

Directeur de la publication : Daniel LALLIER

Administration : 194, rue de Rivoli — Paris 1^{er}
Tél. : 01 42 97 53 16

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

Copyright : Les Annales de la Fondation Fyssen 2012
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.

CONSEIL SCIENTIFIQUE AU 01/01/2013

Monsieur Daniel LALLIER

Président

Monsieur Carlo SEVERI (Anthropologie)

Vice-Président, Directeur d'Études à l'E.H.E.S.S., Paris, France

Monsieur Joseph CALL (Primatologie)

Directeur du Centre de Recherche Wolfgang Köhler Primate
au Max Planck Institut, Leipzig, Allemagne

Monsieur Laurent COHEN (Neurosciences cognitives)

Professeur à l'Hôpital Salpêtrière, Paris, France

Madame Patrizia D'ETTORRE (Ethologie)

Professeur à l'Université Paris 13, France

Monsieur Vittorio GALLESE (Neurophysiologie)

Professeur à l'Université de Parme, Italie

Madame Sonia GAREL (Neurobiologie)

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

Monsieur Patrick HAGGARD (Neuropsychologie cognitive)

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

Monsieur William F. HANKS (Anthropologie cognitive)

Professeur à l'Université de Californie, Berkeley, Etats-Unis

Monsieur Carl KNAPETT (Technologie et histoire des techniques)

Professeur à l'Université de Toronto, Canada

Monsieur Michael PETRAGLIA (Préhistoire et paléontologie humaine)

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

Madame Nathalie ROUACH (Neurobiologie)

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

**COMITÉ DE LECTURE DES ANNALES
DE LA FONDATION FYSSSEN NUMÉRO 27**

Monsieur Jean CHAVAILLON

Monsieur Michel IMBERT

Monsieur Jacques PERRIAULT

SOMMAIRE

ANTHROPOLOGIE / ETHNOLOGIE

CHARLIER Bernard (Boursier 2010/2011) :	
Dessiner pour consacrer. Interprétation d'un rituel de consécration d'animaux en Mongolie de l'ouest	7
JRAISSATI Yasmine (Boursière 2010/2011) :	
Catégorisation de la couleur : entre l'universel et le particulier	21
THEVENET Corinne (Boursière 2010/2011) :	
L'invention du cercueil au Néolithique : un changement profond dans la conception des funérailles	36

ETHOLOGIE / PSYCHOLOGIE

DELL'ARICCIA Gaia (Boursière 2010/2011) :	
L'orientation olfactive chez les oiseaux	49
DI POI Carole (Boursière 2008/2009) :	
La plainte du bébé phoque en Alaska : une histoire de soutien maternel	62

NEUROBIOLOGIE

DUBOIS Jessica (Subvention de Recherche 2009) :	
L'Imagerie par Résonance Magnétique nous révèle quelques mystères du cerveau du nourrisson	89
GOAILLARD Jean-Marc (Subvention de Recherche 2008) :	
Robustesse de l'activité neuronale : un autre versant de la plasticité	103
LEBON Florent (Boursier 2009/2010) :	
Les processus cognitifs sous-jacents de l'imagerie motrice – capacité d'imagerie et mécanismes inhibiteurs -.	113

SOMMAIRE

PALÉONTOLOGIE / ARCHÉOLOGIE

KAURIN Jenny (Boursière 2010/2011) :

Les fibules : de la pièce unique à la fabrication en série. Innovations et évolution des procédés de fabrication d'un objet du quotidien entre le III^e s. av. J.-C. et le I^{er} s. ap. J.-C. 125

ZAZZO Antoine (Subvention de Recherche 2008) :

Datation ¹⁴C et alimentation : une clé pour appréhender la mobilité des populations côtières de la Péninsule Arabique au Néolithique 136

BIBLIOTHÈQUE 151

Dessiner pour consacrer. Interprétation d'un rituel de consécration d'animaux en Mongolie de l'ouest*

Bernard CHARLIER

Chercheur affilié au laboratoire d'anthropologie sociale du Collège de France et au Mongolia and Inner Asia Studies Unit de Cambridge

Résumé

La consécration de certains animaux est ancienne en Mongolie, Gengis Khan lui-même aurait initié cette pratique en consacrant des chevaux de course. De nos jours la consécration des animaux a pris différentes formes selon les régions et les ethnies mais le principe reste le même, il s'agit de dédier un animal à une divinité dans l'espérance d'une obtention de bénéfices. La consécration actualise une relation à l'environnement essentiellement hiérarchique car elle reproduit à l'échelle cosmique la relation de dépendance et de protection qu'un éleveur entretient avec son bétail. Parfois, au lieu de consacrer un animal vivant, le propriétaire décide d'en faire un dessin. Cet article a pour but d'analyser le lien entre une relation singulière à l'environnement, celle de protection, et la stratégie figurative à l'œuvre dans la réalisation de l'image rituelle. L'image n'est pas envisagée ici comme une œuvre esthétique mais comme un système d'actions et de relations complexes.

Mots-clefs

Mongolie, consécration, fortune, environnement, image rituelle

Drawing to consecrate. Interpretation of a ritual of consecration of animals in west Mongolia*

Abstract

The consecration of animals is ancient in Mongolia, Gengis Khan himself would have initiated this practice by consecrating race horses. Nowadays the consecration of animals takes different forms according to the area and the ethnic group but the principle remains the same, an animal is dedicated to a divinity in the hope of obtaining benefits. The consecration actualizes a hierarchical relationship to the environment as it reproduces the relationship of dependence and protection the herders have with their herds at the cosmic level. Sometimes, the owner may decide to make a drawing of a consecrated animal rather than consecrate a live animal. This article aims at analyzing the link between a particular relationship to the environment, that is, protection, and the figurative strategy at work in the realization of a ritual image. The image is not considered here as an aesthetic work but rather as a system of actions and complex relationships.

Keywords

Mongolia, consecration, fortune, environment, ritual image

* Je remercie chaleureusement la Fondation Fyssen qui m'a permis de réaliser cette recherche au sein d'un environnement aussi chaleureux que stimulant, le Laboratoire d'anthropologie sociale du Collège de France

* I warmly thank the Fyssen Foundation which allowed me to carry out this research in a welcoming and stimulating environment that is the Laboratoire d'anthropologie sociale du Collège de France.

Introduction

En Mongolie contemporaine, les influences mêlées du « chamanisme », du « bouddhisme »¹, du socialisme et de l'économie de marché apparue depuis la fin de la domination soviétique dans les années 90, ont donné lieu à une mosaïque de perceptions de l'environnement naturel. Les Dörvöd, une minorité ethnique d'éleveurs nomades vivant principalement dans l'ouest de la Mongolie, mêlent à leur propre perception de la nature des inflexions socialistes selon lesquelles les animaux et les ressources naturelles sont exploitables grâce à l'intelligence et au travail des hommes, et d'autres teintées d'idéologie chrétienne importées par les nouveaux mouvements missionnaires. Ces influences se retrouvent dans leurs discours religieux, scientifiques, écologiques et utilitaristes sur les animaux et l'environnement.

Cet article, inspiré des récents travaux de Descola (2010), a pour but d'analyser, parmi les Dörvöd, le lien entre un mode singulier de relation à l'environnement, idéalement perçu comme étant dans un état d'équilibre, et une stratégie de figuration à l'œuvre dans l'élaboration de l'image rituelle d'un animal consacré. L'analyse ne met pas tant en exergue la dimension esthétique de l'artefact que son « agence », une intentionnalité déléguée entraînant une séquence d'effets (Gell 1998).

L'analyse se développe en trois sections. La première est consacrée à la description et l'analyse de l'attitude des Dörvöd envers l'exploitation des ressources naturelles. Dans la deuxième section, cette attitude est mise en relation avec l'idée de bonne fortune, *hishig*, et la troisième section examine le lien entre la relation des Dörvöd avec l'environnement et les effets recherchés de l'image de l'animal consacré. En conclusion, l'image rituelle est considérée comme un système complexe d'actions et de relations (Severi 2007, 2009 : 11-41).

1. L'environnement : un idéal d'équilibre

Parmi les Dörvöd, une perception de la nature liée à la consécration des animaux véhicule l'idée selon laquelle les ressources naturelles doivent

être utilisées de manière équilibrée. Cet équilibre correspond à un ordre moral des choses. Cette idéologie est exprimée dans une petite légende selon laquelle le Père Blanc, *Tsagaan Aav*, le maître surnaturel du terroir et des animaux sauvages qui y vivent, ainsi que Bouddha, ont divisé il y a longtemps la nourriture entre tous les animaux. Ce partage des ressources alimentaires s'est opéré pour que les hommes et les animaux qui mangeaient la même nourriture, de l'herbe, puissent tous se rassasier équitablement. Une mère humaine et sa fille mangeaient de l'herbe jusqu'au jour où il n'y en eu plus assez pour une jument et son poulain. Afin de résoudre ce problème, le Père Blanc et Bouddha décidèrent d'attribuer différentes nourritures aux humains et aux chevaux, de la viande aux premiers et de l'herbe aux seconds.

En milieu rural les aînés rappellent souvent aux jeunes de ne pas couper des arbres vivants, de ne pas creuser de trous, de ne pas uriner ni se laver dans une rivière. Cela engendrerait de la pollution, *buzar*, et les esprits des lieux, *lüs*, généralement associés aux sources, enverraient des maladies en guise de représailles. Ces données font écho à celles qui ont été recueillies quelques années plus tôt par les membres du projet Mac Arthur (Humphrey et Sneath 1995a, 1995b) initié à Cambridge sur les attitudes de conservation culturelles et environnementales en Asie Centrale. Aux questions : coupez-vous des arbres et des herbes ? Si oui, comment et pourquoi ? – les personnes interrogées dans différentes parties de Mongolie ont répondu : « Non, nous ne le faisons pas. Selon nos coutumes, nous ne coupons pas de plantes ni ne tuons d'animaux si nous n'en n'avons pas besoin ». Une autre réponse était : « Nous ne coupons pas d'herbe verte autrement la nature serait fâchée ». Ou encore :

Selon les vieilles personnes, dans le passé il y avait une coutume selon laquelle on pouvait couper quelques branches d'arbre, mais pas toutes sur le même arbre. On pensait que la coupe d'un arbre engendrerait la colère des esprits locaux, *lüs*, et que les coupables souffriraient de maladie ou mourraient. (Yenhu 1995 : 12) (c'est nous qui traduisons).

La légende de la jument et de son poulain ainsi que les prohibitions relatives aux usages des ressources environnementales véhiculent l'idée selon laquelle il faut garder l'environnement

¹ Pour autant qu'on puisse regrouper sous des termes génériques l'importante variété des usages qui s'y apparentent.

naturel dans un état d'équilibre. Cet équilibre est un état de normalité régulé par le maître surnaturel du territoire ainsi que les esprits locaux et implique de laisser les différentes entités de l'environnement exister à leur propre façon. Dans ce contexte, en tant que partie intégrée à un système global, les humains peuvent vivre leur vie, ils peuvent utiliser les ressources naturelles si nécessaire, comme les animaux mangent des plantes ou d'autres animaux pour leur survie. Dans le cas des animaux domestiques, une des tâches de l'éleveur est de les guider afin d'éviter toute action destructrice. Les personnes qui utilisent les ressources de manière excessive, pour leur propre plaisir ou par négligence, risquent d'encourir une période de malchance (Humphrey 1993).

2. Induire et conserver la bonne fortune

L'idée de malchance est loin de recouvrir un terme générique désignant l'avènement d'un hasard malheureux. Il désigne une abstraction dont l'actualisation positive est traduite par le terme de fortune, ou grâce, qui est au cœur du rituel de consécration. Des animaux sont consacrés pour garder la fortune de la famille et il est impossible d'interpréter le rituel sans prendre en compte l'écologie des relations que la gestion de la fortune implique. La relation de protection propre à l'élevage inclut de manière hiérarchique deux types de relations dialectiques inhérentes à la gestion de la fortune : la conservation et la dispersion.

Il y a plusieurs types de fortune plus ou moins différenciés et actualisés selon les contextes (*huv zaya*, *az*, *zol*, *hishig*) mais l'enjeu de la consécration est la protection et la circulation d'une fortune appelée *hishig*.² Cette notion est difficile à définir dans la pratique. Selon Baasanjav, un éleveur Dörvöd : « *hishig* est une partie de quelque chose qui est bénéfique ». Selon un autre informateur : « Quelqu'un qui a du *hishig* n'a pas forcément beaucoup d'argent ou beaucoup de moutons, il peut avoir de bons amis et des bons

enfants ». Une signification de *hishig* est actualisée en relation avec un contexte particulier, comme la chasse et l'élevage.

Chasse

Dans le contexte de la chasse, le *hishig* se réfère à la proie demandée au maître surnaturel du territoire, le Père Blanc, ainsi qu'à la portion de viande que le chasseur doit garder pour lui et qui s'appelle la *hishgiin mah*, la viande contenant du *hishig*. Selon Dorjoo, un éleveur qui pratique la chasse : « Si le chasseur ne mange pas cette partie il perd sa fortune. La fortune de la chasse est appelée *angyn hishig* et c'est comme s'il n'avait pas chassé du tout ». L'animal entier est considéré comme du *hishig* mais les effets de la fortune sont contenus de manière métonymique dans la partie appelée *hishgiin mah*. Ces effets consistent en l'augmentation du potentiel de succès dans les futures activités du chasseur et surtout en la capacité d'obtenir à nouveau du gibier à la chasse.

Les effets de la fortune sont produits à travers la consommation de la *hishgiin mah* et le partage des autres parties du gibier. Selon Dorjoo : « Si un chasseur ne partage pas sa proie avec les autres chasseurs, le Père Blanc ne lui donnera plus du gibier car il aura vu qu'il est radin ». Il y a donc un contrôle contenu dans la mise à mort de l'animal dans la mesure où le chasseur tue à la fois pour lui-même et pour les autres. Après la mise à mort, le chasseur devient l'objet d'exigences de la part des autres chasseurs et du Père Blanc. Le chasseur doit partager ce qu'il ne produit pas (Hamayon 1990). Selon Chuluunbat, un autre chasseur : « lorsqu'on chasse dans une région éloignée, un sanglier par exemple, et que sur le retour, à proximité de l'endroit où on a chassé, on croise une personne, il faut lui donner une partie du gibier. Mais cela n'est pas nécessaire si l'on croise une personne près du camp ». Le partage immédiat détermine ainsi les résultats futurs de la chasse. Cette pratique est déjà mentionnée dans l'histoire secrète des Mongols (Even et Pop 1994 : 257, note 59 ; 292, note 9) mais de nos jours, elle est difficilement applicable car la plupart des espèces chassées sont protégées. Néanmoins, il y a chez les chasseurs Mongols qui guident les riches chasseurs étrangers sur leur territoire une réminiscence de cette pratique. Quand un chasseur étranger tue un bouquetin il prend généralement la peau et la tête, et le reste

² Ce terme a une histoire complexe et plonge ses ramifications dans l'histoire politique et religieuse de la Mongolie. Pour plus de détails voir Hamayon (1990: 630), Even et Pop (1994: 57, §70, 263, note 2), Atwood (2000: 86-139) Ruhlman (2008: 15), Charlier (2010: 35-50).

est jeté. Les chasseurs mongols se partagent la viande et certaines parties sont distribuées parmi les familles d'éleveurs vivant dans les environs. Comme le dit un chasseur : « tu dois partager ta fortune de chasse, *angyn hishig*, et avoir bon cœur, *saihan setgeltei* ». ³

Bien que les règles concernant le partage de l'animal et que les opinions liées à la localisation de la *hishgiin mah* peuvent varier d'un chasseur à l'autre, nous voyons que la gestion du *hishig* est au cœur de deux nécessités dialectiques que sont le partage et la conservation de relations. Dans son étude des Bouriates vivant en Mongolie de l'est, Rebecca Empson utilise les idées de séparation et de conservation du *hishig* pour analyser la façon dont une mère maintient une relation avec ses enfants dans un système de parenté patrilinéaire. La mère garde des cheveux et les cordons ombilicaux de ses enfants cachés dans un coffre. Comme Empson (2007b : 125) le dit :

Le cordon ombilical est à la fois une partie actuelle de la personne réalisée à travers la séparation et l'expression d'une relation qui, à travers la séparation peut réapparaître : sa conservation est réalisée à travers le départ, et permet la possibilité d'un retour. (c'est nous qui traduisons)

Le cordon ombilical et les cheveux témoignent de la relation mère-enfant et c'est la séparation qui permet la conservation de la relation sous une autre forme. De manière similaire, dans le contexte de la chasse, le partage de la proie détermine les relations futures entre le chasseur, le Père Blanc, et les autres chasseurs. La séparation du gibier à travers le partage actualise les effets de la consommation de la *hishgiin mah* et vice-versa. Ces effets sont la garantie de chasses ultérieures fructueuses. Le partage et la consommation appropriés supposent trois types de relation : des relations à l'environnement qui impliquent la connaissance des lieux où le *hishig* se trouve, des relations avec d'autres personnes qui impliquent une politique du partage, et des relations avec soi-même qui impliquent une attitude éthique. Ces trois types de relation sont présents dans la gestion du *hishig* dans un contexte d'élevage.

³ La qualité des intentions exprimée à travers la bonté du cœur est analysée à la fin de la section en relation avec l'idée de mérite.

Elevage

Durant l'été, une famille avait décidé de vendre du bétail afin d'avoir de l'argent en espèce. Avant la vente, la mère de la famille avait gardé un peu de laine qu'ils avaient disposé dans un petit sac supposé contenir le *hishig* de la famille car la conservation de la fortune garantit son bien-être, ainsi que la prospérité et la croissance du bétail. Selon Empson, cette fortune réside dans le bétail et s'appelle *malyn hishig*, la fortune du bétail. Elle est perçue comme une entité abstraite et contrairement au *hishig* de la chasse, elle n'a pas de lieux fixes. Elle est reproduite et transmise de générations en générations à travers le bétail. Les femmes qui vendent ou donnent du lait en gardent une petite partie pour elles comme la portion qui contient la fortune accumulée de leurs animaux (Empson 2002 : 138).

L'explication donnée par un informateur Bouriates à Empson (2002 : 139), afin de clarifier la notion de *hishig*, s'applique aussi aux Dörvöd :

Si tu veux comprendre ce que signifie la fortune, imagine une construction en briques. Si tu prends seulement une brique, il se peut que toute la construction s'écroule. Alors tu peux essayer de trouver la seule brique que tu peux prendre sans que l'édifice ne s'écroule mais cela risque de prendre toute une vie. Au lieu de ça, tu prends des précautions et à la place d'enlever une brique entière, tu grattes de la matière un peu à la fois sur différentes briques. De cette manière, tu t'assures d'en garder toujours un peu afin de maintenir le tout car il se peut que la matière recueillie contienne la fortune. (c'est nous qui traduisons)

Garder le *hishig* du bétail avant la vente est une façon de retenir sa partie inaliénable, celle qui garantit la prospérité de la famille. En même temps cette pratique permet au bétail vendu de devenir une marchandise aliénable. Dans la chasse et l'élevage, le *hishig* ne change pas de contenu sémantique mais de forme. Bien que la fortune de chasse ne soit pas directement produite et ne fasse pas l'objet d'une transmission comme la fortune de bétail, cette notion peut être qualifiée dans les deux cas de potentiel de croissance et de multiplication assurant le bien-être.

Les cinq organes principaux dans les abats contiennent également du *hishig* : le foie, les intestins, les poumons, le cœur et les reins. Ils sont considérés comme les cinq organes les plus importants dans le mouton, sa meilleure partie,

deej. Selon Tsetsegbal, l'épouse d'un éleveur : « Nous devons offrir les abats à d'autres personnes comme nous offrons des bonbons et des biscuits. Quand nous tuons un cheval ou une vache, nous pouvons aussi offrir une vertèbre. » Les abats sont offerts sans distinction de parenté. Selon Tsetsegbal, après avoir offert les abats, les voisins donneront aussi des abats lorsqu'ils tueront un mouton. Ainsi, partager son *hishig* n'est pas seulement un acte de générosité mais aussi une condition nécessaire pour en recevoir. Le partage assure la production des effets du *hishig*, la croissance et le bien-être. Il sépare pour contenir.

Dans le domaine de la chasse et de l'élevage, on peut observer la même tension constitutive entre le partage et la conservation. La relation entre le partage et la conservation de la fortune semble être déterminée par la notion bouddhiste de mérite, *buyan*. Selon Chabros (1992 : 156) :

Selon sa signification habituelle de « bonne fortune » ou de « bénéfice », *hishig* apparaît fréquemment sous la forme composée *buyan hishig* sans que cela ne modifie son sens. Le mot *buyan* semble intensifier la signification plutôt que de la modifier, et il apparaît parfois seul en gardant le même sens que *hishig*. (c'est nous qui traduisons)

Explicite ou pas, la relation entre *hishig* et *buyan* mérite d'être analysée car ces notions entretiennent des relations de cause à effet. Le mérite, contrairement au *hishig*, n'est pas quelque chose que l'on reçoit, mais quelque chose que l'on produit à travers ses propres actions considérées comme « bonnes » en relation avec une norme morale. Le terme *buyan hishig* implique une production volontaire de mérites qui est récompensée par l'obtention de *hishig*. Le *hishig* implique donc des actions volontaires et involontaires - production et obtention. L'action du partage du *hishig* produit du mérite qui lui induit un potentiel de situation favorable ou des transformations silencieuses pour le dire dans les termes de François Julien qui sont les conditions requises pour l'obtention et la conservation du potentiel de croissance sous une autre forme (Julien 2009). La relation d'entrelacs entre le volontaire et l'involontaire éclaire la notion de mérite car il ne peut y avoir de production de mérite sans un ordre moral extérieur qui le constitue et exige sa production.

