Lillie et al., 2015 ; Lillie et al., 2016). Cette méthode de segmentation procède à l'aide de l'algorithme de largeur à mi-hauteur (ou *Full Width at Half Maximum Height*). A partir des données d'imagerie à haute résolution et des surfaces ecto- et endocrâniennes, il a donc été possible de segmenter automatiquement les versants internes des tables internes et externes de la voûte du crâne et d'en extraire les surfaces respectives. En mesurant la distance entre la surface correspondant à la table interne de la voûte du crâne et l'endocast, il est possible dans un premier temps de rendre compte d'un ordre d'idée des variations d'épaisseurs de cette table chez un individu. De façon similaire, mesurer la distance entre la table externe et la surface ectocrânienne permet de restituer visuellement les variations d'épaisseurs de la table externe chez ce même individu. Enfin, la mesure des distances entre les surfaces des tables internes et externes permet de mettre en avant les variations d'épaisseur du diploé.

Dans un second temps, afin de comprendre la nature de la relation entre épaisseur de la voûte et conformation de la cavité endocrânienne, nous avons fait appel à des outils de morphométrie géométrique pour caractériser la conformation de la cavité endocrânienne. Une série de points repères a pu être placée sur l'ensemble des endocrânes de notre corpus afin de capturer le plus finement possibles les variations de conformations endocrâniennes entre individus (Neubauer & Gunz, 2018). Après avoir été rendu homologue (i.e., après avoir glissé ; Gunz et al., 2005 ; Gunz & Mitteroecker, 2013), ces points ont été convertis en des coordonnées de conformation par le biais d'une analyse Procrustes généralisée (Rohlf & Slice, 1990 ; Bookstein, 1996 ; Mitteroecker & Gunz, 2009) ; opération qui permet d'analyser des configurations de points indépendamment des effets de translation, d'échelle et de rotation.

Dès lors, afin d'appréhender la nature de l'association entre épaisseur de la voûte et conformation endocrânienne, nous avons réalisé une analyse de covariation par le biais d'une *two-block partial least-squares* ; laquelle permet de trouver les dimensions issues de combinaisons linéaires maximisant la covariance entre nos deux jeux de variables (Rohlf & Corti, 2000 ; Mitteroecker & Bookstein, 2008). Ainsi nous avons exploré la covariation entre l'épaisseur de la voûte et la conformation endocrânienne chez les humains actuels seulement. Puis nous avons cherché à comprendre si cette relation pouvait être en mesure d'expliquer les différences de conformations endocrâniennes observées entre humains actuels et Néandertaliens.

Résultats

Qu'il s'agisse de l'épaisseur de chacune des trois couches ou de l'épaisseur de la voûte dans son ensemble, les individus Néandertaliens présentent toujours des valeurs plus élevées que les humains actuels (Figure 3). Concernant la table

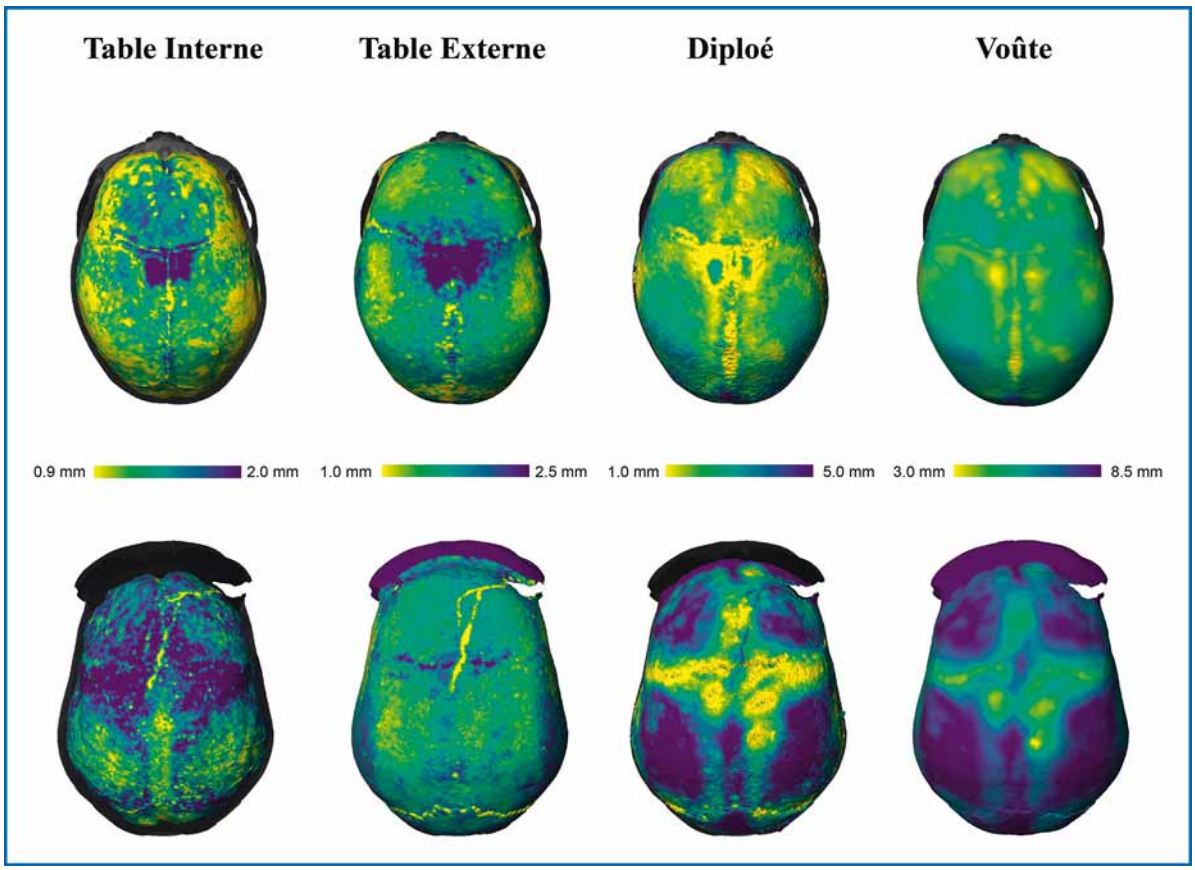


Figure 3 : Cartographie des variations d'épaisseurs des trois couches de la voûte et de l'épaisseur totale de la voûte chez l'individu Néandertalien Feldhofer-1 (rangée du bas) et un humain actuel (rangée du haut).

interne, ces différences d'épaisseur semblent généralisées à la totalité de la voûte à l'exception des bosses pariétales, la partie la plus antérieure du frontal et la partie supérieure de la partie squameuse de l'occipital qui présentent des valeurs voisines de celles des humains actuels (Figure 3). Les différences d'épaisseur les plus importantes sont observables de part et d'autre de la suture coronale (Figure 3). La table interne est plus épaisse chez les Néandertaliens et décrit un motif en forme de « V » qui leur est propre (Natahi et al., in review). Concernant la table externe, les différences d'épaisseur entre les deux groupes humains sont moins marquées même si des variations locales peuvent tout de même être observées. En effet, chez les Néandertaliens la zone des lignes temporales des os pariétaux semble plus épaisse que les humains actuels tandis que leur portion médiale située postérieurement au bregma est plus fine. Des différences majeures d'épaisseur du diploé distinguent les deux groupes humains. En effet, les Néandertaliens présentent des valeurs importantes d'épaisseur du diploé sur l'ensemble de la voûte (à l'exception des pourtours de suture coronale). Enfin, concernant l'épaisseur de l'ensemble de la voûte, les Néandertaliens présentent des valeurs supérieures aux humains actuels (Figure 3). Ces différences sont particulièrement marquées au niveau des parois latérales des os pariétaux mais aussi dans le tiers antérosupérieur et antérolatéral de l'écaille de l'os frontal, au-dessus de la région nucale et au niveau du lambda (Natahi et al., in review).