Donner, c'est se constituer en personne morale, mais l'effet du don, l'obtention de *hishig*,

reste toujours incertaines. Comme le dit un informateur :

Ce n'est pas que nous sommes cent pour cent sûres que nous allons recevoir du *hishig* parce que nous avons partagé notre *hishig*. Néanmoins nous sommes plus ou moins sûres que nous allons en recevoir, mais nous ne savons pas quand, ni de qui. Le *hishig* peut venir de n'importe où, pas automatiquement de la personne à qui on a donné du *hishig*.

La même attitude envers le don a été observée par Laidlaw (2002 : 53) parmi les Jains :

Faire un *dan* (un don gratuit) est méritoire, un acte de *punya* ou bon *karma*. En tant que tel il est supposé, par un processus sur lequel personne n'a d'influence, de générer sa propre récompense, bien que personne ne sache quand et de quelle manière la bonne fortune résultante adviendra. (c'est nous qui traduisons)

Ainsi le mérite résultant du don désintéressé localise la personne au centre d'une toile cosmique virtuelle et impersonnelle de dons. En tant que point focal, la personne est à la fois le donneur et le receveur, le commencement et la fin d'une chaîne de causalité qui déploie ses effets dans un réseau indéterminé dans le temps et l'espace. Le don déclenche le processus d'effectuation de la chaîne de causalité, et l'espérance d'obtenir du *hishig*. L'obtention de *hishig* sanctionne la gestion fructueuse d'un équilibre entre l'égoïsme minimal de la conservation et l'altruisme maximal du partage permettant au *hishig* de déployer ses effets selon une spatialité et une temporalité anonyme. Le bien être dans ce contexte est un signe du statut moral d'une personne, de sa capacité à gérer la tension entre conservation et dispersion du *hishig*. Cette idéologie est à l'œuvre dans le rituel de consécration d'un animal.

3. Consécration

En Asie centrale comme en Asie du sud (Stépanoff 2011 : 175-202, Holler 2002 : 207-226, Heissig 1980, Ferret 2009), le rituel de consécration consiste à laisser vivre un animal d'élevage en renonçant à toute forme d'exploitation. En Mongolie, il s'agit d'un cheval, d'un bouc, d'un bélier ou d'un taureau. Consacrer un animal est une action méritoire, *buyantai*. L'animal est offert à une divinité afin d'obtenir sa protection et, corrélativement, de la bonne fortune, *hishig*. La consécration, également, sépare pour contenir.

Parmi les Dörvöd, l'animal est choisi en fonction de sa couleur. Celle-ci peut varier d'une famille à l'autre mais les couleurs de prédilection récurrentes sont le blanc pour le bouc et le bélier, le gris pour le cheval et le noir ou le roux pour le taureau. L'animal doit toujours être jeune et mâle. Il est qualifié de *hiimortoi*, ce terme désigne dans ce contexte son haut potentiel vital.

Lors de la consécration, un lama, prêtre bouddhiste, est invité à la yourte, celui-ci lit un livre religieux et brûle du genévrier en faisant trois fois le tour de l'animal dans le sens des aiguilles d'une montre. Le propriétaire fait de même. L'animal consacré est appelé *seter*, ce terme désigne les rubans de soie attachés à ses oreilles. Il est aussi appelé *setertei mal*, « bétail avec rubans ». L'animal consacré pâture avec les autres animaux du troupeau et tous les 9, 19 et 29 du calendrier lunaire l'éleveur brûle de l'encens autour de l'animal. Un étranger ou une femme ne peuvent toucher l'animal, le *hishig* de la famille s'en irait. Pour les mêmes raisons, ses poils ne sont jamais coupés.

Le *seter* est marqué comme les autres animaux du troupeau. Lorsqu'il s'agit d'un cheval, seul le père et le fils de la famille peuvent le monter et la selle et les étriers sont rangés près de l'autel domestique de la yourte, du côté masculin. L'animal est donc étroitement lié à la filiation patrilinéaire car il est transmis de père en fils. Il est castré. Les testicules sont mangés, ceux du cheval sont accrochés à sa queue et tombent en séchant. Ils ne sont pas utilisés. Parfois ils peuvent être simplement jetés. La castration rend l'animal unique. Il signifie également le renoncement au bénéfice de ses éventuels petits pour le troupeau familial.

Lorsque le *seter* devient trop vieux, il est déconsacré, un autre animal est consacré, et l'ancien *seter* peut être mangé. Il arrive que le *seter* soit volé et dans ce cas la divinité pour laquelle il était consacré retire sa protection et le *hishig* de la famille s'en va. Sa fonction est métonymique car il est la partie qui vaut pour le tout. Il est parfois comparé à une yourte qui protège les gens qui y habitent.

Avoir un *seter* est source d'inquiétude, il ne faut pas le perdre ni se le faire voler sous peine de subir la malchance générée par la divinité offensée. C'est la raison pour laquelle un éleveur peut décider de ne pas mettre de rubans à son animal

ou de faire faire un dessin, ou une statuette en bois⁴ de son animal consacré et de le placer sur l'autel domestique dans la partie nord de la yourte. Une personne, sans distinction de statut, douée en dessin, peut dessiner l'animal.



Photo de Lars Højer (2004 : 168)

Le propriétaire diminue ou évite ainsi les vols, les pertes et les attaques de loups. L'offrande vivante devient donc dans ce cas une relique. Pour Lars Højer, qui s'est intéressé aux *seter* parmi les Darhad de Mongolie du nord, il y a des raisons économiques et historiques à cette pratique. Pendant l'époque socialiste, le bétail était collectivisé et personne n'avait le droit de consacrer des animaux. Les familles gardaient leur *seter* secret et à cette fin une personne douée en dessin ou en sculpture pouvait réaliser un animal. Le dessin ou la statuette était alors consacré. Le dessin comportait sur son dos un mantra, une prière bouddhiste, choisie en fonction de la divinité concernée (Højer 2004 : 165). C'est toujours le cas de nos jours. L'image rituelle associe donc icônicité et indexicalité (Severi 2009 : 26). On peut émettre l'hypothèse selon laquelle la prière, qui n'est pas visible, actualise l'effet du dessin qui est de connecter le propriétaire à un esprit transcendant et ainsi de canaliser avantageusement le flux de *hishig*. L'interaction entre le texte et le dessin génère un effet d'enchâssement entre icônicité et indexicalité dans la mesure où la révélation du dessin, localisé au sein d'un champ démonstratif-l'autel domestique-n'implique pas

⁴ L'analyse de focalisera uniquement sur l'image rituelle.

seulement un effet visuel mais aussi un effet d'énonciation actualisé uniquement par le regard d'un spectateur puisque le mantra reste caché derrière le dessin.

Dans le dessin, on trouve généralement des éléments considérés comme positifs. Le *seter* est entouré de montagnes et de pâtures verdoyantes, et localisé sous des nuages, un soleil et parfois une lune. Il se trouve devant une table sur laquelle sont posés une ancienne théière, une lampe à huile utilisée pour la propitiation des dieux, et un pot d'encens fumant. De manière intéressante le cheval vient de la droite vers la gauche et reproduit ainsi le mouvement du soleil qui est aussi celui de l'attraction de la fortune. Selon Batsukh, un lama qui réalise parfois des dessins de *seter* : « l'important est la présence des éléments mentionnés ci-dessus sur le dessin. Peu importe si le dessin est maladroit ». L'assemblage des éléments prime donc sur leurs formes iconographiques.⁵

Le dessin semble réunir les éléments disparates nécessaires à la maintenance de l'environnement perçu dans sa globalité dans un état d'équilibre mentionné dans la première section. On retrouve dans la partie nord de la yourte, la partie la plus respectée, qui est aussi considérée comme la plus haute, les traits schématiques idéaux d'un monde en petit. La terre, les pâtures, le ciel, le soleil et la lune avec entre eux les montagnes et les nuages ainsi que le *seter*, mi-animal, mi-offrande, une offrande qui se trouve prolongée par la prière écrite au dos du dessin. L'image, comme l'animal vivant, devient un conteneur, un catalyseur et un véhicule de *hishig*, permettant un mouvement centripète vers l'éleveur et donc connecte différents niveaux cosmologiques rendus visibles plutôt que représentés par le dessin. Ce que l'image actualise et donne à voir, ce ne sont pas tant les traits iconographiques d'objets figurés mais plutôt un ordre de relations entre des éléments constituant l'environnement naturel. En d'autres termes, l'image rituelle actualise une métarelation, c'est-à-dire une relation englobant d'autres relations. La relation de protection englobe les relations de partage et de conserva-

tion nécessaires à l'induction du *hishig*. Elle lie de manière hiérarchique des éléments interdépendants localisés à différentes échelles du cosmos. Le dessin selle et révèle de manière métonymique des parties du réseau de liens, ainsi que les schèmes spatiaux et temporels qui organisent l'environnement et le transforment continuellement. Une caractéristique propre à un mode de relation à l'environnement que Descola nomme « analogisme » (2005 : 280-320). A ce schème relationnel correspond une stratégie de figuration qui donne « à voir tout à la fois que l'ensemble des existants est fragmenté en une pluralité d'instances et de déterminations, et qu'il existe toujours une voie par laquelle on pourra associer certaines de ces singularités » (2010 : 165).

Conclusions : seter et personne morale

Cet article a tenté de montrer la corrélation qu'il peut y avoir entre un mode singulier de relation à l'environnement et un mode de figuration. Comme l'a montré Severi (2007, 2009 : 11-41), l'image rituelle n'est pas seulement constituée d'un ensemble de symboles déchiffrables mais elle est aussi un système d'actions et de relations complexes.

Le dessin pour l'éleveur implique un changement de visibilité. Parmi les Dörvöd rencontrés, il n'y a pas de *seter* avec des rubans. Pour l'éleveur qui décide de faire faire un dessin de son animal, le *seter* passe de l'anonymat du troupeau à une visibilité accessible à tout visiteur dans la yourte. Le dessin crée dans le point de vue du visiteur une vision du propriétaire singulière en récapitulant les relations qui le lient à la divinité et à lui-même. Il récapitule et réplique sous une autre forme la relation de protection qui lie l'éleveur à la divinité et corrélativement la relation éthique réflexive générée par le mérite. Le dessin actualise matériellement la causalité entre constitution de la personne morale et protection. En d'autres mots, il agit comme connecteur-catalyseur et, en conséquence, comme un effet substitué. Comme le dit Strathern (1988 : 182) :

un effet substitué ... est souvent montré comme le résultat transformé de relations magnifiées à travers la réplication. Ces dernières sont donc doublement révélées, en tant qu'elles-mêmes et en tant qu'elles-mêmes sous une autre forme. (c'est nous qui traduisons)

Entre matérialité et immatérialité, visibilité et invisibilité, le dessin, à la manière d'un artefact,

⁵ Bien que la réalisation du dessin ne soit pas soumise à des canons esthétiques contraignants et collectivement partagés, la personne qui dessine peut avoir des d'exigences esthétiques personnelles vis-à-vis de sa réalisation.

en même temps selle et révèle des relations à la fois intérieures et extérieures à l'individu. Il constitue une biographie visuelle partielle, fragmentaire et plurielle de l'individu mâle et de ses ancêtres, puisque le dessin est transmis de père en fils, et la réfracte à la manière d'un prisme.

Pour conclure, la visibilité du *seter* n'est pas seulement soumise à un acte de perception du visiteur car il a une valeur supplémentaire qui est la connaissance. L'effet visuel du dessin n'est pas seulement la capture d'un profil parmi d'autres du propriétaire mais aussi un acte performatif qui consiste en la réalisation de celui-ci en tant que personne mâle méritoire, *buyantai*.

Bibliographie

- Atwood, C. P. 2004 *Encyclopedia of Mongolia and the Mongol Empire*. New York: Facts on File.
- Chabros, K. 1992 *Beckoning fortune. A study of the Mongol dalalya ritual*. Wiesbaden: Otto Harrassowitz.
- Charlier, B. 2010 *Faces of the Wolf, Faces of the Individual. Anthropological Study of Human, Non-Human Relationships in West Mongolia*. Ph.D. dissertation (unpublished): University of Cambridge.
- Descola, P. 2005 *Par-delà nature et culture*. Paris: Gallimard.
- Descola, P. 2010 *La fabrique des images. Visions du monde et formes de la représentation*. Paris: Somogy/Musée du quai Branly.
- Empson, R. 2002 *Integrating Transformations: a Study of Children and Daughters-In-Law in a New Approach to Mongolian kinship*. Ph.D. dissertation (unpublished): University of Cambridge.
- Empson, R. 2007b 'Separating and containing people and things in Mongolia' in *Thinking Through Things: Theorising Artefacts Ethnographically*. A. Henare, M. Holbraad, and S. Wastell (eds.) London: Routledge Press.
- Even, M-D., Pop, R. 1994 *Histoire secrète des Mongols*. Paris: Gallimard.
- Ferret, C. 2009 *Une civilisation du cheval. Les usages de l'équidé de la steppe à la taïga*. Paris: Belin.
- Gell, A. 1998 *Art and Agency. An Anthropological Theory*. Oxford: Clarendon Press.
- Hamayon, R. 1990. *La chasse à l'âme*. Paris: Société d'ethnologie.
- Heissig, W. 1980 *The Religions of Mongolia*. Berkeley: University of California Press.
- Højer, L. 2004 *Dangerous Communications: Enmity, Suspense and Integration in Post Socialist Northern Mongolia*. Ph.D. dissertation (unpublished): University of Cambridge.
- Holler, D. 2002 'The ritual of freeing lives' in *Religion and Secular Culture in Tibet. Tibetan Studies II*. H. Blezer (ed.) Proceedings of the ninth seminar of the international association for Tibetan studies: Leiden.
- Humphrey, C. et al. 1993 'Attitudes to nature in Mongolia and Tuva: a preliminary report' *Nomadic Peoples* 33: 51-61.
- Humphrey, C., Sneath, D. (eds.) 1995a *Culture and Environment in Inner Asia, Volume 1: The Pastoral Economy and the Environment*. Cambridge: The White Horse Press.
- Humphrey, C., Sneath, D. (eds.) 1995b *Culture and Environment in Inner Asia, Volume 2: Society and Culture*. Cambridge: The White Horse Press.
- Jullien, F. 2009 *Les transformations silencieuses. Chantiers, I*. Paris: Grasset.
- Laidlaw, J. 2002 'A free gift makes no friends' in *The Question of the Gift. Essays across disciplines*. London: Routledge.
- Ruhlman, S. 2008. Une curieuse pâtisserie en forme de semelle/A Mongolian pastry.,
- *Anthropology of Food*, S0, Varia, le numéro permanent, [En ligne], mis en ligne le 15 décembre
- 2008. URL: <http://aof.revues.org/document5593.html>.
- Stépanoff, C. 'Saillances et essences. Le traitement cognitif de la singularité chez les éleveurs de rennes tou (Sibérie méridionale)' *L'Homme*, 200:175-202.
- Strathern, M. 1988 *The Gender of the Gift. Problems with Women and Problems with Society in Melanesia*. California: University of California Press.
- Severi, C. 2007 *Le principe de la chimère. Une anthropologie de la mémoire*. Paris: Rue d'Ulm.
- Severi, C. 2009 'La parole prêtée. Comment parlent les images?' *Cahiers d'anthropologie sociale*, 5: 11-41.
- Yenhu, T. 1995 'A comparative study of the attitudes of the peoples of pastoral areas of Inner

Asia towards their environments' in *Culture and Environment in Inner Asia*: 2. C. Humphrey and D. Sneath (eds.) Cambridge: The White Horse Press.

Introduction

In contemporary Mongolia, the combined influences of "shamanism", "Buddhism"⁶, socialism and the emergence of the market economy at the end of the Soviet domination in the 90s, gave rise to a mosaic of perceptions of the natural environment. The Dörvöd, who belong to an ethnic minority of nomadic herders living in west Mongolia, have diverse perceptions of nature ranging from socialist ideas according to which animals as well as the natural environment are dominated and exploited thanks to the human intelligence and work to other ideas conveying the christian division between soul/mind and body, society and nature. These multiple influences shape their religious, scientific, ecological and utilitarian discourses about the animals and the environment.

This article inspired by Descola's recent work, aims at analyzing the link between a particular way of interacting with the Dörvöd's environment, which should ideally remain in a state of balance, and the figurative strategy at work in the realization of the ritual image of a consecrated animal. The main focus of the analysis is not so much the aesthetic dimension of the artefact as its "agency", that is, an intentionality attributable to those persons (and things, ...) who/which are seen as initiating causal sequences of a particular type (Gell 1998).

The article divides into three sections. The first section describes and analyzes the attitude of the Dörvöd towards the exploitation of the natural resources. In the second section, this attitude is related to the idea of good fortune, *hishig*. The third section is devoted to the analysis of the link between the relationship the Dörvöd have with the environment and the expected effects of the ritual image. In the conclusion, the ritual image is considered as a complex system of actions and relationships (Severi 2007, 2009: 11-41).

⁶ Shamanism and Buddhism are used as generic terms gathering a great variety of beliefs and practices.

1. Maintaining the environment ideally in a state of balance

Among the Dörvöd, the consecration of animals conveys a perception of the environment according to which the use of the natural resources must be balanced. The maintenance of a state of balance between man and nature is based on a moral order. Such an ideology is expressed in a legend about Tsagaan Aav, the supernatural master of the land and the wild animals. Buddha was said to have divided and given specific food to all the animals. The sharing out of food began a long time ago when men and animals still ate the same food. One day a mother and her daughter were eating grass next to a mare and its foal. The mother and the daughter were eating faster than the horses. They ate the share of the grass reserved for the animals. In order to solve this problem, Tsagaan Aav and Buddha decided to give out different foodstuff to men and horses; meat for men and grass for horses.

In the countryside, the elders often remind the youth not to cut live trees, dig holes, urinate or wash in a river as this would generate pollution, *buzar*, and offend the spirits of the land, *lüs*, which are generally located at the water sources. They would send diseases to take revenge. These data echo the information collected by the researchers of the MacArthur Project (Humphrey and Sneath 1995a, 1995b) on Environmental and Cultural Conservation in various regions of Inner Asia. People were asked: "Do you cut trees and grasses? If so, how and why?" Here are some of the replies the researches received: "No, we don't. According to our customs, we should not cut any plants or needlessly kill any animals", "We do not cut green grasses. If we did, nature would be angry".

Another answer was:

According to old people, in the past it was the custom that one could cut off a few branches from the trees, but not all of them on one limb of a tree. It was said that the felling of trees would anger the Gazaryn Luust (dragon-spirit of the earth) and that people who did so would get sick and maybe die. (Yenhu 1995: 12)

The story about the conflicting relationship between the mare, its foal and the humans conveys the idea that keeping nature in balance, a state of normality which is regulated by the spirit master of the land, means allowing the

different entities of the environment to exist in their own way. In this context, as part of an all-encompassing system, human beings are allowed to live as humans should. They can use natural resources if necessary, just as animals may eat plants or other animals for their survival. It is thought that people who overuse resources for their own pleasure, or through negligence, may incur misfortune as a result. In the case of domesticated animals, the herder's task is to guide them away from destructive activities (Humphrey et al. 1993: 51).

2. Inducing and containing good fortune

"Misfortune" is not a generic term referring to the occurrence of an unhappy hazard but an abstraction whose positive actualization is translated by the term "fortune", or "grace", which is at the heart of the ritual of consecration. Animals are consecrated to keep the fortune of the family. It is impossible to interpret the ritual without taking into account the ecology of the relationships the management of fortune involves. The relationship of protection peculiar to herding includes two other types of dialectical relationships involved in the management of fortune: containment and dispersion.

There are several types of fortune more or less differentiated and actualized according to the contexts (*huv zaya*, *az*, *zol*, *hishig*) but the stake of the consecration is the protection and the circulation of a particular type of fortune called *hishig*.⁷ Defining this notion is difficult in practice. For Baasanjav, a Dörvöd herder: "*hishig* is a part of something which is beneficial to us". According to another informant "Somebody who has *hishig* does not automatically have a lot of money or sheep; he/she can have good friends and good children." The *hishig* must be understood in relation to a particular context such as hunting and herding.

Hunting

When hunting the *hishig* refers to the prey which is asked from Tsagaan Aav and to the share of meat the hunter must keep for himself, the

hishgiin mah (meat containing *hishig*). According to Dorjoo, a herder who sometimes hunts: "If the hunter does not eat this part, which is called *angyn hishig* [hunting fortune] he loses his *hishig*. It is as though he had not hunted at all." The whole animal is called *hishig* but the effects of fortune are metonymically contained in a particular piece called *hishgiin mah*. Consuming this piece of meat increases the hunter's potential of success in future activities and above the capacity to obtain game again.

The effects of fortune are produced through the consumption of the *hishgiin mah* and the sharing of the other parts of the game. According to Dorjoo: "If the hunter does not share the animal he has hunted, he will not be able to hunt anymore, as Tsagaan Aav will have seen that he is mean." There is a control embedded in the kill. The hunter does not hunt only for himself but also for the others. After the kill the hunter becomes the focus of the expectations of others and of Tsagaan Aav. He does not share what he does not produce (Hamayon 1990). According to Chuluunbat, another hunter, "If we have hunted a wild boar, for instance, far away on horseback, and we meet somebody on our way, we should give him/her a part of the animal. The piece of meat must be given away if we meet a person near the place where we hunted but it is not necessary to share the prey if we meet somebody near the encampment." As if the immediate sharing was necessary to be able to hunt again. Although this practice is already mentioned in the Secret History of the Mongols (Even and Pop 1994: 257, note 59; 292, note 9), nowadays this practice is much less common as most species are protected. However, among the Mongolian hunters who guide foreign hunters, there is a reminiscence of this practice. When a foreign hunter kills a wild sheep, for instance, he takes the skin and the head, and the rest is thrown away. The body is shared among the Mongolian hunters and some parts of the meat are distributed among the neighbouring yurts. As one guide mentioned: "You have to share your hunting fortune, *angyn-hishig*, and be good hearted, *saihan setgeltei*."⁸

⁷ This term which has a complex history originates in the political and religious history of Mongolia. For more details see Hamayon (1990: 630), Even et Pop (1994: 57, §70, 263, note 2), Atwood (2000: 86-139) Ruhlman (2008: 15), Charlier (2010: 35-50).