Par ailleurs, nous avons pu aussi montrer que les contributions de chacune des couches de la voûte à son épaisseur générale variaient entre les deux groupes dans la mesure où les parties antérieures de l'os frontal sont en grande majorité composées de diploé chez les Néandertaliens et que la contribution des deux tables corticales restait minime à ce niveau alors que chez les humains

actuels cette région est en majorité représentée par de l'os cortical (Figure 3). Ainsi, l'os cortical contribue préférentiellement à l'épaisseur de la voûte chez les humains actuels dans la partie antérieure de l'écaille frontal mais aussi au niveau des parois latérales des os pariétaux.

Association entre épaisseur de la voûte et conformation de la cavité endocrânienne

En ayant recours à l'analyse de covariation précédemment décrite, nous avons pu identifier les changements de conformations endocrâniennes associés à des différences d'épaisseurs de la voûte. Nous avons mis en avant que chez les humains actuels, une voûte globalement épaisse est associée à une conformation arrondie de l'endocrâne. Plus spécifiquement, elle se caractérise par une expansion des fosses cérébelleuses et un aplanissement des bosses pariétales (Figure 4). A l'inverse, une épaisseur de voûte fine est associée à une conformation endocrânienne allongée, une expansion réduite des fosses cérébelleuses et à un renflement des pariétaux (Figure 4). Si l'épaisseur de la voûte devait avoir une influence sur la conformation endocrânienne des Néandertaliens, selon la relation que nous venons de mettre en évidence chez les humains actuels, leur endocrâne devrait être arrondi, présenter une expansion des fosses cérébelleuses et des pariétaux plats. Ce qui n'est pas le cas. Le fait que les Néandertaliens présentent des voûtes épaisses et allongées caractérisées par des os pariétaux plus aplatis et des fosses cérébelleuses réduites indique que leur épaisseur de voûte crânienne n'est pas liée à la conformation endocrânienne de la même manière que ce qui est observé chez les humains actuels. Ces résultats rendent compte du fait que les différences de conformations endocrâniennes entre les deux groupes humains ne semblent pas être liées à des différences dans l'épaississement ou l'amincissement général de la voûte.

"Le fait que les Néandertaliens présentent des voûtes épaisses et allongées caractérisées par des os pariétaux plus aplatis et des fosses cérébelleuses réduites indique que leur épaisseur de voûte crânienne n'est pas liée à la conformation endocrânienne de la même manière que ce qui est observé chez les humains actuels."

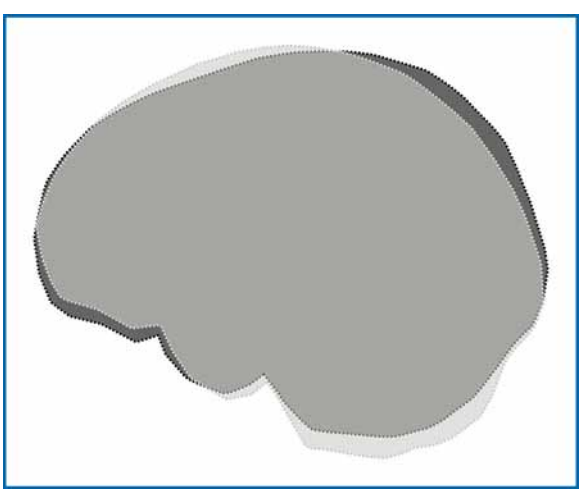


Figure 4 : Changements de conformations de la cavité endocrânienne associés aux changements d'épaisseur totale de la voûte. Les silhouettes grises et noires illustrent les conformations associées à des voûte fines et épaisses respectivement.

Discussion et conclusion

Dans la mesure où les déterminismes de l'épaisseur de voûte et de ses couches sont multiples (Ivanhoe, 1979 ; Demes, 1985 ; Kennedy, 1985 ; Hublin, 1986 ; Nawrocki, 1991 ; Gauld, 1992 ; Gauld, 1996 ; Lahr & Wright, 1996 ; Eisová et al., 2016 ; Rangel de Lázaro et al., 2020), l'observation de différences d'épaisseur des couches et de la voûte entre ces deux groupes humains questionne. Nous avons établi que chez les humains actuels, l'expansion des pariétaux était caractérisée par une épaisseur globale plus fine tandis que cette région atteint des épaisseurs plus importantes chez les Néandertaliens. Cette différence est sans doute à mettre en relation avec les différents modes développementaux cérébraux observés entre ces deux groupes humains. En comparaison avec les Néandertaliens, il a été montré que les humains actuels se distinguaient par une phase de globularisation qui se caractérise par l'expansion des fosses

cérébelleuses et le renflement des pariétaux au cours de la première année de vie après la naissance (Gunz et al., 2012). L'aspect vertical des os pariétaux des humains actuels a été mise en relation avec la morphologie des lobes pariétaux de leur cerveau qui présentent cette même caractéristique (Pereira-Pedro et al., 2020). De ce fait, il est possible que l'amincissement de la voûte au niveau des parois pariétales que l'on observe chez les humains actuels en comparaison avec les Néandertaliens, soit déterminé par cette phase d'expansion cérébrale qui aboutirait à un étirement vertical des os et affecterait par là-même leur épaisseur.

Nos résultats ont mis en avant l'existence et la nature de la relation entre l'épaisseur de la voûte et la conformation endocrânienne chez les humains actuels. Ils montrent que malgré le rôle des exigences spatiales et des agencements des unités cérébrales et crâniennes, l'épaississement crânien participe tout de même à expliquer certains aspects de la conformation endocrânienne chez les humains actuels (notamment au niveau des os pariétaux). Toutefois, les différences de conformation entre Néandertaliens et humains actuels ne sauraient être expliquées par des épaisseurs de voûte différentes. Même si des différences liées à la taille de la face pourraient également participer à l'agencement différents des conformations endocrâniennes au sein de ces deux groupes humains, il semble improbable que ce facteur y contribue exclusivement. La mise en évidence d'une phase développementale unique aux humains actuels conjointement aux récentes études génétiques ayant identifié que la présence d'allèles néandertaliens serait en mesure d'avoir des répercussions sur la myélinisation (Gunz et al., 2019), la neurogénèse (Gunz et al., 2019 ; Trujillo et al., 2021 ; Pinson et al., 2022) et la durée de la division des cellules de la glie radiaire (Mora-Bermúdez et al., 2022), semblent plutôt plaider en faveur de modes d'organisation cérébraux différents entre ces deux groupes.