⁸ The quality of intentions as expressed through the kindness of the heart is analyzed in relation to the idea of merit at the end of this section.

Although the rules concerning the sharing of an animal and the opinions related to the location of the *hishgiin mah* vary from one hunter to another, we can see that the *hishig* lies at the heart of two dialectical necessities: namely, sharing and containing. The separation determines the containment of the relation. In her study of the Buriat living in the Bachireet district (East Mongolia) Empson uses the ideas of separation and containment of *hishig* to think about the way a mother maintains a relationship with her child in a patrilineal kinship system. The mother keeps some hair and the umbilical cord of her child hidden in the family chest. As Empson (2007b: 125) says:

The umbilical cord is both an actual part of a person achieved through separation and an expression of a relationship that, through separation, can reappear: its containment is achieved through departure, but it remains in order to allow for the possibility of return.

The umbilical cord and the hair accounts for the mother-child relationship. The separation allows the containment of the relationship under another form. Similarly, in the context of hunting, the sharing of the prey determines the future relationship between the hunter, Tsagaan Aav and the other hunters. It can be argued that the separation of the game through the sharing actualizes the effects of the consumption of the *hishgiin mah*, and vice-versa. These effects are the guarantee of successful hunts. The sharing produces effects which are appropriated, contained by the hunter. He must share the meat in order to keep the *hishig*, which involves three types of relationships: firstly, the relationship with the environment (he must know where the *hishig* is), secondly, the relationship with other persons, which involves a politics of sharing, and thirdly, the relationship with oneself, which implies an ethical attitude. In connection with herding these three forms of relationship are also present in the management of *hishig*.

Herding

In summer a family decided to sell some cattle so as to have some cash. Before the sale they took a tuft from the goat's wool which they put in a bag containing the *hishig* of the family. The containment of fortune insures the well-being of the family, the prosperity and the growth of the cattle. According to Empson, that fortune resides

in cattle and is called the fortune of the herd, *malyn hishig*. It is perceived as an abstract entity, and unlike the hunting *hishig*, it has no fixed location. It is reproduced from generations to generations through the herd. Therefore women who sell or give milk, for instance, keep a little of it for themselves as the sacred portion which contains the accumulative fortune of their animals (Empson 2002: 138).

The explanation given by a Buriat informant to Empson (2002: 139), in order to clarify the notion of *hishig*, also reflects the Dörwöd view:

... if you want to understand what fortune means, imagine a brick building. If you take just one brick out, the whole building might fall down. You may try to find a single brick you can take so that the building still remains. Maybe in your whole life you cannot find this brick, so instead you take precautions. You decide not to take a whole brick out but just scrape away a little at a time from different bricks. In this way you ensure you always keep a little back in order to maintain the whole: it may contain the fortune.

Keeping the *hishig* of the cattle before the sale is a way to retain the inalienable part of it, the part which guarantees the family's prosperity. This practice makes cattle an alienable commodity. In both contexts, hunting and herding, the concept of *hishig* does not change in content but in form. Although the hunting fortune is not directly produced and is not transmitted like the fortune of the herd, this notion can be qualified in both cases as a potential of growth and multiplication ensuring the well-being.

The five main organs which are eaten with the innards are also considered to be endowed with *hishig*: the liver, the lungs, the intestines, the heart, and the kidneys. They are considered as the five most important organs in the body of the sheep. The innards are considered to be the best part, *deej*. According to Tsetsegbal, a herder's wife: "We have to offer the innards to other people in the same way as we offer sweets and biscuits. When we kill a horse or a cow, we can also offer the vertebrae". The innards were offered to neighbours without any kind of kinship distinction. According to Tsetsegbal, if neighbours are offered innards of an animal, they should give innards themselves when they kill a sheep. So sharing one's *hishig* is not only an act of generosity, but also a necessary condition to receive *hishig*. The sharing ensures the produc-

tion of the effects of *hishig*, the growth of well-being. It separates in order to contain.

As far as herding and hunting are concerned, we can observe the same constitutive tension between sharing and containing. The relationship between the sharing and the containment of fortune is one of merit, *buyan*. According to Chabros (1992: 156):

In its sense of “good fortune” or “benefit”, *kesig* occurs frequently in the compound *buyan kesig*, with the same meaning. The word *buyan* seems to intensify the sense rather than modifying it, and occasionally occurs on its own in the same sense.

Explicit or not, the causal relationship between *hishig* and *buyan* is interesting to analyse. The merit, contrary to *hishig*, is not something you receive, but something you produce through actions considered to be ‘good’ or in keeping with a moral norm. The term *buyan hishig* involves a voluntary production of merit which is rewarded by obtaining *hishig*. The *hishig* involves voluntary and non-voluntary actions (producing and obtaining). Sharing one’s *hishig* produces merit, which induces a potential of situation or silent transformations (Jullien 2009) that are necessary conditions to obtain and contain the potential of growth under another form. The interwoven relationships between the voluntary and the involuntary highlight the notion of merit as there cannot be a production of merit without an external moral order which constitutes it and demands its production.

To constitute oneself as a moral person implies giving, but the effect of the gift (obtaining *hishig*) always remains uncertain. As an informant says:

It is not like we are one hundred per cent sure that we are going to receive *hishig* because we shared our *hishig*. Nevertheless, we are quite sure to receive some, but we do not know when and from whom. The *hishig* can come from anywhere, not automatically from the person to whom we gave *hishig*.

The same attitude to the gift has been observed by Laidlaw (2002: 53) among the Jains:

Making a *dan* [free gift] is meritorious, an act of *punya* or good *karma*. As such, it is expected, by an entirely impersonal process over which no one has any influence, to bring its own reward, although one cannot know when or in what manner the resulting good fortune will come.

So the merit deriving from the disinterested gift locates the person at the heart of a virtual and impersonal cosmic web of gifts. As a centre, the person is the giver as well as the receiver, the beginning and the end of a causality chain that deploys its effects into a temporally and spatially undetermined network. The gift triggers the process of effectuation of the causality chain, and the hope for *hishig*. The obtaining of *hishig* sanctions the successful maintenance of a balance between the minimum selfishness of containment and the maximal altruism of the sharing, allowing the *hishig* to deploy its effects according to an anonymous space and time. The well-being reflects the moral status of a person, which depends on his/her capacity to manage the tension between the containment and the dispersion of *hishig*. This ideology is at work in the ritual of consecration of an animal.

3. Consecration

In Inner and South Asia (Stépanoff 2011: 175-202, Holler 2002: 207-226, Heissig 1980, Ferret 2009), the ritual of consecration consists in renouncing any form of exploitation of a herd animal. It must not be killed. In Mongolia, a horse, a male goat, a male sheep or a bull can be consecrated. The consecration is a meritorious, *buyantai*, action. The animal is offered to a divinity in order to obtain its protection and, correlatively, good fortune, *hishig*. The consecration separates to contain as well.

Among the Dörvöd, the animal is chosen according to its colour. The colour can vary from a family to another but the favorite colours are the white for the male goat and the male sheep, the grey for the horse and the black or the red for the bull. The animal must always be a male. It is qualified as *hiimortoi*, a term that refers to its high vital potential.

During the consecration, a lama (Buddhist priest) is invited in the yurt. He reads a religious book, burns juniper and turns around the animal clockwise. Afterwards, the owner burns juniper and turns around the animal in his turn. The animal is called *seter*, meanings that silk ribbons are attached to its ears. It is also called *seterteimal*, “cattle with ribbons”. The consecrated animal pastures on with the other animals and every 9th, 19th and 29th of the lunar calendar the herder burns incense around the animal. A stranger or a woman cannot touch it otherwise the

hishig would go away. Its hair are never cut for the same reason.

The *seter* is branded like the other animals of the herd. When the consecrated animal is a horse, only the father and the son of the family can mount it. The saddle and the stirrups are kept near the domestic altar in the male side of the yurt. The animal is thus closely linked to the patrilineal descent as it is transmitted from father to son. It is castrated. Its testicles are eaten, those of the horse are attached to its tail and fall when they are dry. They are not used. Sometimes, they can just be thrown away. The castration makes the animal unique and expresses the will to renounce the possible benefits from the offspring of the herd.

When the *seter* becomes too old it is deconsecrated and another animal is consecrated. The former *seter* can be eaten. If it is stolen the divinity to which it was offered withdraws its protection and the *hishig* of the family goes away. It has a metonymic function, it is the part that stands for the whole. The *seter* is sometimes compared with a yurt that protects the people who live in it.

So, to own a *seter* may be a source of worries. That is why a herder may decide not to attach ribbons to his animal. He will rather make a picture or even a wooden statuette⁹ of it and place the picture or the statuette on the domestic altar in the northern side of the yurt. Anybody without distinction of status, who is gifted in drawing, can draw the animal.



Photo by Lars Højer (2004: 168)

⁹ The analysis will only focus on the ritual image.

In doing so, the owner diminishes or avoids the thefts, the losses and the attacks of wolves. The live offering thus becomes a relic. For Lars Højer, who paid attention to the *seter* among the Darhad Mongols in north Mongolia, there are economic and historical reasons for this practice. During the socialist period, the herds were collectivised and people were not allowed to consecrate an animal. A person could realize a drawing or a statuette of the *seter* which was kept secret. A mantra, a Buddhist prayer, chosen in relation to a particular divinity was inscribed at the back of the picture (Højer 2004: 165). It is still the case nowadays. The ritual image combines iconicity with indexicality (Severi 2009: 26). We can argue that the invisible prayer actualizes the effect of the drawing which is the connection between the owner and a transcendent spirit, and correlatively, the efficacious channelling of the flow of *hishig*. The interaction between the text and the drawing generates an effect of embedding of iconicity and indexicality. The drawing localized inside a demonstrative field – the domestic altar – does not only imply a visual effect but also an enunciation act actualized uniquely through the human sight as the mantra remains hidden behind the drawing.

In the picture, we generally find elements positively considered. The *seter* is surrounded by mountains and green pastures, and is localized under the clouds, the sun and sometimes the moon. It stands in front of a table on which an old tea pot, a butter lamp used to propitiate the divinities, and a pot of burning incense are located. Interestingly, the horse comes from the right to the left and so reproduces the trajectory of the sun, which is also the direction in which the fortune is attracted. According to Batsukh, a lama who sometimes realizes drawings of *seter*: “The most important is the presence of the above mentioned elements in the picture. Notwithstanding the quality of the drawing”. The assemblage of the elements is more important than their iconographic forms.¹⁰

The drawing seems to gather all the disparate elements which are necessary to maintain the

¹⁰ Although the realization of the drawing does not have to meet any constraining and collectively shared aesthetic canons, the drawer may express personal aesthetic demands in his/her own work.

environment in a global state of balance as mentioned in the first section. In the northern part of the yurt, which is also the “highest” and the most respected one, the simplified ideal traits of a world in miniature are gathered. The earth, the pastures, the sky, the sun and the moon with, between them, the mountains and the clouds, the *seter* – half animal, half offering – backed up by the written prayer behind the picture. So, like the live animal, the picture becomes a container, a catalyst and a vehicle for *hishig* allowing a centripetal move towards the herder and, consequently, connects different cosmological levels made visible rather than represented by the drawing. What the picture actualizes and makes visible are not only the iconographic traits of figured objects but also a particular order of relationships between the elements which constitute the natural environment. In other words, the ritual image actualizes a meta-relationship, that is, a relationship that encompasses other relationships. The relationship of protection encompasses the relationship of sharing and containing, which are necessary to the induction of *hishig*. It links interdependent elements belonging to different cosmological scales. The drawing metonymically conceals and reveals parts of the network of links, as well as the temporal and spatial schemes which organize the environment and continuously transform it. This type of relationship to the environment is called “analogism” by Descola (2005: 280-320). This relational scheme is correlated to a figurative strategy that shows simultaneously that “l’ensemble des existants est fragmenté en une pluralité d’instances et de déterminations, et qu’il existe toujours une voie par laquelle on pourra associer certaines de ces singularités” (2010: 165).

Conclusions: the *seter* and the moral person

This article attempted to show the correlation between a particular type of relationship to the environment and a mode of figuration. As Severi

argues (2007, 2009: 11-41), the ritual image is not a whole of symbols ready to be deciphered but also a system of actions and complex relationships.

For the herder, the drawing involves a change in visibility. The Dörvöd whom I met had no *seter* with ribbons. For the herder who decides to have his animal drawn, the *seter* is no longer an anonymous member of the herd. It gets a visibility accessible to any visitor in the yurt. The drawing creates in the point of view of the visitor a particular perception of the owner by recapitulating the relationships that link him to the divinity and to himself. It recapitulates and replicates under another form the relationships that link the herder and the divinity, and correlatively, the reflexive and ethical relationship generated by the merit. The drawing actualizes materially the causality between the constitution of the moral person and the relationship of protection. In other words, it works as a connector-catalyst and, as a consequence, as substituted effect. As Strathern (1988: 182) says:

a substituted effect ... is often staged as the transformed outcome of relations magnified through replication. These latter are thus doubly revealed, as themselves and as themselves in another form.

Between materiality and immateriality, visibility and invisibility, the drawing conceals and reveals in the same way as an artifact the inner and outer relationships of an individual. It constitutes and refracts like a prism a plural fragmentary and partial visual biography of the male individual and his ancestors as it is transmitted from father to son.

To conclude, the visibility of the *seter* is not determined by the perception of a visitor. Vision, in this context, is not only perception, as it has a complementary value, which is knowledge. The visual effect of the drawing is not only the “capture” of one profile of the owner among others, but also a performative act, which is the realization of what he is, a male and meritorious, *buyan-tai*, person.

Catégorisation de la couleur : entre l'universel et le particulier

Yasmina JRAISSATI

Maître de conférence Département de Philosophie Université Américaine de Beyrouth (AUB)

Résumé

La discussion sur les facteurs sous-tendant la catégorisation de la couleur s'étend sur plus d'un siècle de recherche, et se polarise aujourd'hui entre deux positions clairement distinguées : l'universalisme, prôné par la théorie des termes basiques de couleur, selon laquelle les catégories de couleur se fondent sur des mécanismes perceptifs et cognitifs ; le relativisme linguistique et culturel, cristallisée autour de l'hypothèse Sapir-Whorf, qui soutient que les catégories résultent de l'usage du langage. Dans la littérature, ces deux possibilités sont traitées comme si elles épuisaient l'espace logique. Des mécanismes cognitifs et perceptifs, ou du langage et de la culture, seul l'un ou l'autre type de facteur est vu comme une explication possible de la catégorisation de la couleur. Dans ce qui suit, je montre les limites de cette dichotomie, et, en me basant sur la littérature, suggère qu'une troisième possibilité logique ne peut pas être exclue : la catégorisation peut être due à des mécanismes perceptifs, cognitifs et linguistiques, culturels à la fois.

Mots-clés

Perception, Catégories de couleur, Relativisme, Universalisme

Color categorization : between the universal and the particular

Abstract

The discussion regarding the factors underlying color categorization is over a century old. Today, it polarizes between two clearly distinguished stands: Universalism, offered by the basic color terms theory according to which color categories are grounded on perceptual and cognitive mechanisms; linguistic and cultural relativism, that crystallizes around the Sapir-Whorf hypothesis, which argues that categories result from language use. In the literature, these two possibilities are treated as if they exhausted the logical space of possibilities. Furthermore, either cognitive and perceptual mechanisms or language and culture are viewed like a possible explanation of color categorization. In what follows, I show the limits of this dichotomy. Taking the literature as a starting point, I suggest that a third logical possibility cannot be excluded: categorization can be due to perceptual, cognitive, linguistic and cultural mechanisms, at once.

Keywords

Perception, Color, Categorization, Sapir-Whorf, Relativism, Universalism

1. Introduction

Nos catégories sont constitutives de notre pensée. Nous ne mangeons jamais la même pomme deux fois, mais nous sommes en mesure de déterminer que ce fruit, dont la couleur, la texture et la saveur varient, appartient à la

catégorie « pomme » à travers le temps et l'espace. Dans le cas de la couleur, la question de comment nous parvenons à déterminer l'extension de la catégorie « bleu » par exemple est d'autant plus pressante. Contrairement au cas des fruits, qui sont des entités discrètes,

la description physique de la couleur en fait un continuum. Nos impressions de couleur résultent de l'interaction des longueurs d'onde de la lumière, avec des surfaces ayant des propriétés de reflectance spécifiques, avec notre appareil perceptif. Les longueurs d'ondes, les stimuli ultimes de notre impression de couleur, varient de façon continue. Et pourtant, notre rapport cognitif à la couleur est typiquement discontinu. Nous nommons les couleurs des objets de façon quotidienne, et distinguons même certains objets entre eux en fonction de leur couleur. Si la discontinuité de la couleur n'est pas dans le monde, comment expliquer notre rapport discontinu à la couleur ? La réponse à cette peut suivre deux directions. Puisque la discontinuité de nos catégories de couleur n'est pas dans le monde perçu, elle est donc issue du sujet percevant. Soit elle résulte de nos mécanismes perceptifs et cognitifs, universels, soit elle résulte de notre langue, particulière.

La question spécifique du rapport entre langage et perception remonte au moins au dix-neuvième siècle. Pour les chercheurs de cette époque, l'absence de terme pour « bleu », dans le grec antique des écrits homériques (Gladstone, 1858), ou dans le sanskrit des hymnes Veda (Geiger, 1880), comme son absence dans la langue des insulaires du Torres Straight, en Nouvelle Guinée (Rivers, 1901), indique l'insensibilité de ces populations au bleu. Dans ce contexte théorique, la langue est le seul moyen d'accéder à l'esprit de l'être humain. Langue et culture sont étroitement liées à l'esprit et au cerveau. Une culture dite primitive, ou qui ne présente pas les mêmes avancées technologiques et sophistication que celle de l'homme blanc de l'Europe de l'ouest, est primitive parce que l'esprit et le cerveau desquels elle est issue sont primitifs, c'est-à-dire qu'ils n'auraient pas atteint leur plein développement (Gobineau, 1853-1855). A l'arrière-plan de cette approche de l'homme, de ses capacités cérébrales et perceptives et de leur relation à la culture, est un universalisme Européocentriste. L'homme est un être universel, en développement. Toutes les races humaines sont vouées à achever le même accomplissement culturel que celui atteint par l'homme

blanc, au bout de la chaîne de l'évolution de l'espèce humaine.

C'est en réaction à un tel universalisme que le relativisme linguistique et culturel voit le jour, soutenu par Franz Boas (Boas, 1938). Son argument est que race et culture sont deux phénomènes indépendants. Par conséquent, une culture moins avancée technologiquement et moins sophistiquée n'indique pas une race elle aussi moins développée. De plus, culture et langage sont des outils au service du besoin d'une population. Les sociétés vivant dans d'autres environnements, avec d'autres structures sociales, ont d'autres besoins. Ainsi, les cultures et les races ne peuvent être ordonnées sur une ligne évolutionnaire. Elles sont différentes, et donc incommensurables.

Whorf, élève de Boas, ainsi que de Sapir adopte ce relativisme culturel et linguistique, et le développe. Non seulement les langues et les cultures sont différentes et incommensurables, produisant des catégories linguistiques spécifiques aux différents besoins des différentes populations, mais la langue façonne à son tour la pensée, et plus généralement les capacités intellectuelles, telles que la perception (Whorf, 1956). En cela consiste l'idée centrale de l'hypothèse Sapir-Whorf.

Appliquée au cas de la couleur, l'hypothèse Sapir-Whorf implique donc deux choses distinctes :

- La catégorisation de la couleur est déterminée par le langage
- Les catégories de couleur déterminent la perception de la couleur

En 1969, Berlin et Kay publient une monographie qui apporte un nouveau rebondissement à la littérature sur la catégorisation de la couleur (Berlin & Kay, 1969). En se tournant vers leurs prédécesseurs tels Rivers, ils reconnaissent que la catégorisation de la couleur est universelle, et non pas relative aux langues et cultures. Mais contrairement à leurs prédécesseurs, Berlin et Kay reconnaissent également avec Boas que race et culture sont deux phénomènes indépendants. Ainsi, bien que certaines populations n'aient pas de terme pour « bleu », cela n'implique pas que leur système perceptif ne soit pas pleinement évolué, ni qu'ils ne perçoivent pas cette couleur, mais plutôt que leur lexique n'est pas aussi

évolué que celui d'autres cultures. Berlin et Kay proposent donc que la catégorisation de la couleur est bien universelle, dans la mesure où on retrouve les mêmes catégories à travers les cultures. Cependant, ce lexique de la couleur évolue. Et cette évolution du lexique explique pourquoi à certaines cultures manquent certains termes de couleur. Berlin et Kay s'opposent ainsi à l'hypothèse Sapir-Whorf et proposent au contraire :

- La catégorisation de la couleur est déterminée par nos mécanismes perceptifs
- Les catégories de couleur ne déterminent pas la perception de la couleur

Dans les 40 ans qui nous séparent de la publication de cette monographie, la recherche sur la catégorisation de la couleur a d'abord été dominée par la théorie des termes basiques (Kay, 2002 ; Kay, 1975 ; Kay, 1999 ; Kay & Berlin, 1997 ; Kay et al., 1991 ; Kay & Kempton, 1984 ; Kay & McDaniel, 1978 ; Kay & Regier, 2006 ; Kay & Regier, 2003 ; Kay & Webster, 2005 ; Kay & Cook, 2005). Dans les dix dernières années cependant, l'hypothèse Sapir-Whorf de relativisme linguistique connaît un regain de popularité, soutenu par des résultats expérimentaux robustes concernant la deuxième thèse, celle de l'influence des catégories sur la perception de la couleur (Franklin et al., 2008 ; Franklin et al., 2008 ; Gilbert et al., 2006 ; Kay & Kempton, 1984 ; Roberson et al., 2000 ; Roberson et al., 2008 ; Siok et al., 2009 ; Tan et al., 2008 ; Winawer et al., 2007).