Remerciements

Je tiens à remercier la fondation Fyssen d'avoir soutenu et permis la mise en place de ce projet de recherche postdoctoral réalisé dans le département d'évolution humaine de l'institut Max Planck d'Anthropologie évolutionnaire à Leipzig. Ce projet n'aurait jamais vu le jour sans la participation de Philipp Gunz, Jean-Jacques Hublin, Simon Neubauer et Zewdi J. Tsegai avec qui il a été élaboré, développé et mené à bien.

References

- Aldridge, K. (2011). Patterns of differences in brain morphology in humans as compared to extant apes. *Journal of Human Evolution, 60*(1), 94-105.
- Anzelmo, M., Ventrice, F., Barbeito-Andrés, J., Pucciarelli, H. M., & Sardi, M. L. (2015). Ontogenetic changes in cranial vault thickness in a modern sample of Homo sapiens. *American Journal of Human Biology, 27*(4), 475-485.
- Armstrong, E., Zilles, K., Curtis, M., & Schleicher, A. (1991). Cortical folding, the lunate sulcus and the evolution of the human brain. *Journal of Human Evolution, 20*(4), 341-348.
- Baab, K. L., Copes, L. E., Ward, D. L., Wells, N., & Grine, F. E. (2018). Using modern human cortical bone distribution to test the systemic robusticity hypothesis. *Journal of Human Evolution, 119*, 64-82.
- Bastir, M., & Rosas, A. (2004). Facial heights : evolutionary relevance of postnatal ontogeny for facial orientation and skull morphology in humans and chimpanzees. *Journal of Human Evolution, 47*(5), 359-381.
- Bastir, M., & Rosas, A. (2005). Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *American Journal of Physical Anthropology, 128*(1), 26-34.
- Bastir, M., & Rosas, A. (2006). Correlated variation between the lateral basicranium and the face : a geometric morphometric study in different human groups. *Archives of Oral Biology, 51*(9), 814-824.
- Biegert, J. (1957). Der Formwandel des Primatenschadels und seine Beziehungen zur ontogenetischen Entwicklung und den phylogenetischen Spezialisationen der Kopforgan. *Morphol. Jahrb., 98*, 77-199.
- Bookstein, F. L. (1996). Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *Bulletin of Mathematical Biology, 58*(2), 313. doi :https ://doi.org/10.1007/BF02458311
- Cheverud, J. M. (1996). Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist, 36*(1), 44-50.

• Clause, K. C., Liu, L. J., & Tobita, K. (2010). Directed stem cell differentiation : the role of physical forces. *Cell communication & adhesion, 17*(2), 48-54.

• Copes, L. E., Schutz, H., Dlugsoz, E. M., Judex, S., & Garland Jr, T. (2018). Locomotor activity, growth hormones, and systemic robusticity : An investigation of cranial vault thickness in mouse lines bred for high endurance running. *American Journal of Physical Anthropology, 166*(2), 442-458.

• Delye, H., Clijmans, T., Mommaerts, M. Y., Sloten, J. V., & Goffin, J. (2015). Creating a normative database of age-specific 3D geometrical data, bone density, and bone thickness of the developing skull : a pilot study. *Journal of Neurosurgery : Pediatrics, 16*(6), 687-702.

• Demes, B. (1985). *Biomechanics of the primate skull base* (Vol. 94) : Springer Science & Business Media.

• Duterloo, H. S., & Enlow, D. H. (1970). A comparative study of cranial growth in Homo and Macaca. *American Journal of Anatomy, 127*(4), 357-367.

• Eisová, S., Rangel de Lázaro, G., Píová, H., Pereira-Pedro, S., & Bruner, E. (2016). Parietal bone thickness and vascular diameters in adult modern humans : a survey on cranial remains. *The Anatomical Record, 299*(7), 888-896.

• García-Gil, O., Cambra-Moo, O., Gil, J. A., Nacarino-Meneses, C., Barbero, M. Á. R., Pérez, J. R., & Martín, A. G. (2016). Investigating histomorphological variations in human cranial bones through ontogeny. *Comptes Rendus Palevol, 15*(5), 527-535.

• Gauld, S. C. (1992). *An allometric study of anthropoid cranial bone thickness : implications for body size estimation in early hominid species.* (Ph. D. dissertation), University of California, Los Angeles, Los Angeles, United States of America.

• Gauld, S. C. (1996). Allometric patterns of cranial bone thickness in fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology, 100*(3), 411-426.

• Gunz, P., & Mitteroecker, P. (2013). Semilandmarks : a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy, 24*(1), 103-109. doi :https ://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-6292

• Gunz, P., Mitteroecker, P., & Bookstein, F. L. (2005). Semilandmarks in three dimensions. In D. E. Slice (Ed.), *Modern morphometrics in physical anthropology* (pp. 73-98). New York, United States of America : Kluwer Academic / Plenum Publishers.

• Gunz, P., Neubauer, S., Falk, D., Tafforeau, P., Le Cabec, A., Smith, T. M., Kimbel, W. H., Spoor, F., & Alemseged, Z. (2020). Australopithecus afarensis endocasts suggest ape-like brain organization and prolonged brain growth. *Science advances, 6*(14), eaaz4729.

• Gunz, P., Neubauer, S., Golovanova, L., Doronichev, V., Maureille, B., & Hublin, J.-J. (2012). A uniquely modern human pattern of endocranial development. Insights from a new cranial reconstruction of the Neandertal newborn from Mezmaiskaya. *Journal of human evolution, 62*(2), 300-313.

• Gunz, P., Tilot, A. K., Wittfeld, K., Teumer, A., Shapland, C. Y., Van Erp, T. G. M., Dannemann, M., Vernot, B., Neubauer, S., & Guadalupe, T. (2019). Neandertal introgression sheds light on modern human endocranial globularity. *Current Biology, 29*(1), 120-127. e125.

• Hublin, J.-J., Ben-Ncer, A., Bailey, S. E., Freidline, S. E., Neubauer, S., Skinner, M. M., Bergmann, I., Le Cabec, A., Benazzi, S., Harvati, K., & Gunz, P. (2017). New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of Homo sapiens. *Nature, 546*(7657), 289-292.

• Hublin, J. J. (1986). Some comments on the diagnostic features of Homo erectus. *Anthropos (Brno), 23*, 175-187.

• Ivanhoe, F. (1979). Direct correlation of human skull vault thickness with geomagnetic intensity in some northern hemisphere populations. *Journal of Human Evolution, 8*(4), 433-444.

• Jeffery, N. (2003). Brain expansion and comparative prenatal ontogeny of the non-hominoid primate cranial base. *Journal of human evolution, 45*(4), 263-284.

• Jeffery, N., & Spoor, F. (2002). Brain size and the human cranial base : a prenatal perspective. *American Journal of Physical Anthropology : The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists, 118*(4), 324-340.

• Jeffery, N., & Spoor, F. (2004). Ossification and midline shape changes of the human fetal

cranial base. *American Journal of Physical Anthropology, 123*(1), 78-90.

• Kennedy, G. (1985). Bone thickness in Homo erectus. *Journal of Human Evolution, 14*(8), 699-708.

• Kranioti, E. F., Rosas, A., GarcÍA-Vargas, S., Estalrrich, A., Bastir, M., & PeÑA-MeliÁN, Á. (2009). Remodeling patterns of occipital growth : a preliminary report. *The Anatomical Record : Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology, 292*(11), 1764-1770.

• Lahr, M. M., & Wright, R. V. (1996). The question of robusticity and the relationship between cranial size and shape inHomo sapiens. *Journal of Human Evolution, 31*(2), 157-191.

• Leigh, S. R. (2004). Brain growth, life history, and cognition in primate and human evolution. *American Journal of Primatology, 62*(3), 139-164.

• Lieberman, D. E. (1996). How and why humans grow thin skulls : experimental evidence for systemic cortical robusticity. *American Journal of Physical Anthropology, 101*(2), 217-236.

• Lieberman, D. E., Hallgrímsson, B., Liu, W., Parsons, T. E., & Jamniczky, H. A. (2008). Spatial packing, cranial base angulation, and craniofacial shape variation in the mammalian skull : testing a new model using mice. *Journal of Anatomy, 212*(6), 720-735.

• Lieberman, D. E., McBratney, B. M., & Krovitz, G. (2002). The evolution and development of cranial form in Homo sapiens. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 99*(3), 1134-1139.

• Lieberman, D. E., Pearson, O. M., & Mowbray, K. M. (2000). Basicranial influence on overall cranial shape. *Journal of Human Evolution, 38*(2), 291-315. doi :https ://doi.org/10.1006/jhev.1999.0335

• Lillie, E. M., Urban, J. E., Lynch, S. K., Weaver, A. A., & Stitzel, J. D. (2016). Evaluation of skull cortical thickness changes with age and sex from computed tomography scans. *Journal of Bone and Mineral Research, 31*(2), 299-307.

• Lillie, E. M., Urban, J. E., Weaver, A. A., Powers, A. K., & Stitzel, J. D. (2015). Estimation of skull table thickness with clinical CT and validation with microCT. *Journal of Anatomy, 226*(1), 73-80.

• Marcucio, R., Hallgrimsson, B., & Young, N. M. (2015). Facial morphogenesis : physical and molecular interactions between the brain and the face. *Current topics in developmental biology, 115*, 299-320.

• Marcucio, R. S., Young, N. M., Hu, D., & Hallgrimsson, B. (2011). Mechanisms that underlie co-variation of the brain and face. *genesis, 49*(4), 177-189.

• Marino, L. (1998). A comparison of encephalization between odontocete cetaceans and anthropoid primates. *Brain, Behavior and Evolution, 51*(4), 230-238.

• Mitteroecker, P., & Bookstein, F. (2008). The evolutionary role of modularity and integration in the hominoid cranium. *Evolution, 62*(4), 943-958.

• Mitteroecker, P., & Gunz, P. (2009). Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology, 36*(2), 235-247. doi :https ://doi.org/10.1007/s11692-009-9055-x

• Mora-Bermúdez, F., Kanis, P., Macak, D., Peters, J., Naumann, R., Xing, L., Sarov, M., Winkler, S., Oegema, C. E., & Haffner, C. (2022). Longer metaphase and fewer chromosome segregation errors in modern human than Neanderthal brain development. *Science Advances, 8*(30), eabn7702.

• Moss, M. L. (1968). A theoretical analysis of the functional matrix. *Acta Biotheoretica, 18*(1), 195-202.

• Moss, M. L., & Young, R. W. (1960). A functional approach to craniology. *American journal of physical anthropology, 18*(4), 281-292.

• Mowbray, K. (2005). Surface bone histology of the occipital bone in humans and chimpanzees. *The Anatomical Record Part B : The New Anatomist : An Official Publication of the American Association of Anatomists, 283*(1), 14-22.

• Natahi, S., Neubauer, S. T., Zewdi J., Hublin, J.-J., & Gunz, P. (in review). Thickness of the cranial vault and its corresponding layers in Neanderthals and present-day humans : Can cranial vault thickness explain endocranial shape characteristics ? . *Journal of Human Evolution*.

• Nawrocki, S. P. (1991). *A Biomechanical model of cranial vault thickness in archaic Homo.* (Ph.D. Dissertation), State University of New York Binghamton, United States of America.

• Neubauer, S., & Gunz, P. (2018). Endocasts and the evo-devo approach to study human brain evolution. In E. Bruner, N. Ogihara & H. C.

Tanabe (Eds.), *Digital Endocasts : From Skulls to Brains* (pp. 173-190) : Springer Tokyo.

• Neubauer, S., Gunz, P., & Hublin, J.-J. (2010). Endocranial shape changes during growth in chimpanzees and humans : a morphometric analysis of unique and shared aspects. *Journal of human evolution, 59*(5), 555-566.

• Neubauer, S., Gunz, P., & Hublin, J. J. (2009). The pattern of endocranial ontogenetic shape changes in humans. *Journal of anatomy, 215*(3), 240-255.

• Neubauer, S., Hublin, J.-J., & Gunz, P. (2018). The evolution of modern human brain shape. *Science advances, 4*(1), eaao5961.

• Pereira-Pedro, A. S., Bruner, E., Gunz, P., & Neubauer, S. (2020). A morphometric comparison of the parietal lobe in modern humans and Neanderthals. *Journal of Human Evolution, 142*, 102770.

• Pinson, A., Xing, L., Namba, T., Kalebic, N., Peters, J., Oegema, C. E., Traikov, S., Reppe, K., Riesenberg, S., & Maricic, T. (2022). Human TKTL1 implies greater neurogenesis in frontal neocortex of modern humans than Neanderthals. *Science, 377*(6611), eabl6422.

• Rangel de Lázaro, G., Neubauer, S., Gunz, P., & Bruner, E. (2020). Ontogenetic changes of diploic channels in modern humans. *American Journal of Physical Anthropology, 173*(1), 96-111. doi :https ://doi.org/10.1002/ajpa.24085

• Richter, D., Grün, R., Joannes-Boyau, R., Steele, T. E., Amani, F., Rué, M., Fernandes, P., Raynal, J.-P., Geraads, D., & Ben-Ncer, A. (2017). The age of the hominin fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the origins of the Middle Stone Age. *Nature, 546*(7657), 293-296.

• Roche, A. F. (1953). Increase in cranial thickness during growth. *Human Biology, 25*(2), 81.

• Rohlf, F. J., & Corti, M. (2000). Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology, 49*(4), 740-753.

• Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology, 39*(1), 40-59. doi :https ://doi.org/10.2307/2992207

• Ross, C., & Henneberg, M. (1995). Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in Homo sapiens and some fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology, 98*(4), 575-593.

• Ross, C. F., & Ravosa, M. J. (1993). Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in nonhuman primates. *American Journal of Physical Anthropology, 91*(3), 305-324.

• Sakai, T., Mikami, A., Tomonaga, M., Matsui, M., Suzuki, J., Hamada, Y., Tanaka, M., Miyabe-Nishiwaki, T., Makishima, H., & Nakatsukasa, M. (2011). Differential prefrontal white matter development in chimpanzees and humans. *Current biology, 21*(16), 1397-1402.

• Sansalone, G., Profico, A., Wroe, S., Allen, K., Ledogar, J., Ledogar, S., Mitchell, D. R., Mondanaro, A., Melchionna, M., & Castiglione, S. (2023). Homo sapiens and Neanderthals share high cerebral cortex integration into adulthood. *Nature Ecology & Evolution, 7*(1), 42-50.

• Scott, N. A., Strauss, A., Hublin, J.-J., Gunz, P., & Neubauer, S. (2018). Covariation of the endocranium and splanchnocranium during great ape ontogeny. *PloS one, 13*(12), e0208999.