Comme en témoigne l'histoire de la recherche sur le rapport entre culture et perception, le débat est fortement polarisé. Si aujourd'hui universalistes et relativistes convergent quant à l'influence plusieurs fois observée de la culture sur la perception, ils divergent encore sur ce qui, initialement, détermine les catégories. Les relativistes soutiennent que les catégories résultent exclusivement du langage, même s'ils reconnaissent quelques contraintes perceptuelles minimales. Les universalistes soutiennent que les catégories résultent exclusivement de nos mécanismes perceptifs, même si certaines influences extérieures sont admises.

Pourtant à la question de qu'est-ce qui détermine la catégorisation, il existe trois réponses dans l'espace logique, non pas deux : (a) Les mécanismes perceptifs, (b) la langue et la cul-

ture, (c) les mécanismes perceptifs ainsi que la langue et la culture. Dans ce qui suit, je voudrais démontrer que les résultats de la littérature existante ne peuvent pas exclure cette troisième voie.

2. Les limites du relativisme et de l'universalisme

Dans leur étude, Berlin et Kay démontrent l'universalité de la catégorisation de la couleur par une comparaison interculturelle de lexiques. En se basant sur une dizaine de langues étudiées sur le terrain, et sur des données ethnographiques sur plus de soixante-dix langues, la théorie des termes basiques argue qu'il existe au plus onze termes basiques de couleur (Berlin & Kay, 1969). Certains lexiques, moins développés que d'autres, ont moins de termes. Cependant, tous les lexiques au même stade d'évolution, ont les mêmes catégories de couleur, et par conséquent, des partitionnements similaires de l'espace des couleurs. Une langue de stade 1 comporte 2 catégories basiques, « noir » et « blanc ». Une langue de stade 2 en comporte 3, « noir », « blanc » et « rouge ». Ainsi, à chaque stade de l'évolution, émerge une nouvelle catégorie dans un ordre spécifique. Après « rouge », émergent « jaune », « vert », « bleu », puis « marron », « violet », « orange », « rose » et « gris ».

La thèse universaliste est renforcée par une étude étendue des lexiques de couleur : le World Color Survey (WCS, <http://http://www.icsi.berkeley.edu/wcs/>) qui recense aujourd'hui 110 langues de pays non industrialisés. A travers ces 110 langues, on retrouve les mêmes régularités (Cook et al., 2005). De plus, les points focaux des catégories, ou meilleur exemple des catégories, sont eux aussi universels. Ils sont pris alors pour structurer les catégories.

Dès le départ, le défi principal de la théorie des termes basiques, au-delà de démontrer l'universalité de la catégorisation, a été de l'expliquer : Pourquoi les catégories sont-elles universelles ? Pourquoi émergent-elles dans cet ordre spécifique ? Depuis 1969, les défenseurs de l'universalisme ont soutenu que les catégories de couleur étaient universelles, parce qu'elles étaient directement fondées sur nos mécanismes perceptifs de bas niveau (Kay & McDaniel, 1978). Plus précisément, la proposition était que les points focaux, aussi appelés prototypes, étaient fondés sur les couleurs pures de Hering, qu'on considé-

rait alors résulter de l'activité des cellules à opposition chromatique dans le corps genouillé latéral, au bout de la fibre optique (Rosch, 1972 ; Rosch, 1972 ; Rosch, 1973 ; Rosch & Olivier, 1972 ; Kay & McDaniel, 1978). Ainsi, « noir », « blanc », « rouge », « jaune », « vert » et « bleu », sont des couleurs primaires qui émergent graduellement dans le lexique, et sont fondées sur les réponses neuronales d'un certain type de cellules. « Orange », « rose », « violet », « gris » et « marron », seraient des couleurs complexes, résultant du mélange des couleurs primaires.

A partir des années 1990, cette approche est cependant fortement mise en cause. Non seulement on observe certaines disparités entre les langues dans la localisation du point focal (Regier et al., 2007), mais en plus, la théorie de la vision de la couleur sur laquelle s'appuyait la théorie des termes basiques est révisée : la perception des couleurs pures de Hering ne peut être expliquée par l'activité des cellules à opposition chromatique, mais par des mécanismes corticaux pour l'instant non identifiés (Abramov & Gordon, 1997 ; De Valois & De Valois, 1993). En d'autres termes, l'explication de la catégorisation prônée par les universalistes pendant plus de vingt ans s'effondre.

Ainsi, au début des années 2000, non seulement la deuxième thèse universaliste est rejetée, étant donné qu'il semblerait que les catégories de couleurs déterminent la perception de la couleur comme le suggèrent les nombreux résultats expérimentaux cités plus haut, mais en plus, contra la première thèse universaliste, rien dans notre connaissance actuelle du système visuel ne permet de soutenir que les catégories de couleur sont déterminées par nos mécanismes perceptifs.

Avec l'observation de l'influence du lexique sur la perception et la modification de la théorie de la vision de la couleur, l'hypothèse Sapir-Whorf connaît un regain important. Le fait que la perception de la couleur puisse être influencée par le lexique suggère que les catégories de couleur ne sont pas innées, et que par conséquent, la catégorisation de la couleur ne peut pas être expliquée par un fondement simple sur nos mécanismes perceptifs.

La suggestion des relativistes est que les catégories de couleur sont déterminées par le lan-

gage. Alors que les universalistes soutiennent que la couleur *x* est appelée « C » parce qu'elle appartient à la catégorie C, les relativistes soutiennent la thèse contraire selon laquelle la couleur *x* appartient à la catégorie C parce qu'elle est appelée « C ». C'est parce que certaines couleurs sont nommées « rouge », qu'elles sont catégorisées ensemble sous « rouge ». Seul l'usage des termes de couleur expliquerait pourquoi nous partitionnons l'espace des couleurs de la façon dont nous le partitionnons. La seule contrainte perceptuelle, est que nous catégorisons ensemble des couleurs qui sont similaires. Une catégorie ne peut pas inclure des échantillons bleus et des échantillons jaunes sans inclure aussi des échantillons verts qui se trouvent entre jaune et bleu dans notre espace perceptuel. Cependant, ce qui détermine l'extension de « vert », de « bleu » et de « jaune », ce qui fait que nous traçons la frontière entre « bleu » et « vert » là où nous la traçons, est notre usage du langage.

Ainsi, comme Boas avant eux, les relativistes ou néo-Whorfiens, soutiennent que les catégories de couleur sont fonction des besoins d'un groupe donné, et ne sont pas fondés sur des mécanismes perceptifs (Davidoff, 2001 ; Davidoff et al., 1999). Étant donné que les besoins des différentes communautés linguistiques et culturelles varient souvent, les catégories de couleur varient elles aussi. Cependant, les données ethnographies du WCS ne permettent pas de conclure aussi simplement à la variation interculturelle dans la catégorisation de la couleur. Admettant que la thèse évolutionnaire soit rejetée, et qu'une langue qui partitionne l'espace des couleurs en 5 catégories est simplement différente d'une langue le partitionnant en 4 catégories, et non pas plus développée, comment expliquer que deux langues différentes, comportant toutes deux 5 catégories basiques, partitionnent l'espace des couleurs de la même façon ?

Les données du WCS suggèrent que le rejet de l'explication universaliste de la catégorisation selon laquelle les catégories de couleurs sont fondées sur les mécanismes perceptifs de façon directe, n'implique pas que la thèse relativiste selon laquelle les catégories de couleur résultent du langage, soit vraie. Si tel était le cas, une telle régularité inter-linguistique n'aurait pas pu être observée.

3. Les limites du nouveau modèle universaliste

Face à ces nouveaux défis, mais forts des données du WCS, les défenseurs de l'universalisme dans la catégorisation de la couleur, proposent un nouveau modèle de catégorisation (Regier et al., 2007). Ce n'est pas que les catégories de couleur soient fondées sur des mécanismes perceptifs de bas niveau, identifiables. Mais dans notre expérience de la couleur, certaines couleurs sont perceptivement plus saillantes que d'autres (Kay et al., 1997 ; Guest & Laar, 2000 ; Sturges & Whitfield, 1997 ; Boynton & Olson, 1987).

Notre espace des couleurs est irrégulier (Jameison & D'Andrade, 1997). Notre seuil de sensibilité aux variations de longueurs d'onde, varie en fonction des régions du spectre. En résultat de la structure de nos cônes L, M et S (pour « long », « medium » et « short » respectivement, en référence à la sensibilité maximale aux longueurs d'ondes longues, moyennes, et courtes), les courbes de sensibilité des cônes L et M se superposent partiellement (Churchland, 2007 ; MacAdam, 1942). Cela implique que le système visuel humain est moins sensible dans les régions vert-bleu, que dans les régions rouge-jaune-vert. Les seuils de sensibilité sont plus élevés dans les régions vert-bleu, que dans les régions rouge-jaune-vert. L'irrégularité de notre espace perceptuel implique que les rapports de similitude entre les couleurs perçues ne sont pas homogènes à travers le spectre. Dans les régions où le système visuel a des seuils de sensibilité plus bas, de petites variations dans l'input sont perçues comme plus grandes que des variations de même magnitude dans les régions du système visuel où les seuils de sensibilité sont plus élevés. Ces régions où la sensibilité est accrue sont dites « perceptivement saillantes », dans le contexte du nouveau modèle universaliste.

A elle seule la saillance perceptuelle ne suffit cependant pas à rendre compte de la régularité de la catégorisation. Ainsi, le modèle universaliste de catégorisation de la couleur propose, sur la base de l'observation de plusieurs types de catégories perceptuelles, l'existence d'un mécanisme cognitif de catégorisation optimale.

L'observation de catégories perceptuelles dévoile que les catégories regroupent les objets les plus similaires entre eux, et séparent les

objets les plus dissimilaires entre eux. Etant donnée l'irrégularité de l'espace perceptif des couleurs, un nombre limité de catégories optimales sont possibles. Ainsi, l'irrégularité de l'espace couplée de notre capacité à optimalement catégoriser mènerait à la catégorisation universelle de la couleur.

Dans leur étude, Regier et al. testent le modèle proposé de façon artificielle. Un algorithme de catégorisation est proposé, qui catégoriserait l'espace de façon optimale, en se basant sur les rapports irréguliers de similitude à travers l'espace des couleurs. En se servant de cet algorithme, on produit des systèmes lexicaux artificiels à 3, 4 et 5 catégories. Les systèmes lexicaux obtenus de façon artificielle sont très similaires aux systèmes lexicaux naturels, comportant 3, 4 et 5 catégories (Regier et al., 2007). Ce résultat est pris pour confirmer l'hypothèse : la régularité de la catégorisation résulte de l'interaction entre une capacité de catégoriser optimalement et l'irrégularité de l'espace perceptif.

Ce modèle universaliste de catégorisation semble prometteur, mais il demeure limité. Seules les six premières catégories de la séquence évolutionnaire ont été produites par l'algorithme de catégorisation, laissant ouverte la question de si les cinq dernières catégories de la séquence évolutionnaire seraient elles aussi produites de la même façon. Cette discrimination entre les six premières catégories et les cinq dernières n'est pas surprenante. En effet, dans la littérature, les études prônant une approche universaliste de la catégorisation distinguent souvent les six premières couleurs (blanc, noir, rouge, jaune, vert et bleu) des cinq dernières (orange, rose, gris, violet et marron), arguant que les six premières sont perceptivement plus saillantes (Guest & Laar, 2000 ; Sturges & Whitfield, 1997 ; Boynton & Olson, 1987). Selon cette suggestion, il y aurait une différence qualitative entre les deux ensembles de couleur. Mais comme nous le verrons plus bas, cette discrimination entre les deux ensembles de couleur sur la base de la saillance perceptive est problématique.

4. Une alternative

Dans leur étude de 1969, Berlin et Kay définissent les termes basiques sur la base de huit critères, dont les quatre premiers sont les plus importants (Berlin & Kay, 1969) : (i) ils sont mono-lexémiques ; (ii) leur extension n'est pas

incluse dans celle d'un autre terme basique ; (iii) ils ne s'appliquent pas à une classe restreinte d'objets ; (iv) ils sont psychologiquement saillants. De ces quatre critères, seul le dernier est absolument incontestable et incontesté. De plus, des huit critères proposés, seul celui de la saillance psychologique est utilisé à travers les différentes études anthropologiques et psychologiques (Berlin & Berlin, 1975 ; Hage & Hawkes, 1975 ; Hays et al., 1972 ; Pollnac, 1975 ; Maffi, 1990 ; MacLaury, 1991 ; Stanlaw, 1997). En effet, contra (i), il a été soulevé que dans certaines langues, aucun terme de couleur n'est monolexémique. Dans d'autres cas, un vocabulaire de couleur riche témoigne d'un certain niveau d'abstraction, même si ces termes s'appliquent à une classe restreinte d'objets, ce qui s'oppose à (iii). Enfin, le critère (ii) présuppose la notion de 'terme basique' qu'il est justement censé définir (pour une critique de la définition opérationnelle des termes basiques voir : (Hickerson, 1971 ; Kuschel & Monberg, 1974 ; Crawford, 1982 ; Lucy, 1997 ; Saunders & Van Brakel, 1997 ; Lyons, 1999).

En résultat, les termes et catégories basiques ne sont que des termes et catégories de couleur qui sont psychologiquement saillants – c'est-à-dire que ces termes viennent les premiers à l'esprit, et qu'ils ont une référence stable à travers la communauté linguistique (Berlin & Kay, 1969).

Cependant, prise seule, la saillance psychologique ne suffit pas à garantir l'universalité de la catégorisation. En effet, la saillance psychologique d'un terme et d'une catégorie de couleur peut très bien résulter de l'influence de facteurs externes, tel l'usage. Il est tout à fait envisageable qu'un terme non basique de couleur soit psychologiquement saillant pour un expert, tel un historien de l'art, ou même un artiste. La critique de la définition opérationnelle des termes basiques de couleur dévoile les limites de cette notion, et sa dimension ad hoc. En effet, si les termes basiques de couleur sont simplement des termes psychologiquement saillants, et étant donné que la saillance psychologique est une notion graduelle, quelle est la limite entre un terme basique et un terme non basique ? Comment décider du seuil au-delà duquel un terme n'est plus considéré basique ? Pour cette raison, pour les universalistes, la saillance psychologique doit être

accompagnée d'une contrainte perceptive. Plus précisément, dans la littérature, il est suggéré que la saillance psychologique d'un terme et d'une catégorie est causée par la saillance perceptuelle des couleurs qu'elle regroupe (Guest & Laar, 2000 ; Sturges & Whitfield, 1997 ; Boynton & Olson, 1987).

Mais cette suggestion est aussi limitée. Dans la mesure où tous les termes basiques de couleur sont également psychologiquement saillants, par définition, les six premiers termes de la séquence évolutionnaire (« noir », « blanc », « rouge », « jaune », « vert », « bleu ») autant que les cinq derniers « marron », « orange », « rose », « violet », « gris »), comment expliquer la saillance psychologique de ces derniers, qui ne seraient pas aussi perceptivement saillants que les premiers ?

Ces dernières considérations soulève au moins trois questions : Qu'est ce que la saillance psychologique ? Qu'est ce que la saillance perceptuelle ? Si la saillance psychologique de certaines couleurs est expliquée par leur saillance perceptuelle exclusivement, comment rendre compte de la saillance psychologique des couleurs qui ne sont pas, ou moins, perceptivement saillantes ?

À la lumière de la littérature existante, j'aimerais proposer que le terme « catégorie de couleur » est bien caractérisé par sa saillance psychologique. Un terme de couleur dénote une catégorie de couleur si des échantillons de couleur appartiennent à une catégorie donnée, de façon psychologiquement saillante. Dans la mesure où il est plausible que la saillance psychologique soit graduelle, alors la notion de « catégorie de couleur » est elle aussi graduelle. Ainsi, une catégorie est dite psychologiquement saillante, dans la mesure où un terme de couleur y réfère de façon cohérente et consensuelle.

Pour ce qui est de la notion de « saillance perceptuelle », elle est récurrente dans la littérature, mais n'est généralement pas définie (voir par exemple, Rosch, 1973 ; Sturges & Whitfield, 1997, et Jameson & Alvarado, 2002 pour une discussion de cette notion). Seuls Regier et al. pour qui cette notion joue un rôle central la définissent sur la base de la similitude : sont saillantes les couleurs dans les régions du spectre où les rapports de similitudes sont étroits, en

raison des seuils bas de sensibilité dans cette région (Regier et al., 2007).

Il nous suffira, dans le contexte de cet article, de contraster saillance perceptive et saillance psychologique, en notant que la saillance perceptive est plus étroitement liée à l'apparence d'une couleur, telle qu'elle est expérimentée par un sujet percevant, que la saillance psychologique, qui est elle liée au système conceptuel d'une personne donnée. La notion de saillance perceptive réfère à la qualité perceptive d'une *couleur* donnée, par contraste à la saillance psychologique d'une *catégorie*.

Une couleur peut être dite perceptivement saillante pour au moins trois raisons. (PER1) Une couleur est perceptivement saillante quand elle a des caractéristiques inhérentes qui la rendent saillantes. Les rapports étroits de similitude, résultant de la structure de notre appareil perceptif, évoqués par Regier et al. entrent dans cette catégorie. (PER2) Une couleur est expérimentée comme saillante lorsqu'elle est contrastée avec une autre couleur. Ainsi, pour prendre un cas extrême, une tâche grise sur un fond blanc ou jaune est saillante. Les expériences de recherche visuelle (Roberson et al., 2000 ; Gilbert et al., 2006 ; Drivonikou et al., 2007 ; Winawer et al., 2007 ; Franklin et al., 2008 ; Franklin et al., 2008 ; Roberson et al., 2008 ; Siok et al., 2009 ; Tan et al., 2008) et les effets pop-out (D'Zmura, 1991) sont liés à cette sorte de contraste. Noter que dans ce cas, contrairement à (PER1), il n'est pas évident que les effets pop out ou la rapidité de la discrimination résulte de la structure de notre appareil perceptif. (PER3) Enfin, une couleur est plus ou moins perceptivement saillante dans notre jugement de combien elle est un bon exemple d'une catégorie donnée. Ainsi, face à un objet d'une certaine couleur, une personne donnée aura plus ou moins de facilité à juger si cet objet est bien « rouge » – plutôt que, disons, « rose foncé ». Une couleur est dite perceptivement saillante dans ce cas, si elle est facilement jugée comme étant un bon exemple de « rouge ». Dans le cas de PER3, l'apparence des couleurs et les mécanismes psychologiques semblent tous deux jouer un rôle. Il ne s'agit donc pas ici de dire que les mécanismes psychologiques n'ont aucun rôle à jouer dans au moins certains cas de saillance perceptive, ni de dire que la saillance psychologique est indépendante de notre appareil percep-

tuel. La notion de saillance perceptuelle réfère tant à quelque chose de déterminé par la structure physiologique de notre système visuel (PER1), qu'à quelque chose qui est aussi psychologique, dans la mesure où une certaine couleur est *jugée* perceptivement saillante (PER3, et PER2 dans une certaine mesure). Cette approche de la saillance perceptive souligne surtout la façon dont la couleur apparaît au sujet, et laisse ouverte la question débattue de si cette saillance est innée ou acquise.

Ainsi, une catégorie de couleur est psychologiquement saillante à divers degrés. On observe que les couleurs perceptivement saillantes sont généralement regroupées dans des catégories hautement psychologiquement saillantes. On observe aussi cependant, que les couleurs perceptivement moins saillantes peuvent également être regroupées dans des catégories hautement psychologiquement saillantes (le violet par exemple). L'existence d'un lien causal entre saillance perceptuelle est saillance psychologique est plausible dans certains cas, mais il ne peut pas être généralisé à tous les cas. Dans le cas de couleurs perceptivement moins saillantes néanmoins regroupées dans des catégories psychologiquement saillantes, clairement, des facteurs d'une autre nature doivent être introduits pour rendre compte de la catégorisation. Il ne peut être exclu que certains de ces facteurs soient externes.

Ce que le cadre théorique esquissé dans cet article sur la base de la littérature existante et établie suggère, c'est que les contraintes sur la catégorisation peuvent bien être à la fois internes (ou perceptives) et externes (ou linguistiques et culturelles). Ces différents types d'influences ne sont pas nécessairement mutuellement exclusifs et peuvent possiblement converger et/ou interagir. Une nouvelle ligne de recherche qui promet d'être fructueuse s'attacherait à expliquer comment ces différents facteurs convergeraient vers des partitionnements assez similaires de l'espace perceptif à travers les langues. Elle détaillerait aussi plus précisément les contraintes non perceptuelles intervenant dans la catégorisation.