• Torimitsu, S., Nishida, Y., Takano, T., Yajima, D., Inokuchi, G., Makino, Y., Motomura, A., Chiba, F., Yamaguchi, R., & Hoshioka, Y. (2023). Statistical analysis of the thickness and biomechanical properties of Japanese children's skulls. *Forensic Science International, 344*, 111580.

• Treece, G. M., Poole, K. E., & Gee, A. H. (2012). Imaging the femoral cortex : thickness, density and mass from clinical CT. *Medical image analysis, 16*(5), 952-965.

• Trujillo, C. A., Rice, E. S., Schaefer, N. K., Chaim, I. A., Wheeler, E. C., Madrigal, A. A., Buchanan, J., Preissl, S., Wang, A., & Negraes, P. D. (2021). Reintroduction of the archaic variant of NOVA1 in cortical organoids alters neurodevelopment. *Science, 371*(6530), eaax2537.

• Zollikofer, C. P., Bienvenu, T., Beyene, Y., Suwa, G., Asfaw, B., White, T. D., & Ponce de León, M. S. (2022). Endocranial ontogeny and evolution in early Homo sapiens : The evidence from Herto, Ethiopia. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 119*(32), e2123553119.

• Zollikofer, C. P., Bienvenu, T., & Ponce de León, M. S. (2017). Effects of cranial integration on hominid endocranial shape. *Journal of Anatomy, 230*(1), 85-105.

Introduction

In comparison with the brain of the other extant great apes, the brain of Homo sapiens is characterized by its larger size (relative to its body; Marino 1998), by a protracted period of growth (e.g., Leigh 2004) and by its specific cortical organization (notably for the prefrontal cortex, the parietal and occipital lobes; e.g., Armstrong et al., 1991; Aldridge, 2011; Sakai et al., 2011). Comprehending when and how these anatomical features appeared is one of the major challenges of the paleoanthropology since they provide substantial insights on the evolutionary contexts that gave rise to the complex cognitive abilities of our species. However, brain tissue does not fossilize in the fossil records. Thus, the study of differences in cerebral organization within the human lineage is approached through examining the size and morphology of the endocranial cavity (or endocranium). The endocranium displays a shape that mirrors that of the brain but also presents imprints left by the various gyri and sulci. Documenting cerebral evolution in Paleoanthropology is adressed by examining size and shape changes but also by scrutinizing the arrangement of various gyri and sulci (e.g., Gunz et al. 2020) as well as in the spatial relationships between anatomical structures (e.g. Sansalone et al., 2023). Nevertheless, the correspondence between the shape of the endocranium and that of brain is not strict and factors other than brain growth and development also participate in shaping the endocranium. Therefore, the shape of the adult endocranial cavity is partly determined throughout ontogeny by the timings and modes of viscero- (i.e., the facial skeleton) and neurocranial (i.e., the cranial vault and base as well as the endocranium) growth and development. Although these two structures exhibit functional and developmental independence, they maintain a certain degree of genetic and developmental integration (e.g., Cheverud, 1996; Lieberman et al., 2000). The present article aims at introducing how these factors contribute in shaping the endocranial cavity. Secondly, it will evaluate the extent to which differences in endocranial shape between Neanderthals and present-day humans can be explained by differences in their respective cranial vault thickness.

Shaping the endocranium

Throughout ontogeny, bone growth forms the entire neurocranium (i.e., the cranial vault and base as well as the endocranium) through two mechanisms: sutural growth at the edges of sutures and appositional growth, which is active on both the ecto- and endocranial surfaces of the neurocranium.

Sutural growth

During the first years of postnatal life, when the neurocranial bones are still unfused, the shape of the endocranial cavity is primarily driven by the pace and mode of brain growth. Therefore, the growth of the neurocranium is necessitated by the need to accommodate the rapid expansion of the brain (Moss & Young, 1960). More specifically, the brain, cerebrospinal fluid, and meninges (particularly the dural folds) exert stresses and strains on the growing neurocranium. This contributes to the spatial displacements of the neurocranial bones as well as to their expansion, facilitated by bone production at sutural edges. The relocation of neurocranial components was initially considered passive and secondary (Figure 1; Moss, 1968). Although there is a manifest biomechanical relationship between brain expansion and neurocranial growth, this relation is actually more complex and results from coordinated signaling pathways as well as molecular, genetic, and cellular interplays (Clause et al., 2010; Marcucio et al., 2015). By the age of six, the human brain has reached approximately 95% of its adult size. From this age onwards, the primary changes within the cerebral cortex involve the ongoing maturation and functional specialization of neural circuits, which do not significantly affect its size or shape. Meanwhile, the neurocranium continues to undergo changes in shape and size. The predominant mode of bone growth in the skull is appositional, characterized by the coupled activities of bone deposition by osteoblasts on external surfaces and resorption by osteoclasts on internal surfaces, facilitating an increase in bone thickness.

Appositional growth

During the first years of postnatal life, sutural growth was the dominant mode of bone growth, while appositional growth persisted throughout childhood and adulthood. This type of growth involves bone deposition and resorption on the external and internal surfaces of the neurocranium, respectively (i.e., the ectocranial and endo-

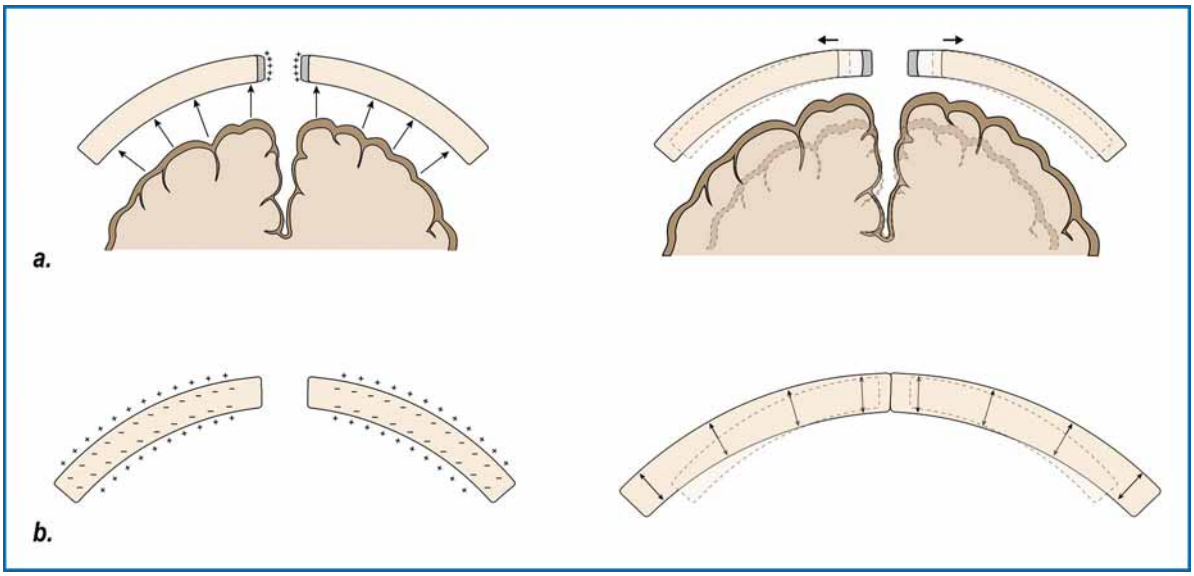


Figure 1: Coronal section illustrating the different modes of neurocranial growth at the parasagittal level. (a.) Under the mechanical influence of the growing brain (among other factors), bone is deposited at the sagittal suture, bringing the sutural fronts closer together while the parietal bones are relocalized in space. The "+" signs designate the areas of bone apposition. (b.) Illustration of the pattern of cellular bone activities contributing to the thickening of the neurocranial bones. The "-" and "+" signs respectively designate the activities of bone resorption and apposition occurring respectively on the internal and external aspects of the two tables of the neurocranium.

cranial sides externally and the three-layered architecture internally; Moss & Young, 1960; Dutertloo & Enlow, 197; Figure 1.b).