Bibliographie

- Abramov, I. & Gordon, J. (1997). In C. L. Hardin & L. Maffi (Eds.), *Physiological mechanisms of color vision*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Berlin, B. & Berlin, E. A. (1975). Aguaruna color categories. *American Ethnologist*, 2, 61-87.
- Berlin, B. & Kay, P. (1969). *Basic Color Terms: their universality and evolution*. California: University of California Press.
- Boas, F. (1938). *The Mind Of Primitive Man*. The Macmillan Company.
- Boynton, R. M. & Olson, C. X. (1987). Locating basic colors in the OSA space. *Color Research and Application*, 12(2), 94-105.
- Churchland, P. (2007). On the reality (and diversity) of objective colors : how color-qualia space is a map of reflectance-profile space. *Philosophy of science*, 74, 119-149.
- Cook, R. S., Kay, P., & Regier, T. (2005). The World Color Suvery database: history and use. In H. Cohen & C. Lefebvre (Eds.), *Handbook of categorisation in the cognitive sciences* (pp. 224-242). Amsterdam: Elsevier.
- Crawford, T. D. (1982). Defining "basic color term". *Anthropological Linguistics*, 24(3), 338-343.
- D'Zmura, M. (1991). Color in visual search. *Vision Research*, 31, 951-966.
- Davidoff, J. (2001). Language and perceptual categorization. *TICS*, 5(9), 382-387.
- Davidoff, J., Davies, I., & Roberson, D. (1999). Colour categories of a stone-age tribe. *Nature*, 398, 203-204.
- De Valois, R. & De Valois, K. (1993). A multi-stage color model. *Vision Research*, 36, 833-836.
- Drivonikou, G. V., Kay, P., Regier, T., Ivry, R. B., Gilbert, A. L., Franklin, A., & Davies, I. R. L. (2007). Further evidence that Whorfian effects are stronger in the right visual field than the left. *PNAS*, 104(3), 1097-1102.
- Franklin, A., Drivonikou, G. V., Clifford, A., Kay, P., Regier, T., & Davies, I. R. L. (2008). Lateralization of categorical perception of color changes with color term acquisition. *PNAS*, 105, 18221-18225.
- Franklin, A., Pitchford, N., Hart, L., Davies, I. R. L., Clause, S., & Jennings, S. (2008). Salience of primary and secondary colours in infancy. *British Journal of Developmental Psychology*, 26(4), 471-483.
- Geiger, L. (1880). *Contributions to the History of the Development of the Human Race*. London: Tubner and Company.
- Gilbert, A., Regier, T., Kay, P., & Ivry, R. (2006). Whorf hypothesis is supported in the right visual field but not the left. *PNAS*, 103(2), 489-494.
- Gladstone, W. E. (1858). *Studies on Homer and the homeric age*. Oxford: Oxford University Press.
- Gobineau, J. A. (1853-1855). *Essai sur l'inégalité des Races humaines*. Edition Pierre Bel-fond (pour l'édition de 1967).
- Guest, S. & van Laar, D. (2000). The structure of colour naming space. *Vision Research*, 40, 723-734.
- Hage, P. & Hawkes, K. (1975). Binumarien color categories. *Ethnology*, 14(3), 287-300.
- Hays, D., Margolis, E., Naroll, R., & Perkins, D. (1972). Color Term Salience. *American Anthropologist*, 74(5), 1107-1121.
- Hickerson, N. (1971). Review of Basic Color Terms: Their Universality and Evolution. *International Journal of Amercian Linguistics*, 37(4), 257-270.
- Jameson, K. A. & Alvarado, N. (2002). Differences in Color Naming and Color Salience in Vietnamese and English. *Color Research and Application*, 28(2), 113-138.
- Kay, P. (2002). Color categories are not arbitrary. *Journal of Vision*, 2(10), 44.
- Kay, P. (1975). Synchronic variability and diachronic change in basic color terms. *Language in Society*, 4, 257-270.
- Kay, P. & Berlin, B. (1997). Science imperialism: There are nontrivial constraints on color naming. *Behavioral and Brain Sciences*, 20(2), 196-201.
- Kay, P., Berlin, B., & Merrifield, W. (1991). Biocultural implications of systems of color naming. *Journal of Linguistic Anthropology*, 1(1), 12-25.
- Kay, P. & Kempton, W. (1984). What is the Sapir-Whorf hypothesis ?. *American Anthropologist*, 86, 65-79.
- Kay, P. & McDaniel, C. K. (1978). The linguistic significance of the meanings of basic color terms.. *Language*, 54(3), 610-646.

- Kay, P. & Regier, T. (2006). Language, thought, and color: Recent developments. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(2), 51-54.
- Kay, P. & Regier, T. (2003). Resolving the question of color naming universals. *PNAS*, 100, 9085-9089.
- Kay, P., Regier, T. & Cook, R. (2005). Focal colors are universal after all. *PNAS*, 102(23), 8386-8391.
- Kuschel, R. & Monberg, T. (1974). "We don't talk much about colour here": A study of colour semantics on Bellona Island. *Man*, 9, 213-242.
- Lucy, J. (1997). The linguistics of "color". In C. L. Hardin & L. Maffi (Eds.), *Color categories in thought and language* (pp. 321-346). Cambridge University Press.
- MacAdam, D. L. (1942). Visual sensitivities to color differences in daylight. *Journal of the Optical Society of America*, 32, 247.
- MacLaury, R. (1991). Social and cognitive motivations of change: Measuring variability in color semantics. *Language*, 67(1), 34-62.
- Maffi, L. (1990). Somali color term evolution: grammatical and semantic evidence. *Anthropological linguistics*, 32(3-4), 316-334.
- Pollnac, R. (1975). Intra-cultural variability in the structure of the subjective color lexicon in Buganda. *American Ethnologist*, 2(1), 89-109.
- Regier, T., Kay, P., & Khetarpal, N. (2007). Color naming reflects optimal partitions of color space. *PNAS*, 104(4), 1436-1441.
- Rivers, W. H. R. (1901). Introduction and Vision. In A. C. Haddon (Ed.), *Reports on the Cambridge Anthropological Expedition to the Torres Straits*. London: Cambridge University Press.
- Roberson, D., Davies, I., & Davidoff, J. (2000). Color categories are not universal: replications and new evidence from a Stone-Age culture. *Journal of Experimental Psychology: General*, 129(3), 369-398.
- Roberson, D., Pak, H. S., & Hanley, J. R. (2008). Categorical perception of colour in the left and right visual field is verbally mediated: Evidence from Korean. *Cognition*, 107, 752-762.
- Rosch, E. (1972). Universals in color naming and memory. *Journal of Experimental Psychology*, 93, 1-20.
- Rosch, E. (1972). Probabilities, Sampling, and Ethnographic method: The case of Dani Colour Names. *Man*, 7(3), 448-466.
- Rosch, E. (1973). Natural categories. *Cognitive Psychology*, 4(3), 328-350.
- Rosch, E. & Olivier, D. C. (1972). The structure of the color space in naming and memory for two languages. *Cognitive Psychology*, 3, 337-354.
- Saunders, B. & Van Brakel, J. (1997). Are there non-trivial constraints on colour categorization?. *Behavioral and Brain Sciences*, 20, 167-228.
- Siok, W. T., Kay, P., Wang, S. Y. W., Chan, A. H. D., Chen, L., Luke, K.-K., & Tan, L. H. (2009). Language regions of brain are operative in color perception. *PNAS*, 106, 8140-8145.
- Sturges, J. & Whitfield, A. (1997). Salient features of Munsell colour space as a function of monolexic naming response latencies. *Vision Research*, 37(3), 307-313.
- Tan, A. H. D., Chan, L. H., Khong, P. L., Yip, L. K. C., & Luke, K.-K. (2008). Language affects patterns of brain activation associated with perceptual decision. *PNAS*, 105(10), 4004-4009.
- Whorf, B.-L. (1956). *Language, thought and reality: selected writings*. New York: John Wiley & Sons.
- Winawer, J., Witthoft, N., Frank, M. C., Wu, L., Wade, A. R., & Boroditsky, L. (2007). Russian blues reveal effects of language on color discrimination. *PNAS*, 104, 7780-7785.

1. Introduction

Our categories are constitutive of our thought processes. We never eat the same apple twice, and yet we are able to determine whether a given fruit, the color, texture, and taste of which slightly varies across time and space, belongs to the category "apple". In the case of color, the question of how we are able to determine the extension of the category "blue" for example, is even more critical.

As opposed to fruit, which are discrete entities, color is physically described as a continuum. Our color impressions result from the interaction of light wavelengths with surface reflectance properties and our perceptual apparatus. Wavelengths, the ultimate stimuli of our color impressions, vary continuously. Yet, our cognitive relationship to color is typically discontinuous. We

name color of objects on a daily basis, and even distinguish among certain objects based on their color property. If the discontinuity of color is not in the world, how can we account for our discontinuous relation to color? There are two directions the answer to this question can take. Given that the discontinuity of our color categories is not in the perceived world, it must then be due to the perceiving subject. Thus, either discontinuity results from our perceptual and cognitive mechanisms, or it results from our particular language.

The specific question of the link between language and perception goes back to the nineteenth century at least. For researchers of the time, the absence of a term for “blue” in the ancient Greek used in Homeric writings (Gladstone, 1858), in the Sanskrit of the Veda hymns (Geiger, 1880), or in the languages of the Torres Strait in New Guinea (Rivers, 1901), shows the insensitivity of these populations to the color blue. In this theoretical framework, language is the only way one can access to the human mind. Language and culture are tightly linked to mind and brain. A so-called “primitive” culture, or a culture that does not manifest the same technological development and sophistication as the white man of Western Europe, is said to be primitive because the mind and brain from which it stems are themselves primitive. In other words, they did not attain their full development (Gobineau, 1853-1855). In the background of this approach to man, to his intellectual and perceptual capacities and their relationship to culture, is a Eurocentric universalism. Man is a universal being in development. All human races are bound to reach the same cultural accomplishment than the one reached by white men, at the top of the evolutionary chain of the human species.

Linguistic relativism, defended by Franz Boas, emerges in reaction to such a universalism (Boas, 1938). Boas’ argument is that race and culture are two independent phenomena. Consequently, a technologically less advanced culture, and one that is less sophisticated, does not imply a less developed race. Further, culture and language are mere tools supposed to serve a given population’s needs. Different societies living in different environments, with different social structures have different needs. Thus, cultures and races cannot be arranged in an evolutionary

sequence. They are different, and therefore incommensurable.

Whorf, a student of Boas and of Sapir, adopts this cultural and linguistic relativism, pushing it further still. Not only are languages and cultures different and incommensurable, producing different lexical categories specific to the needs of different populations, but language in turn shapes thought. More generally, language affects intellectual capacities, among which perception (Whorf, 1956). Such is the essence of the Sapir-Whorf hypothesis.

When applied to the case of color, the Sapir-Whorf hypothesis implies two distinct claims:

- Color categorization is determined by language
- Color categories determine color perception

In 1969, Berlin and Kay publish a monograph that leads to new a development in the literature on color categorization (Berlin & Kay, 1969). Following psychologists like Rivers, they contend that color categorization is universal, and is not relative to culture and language. However, as opposed to their universalist predecessors, Berlin and Kay also admit along with Boas that race and culture are two independent phenomena. Thus, although some populations lack a term for “blue”, this does not entail that their perceptual system is not fully evolved, or that they do not perceive this color. It however shows that these populations’ color lexicon is not as evolved as that of others’. Berlin and Kay therefore offer that color categorization is indeed universal, to the extent that the same categories are found across cultures. However, this color lexicon evolves. And the evolution of the lexicon accounts for the discrepancies across cultures. Berlin and Kay therefore oppose the Sapir-Whorf hypothesis and suggest:

- Color categorization is determined by our perceptual mechanisms
- Color categories do not determine color perception

In the forty years following the publication of this monograph, research on color categorization was first dominated by the Basic color terms theory (Kay, 2002; Kay, 1975; Kay, 1999; Kay & Berlin, 1997; Kay et al., 1991; Kay & Kempton, 1984; Kay & McDaniel, 1978; Kay & Regier, 2006; Kay & Regier, 2003; Kay & Webster, 2005; Kay & Cook, 2005). However, in the past decade, the Sapir-Whorf hypothesis of linguistic relati-

vism has regained some ground. Indeed, several robust empirical results were published, pertaining to the influence of lexical categories on color perception, or claim 2 (Franklin et al., 2008; Franklin et al., 2008; Gilbert et al., 2006; Kay & Kempton, 1984; Roberson et al., 2000; Roberson et al., 2008; Siok et al., 2009; Tan et al., 2008; Winawer et al., 2007).

As can be seen from the history of the research on the relationship between culture and perception, the discussion is extremely polarized. Today, proponents of universalism and relativism may converge on the repeatedly observed influence of culture and language on perception, but they still diverge on what is supposed to initially determine these categories. Relativists argue that categories result exclusively from language use, even if they are willing to acknowledge some minimal perceptual constraints. Universalists contend that categories result exclusively from perceptual mechanisms, even if they acknowledge some external influences.

Yet, when it comes to the question of what determines categorization, there are three answers in the space of logical possibilities, not two: (a) Perceptual mechanisms; (b) language and culture; (c) perceptual mechanisms along with language and culture. In what follows, I would like to argue that the results reported in the literature do not exclude this third possibility.

2. The limitation of relativism and of universalism

In their study, Berlin and Kay show that color categorization is universal through a cross-cultural comparison of lexicons. The Basic color terms theory argues that there are at most eleven basic color categories, based on a field study of some twenty languages, and an analysis of previous ethnographic work on over seventy-eight languages (Berlin & Kay, 1969). Some lexicons are less developed than others and have fewer terms. However, all lexicons that are at the same evolutionary stage have the same color categories, and consequently, feature the same partitioning of the color space. A stage 1 language has 2 basic categories, “black” and “white”. A stage 2 language has 3 basic categories, “black”, “white”, and “red”. At every stage of the lexicon’s evolution, a new category emerges, following a

specific order. After “red”, emerge “yellow”, “green”, “blue”, and finally “brown”, “purple”, “orange”, “pink” and “grey”.

The universalist claim is supported further by an extended study of color lexicons, the World Color Survey (WCS, <http://www.icsi.berkeley.edu/wcs/>), which has to this day gathered data on 110 languages from non industrialized countries. Across these 110 languages, the same regularities are found (Cook et al., 2005). Moreover, category focal points, or best examples, are found to be universal. They are therefore taken to structure color categories.

From the start, the Basic color terms theory’s main challenge goes beyond showing that categorization is universal, and consists in accounting for it: Why are color categories universal? Why do they emerge in the lexicons following this constrained order? As of 1978, proponents of universalism have suggested that color categories are universal because they are directly grounded on low-level perceptual mechanisms (Kay & McDaniel, 1978). More specifically, their suggestion was that category foci, also called prototypes, are grounded on Hering’s unique hues, then thought to result from the neuronal activity of the opponent cells in the lateral geniculate nucleus, at the end of the optic nerve (Rosch, 1972; Rosch, 1972; Rosch, 1973; Rosch & Olivier, 1972; Kay & McDaniel, 1978). Thus, “black”, “white”, “red”, “yellow”, “green”, and “blue”, are primary colors that emerge gradually in the lexicon, and are grounded in the neuronal responses of a type of cell. “Orange”, “pink”, “purple”, “grey” and “brown”, are complex categories, resulting from the mixture of the primaries.

Starting in the 1990’s, this approach is however called into question. Not only are discrepancies observed across languages when it comes to localizing color foci (Regier et al., 2007), but, further, the color vision theory on which relied the Basic color terms theory is revised. The perception of Hering’s unique hues can no longer be explained by the activity of the opponent cells, but by cortical mechanisms that are yet to be identified (Abramov & Gordon, 1997; De Valois & De Valois, 1993). In other words, the account of categorization that was put forward by proponents of the universalism for over twenty years collapses.

Thus, in the early 2000's, based on the observed fact that color categories affect color experience, as suggested by the above mentioned empirical results, the second universalistic claim was rejected. Further, the first claim according to which color categories are determined by perceptual mechanisms is also called into question, as nothing in our actual knowledge of the visual system supports it.

With the observation of the influence of lexicon on perception and the modification of color vision theory, the Sapir-Whorf hypothesis regains some popularity. The fact that color perception can be affected by lexicon suggests that color categories are not innate, and therefore, a simple resort to perceptual mechanisms cannot explain color categorization.

Relativists suggest that color categories are determined by language. Thus, while universalists argue that a given color *x* is called "C" because it belongs to category C, relativists contend the opposite view according to which a color *x* belongs to category C because it is called "C". It is because some colors are named "red", that they are categorized together under the label "red". Nothing but our use of color terms can explain why we partition the color space the way we do. The unique perceptual constraint is that only colors that are similar to each other are categorized together. One category does not include blue and yellow samples if it does not also include green samples that are found between yellow and blue in our perceptual space. However, what determines the extension of "green", "blue", and "yellow", and makes us draw the boundary between "blue" and "green" where we draw it, is our language use.

As Boas before them, the relativists or neo-Whorfians, argue that color categories depend on the needs of a given group, and are not grounded on perceptual mechanisms (Davidoff, 2001; Davidoff et al., 1999). Given that the needs of different linguistic and cultural communities vary, color categories also vary. However, the ethnographic data of the WCS does not lend support to cross-cultural variation. Admitting that the evolutionary sequence is rejected, and that a language that partitions the color space into 5 categories is simply different from (and not more developed than) a language that partitions the color space into 4 categories, how can one

account for the fact that two different languages that both have 5 basic categories partition the color space in the same way?

The WCS data suggest that the rejection of the universalistic account of color categorization according to which color categories are grounded straightforwardly in perceptual mechanisms, does not entail that the relativist claim, according to which categories result from language use, is true. If that were the case, such a cross-linguistic regularity could not have been observed.

3. The limitations of the new universalistic model of categorization

Because of these new challenges, and in light of the WCS data, proponents of universalism offer a new model of color categorization (Regier et al., 2007). In this model, color categories are no longer based on identified low-level perceptual mechanisms. Rather, in our color experience, some colors are perceptually more salient than others (Kay et al., 1997; Guest & Laar, 2000; Sturges & Whitfield, 1997; Boynton & Olson, 1987).

Our color space is irregular (Jameson & D'Andrade, 1997). The sensitivity thresholds to wavelengths variation vary depending on the perceived areas of the spectrum. Resulting from the structure of the L, M and S cones (for "long", "medium" and "short" wavelengths respectively), the sensitivity curves of the L and M cones partially overlap (Churchland, 2007; MacAdam, 1942). This causes the human visual system to be less sensitive to the green-to-blue area, than to the red-to-yellow-and-green area. The sensitivity thresholds are higher in the green-to-blue area than in the red-to-yellow-and-green. The fact that our perceptual space is irregular means that perceived similarities between colors are not homogeneous across the spectrum. In the areas where the visual system's sensitivity thresholds are low, small input variations are perceived as being bigger than variations of the same magnitude in the areas where the sensitivity thresholds are higher. The areas where sensitivity is high are said to be 'perceptually salient' in the context of the new universalistic model.

However, perceptual saliency is not enough to account for the observed regularity of color categorization. For this reason, the universalis-

tic model of color categorization suggests, on the basis of other perceptual categories as well, the existence of a cognitive mechanism of optimal categorization.

The observation of perceptual categories reveals that categories group together items that are most similar to each other, and separates items that are most dissimilar to each other. Given the irregularity of our perceptual space, only a limited number of optimal categories is possible. Thus, the irregularity of the perceptual space coupled with our capacity to optimally categorize would yield universal color categorization.

In their paper, Regier et al. test the proposed model in an artificial manner. A categorization algorithm is offered, which categorizes the space in an optimal way, on the basis of irregular similarities across the color space. With the help of this algorithm, artificial lexical systems featuring 3, 4, and 5 categories are generated. The artificially obtained lexical systems and natural languages that have 3, 4, and 5 categories partition the color space in very similar ways (Regier et al., 2007). This result is taken as a proof of the hypothesis: the regularity of color categorization is an outcome of the interaction of our capacity to optimally categorize with an irregular perceptual space.

This universalistic model seems promising, but it remains limited. Only the first six categories of the evolutionary sequence have been generated with this categorization algorithm, leaving open the question of whether the 5 last categories of the evolutionary sequence would also be generated in the same way. This discrimination between the first six categories and the five last ones is not surprising. Indeed, in the literature, studies adopting a universalistic stand on color categorization often distinguish between the first six colors (white, black, red, yellow, green and blue), and the five last colors (orange, pink, grey, purple and brown). It is argued that the first six colors are perceptually more salient than the others (Guest & Laar, 2000; Sturges & Whitfield, 1997; Boynton & Olson, 1987). According to this line of thought, there is a qualitative difference between the two sets of color. However, as we will see in what follows, this distinction between the two sets of color on the basis of perceptual saliency is problematic.

4. An alternative

In their 1969 study, Berlin and Kay define basic color terms on the basis of 8 criteria, the four first of which are essential (Berlin & Kay, 1969). Basic color terms (i) are monolexemic; (ii) their extension is not included in that of another basic color term; (iii) they do not apply to a specific class of objects; (iv) they are psychologically salient. From these four criteria, only the last one was never questioned. Also, of the eight criteria, only psychological saliency is used across anthropological and psychological studies (Berlin & Berlin, 1975; Hage & Hawkes, 1975; Hays et al., 1972; Pollnac, 1975; Maffi, 1990; MacLaury, 1991; Stanlaw, 1997).

Indeed, against (i), it was pointed out that in some languages, color terms are not monolexemic. In other cases, a rich color lexicon testifies to a certain level of abstraction, even if these terms do not apply to a restricted class of objects, as opposed to (iii). Finally, criterion (ii) presupposes the notion of basic color terms that it is precisely supposed to define (for a criticism of the definition of basic color terms, see: Hickerson, 1971; Kuschel & Monberg, 1974; Crawford, 1982; Lucy, 1997; Saunders & Van Brakel, 1997; Lyons, 1999).

As a result, basic color categories and terms are nothing but psychologically salient terms – that is, terms that come quickly to mind, and that have a stable reference across the linguistic community (Berlin & Kay, 1969). However, taken on its own, psychological saliency is not enough to guarantee the universality of categorization. Indeed, the psychological saliency of a term and of a category may very well result from the influence of external factors, such as use. It is perfectly imaginable that a non-basic color term is psychologically salient to an expert, such as an art historian or an artist. The criticism of the operational definition of basic color terms reveals the limits of this notion, and its ad hoc dimension. Indeed, if basic color terms are simply psychologically salient terms, and given that psychological saliency is a gradual notion, where does the limit between a basic term and a non-basic term lie? How can one decide the threshold beyond which the term is no longer considered basic? For this reason, for universalists, psychological saliency has to be accompa-

nied by a perceptual constraint. More specifically, it is suggested in the literature that the psychological saliency of a term and category is caused by the perceptual saliency of the colors they group together (Guest & Laar, 2000; Sturges & Whitfield, 1997; Boynton & Olson, 1987).

But this suggestion is also limited. To the extent that all basic color terms are equally psychologically salient, by definition, the first six terms of the evolutionary sequence (“black”, “white”, “red”, “yellow”, “green”, and “blue”) as much as the last five (“brown”, “orange”, “pink”, “purple”, and “grey”), how can the last five categories be psychologically salient if they are not as perceptually salient as the first six?

Thus, these considerations raise at least three questions: What is psychological saliency? What is perceptual saliency? If the psychological saliency of some colors is explained by perceptual saliency alone, how can we account for the psychological saliency of colors that are not, or less, perceptually salient?

In light of the existing literature, I would like to propose that the notion “color category” is indeed characterized by its psychological saliency. A color term denotes a color category if given color samples belong to a given color category in a psychologically salient way. To the extent that it is plausible that psychological saliency is gradual, then the notion of “color category” may also be gradual as well. Thus, a category is said to be psychologically salient to the extent that a color term refers to a color category in a coherent and consensual way.

As for “perceptual saliency”, the notion is recurrent in the literature, but is generally not defined (see for example, Rosch, 1973; Sturges & Whitfield, 1997, and Jameson & Alvarado, 2002 for a recent discussion of this notion). Regier et al. alone, for whom this notion plays a key role, define perceptual saliency on the basis of similarity: colors in the areas of the spectrum that are perceived as tightly similar in reason of low sensitivity thresholds, are perceptually salient (Regier et al., 2007).

In the context of this paper, it is enough for us to contrast perceptual saliency with psychological saliency, while noting that perceptual saliency is more closely related to color appearance

as it is experienced by a perceiving subject, than psychological saliency, which is linked to a given conceptual system. The notion of perceptual saliency refers to the perceptual quality of a given *color*, by contrast to the psychological saliency of a *category*.

A color can be said to be perceptually salient for at least three reasons. (PER1) A color is perceptually salient when it has inherent characteristics that make it so. The tight similarity relations, resulting from the structure of our perceptual apparatus evoked by Regier et al. fit here. (PER2) A color is experienced as salient when it is contrasted with another color. Thus, take the extreme case of a grey stain on a yellow or white background. Visual search tasks (Roberson et al., 2000; Gilbert et al., 2006; Drivonikou et al., 2007; Winawer et al., 2007; Franklin et al., 2008; Franklin et al., 2008; Roberson et al., 2008; Siok et al., 2009; Tan et al., 2008) and pop-out effects (D’Zmura, 1991) are related to this sort of contrast. Note that in this case, as opposed to (PER1), it is not obvious that the pop-out effects, or the speed of discrimination results from our perceptual apparatus. (PER3) Finally, a color is more or less perceptually salient in our judging how good an example it is of a given category. Thus, when looking at an object of a given color, a given person will more or less easily judge whether the given object is “red” – instead of say, “dark pink”. In the case of PER3, color appearance as well as psychological mechanisms, both seem to play a role. The point is thus not to say that psychological mechanisms have no role to play in at least some cases of perceptual saliency, nor to contend that psychological saliency is independent from our perceptual apparatus. The notion of perceptual saliency refers to the structure of our visual system’s physiology (PER1), as much as it refers to something that is also psychological, to the extent that a given color is *judged* to be perceptually salient (PER3, and perhaps PER2 to some extent). This approach to perceptual saliency mainly stresses the way a color appears to the subject, and leaves undressed the debated question of its innate or acquired nature.

Thus, a color category is psychologically salient at varying degrees. Perceptually salient colors are generally grouped in categories that are highly psychologically salient. However,

colors that are less perceptually salient may nevertheless also be grouped in highly psychologically salient categories (take the case of purple, for example). The existence of a causal relation between perceptual saliency and psychological saliency is plausible in certain cases, but cannot be generalized to all cases. In the case of colors that are less perceptually salient and nevertheless grouped in psychologically salient categories, clearly, factors of a different nature need to be introduced when accounting for them. It cannot be excluded that some of these factors may be external.

The theoretical framework sketched in this paper suggests that constraints on categorization may well be both internal (or perceptual) and external (linguistic and cultural). These different types of influence are not necessarily mutually exclusive and can possibly converge and/ or interact. A new promising line of research would concentrate on explaining how different factors might converge towards a similar partitioning of the perceptual space, across languages. Such a research would also look into more specifically non-perceptual factors that intervene in categorization.

L'invention du cercueil au néolithique : un changement profond dans la conception des funérailles

Corinne THEVENET

Post-doctorante UMR 8215 – Trajectoires, Maison de l'Archéologie et de l'Ethnologie, Nanterre

Résumé

Par la reconstitution des funérailles, nous tentons d'appréhender le discours des sociétés préhistoriques sur la mort et sur elle-même. Malgré le caractère lacunaire des données archéologiques, nous restituons une large part des gestes réalisés à l'occasion du décès d'un individu, notamment les modalités de dépôt des corps dans les tombes. L'apparition de défunts allongés au sein d'une culture pratiquant majoritairement le dépôt des corps en position fléchie apparaît *a priori* comme une rupture au sein des pratiques funéraires. L'exemple du Néolithique ancien d'Europe centrale et occidentale illustre en quoi l'apparition d'une nouvelle position des corps signe une modification importante des funérailles, puisqu'elle traduit ici l'apparition du cercueil. Un tel changement implique inévitablement une modification des funérailles et de leur déroulement.

Mots-clés

Néolithique ancien, Europe centrale et occidentale, pratiques funéraires, analyse taphonomique, position de dépôt, cercueil

The invention of the coffin in the neolithic : a profound change in the concept of funeral rituals

Abstract

Through the reconstruction of burials, we attempt to approach beliefs of the prehistoric societies on death and on themselves. Regardless insufficient archaeological data, we reconstructed a larger part of the gestures involved on the death of an individual, notably the types of deposit of the corpse in the grave. At a first glance, the emergence of burials in extended position within a culture dominated by deposits in crouched position appears to represent a rupture in the funerary practices. The example stemming from the Early Neolithic in central and western Europe illustrates how the appearance of a new position of the corpse reveals substantial modification in burial practices. More particularly, the emergence of the coffin necessarily implicates a change of the burial and the related ritual.

Keywords

Early Neolithic, Central and Western Europe, funerary practices, taphonomic analysis, position of the deposit, coffin

Chaque société se doit d'affronter la mort de ses membres et chacune d'entre elles apporte des réponses qui lui sont propres à travers les funérailles. Celles-ci sont le support d'un discours que la société tient sur elle-même, non pas tant telle qu'elle est, mais telle qu'elle se pense. Pour appréhender le discours des sociétés préhistoriques, nous ne disposons que de vestiges nécessairement incomplets, des restes osseux dans une

structure le plus souvent fossoyée et comprenant éventuellement d'autres objets. Ces vestiges constituent néanmoins le support permettant la reconstitution des gestes réalisés pour le traitement des défunts, que ceux-ci conduisent à la constitution d'une sépulture ou à d'autres traitements post-mortem du corps ou du squelette. Bien que l'identification de ces gestes ne soit que partielle par la nature même des données archéo-

logiques, une large part peut toutefois être abordée depuis le choix de l'emplacement de la tombe jusqu'aux gestes réalisés après sa fermeture. Grâce à la reconstitution de ces gestes, on peut tenter d'appréhender le discours des hommes sur la mort. Il en va ainsi de la préparation et des modalités de dépôt des corps dans les tombes : déposer le défunt fléchi sur le côté ou allongé sur le dos répond à des prescriptions funéraires différentes. Le passage d'une position de dépôt à l'autre au sein d'une même culture signe *a priori* une rupture au sein des pratiques funéraires. Que peut dire l'apparition d'une nouvelle position des corps du déroulement des funérailles dans ces sociétés ?

Une position rare au sein des pratiques funéraires du Néolithique ancien rubané

L'apparition des premières sociétés sédentaires en Europe Centrale et occidentale correspond à la culture de la Céramique Linéaire ou Rubané. Ce complexe culturel se développe à partir des plaines hongroises durant la seconde moitié du 6^e millénaire et atteint les côtes de la Manche durant le 5^e millénaire (Lichardus *et al.* 1985 ; Strien et Gronenborn 2005). Malgré cette considérable extension géographique (fig. 1), ces premières populations agro-pastorales conservent une identité forte à travers leur culture matérielle, notamment l'architecture des maisons et les moyens de subsistance, tout en sachant

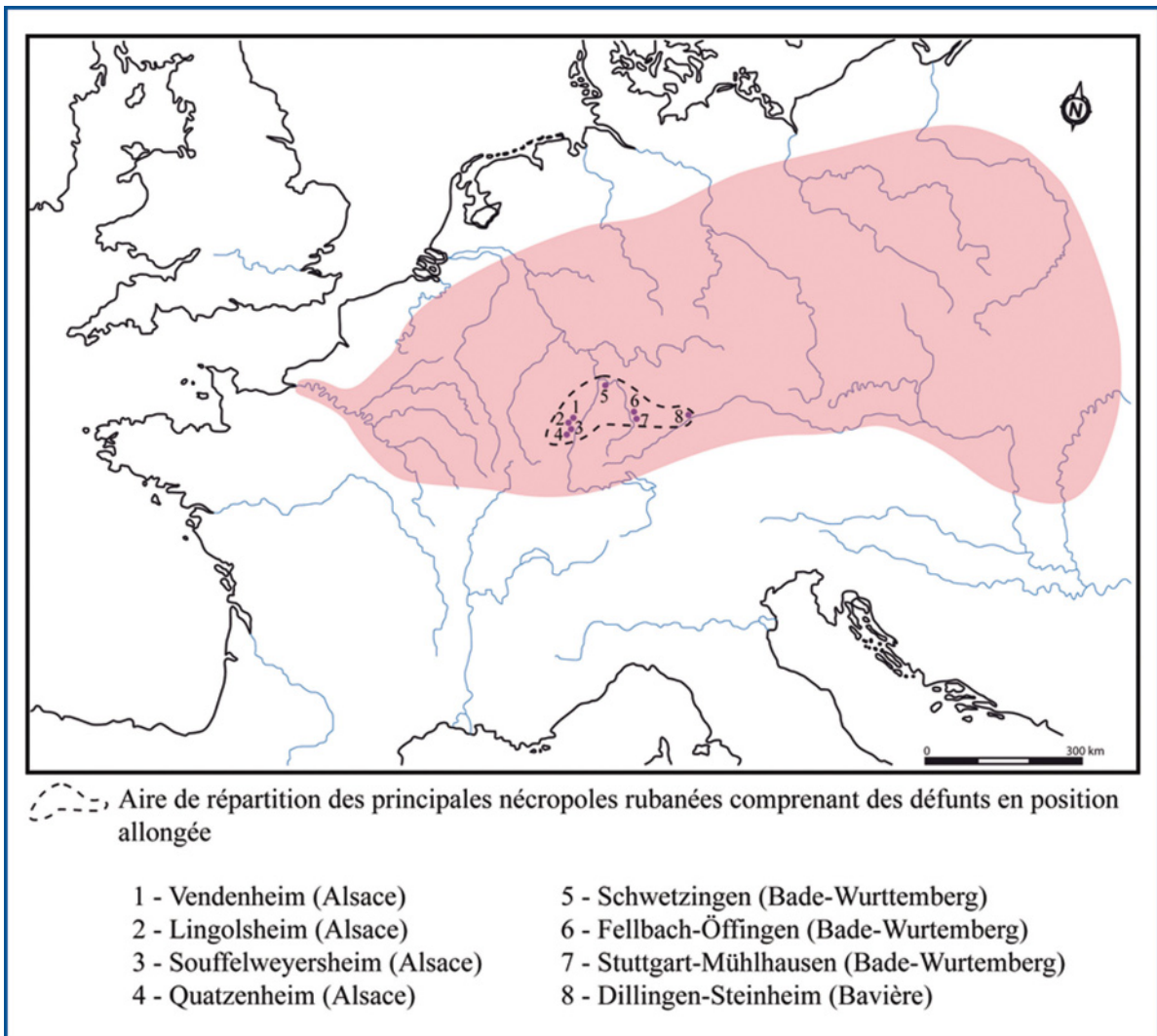


Figure 1. Extension maximale de la Céramique Linéaire en Europe tempérée (5500-4900 BC).

s'adapter aux nouveaux environnements colonisés.

Que ce soit dans les nécropoles ou parmi les sépultures en habitat, l'inhumation primaire est le mode de dépôt largement prédominant. L'interprétation longtemps retenue a été celle d'un mode d'inhumation le plus simple qui soit : un défunt déposé dans une fosse ovale creusée aux dimensions d'un corps fléchi sur le côté le plus souvent et immédiatement remblayée après. Or, le cas du Bassin parisien montre que cette simplicité n'est qu'apparente : les tombes répondent à une structuration complexe qui maintient un espace vide autour du corps (Thevenet 2004 ; 2010). La présence de défunts en position allongée n'a pas modifié la conception d'un mode d'inhumation sommaire, tant leur présence au sein des nécropoles rubanées semble rare : N. Nieszery dénombrerait ainsi moins de 5 % des défunts inhumés dans cette position en Europe Centrale (Nieszery 1995 : 82). Ils sont pourtant loin d'être anecdotiques en Alsace, où ils peuvent constituer près de la moitié des défunts dans certaines nécropoles (par exemple, 41 des 111 défunts à Vendenheim, Boës *et al.* 2007). De fait, ces défunts en position allongée se concentrent dans les nécropoles de la plaine du Rhin supérieur (Alsace, Bade-Wurtemberg) et dans quelques ensembles funéraires de Bavière orientale (fig. 1). Dans la plupart de ces nécropoles, à l'exception de certains ensembles funéraires alsaciens, ils représentent une minorité.

Que traduit une telle rupture ?

Unanimement considérée comme une exception à la règle, la position allongée des défunts est généralement perçue comme un phénomène tardif au sein de la Céramique Linéaire. Si les mobiliers ne sont pas toujours présents pour attester cette attribution, celle-ci repose implicitement sur le fait que cette position devient la norme dans les cultures qui succèdent à la Céramique Linéaire dans les régions rhénanes (Hinkelstein, Großgartach, Rössen).

On l'a mentionné, ce fait n'est pas si anecdotique selon les régions. Quant au moment de son apparition, celui-ci ne fait pas consensus : tardif pour certains (Moddermann 1970, Peschel 1992), dès l'étape récente pour d'autres (Jeunesse 2006). Il est encore possible que cette innovation ne soit pas apparue simultanément dans toutes les régions de la Céramique Linéaire

ou qu'elle résulte d'une diffusion à l'intérieur du complexe culturel. Quoi qu'il en soit, la position allongée des défunts constitue une rupture par rapport à la norme. La principale hypothèse interprétative est que ces deux positions des corps traduisent des statuts sociaux différents. N. Nieszery et N. Peschel proposent ainsi un lien entre position allongée et statut social inférieur. À Dillingen-Steinheim (Bavière), cette hypothèse s'appuie sur la relative pauvreté des défunts inhumés en position allongée (Nieszery 1995 : 82). N. Peschel, quant à elle, associe les pathologies osseuses observées sur le squelette d'un sujet en position allongée de la nécropole de Wittmar à un travail pénible et par extension, à une position sociale inférieure dans la société (Peschel 1992 : 239-240). Enfin, à Vendenheim, Ch. Jeunesse propose que l'opposition entre sujets fléchis et sujets allongés exprime probablement un clivage social au sein de la communauté, sans préciser de quelle nature (Jeunesse 2006 : 8).

En tout état de cause, ces positions des corps si opposées impliquent des sépultures différentes, ne serait-ce que par la forme et les dimensions nécessaires de la fosse sépulcrale. Elles peuvent aussi impliquer des aménagements différents à l'intérieur des tombes. Ces positions différentes pourraient être ainsi la cause ou la conséquence d'une modification des funérailles. Comment appréhender les aménagements de ces sépultures lorsque l'on ne dispose que d'un squelette dans une fosse ?

Appréhender les modalités de dépôt des corps et les dispositifs architecturaux des tombes : l'apport de l'analyse taphonomique

L'analyse taphonomique du cadavre et de la tombe constitue aujourd'hui un acquis méthodologique validé par plus de 20 années de recherches. Elle se propose de restituer l'agencement originel de la sépulture à partir des ossements tels qu'ils sont mis au jour lors de la fouille, en combinant observations ostéologiques et archéologiques fines (Duday et Masset 1987 ; Duday *et al.* 1990 ; Duday 1995, 2009). Les décalages entre l'ordre anatomique tel qu'il est dans le corps et la disposition des ossements les uns par rapport aux autres dans la tombe permettent de discuter des modalités de dépôt du corps, ainsi que du milieu dans lequel le cadavre s'est décomposé.

L'observation de l'état des articulations qui lient entre eux les ossements du squelette (connexion ou dislocation), du type d'articulations (labiles ou persistantes), de la disposition et des déplacements des ossements permettent de déduire la nature de l'espace sépulcral : colmaté ou vide. Ces deux milieux auront en effet des conséquences différentes sur les ossements et le squelette. Par ailleurs, la mise en évidence d'effets de parois ou d'effets de contrainte sur le squelette participe de la détermination d'éventuels contenants, rigides ou souples. Ces éléments combinés aux données relatives à la fosse sépulcrale et à la disposition du mobilier déposé dans la sépulture autorisent la reconstitution des modalités de dépôts des corps et de l'aménagement des sépultures.

Cette analyse repose sur la connaissance de la chronologie de la décomposition du corps et particulièrement des articulations. Elle nécessite donc une bonne conservation des ossements et du squelette pour réaliser les observations ostéologiques. Son intérêt pour l'archéologie est de permettre la restitution de l'agencement des éléments aujourd'hui disparus et qui constituent la sépulture : le cadavre, les modalités de son dépôt et de son évolution et les aménagements qui l'ont entourés.

Des cercueils au Néolithique ancien : l'exemple de la nécropole rubanée de « Viesenhäuser Hof » (Stuttgart, Bade-Wurtemberg)

La nécropole de « Viesenhäuser Hof » s'étend au nord de la ville actuelle de Stuttgart, sur une butte de loess et à proximité d'un habitat en partie contemporain. Elle a connu une très longue durée d'occupation, depuis le Rubané ancien jusqu'au Rubané récent (Kurz 2000 ; Price *et al.* 2003) et comprend 177 sépultures. Parmi celles-ci, on compte 10 sujets en position allongée (6 %). Nous présentons ici l'une de ces tombes.

La sépulture 65 contient les restes de deux individus, un adulte allongé sur le dos et un nouveau-né déposé sur l'épaule droite de l'adulte et dont la position n'est pas restituable (fig. 2). La forme et les dimensions de la sépulture ne sont pas documentées en surface, seules des traces plus sombres sont apparues au niveau du squelette. La fosse telle que définie par les fouilleurs est ovale et étroite, mesurant environ 1,70 m de long sur 0,40 m de large. La profondeur est de 1,40 m sous le niveau de circulation actuel. Les fragments d'un



Figure 2. La sépulture 65 de « Viesenhäuser Hof », Stuttgart (photo : Landesamt für Denkmalpflege, Baden-Württemberg).

vase décoré ont été découverts dans le remplissage de la tombe, 0,20 m au-dessus du défunt.

L'adulte est orienté la tête au nord. Son crâne est redressé et recouvre l'épaule gauche. Les membres supérieurs sont en flexion maximale, l'avant-bras droit sur le bras droit, tandis que l'avant-bras et le bras gauches sont parallèles ; la main gauche repose sur l'épaule gauche. Le membre supérieur droit recouvre en partie l'hémi-thorax droit. Les membres inférieurs sont en extension et parallèles, pourtant la partie distale du pied gauche se trouve sous le pied droit. Bien

que le squelette du sujet adulte témoigne d'une bonne cohérence générale, il n'en présente pas moins plusieurs distorsions par rapport à l'ordre anatomique, dont certaines de grande ampleur (fig. 3). La plupart sont concentrées sur le côté gauche du corps : la mise à plat accompagnée de l'ouverture de l'hémi-thorax, les côtes venant recouvrir le coude gauche ; la mise à plat de l'os coxal gauche, entraînant une ouverture du bassin ; la dislocation entre le tibia et la fibula gauches et surtout la rupture de la cheville due à la rotation médiale de l'ensemble du pied. Sur le côté droit du corps, les déplacements sont plus rares (« verticalisation » de la clavicule dont

l'extrémité latérale sort du volume initial du cadavre, affaissement général du pied), mais l'un est important : l'ensemble du membre supérieur droit, fléchi, a migré de près de 15 cm en direction du bassin. Ce déplacement, ainsi que l'axe oblique suivi par une partie des premières vertèbres thoraciques, est vraisemblablement à mettre sur le compte de la pression exercée par le corps du nouveau-né déposé sur son épaule.