Quantitative studies have revealed that neurocranial bone modeling, involving osteoclast-mediated resorption and osteoblast-mediated deposition, is complex and exhibits site-specific, age-specific, and species-specific variations (Dutertloo & Enlow, 1970; Mowbray, 2005; Kranioti et al., 2009). Notably, while sutural growth is predominant during the first four years after birth, appositional growth also occurs and contributes to a lesser extent to neurocranial growth and development. Appositional growth is crucial for achieving the adult shape of the neurocranium, thickening the cranial vault, and forming its compartmentalized structure. This growth remains active until adulthood, influencing late endocranial shape changes even after cortical expansion has ceased (Roche, 1953; Anzelmo et al., 2015; Delye et al., 2015; García-Gil et al., 2016; Torimitsu et al., 2023; Neubauer et al., 2009; Neubauer et al., 2010).

Appositional growth is regulated by various stimuli affecting the cranial vault's endo- and ectocranial sides differently throughout ontogeny. For example, mechanical demands from the development and function of neck and masticatory muscles influence the ectocranial side (Moss & Young, 1960), while expansion of intracranial contents and increasing intracranial pressure impact the endocranial side. These mechanical changes in the periosteal layer of the dura mater promote bone deposition endocranially (Moss & Young, 1960). Additionally, systemic factors such as hormonal changes are thought to have significant effects even though the effects of circulating hormones induced by physical exercises have been revised by recent studies (Ivanhoe, 1979; Kennedy, 1985; Hublin, 1986; Lieberman, 1996; Baab et al., 2018; Copes et al., 2018).

The roles of viscero- and basicranial growth

In extant humans, the rapid expansion and accommodation of a large brain, coupled with a shortened cranial base, are thought to create spatial constraints throughout the cranial vault. This issue is addressed by the flexion of the cranial base, a concept initially introduced by Biegert in 1957 and later termed the 'spatial packing hypothesis' by Ross and Ravosa (1993).

This hypothesis posits that the brain's shape results from spatial constraints rather than a predetermined developmental pattern. Although this hypothesis has been confirmed in haplorrhines, it has not found support among hominids or hominins, where basicranial flexions in extinct and extant groups reached similar values despite differing brain sizes (Ross & Ravosa, 1993; Ross & Henneberg, 1995). Ross and Henneberg (1995) suggested that a flexion threshold of 90 degrees represents a limit below which basicranial flexion would be impeded, indicating that other mechanisms also facilitated brain accommodation during human evolution. Lieberman et al. (2008) argued that the complex interplay between facial size and the dimensions of the cranial base also influences the degree of cranial base flexion.

Furthermore, studies of great apes' ontogeny have shown that adult basicranial flexion is influenced by variations in the sizes and shapes of different cranial modules (Lieberman et al., 2000; 2002; 2008; Neubauer et al., 2009; Zollikofer et al., 2017). Experimental evidence from mice and studies on pre- and postnatal ontogeny in humans support these findings (Jeffery & Spoor, 2002; Jeffery, 2003; Bastir & Rosas, 2004; 2005; 2006; Marcucio et al., 2011). For instance, it has been demonstrated that features like basicranial flexion and neurocranial globularity are established prenatally, but that they tend to become more pronounced immediately after birth (Neubauer et al., 2010).

During early postnatal ontogeny, the spatial constraints imposed by the shortened cranial base are relaxed, suggesting that the mode of brain expansion drives the accentuation of these differences (Jeffery & Spoor, 2002; Neubauer et al., 2009; Zollikofer et al., 2017). However, once the brain reaches its adult size, the extent of endocranial shape changes should be interpreted in relation to changes in facial size, shape, and orientation (Neubauer et al., 2010; Zollikofer et al., 2017; Scott et al., 2018). Additionally, neurocranial growth influences the shaping of the endocranium, reinforcing the integrative relationship between the growth and development of the brain and the osseous units of the skull.

Evolution of the endocranial shape within the human lineage

Interpretations of changes in endocranial shape in fossils from the human lineage should rely on integrative approaches that also consider changes in other cranial units. An in-depth understanding of the roles played by each mechanism is crucial to accurately interpret the differences in endocranial shape between present-day humans, fossil Homo sapiens, and Neanderthals. In this context, it becomes possible to discern which differences in endocranial shape can be attributable to variations in brain organization.

Several studies have highlighted endocranial shape differences among present-day humans, Neanderthals, and the earliest Homo sapiens. Specifically, these differences stem from variations in the modes and timings of brain development (Gunz et al., 2012; Neubauer et al., 2018; Gunz & Tilot et al., 2019). Compared to chimpanzees, present-day humans exhibit a globular endocranium, a result of a developmental phase occurring in early postnatal ontogeny (Neubauer et al., 2010). This phase of 'globularization,' which is absent in chimpanzees (Neubauer et al., 2010) and Neanderthals (Gunz et al., 2012), shapes the endocranium of present-day human neonates similarly to that of adults. It is characterized by increased basicranial flexion and the bulging of the parietal and occipital bones, specifically the cerebellar fossae (Gunz et al., 2012). Moreover, the association between the unique globular feature of present-day humans and genes involved in myelination and neurogenesis suggests that this developmental phase is directly linked to a unique mode of neurodevelopment (Gunz & Tilot et al., 2019). This phase may have emerged during the evolution of Homo sapiens, as the earliest fossils, dated around 315,000 years ago, either do not exhibit or only partially exhibit this Several studies have highlighted endocranial shape differences among present-day humans, Neanderthals, and the earliest Homo sapiens. Specifically, these differences stem from variations in the modes and timings of brain development (Gunz et al., 2012; Neubauer et al., 2018; Gunz & Tilot et al., 2019). Compared to chimpanzees, present-day humans exhibit a globular endocranium, a result of a developmental phase occurring in early postnatal ontogeny (Neubauer et al., 2010). This phase of 'globularization,' which is absent in chimpanzees (Neubauer et al., 2010) and Neanderthals (Gunz et al., 2012), shapes the endocranium of present-day human neonates similarly to that of adults. It is characterized by increased basicranial flexion and the bulging of the

parietal and occipital bones, specifically the cerebellar fossae (Gunz et al., 2012). Moreover, the association between the unique globular feature of present-day humans and genes involved in myelination and neurogenesis suggests that this developmental phase is directly linked to a unique mode of neurodevelopment (Gunz & Tilot et al., 2019). This phase may have emerged during the evolution of Homo sapiens, as the earliest fossils, dated around 315,000 years ago, either do not exhibit or only partially exhibit this

Indeed, the changes in endocranial shape associated with a reduction in facial size, observed between the fossils of Herto (dated around 160,000 years) and present-day humans, underscore the role of facial reduction in the gradual expression of the globular morphology (Zollikofer et al., 2022). The differences in endocranial shapes observed in immature and adult fossil Homo sapiens compared to those of present-day humans can be explained by the size ratio of the viscerocranium to the neurocranium (Zollikofer et al., 2022). These fossils show larger faces, both absolutely and relative to endocranial volume. Zollikofer et al. (2022) do not dismiss the possibility that changes in endocranial shape reflect changes in the brain, but they question whether these changes are directly tied to cerebral reorganization. They suggest that these changes could be related to a plastic response of the face and brain to external developmental constraints, such as dietary changes involving the consumption of softer foods.

As previously mentioned, using the shape of the endocranial cavity as a mirror of cerebral organization and applying it to the human fossil record is challenging. While the growth and development of the viscerocranial unit have often been considered explanatory for the shape differences in endocranial cavities among extant great apes and within the human fossil record, the impact of neurocranial thickness, and specifically its influence on endocranial shape, has not been evaluated before.

Thickness of the cranial vault and its three corresponding layers

In order to better understand whether changes in cranial vault thickness could explain differences in endocranial shapes, we have explored their relationship (Natahi et al., in review). In this context, we tested whether the different endocranial shapes of Neanderthals and present-day humans (traditionally attributed to their different cerebral organization; e.g., Gunz et al., 2012) could be related to differences in cranial vault thickness.

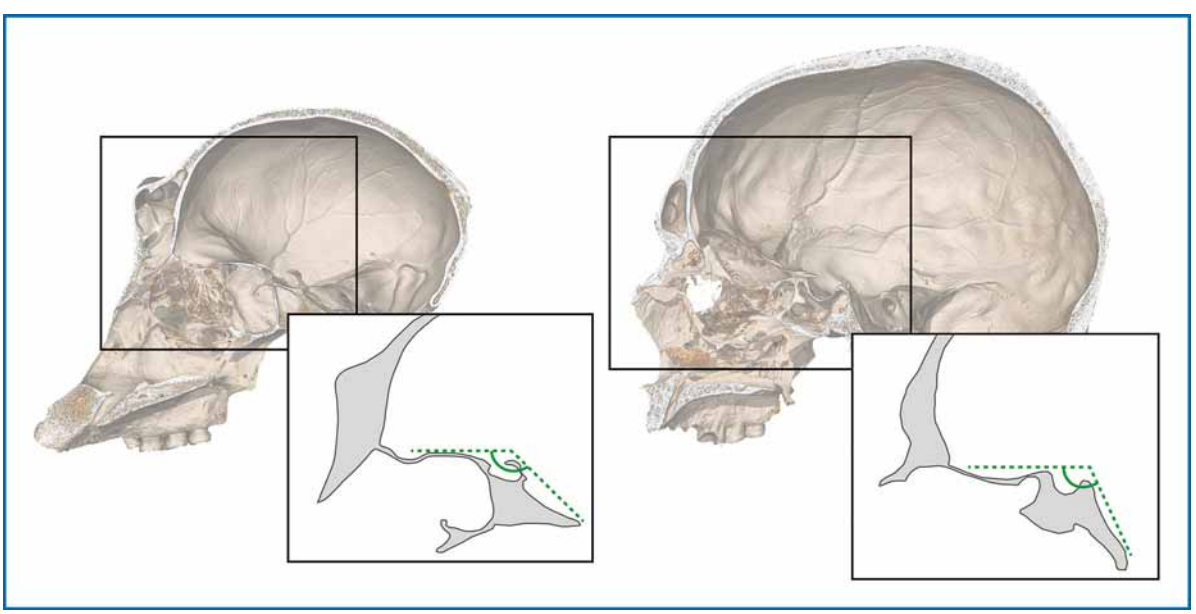


Figure 2: Illustration of the basicranial flexion observed between the middle and posterior cranial fossa in a chimpanzee (left) and a present-day human (right).

Materials and methods

In order to better understand whether changes in cranial vault thickness could explain differences in endocranial shapes, we have explored their relationship (Natahi et al., in review). In this context, we tested whether the different endocranial shapes of Neanderthals and present-day humans (traditionally attributed to their different cerebral organization; e.g., Gunz et al., 2012) could be related to differences in cranial vault thickness.

Results

Regardless of whether overall cranial thickness or that of its specific layers is considered, Neanderthal individuals consistently exhibit higher values than present-day humans (as illustrated in Figure 3). For the inner table, differences are observed across the cranial vault, except in the most anterior section of the frontal bones, the parietal bosses, and the superior section of the occipital squama, where thickness values are comparable to those of present-day humans. The most pronounced differences are seen posterior to the coronal suture, displaying a distinct V-shaped pattern that runs parasagittally and superiorly from the vertex towards the lateral aspects of the coronal suture (Natahi et al., in review; Figure 3). While local thickness variations are noted between the two groups, the overall differences in the outer table are less pronounced. Notably, variations occur along the temporal lines of the parietal and frontal bones and posterior to the bregma, where Neanderthals exhibit both thicker and thinner values compared to present-day humans. Significant differences in the thickness of the diploe layer are evident, with Neanderthals generally having thicker values across the entire cranial vault, except near the coronal suture. Overall, cranial vault thickness is greater in Neanderthals, especially along the parietal walls, above the nuchal region, around