Ces nombreux déplacements outrepassent le volume initial du cadavre et impliquent une décomposition du corps en espace vide. Plusieurs parties anatomiques sont néanmoins demeurées en équilibre après la disparition des contentions ligamentaires et malgré l'espace vide, tandis que d'autres témoignent de contraintes. Le crâne est ainsi fortement redressé et les membres supérieurs fléchis sont en pendage. La position des os de l'avant-bras gauche est particulièrement instable : leur extrémité distale se trouve 6 cm plus haut que leur extrémité proximale, sans que rien de pérenne n'ait assuré leur maintien. Une compression s'est exercée sur l'hémi-thorax droit dont la fermeture s'est accrue, ainsi que sur l'épaule gauche (la clavicule est « verticalisée », la scapula est sur chant et l'humérus est latéralisé). Quant à la position du pied gauche, elle implique une forte contrainte car son déplacement est inverse du mouvement anatomique attendu, c'est-à-dire une rotation latérale. Quelque chose a non seulement empêché le mouvement « naturel » du pied, mais l'a contraint à s'effondrer du côté opposé. Par ailleurs, on remarque que l'ensemble des ossements sur le côté droit dessine un effet de paroi rectiligne, depuis le membre supérieur jusqu'au pied. Il est à noter que l'important déplacement du membre supérieur droit a respecté cet alignement.

Les dislocations accompagnées de sorties du volume initial du corps indiquent donc une décomposition de l'adulte en espace vide. L'hypothèse la plus simple serait une fosse fermée par un couvercle, maintenant ainsi le volume sépulcral vide durant la décomposition du corps. Néanmoins, les contraintes et les effets de butée sur le squelette nécessiteraient une fosse particulièrement étroite, dispositif difficile pour installer l'adulte et le nouveau-né sur son épaule droite. Une seconde hypothèse est la présence d'une construction à l'intérieur de la fosse, assurant non seulement l'espace vide, mais rendant

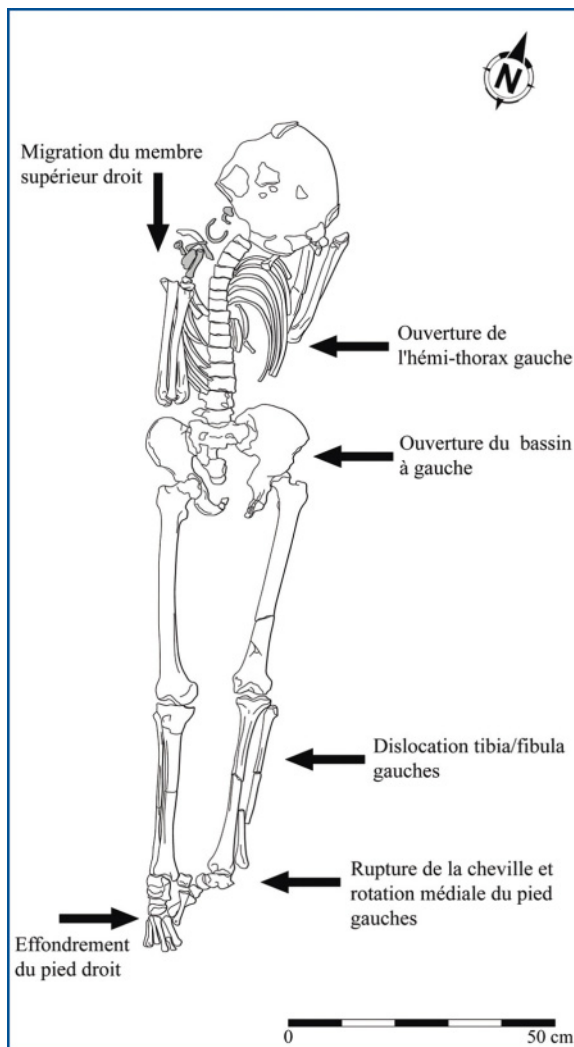


Figure 3. Les ruptures articulaires accompagnées d'une sortie du volume initial du corps indiquent une décomposition du cadavre en espace vide.

compte des nombreuses butées sur le squelette. Les parois d'un contenant rigide étroit peuvent expliquer ces différentes caractéristiques (fig. 4). En outre, l'effet de paroi unilatéral suggère un tassement de celui-ci, tel qu'il peut se produire lorsque l'on descend le contenant dans la fosse. Le crâne redressé et les poignets situés 0,15 m au-dessus du fond de la fosse impliquent des montants relativement hauts et plaideraient en faveur d'un contenant fermé.

Les observations réalisées sur d'autres tombes bien documentées corroborent ces faits.

Si la présence de cercueil est démontrable, leur nature exacte reste inaccessible en l'absence de vestige ligneux : contenant monoxyle ou constitué de planches équarries et assemblées... La présence d'outils en pierre permettant le défrichage et la coupe d'arbres (herminettes), tout comme le savoir-faire architectural de ces populations (leurs maisons rectangulaires en bois et torchis peuvent atteindre 40 m de long) indiquent qu'elles possèdent les moyens de fabriquer des contenants rigides élaborés. D'un point de vue matérialiste, la fabrication d'un cercueil implique

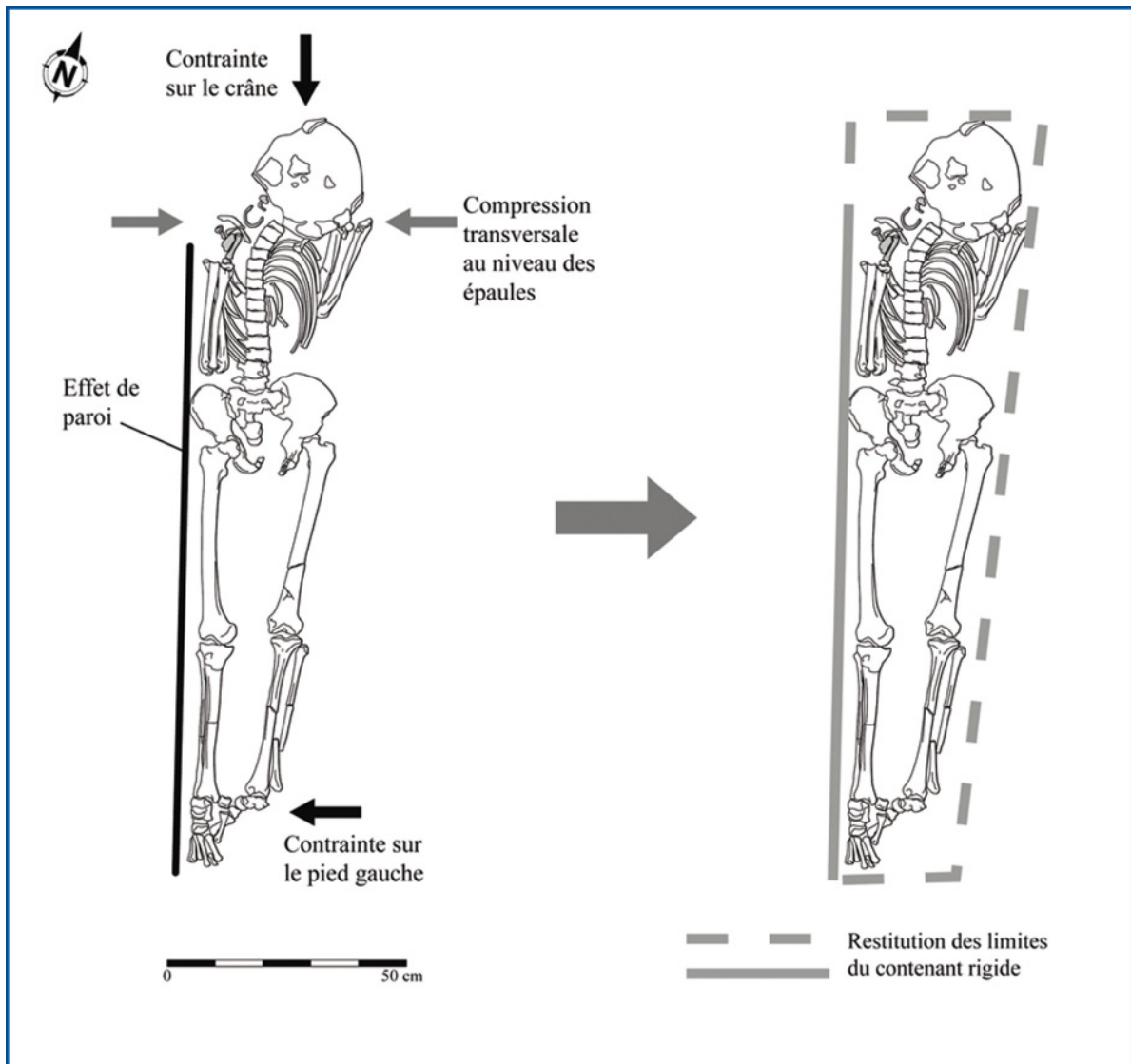


Figure 4. La décomposition du corps en espace vide, la présence de contraintes et d'un effet de paroi le long du côté droit du corps permettent de restituer la présence d'un contenant rigide et étroit.

un investissement supplémentaire par rapport au fait d'enterrer le défunt sans contenant. Mais l'interprétation en termes hiérarchiques des défunts allongés ne permet pas de comprendre cette nouveauté. Si l'invention du cercueil signe une innovation, elle s'inscrit néanmoins dans la continuité, celle de préserver le corps du contact de la terre, mais les moyens diffèrent : la fosse seule assure cette fonction lorsqu'elle contient un défunt fléchi, mais on a recours à un cercueil lorsque le défunt est allongé. Comment s'insère cette modification au sein des funérailles ? La position allongée apparaît la plus appropriée au transport d'un corps. Si l'apparition du cercueil peut être mise en relation avec des considérations pratiques, elle témoigne dans tous les cas d'une modification des pratiques pré-sépulcrales. Ces dernières prennent-elles une part accrue durant le déroulement des funérailles ? Ce nouvel usage pourrait en effet traduire une importance plus grande accordée au transport du défunt et aux processions accompagnant ce moment.

Plutôt qu'un simple choix de la position du défunt, l'introduction de la position allongée dans certains ensembles funéraires de la Céramique Linéaire peut être mise en relation avec l'apparition de contenants rigides et mobiles, c'est-à-dire de cercueils. Un tel changement implique inévitablement une modification des funérailles et de leur déroulement. Elle traduit vraisemblablement une mutation des représentations sociales de cette culture.

Bibliographie

- Boës E., Jeunesse C., Arbogast R.-M., Lefranc P., Mauvilly M., Schneikert F. & Sidera I. (2007) – Vendenheim « le Haut du Coteau » (Bas-Rhin) : remarques sur l'organisation interne d'une nécropole du Néolithique ancien danubien in Besse M. (dir.), *Sociétés néolithiques. Des faits archéologiques aux fonctionnements socio-économiques*, Actes du 27^e colloque interrégional sur le Néolithique, Neuchâtel 2005. Lausanne, Cahiers d'archéologie romande 108, p. 279-284.
- Duday H. (1995) – Anthropologie de « terrain », archéologie de la mort in *La Mort, passé, présent, conditionnel*, La Roche-sur-Yon, Groupe Vendéen d'Études Préhistoriques, p. 33-58.
- Duday H. (2009) – *The archaeology of the dead : lectures in archaeoethnology* (translated by A. M. Cipriani and J. Pearce). Oxford, Oxbow Books.
- Duday H. & Masset C., dir. (1987) – *Anthropologie physique et archéologie. Méthodes d'étude des sépultures*. Actes du colloque de Toulouse, 4-6 novembre 1982. Paris, CNRS.
- Duday H., Courtaud P., Crubezy E., Sellier P. & Tillier A.-M. (1990) – L'anthropologie de « terrain » : reconnaissance et interprétation des gestes funéraires. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n. s., p. 29-50.
- Jeunesse C. (2006) – Les traditions funéraires du néolithique moyen en Europe centrale dans le cadre du système funéraire danubien in Alt K., Arbogast R.-M., Jeunesse C. & van Willigen S. (éds.), *Archéologie funéraire du Néolithique danubien, Nouveaux enjeux, nouvelles approches*, table ronde de Fribourg-en-Bresgau 2004, Cahiers de l'Association pour la promotion de la Recherche Archéologique en Alsace 20, 2004, p. 3-26.
- Kurz G. (2000) – *Gräberfelder und Siedlungen beim « Viesenhäuser Hof » (Stuttgart-Mühlhausen)*. (Unpubliziert Manuskript, Stuttgart 2000).
- Lichardus J. et Lichardus-Itten M., avec la coll. de Bailloud G. et Cauvin J. (1985) – *La Protohistoire de l'Europe. Le Néolithique et le Chalcolithique*. Paris, Presses Universitaires de France, Collection Nouvelle Clio n° 1bis.
- Moddermann P. J. R. (1970) – *Linearbandkeramik aus Elsloo und Stein*. *Analecta Praehistorica Leidensia* III, 3 volumes.
- Nieszery N. (1995) – *Linearbandkeramische Gräberfelder in Bayern*. *Internationale Archäologie*, 16, Espelkamp.
- Peschel Ch. (1992) – *Regel und Ausnahme Linearbandkeramische Bestattungssitten in Deutschland und angrenzenden Gebieten, unter besonderer Berücksichtigung der Sonderbestattungen*. *Internationale Archäologie* 9, Verlag Marie L. Leidorf, Buch am Erlbach.
- Price T. D., Wahl J., Knipper C., Burger-Heinrich E., Kurz G. & Bentley R. A. (2003) – Das bandkeramische Gräberfeld vom « Viesenhäuser Hof » bei Stuttgart-Mühlhausen : Neue Untersuchungsergebnisse zum Migrationsverhalten im frühen Neolithikum. *Fundberichte aus Baden-Württemberg* 27, p. 23-58.
- Strien H.-C., Gronenborn D. (2005) – Klima- und Kulturwandel während des mitteleuropäischen Altneolithikums (58./57.-51./50. Jahrhundert v. Chr.) in Gronenborn D. (ed.), *Klimaverän-*

derung und Kulturwandel in neolithischen Gesellschaften Mitteleuropas, 6700-2200 v. Chr. (Climate Variability and Culture Change in Neolithic Societies of Central Europe, 6700-2200 cal BC), Mainz, p. 131-149.

- Thevenet C. (2004) – Une relecture des pratiques funéraires du Rubané récent et final du Bassin parisien : l'exemple des fosses sépulcrales dans la vallée de l'Aisne. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, tome 101, n° 4, p. 815-826.

- Thevenet C. (2010) – *Des faits aux gestes, des gestes aux sens ? Pratiques funéraires et société durant le Néolithique ancien du Bassin parisien*. Thèse de doctorat, Université Paris1-Panthéon Sorbonne, 2 volumes.

Facing the death of its members, each society provides specific responses through funeral practices. These latter are the basis of the vision the society has on itself, not on its identity but rather on its beliefs. When approaching prehistoric societies, we only dispose of necessarily incomplete vestigial remains, mostly skeletal elements within pit features possibly containing other objects. These remains nonetheless are a basis allowing to reconstruct the different stages of the treatment of the deceased, whether they are linked to grave construction or other postmortal treatments of the body or the skeleton. Although the identification of these gestures is only partial, given the very nature of the archaeological data, a large part, however, can be approached, from the choice of the grave location up to the actions that occurred after its closing. Thanks to the reconstruction of these actions, men's beliefs on death can be approached. This concerns the preparation and the types of deposits of the body in the grave: depositing the flexed body on one side or on its back reflects different mortuary rites. The change from one arrangement of the deposit to the other within a same culture a priori indicates a rupture within funerary practices. What does the emergence of a new position of the body tell us about the funerary ritual in these societies?

A rare position within the mortuary practices of the Early Neolithic Linear Pottery Culture

The emergence of the first sedentary societies in Central and Western Europe is associated with the Linear Pottery Culture or Danubian culture. This cultural complex develops in the Great

Hungarian Plain during the second half of the 6th millennium and reaches the coast of the Channel during the 5th millennium (Lichardus *et al.* 1985; Strien and Gronenborn 2005). Despite considerable geographic expansion (fig. 1), these first farmers and stock breeders preserved strong identity through their material culture, notably house architecture and means of subsistence whilst adapting to the new environments they colonized.

In cemeteries as well as in burials within settlement context, primary inhumation is the dominant type of deposit. A most simple type of inhumation was a long held interpretation: the deceased were laid down in an oval-shaped pit dug out in the size of the crouched body. The corpse was most often deposited on one side and the pit immediately filled thereafter. However, the case of the Paris Basin demonstrates that this simplicity is only apparent: the graves reveal complex structures maintaining a void around the body (Thevenet 2004; 2010). The recognition of inhumations in extended position has not changed the concept of a simple type of inhumation as their presence within cemeteries of the Linear Pottery culture seems rare: N. Nieszery has registered less than 5 % of the deceased buried in this position in Central Europe (Nieszery 1995: 82). However, these cases are not rare at all in Alsace. In this latter region, they may constitute nearly half of the inhumations in distinct cemeteries (for example, 41 out of 111 inhumations in Vendenheim, Boës *et al.* 2007). Inhumations in extended position indeed concentrate in cemeteries of the Upper Rhine plain (Alsace, Baden-Württemberg) and in distinct burial sites in the eastern part of Bavaria (fig. 1). Except for distinct funerary assemblages in Alsace, they represent a minority in most of these cemeteries.

How can such a change be explained?

Commonly quoted as an exception from the rule, the extended position of the deceased is generally considered as being a late phenomenon within the Linear Pottery Culture. Although grave goods are not always present in order to precise this attribution, it is implicitly based on the fact that this position becomes the standard within the cultures succeeding to the Linear Pottery Culture in the Rhine region (Hinkelstein, Großgartach, Rössen).

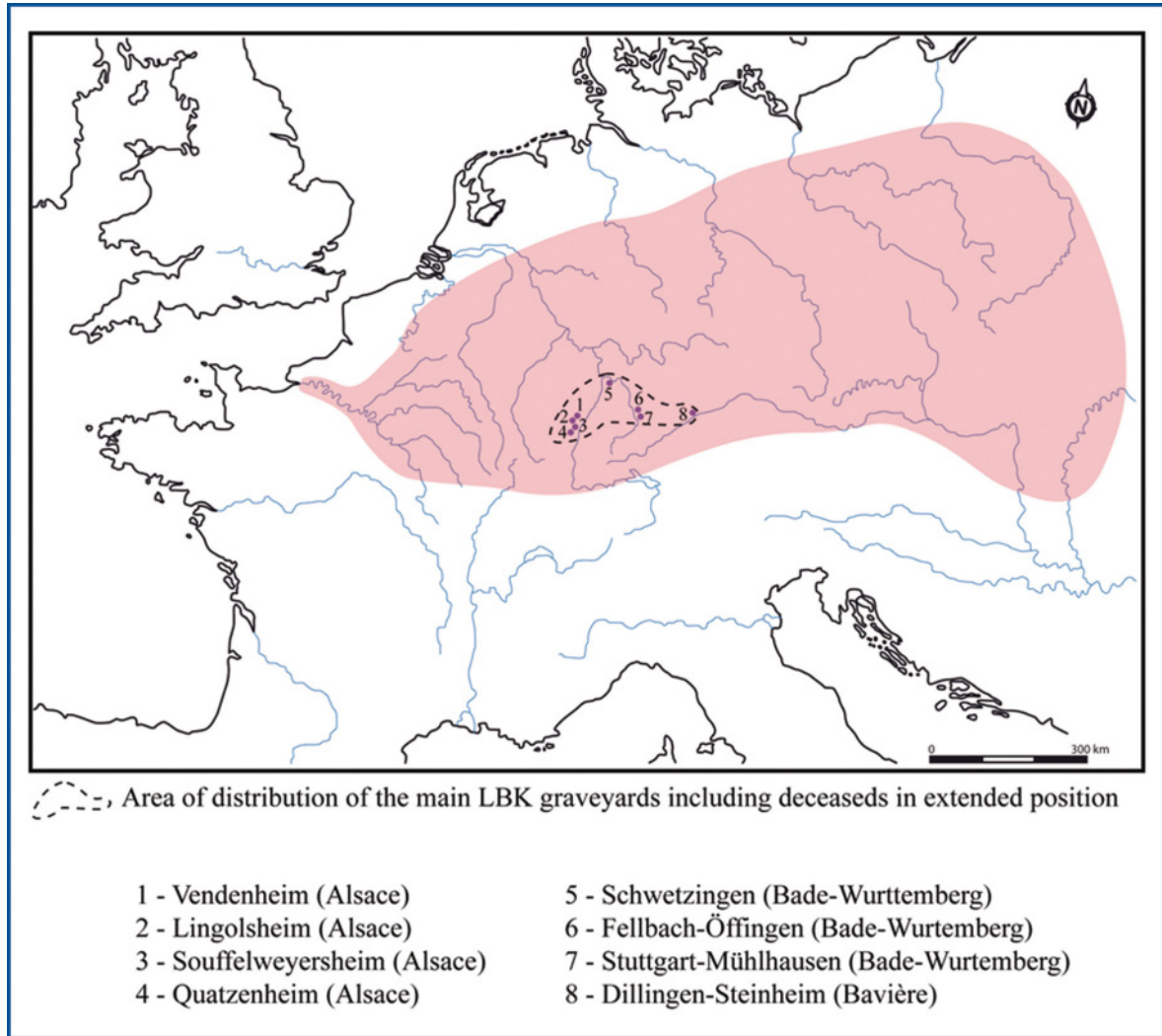


Figure 1. Maximum expansion of the Linear Pottery Culture in central Europe (5500-4900 BC).