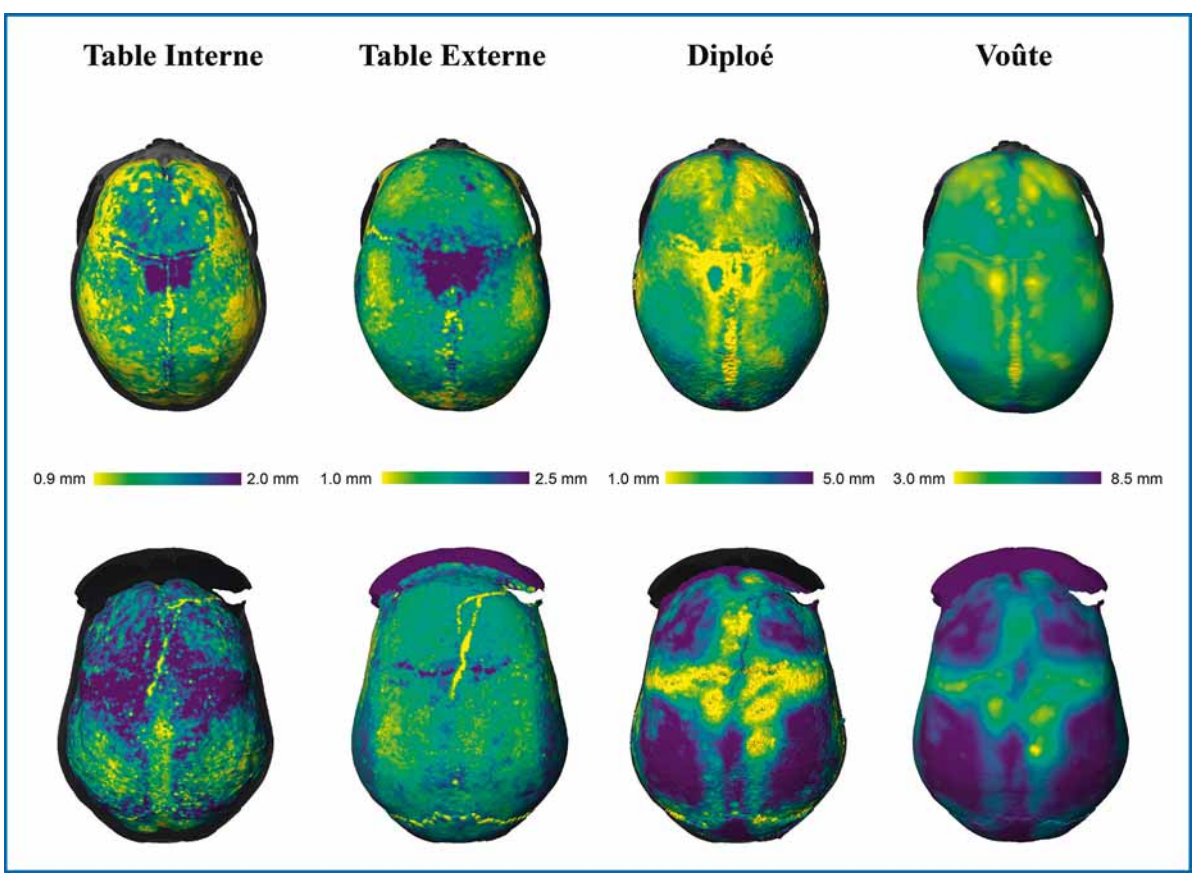


Figure 3: Maps of thickness variations of the three layers of the vault and the total thickness of the vault in the Neanderthal individual Feldhofer-1 (bottom row) and a present-day human (top row).

the lambda, and in the posterior third of the frontal bone, laterally and superiorly. Furthermore, our findings suggest that the contribution of each cranial layer to overall cranial vault thickness varies between Neanderthals and present-day humans. In Neanderthals, the diploe predominantly contributes to the cranial vault thickness, with lesser contributions from the two cortical bone tables. Conversely, in present-day humans, the pattern is reversed, with thicker cortical bones observed in the anterior part of the frontal squama and along the parietal walls.

"The fact that Neanderthals display thick and elongated vaults characterized by flat parietal bones and reduced cerebellar fossae indicates that their cranial vault thickness is not related to the endocranial shape in the same way as observed in present-day humans"

Relationship between cranial vault thickness and the endocranial shape

The covariation analysis facilitated the identification of a significant pattern between cranial vault thickness and the shape of the endocranium. In present-day humans, thicker vaults are associated with more rounded shapes, specifically manifesting as expanded cerebellar fossae and flattened parietal bones (Figure 4). Conversely, thinner vaults relate to reduced cerebellar fossae and bulging parietal bones. The fact that Neanderthals display thick and elongated vaults, characterized by flat parietal bones and reduced cerebellar fossae, suggests that their cranial vault thickness does not influence endocranial shape in the same manner as in present-day humans. These results indicate that the differences in endocranial shape observed between these two groups are likely independent of variations in cranial vault thickness.

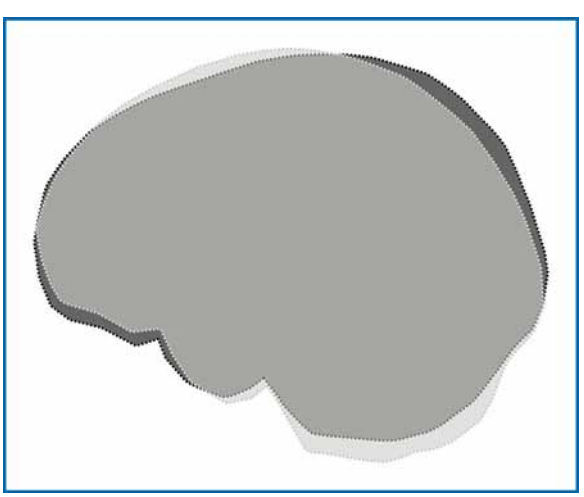


Figure 4: Changes of the endocranial shapes associated with changes in the total thickness of the vault. The gray and black silhouettes illustrate the shapes associated with thin and thick vaults, respectively.

Discussion and conclusion

Various factors contribute to the variation in cranial vault thickness among hominins (Ivanhoe, 1979; Demes, 1985; Kennedy, 1985; Hublin, 1986; Nawrocki, 1991; Gauld, 1992; Gauld, 1996; Lahr & Wright, 1996; Eisová et al., 2016; Rangel de Lázaro et al., 2020). Therefore, the differences we have documented between Neanderthals and present-day humans are intriguing and warrant diverse interpretations. Our findings reveal that in present-day humans, the expansion of parietal bones is associated with thinner parietal walls. Conversely, Neanderthals, with their flatter parietal bones, exhibit thicker values in this region. This variance may be linked to differences in the developmental modes of the brain between these two groups. Present-day humans undergo a globularization phase during early postnatal growth, characterized by the expansion of their cerebellar fossae and the bulging of their parietal bones (Gunz et al., 2012). The expansion of parietal bones is believed to correlate with changes in the parietal lobes, which exhibit a similar morphological pattern (Pereira-Pedro et al., 2020). Consequently, the bulging of parietal lobes likely leads to the observed thinning of parietal walls in present-day humans, as the bones are stretched, promoting wall thinning.

Our results also illuminate the relationship between cranial vault thickness and endocranial shape in present-day humans. They suggest that, in addition to the arrangements and spatial

constraints of different cranial units, the thickening of the cranial vault contributes to explaining certain endocranial shape features, notably in parietal bones. However, differences in endocranial shape between Neanderthals and present-day humans cannot be solely explained by differences in cranial vault thickness. Although differences in facial sizes likely contribute to some of these differences, it is improbable that facial size is the sole factor driving global endocranial changes between these two human groups. Furthermore, recent genetic studies have identified the roles of Neanderthal alleles in myelination (Gunz and Tilot et al., 2019), neurogenesis (Gunz and Tilot et al., 2019; Trujillo et al., 2021 ; Pinson et al., 2022), and the duration of cellular division of radial glia (Mora-Bermúdez et al., 2022). These genetic findings, combined with evidence of a developmental phase specific to present-day humans may imply potential differences in brain organization between Neanderthals and present-day humans.

Acknowledgements

I would like to thank the Fyssen Foundation for supporting and enabling the implementation of this postdoctoral research project carried out in the Department of Human Evolution at the Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology in Leipzig. This project would never have come to fruition without the participation of Philipp Gunz, Jean-Jacques Hublin, Simon Neubauer and Zewdi J. Tsegai, with whom it was conceived, developed, and successfully completed.

REMERCIEMENTS

Nous remercions pour leur collaboration les auteurs soutenus dans leurs travaux de recherche par la Fondation Fyssen, nos lecteurs pour leur fidélité, et tous nos correspondants et bibliothèques qui permettent la libre consultation de notre revue.

We thank for their collaboration the authors supported in their research works by the Fyssen Foundation, our readers for their fidelity, and all our correspondents and libraries which allow the free consultation of our review.

Achevé d'imprimer en juillet 2024
Sur les presses numériques