As noted above, in distinct regions inhumation in extended position is not that anecdotic. Concerning the date of its emergence, there is little consensus: from the latest phase for certain (Moddermann 1970, Peschel 1992), from the late phase for others (Jeunesse 2006). It is equally possible that this innovation may have appeared simultaneously in all the regions occupied by the Linear Pottery Culture or that it resulted from internal spread within this cultural complex. Regardless, the extended position of the deceased marks a rupture compared to the standard. The main interpretation assumes that these two positions of the corpse reflect different social status. N. Nieszery and N. Peschel pro-

posed a link between extended position and lower social status. In Dillingen-Steinheim (Bavaria), this hypothesis is corroborated by relative poverty of grave goods associated with the deceased buried in extended position (Nieszery 1995: 82). N. Peschel puts in relationship bone disease observed on the skeleton of an individual in extended position in the cemetery of Wittmar with hard labour and consequently with a lower social position within the group (Peschel 1992: 239-240). Finally, for Vendenheim, Ch. Jeunesse assumes that the juxtaposition between crouched and extended positions probably mirrors social division within the group without clarifying its nature (Jeunesse 2006: 8).

In any case, these clearly opposed positions of the body necessarily implicate different grave structures with regard to the shape and the size of the sepulchral pit. Equally, they may implicate different arrangements within the graves. These distinct positions may also be the reason or the consequence from changes in the funerary rite. How can we approach arrangements in these graves only observing a skeleton deposited in the pit?

Approaching the deposit modalities of the corpses and the architectural features of the graves: the contribution of taphonomic analysis

Yet taphonomic analysis of the body and the grave is a methodology validated by more than 20 years of research. It aims at reconstructing the initial arrangement of the grave based on the situation of the bones registered during excavation by combining detailed osteological and archaeological observations (Duday and Masset 1987; Duday *et al.* 1990; Duday 1995, 2009). The discrepancies between the «natural» anatomical order of the corpse and the arrangements of the bones in the grave allow to analyse the types of deposit of the corpse and the environment in which the body has decomposed. The analysis of the state of the joints connecting the bones of the skeleton (connection or disjunction), of the types of joints (unstable or persistent), or of the arrangements and displacements of bones allow to deduce the nature of the sepulchral space: a filled space or a void. As a matter of fact, the effects of these two environments on the bones and the skeleton will be different. Moreover, «wall effects» or «binding effects» recognized on the skeleton indicate the presence of possible containers, made of hard or soft material. These elements, merged with data referring to the grave pit and the arrangement of the grave goods deposited in the burial, allow to reconstruct the deposit modalities related to the body and the equipment in the graves.

This analysis is based on the knowledge of the decomposition rate of the body and more particularly of the joints. A good preservation of the bones and the skeleton is required in order to allow these osteological observations. They are of interest for archaeologists in order to reconstruct the arrangement of vanished elements that

constituted the burial: the body, the modalities of its deposit and its evolution as well as the surrounding arrangements.

Coffins in the Early Neolithic: the example of the cemetery of the Linear Pottery Culture at “Viesenhäuser Hof” (Stuttgart, Baden-Württemberg)

The cemetery of “Viesenhäuser Hof” expands north of the actual city of Stuttgart, located on a loessic mound, close to a partially contemporaneous settlement. Its occupation spans over a



Figure 2. Burial 65 of «Viesenhäuser Hof», Stuttgart (photograph: Landesamt für Denkmalpflege, Baden-Württemberg).

very long period of time, from the early to the late phase of the Linear Pottery Culture (Kurz 2000; Price *et al.* 2003) and it contained 177 burials. Amongst them, 10 individuals are laid down in extended position (6 %.) One of these graves will be presented here.

Burial 65 contained the remains of two individuals: an adult in extended position on the back and a newborn child deposited on the right shoulder of the adult and whose position can not be reconstructed (fig. 2). The shape and the dimensions of this grave have not been documented. The upper limit, materialized by darker traces, appeared only at the height of the skeleton. The pit as described by the archaeologists was oval-shaped and narrow, measuring 1,70 m in length by 0,40 m in width. It reached a depth of 1,40 m below the actual surface. Fragments of a decorated vessel have been recovered from the filling of the burial, at 0,20 m above the skeleton.

The adult is oriented with the head to the north. The skull is uplifted and overlaps with the left shoulder. The upper limbs are in maximum flexed position, the right forearm lies on the right arm and the left forearm parallel to the left arm; the left hand lies on the left shoulder. The right upper limb partially overlaps with the right hemi-thorax. The lower limbs are stretched out and parallel, the distal end of the left foot, however, appears under the right foot. Although the adult skeleton shows general consistency, several distortions from the anatomical order can be observed, some of them being considerable (fig. 3). These distortions mainly affect the left side of the body: the flattening accompanied by the opening of the hemi-thorax, the ribs overlapping with the left elbow; the flattening of the left hip bone leading to the opening of the basin; the dislocation of the left tibia and fibula and more particularly the breakdown of the ankle due to the medial rotation of the entire foot. On the right side of the corpse, displacements are rarer («verticalization» of the clavicle, of which the acromial extremity has moved outside the initial volume of the body, collapse of the foot). One, however, is substantial: the right upper limb has moved about 15 cm towards the basin. This displacement, as well as the oblique axis followed by one part of the upper thoracic vertebrae, is presumably due to the weight of the newborn child's body on the shoulder.

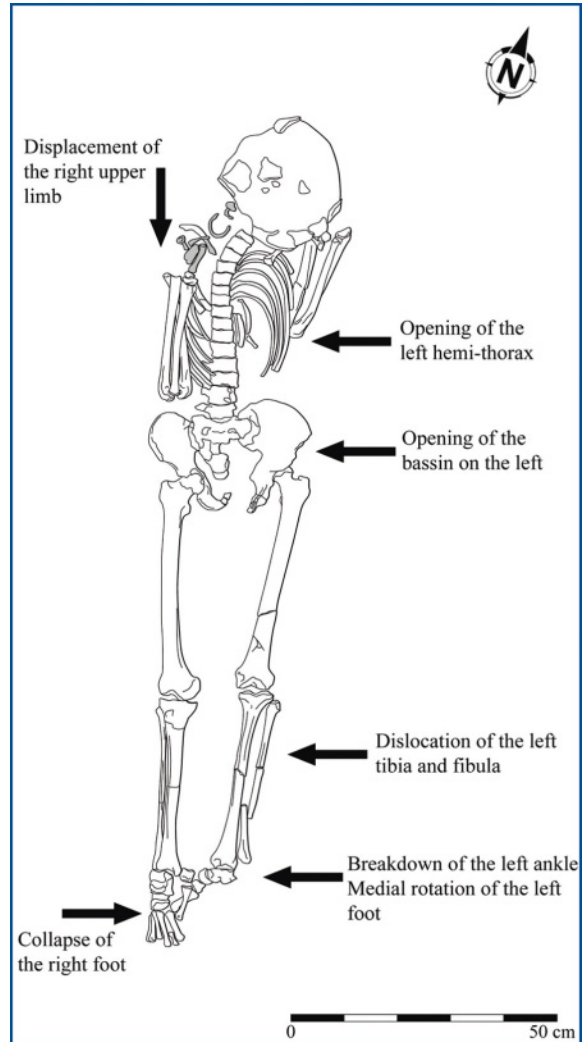


Figure 3. The ruptures of the joints accompanied by displacements beyond the initial volume of the body indicate decomposition of the corpse in an empty space.

These displacements beyond the initial volume of the body implicate decomposition of the corpse in a void. Nonetheless, a series of anatomical elements have been maintained in equilibrium after the breakdown of the ligaments and despite the void, whilst others attest to constraints. The skull is strongly uplifted and the bent upper limbs are inclined. The bones of the left forearm are in a particularly unstable situation: their distal extremity lies 6 cm higher than their proximal extremity, without any object supporting this position. Compression of the right hemi-thorax

increased its closing. In addition, pressure acted on the left shoulder (the clavicle is «verticalized»; the scapula is turned on edge and the humerus bone on its side). The position of the left foot implicates strong constraint as it moved in the opposite direction compared to the expected anatomical movement, i. e. a lateral rotation. Something has not only hindered the «natural» movement but has forced the foot to collapse on the opposite side. In addition, it can be stated that all the bones on the right side show an effect of linear delimitation, from the upper limb to the foot. It

has to be noted that the strong displacement of the right upper limb followed this alignment.

The dislocations accompanied by the movements of bones beyond the initial volume of the corpse consequently indicate decomposition of the adult in an empty space. The simplest hypothesis would be a pit closed by a cover plate, maintaining the sepulchral space void during the process of decomposition of the corpse. Nonetheless, the constraints and the wall effects observed on the skeleton would require a particularly narrow pit and it would be difficult to lay down an

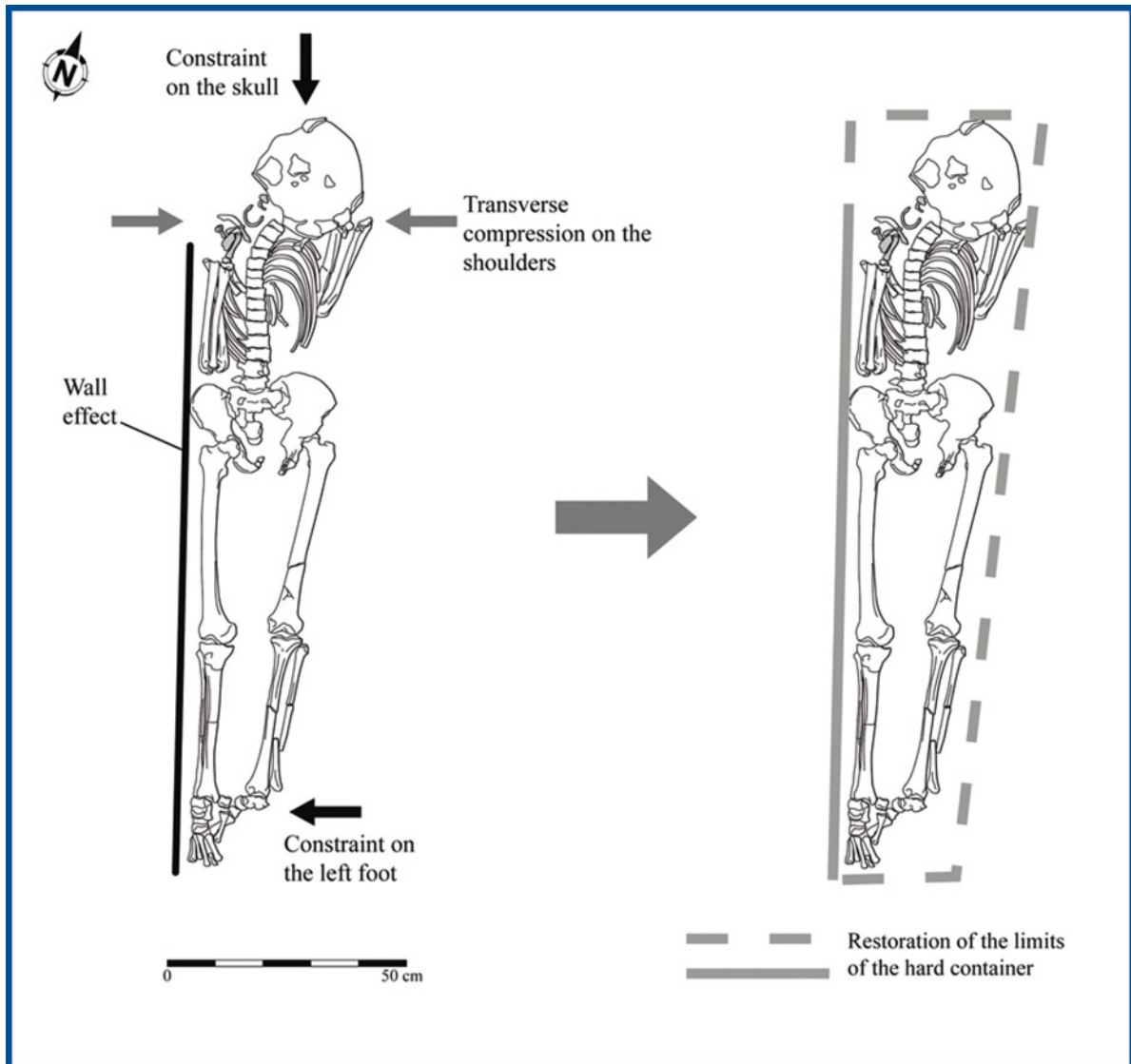


Figure 4. The decomposition of the corpse in an empty space, the presence of constraints and of a wall effect along the right side of the body allow reconstructing the presence of a narrow container made of hard material.

adult and a newborn child on his shoulder in such a feature. A second hypothesis is the presence of an internal construction within the pit, ensuring not only a void but also explaining the wall effects observed on the skeleton. The presence of a narrow container made of hard material may explain these different characteristics (fig. 4). Moreover, the unilateral wall effect suggests that the body slipped at the moment when the container was laid down in the pit. The uplifted head and the wrists located 0,15 m above the bottom of the pit involve the presence of rather high sides and would be an argument in favour of a closed container.

Observations made for other well-documented graves corroborate these facts.

Although the presence of a container can be demonstrated, its true nature remains unclear as organic features are absent: wooden coffins fashioned from hollowed-out logs or crude planks ... The presence of stone tools for forest clearing and tree cutting (adzes), as well as the architectural skill of these populations (their rectangular houses constructed with timber and wattle-and-daub can reach 40 m in length) show that they had the means to manufacture sophisticated rigid containers. From the materialistic point of view, the manufacturing of a coffin involves additional investment compared to the burial of a dead without using a container. However, the

interpretation that the deceased in extended position would mirror social hierarchy does not allow to understand this innovation. Although the invention of the coffin is an innovation, it is nonetheless part of a continuum in that it aimed at protecting the corpse from contact with dirt. However, the means of implementation differ: the pit alone ensures this function containing the dead in a crouched position. But when the dead is laid down in an extended position, a coffin is used. How is this change integrated into the funerary rites? The extended position appears to be the most appropriate for the transport of the body. If the emergence of a coffin can be put in relationship with practical considerations, it testifies in any case to a change of the practices preceding the burial. Are these latter increasingly important within the burial ceremony? The new use may indeed mirror greater importance accorded to the transport of the dead and to processions accompanying this moment.

Rather than a simple choice of the dead's position, the introduction of the extended position in distinct funerary assemblages of the Linear Pottery Culture can be related to the appearance of rigid and mobile wooden containers, i. e. of coffins. Such a change inevitably implies a modification of the burial ritual. It seemingly also highlights a change of the social representations of this culture.

L'orientation olfactive chez les oiseaux

Gaia DELL'ARICCIA

Chercheur Post-doctoral au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive à l'UMR 5175 CNRS

Résumé

Les pigeons voyageurs sont capables de former des cartes cognitives, sous forme de représentation neuronale de la distribution hétérogène de molécules odorantes dispersées dans l'atmosphère. Cependant, leur capacité à utiliser des signaux différents (i.e. visuels, magnétiques) en fonction des circonstances, a suscité un débat scientifique quant à l'utilisation de l'olfaction pour l'orientation. L'étude des oiseaux marins de l'ordre de Procellariiformes a apporté de nouvelles et importantes évidences en faveur de la théorie de la navigation olfactive. En effet, de nombreuses espèces de pétrels utilisent des signaux olfactifs pour localiser les zones d'affouragement au-dessus de la surface de l'océan apparemment sans relief. En particulier, ces oiseaux sont capables de détecter et de s'orienter vers le sulfure de diméthyle (DMS), une composante volatile présente naturellement dans les océans du monde entier, au niveau des zones productives d'affouragement. Afin d'étendre la compréhension du rôle et de l'utilisation du DMS, j'ai étudié la réponse du Puffin cendré de Méditerranée, à ce composant. En effet, contrairement aux océans, la Mer Méditerranée est un bassin fermé, où les distances entre les côtes peuvent être facilement parcourues par un pétrel en vol dans une journée et où les émissions de DMS sont faibles. Dans ces conditions, les pétrels peuvent utiliser de repères visuels pour construire une carte de navigation à large-échelle, et la sensibilité aux concentrations de surface de DMS peut ne pas être nécessaire pour l'orientation spatiale. Les résultats obtenus montrent que la réponse au DMS et son utilisation dans l'orientation sont répandues chez les oiseaux marins, indépendamment de leurs habitudes alimentaires, et dans différents milieux marins où d'autres repères sont également disponibles. La réponse générale à ce composé suggère que le DMS peut être important, non seulement dans la recherche de nourriture, mais aussi pour d'autres tâches, comme par exemple la navigation globale.

Mots-clés

Alimentation, *Calonectris diomedea*, carte spatiale, DMS, écologie sensorielle, olfaction, orientation, paysage olfactif, pétrels, Puffin cendré

Olfactory orientation in birds

Abstract

Homing pigeons are able to represent the spatial distribution of atmospheric odours to build a navigational map. However, their ability to shift among different cues (i.e. visual, magnetic) made the use of olfaction for orientation a subject of scientific debate. On the contrary, the investigation of petrel seabirds provided new and important evidence supporting olfactory navigation. Many petrel species use olfactory cues to locate foraging grounds over the seemingly featureless ocean surface. In particular, they are able to detect and orient to dimethylsulfide (DMS), a volatile compound naturally occurring in worldwide oceans in correspondence with productive feeding areas. To understand the role and use of DMS in a different ecological setting, I investigated the response to this compound by Mediterranean Scopoli's shearwaters. In contrast to oceans, the Mediterranean Sea is a closed basin in which the distances between coasts can be covered easily by a flying petrel within a day, and presenting low DMS emissions. In this condition, petrels may rely on visual landmarks to build a large-scale map and the sensing of DMS surface concentrations may not be necessary for spatial orientation. Results show that the response and use of DMS is widespread among different seabirds, independent of feeding habits, and in different marine environments, where other cues are also available. Such finding suggests that the importance of this compound may be not limited to the localization of foraging areas but also be employed for other tasks i.e. global orientation.

Keywords

Calonectris diomedea, DMS, foraging, olfaction, olfactory landscape, orientation, petrels, Scopoli's shearwater, sensory ecology, spatial map

L'orientation olfactive chez les oiseaux

Parmi les animaux navigateurs, les oiseaux occupent une place spéciale du fait de leurs capacités spatiales exceptionnelles. Ces aptitudes se manifestent notamment dans le contexte de leur retour au nid (Wallraff 2005) et de leurs voyages de migration, longs de plusieurs milliers de kilomètres, qui les ramènent, année après année, aux mêmes sites de reproduction et d'hivernage (Berthold 2001). De nombreuses études qui visent à comprendre les mécanismes d'orientation chez les oiseaux ont été réalisées en employant le Pigeon voyageur (*Columba livia*) comme espèce modèle. Les pigeons voyageurs sont capables de former des cartes cognitives, sous forme de représentation neuronale de la distribution spatiale des stimuli environnementaux. Cette carte de navigation leur permet d'estimer la direction et, peut-être, la distance du pigeonnier depuis des sites éloignés et inconnus. La construction de cette carte de navigation reposerait sur leur capacité à représenter la distribution hétérogène de molécules odorantes dispersées dans l'atmosphère (Wallraff 2005). Cette capacité n'exclut pas que les pigeons puissent utiliser des informations sensorielles supplémentaires, fournies par exemple par le champ magnétique terrestre (Wiltschko et Wiltschko 2003). Malheureusement, après plus de 30 ans de recherches (Wallraff 2005), l'utilisation de signaux olfactifs reste l'un des sujets le plus débattus dans les études qui portent sur l'orientation chez les pigeons (Wiltschko et Wiltschko 2003, Wallraff 2004, Wallraff 2005, Jorge et al. 2010).

La méconnaissance de l'implication relative de différents signaux et repères pour l'orientation est aussi liée au fait que les pigeons volent généralement en survolant la terre, où les repères visuels du paysage ont une grande influence sur la navigation, même quand ceux-ci sont inconnus (Holland 2003, Lau et al. 2006, Dell'Arciccia et al. 2009). De plus, il a été montré que la présence de repères visuels modifie les résultats obtenus suite à des traitements expérimentaux tels que l'anosmie ou le décalage de l'horloge biologique (Bonadonna et al. 2000, Wallraff 2005). Finalement,

il apparaît de plus en plus évident que les pigeons voyageurs utilisent une stratégie d'orientation multimodale et qu'ils sont capables de changer leur stratégie de navigation selon les circonstances (Walcott 2005, Wallraff 2005, Dell'Arciccia et al. 2008, Dell'Arciccia et al. 2009). Il apparaît donc presque impossible d'isoler l'influence de différents signaux utilisés par cette espèce et comprendre le rôle exact de chacun d'entre eux dans le processus d'orientation. Par conséquent, il paraît compromis de pouvoir démontrer définitivement un mécanisme d'orientation olfactive en utilisant ce modèle biologique. En revanche, les oiseaux marins, et en particulier les pétrels, peuvent ouvrir de nouvelles perspectives. En effet, le milieu marin, à la différence du milieu terrestre, est apparemment sans repères visuels pendant de milliers de kilomètres carrés, excluant ainsi cette composante sensorielle du paysage. Par ailleurs, les pétrels semblent ne pas employer de repères magnétiques pour s'orienter (Benhamou et al. 2003, Bonadonna et al. 2003b, Bonadonna et al. 2005).

Les pétrels et l'orientation en milieu pélagique

Les pétrels (ordre Procellariiformes) présentent un mode de vie pélagique et itinérant à large échelle. Ces oiseaux longévifs passent la plupart de leur vie en vol sur la mer et sont liés à de petites îles océaniques uniquement pour la reproduction. Les aires d'alimentation sont exclusivement pélagiques et doivent être identifiées, ainsi que les zones de reproduction, au milieu d'un vaste environnement océanique homogène et monotone (Warham 1996). Pendant la période reproductive, alors que les zones d'alimentation restent pélagiques, les pétrels doivent retourner à la colonie pour relayer le partenaire durant l'incubation de leur unique œuf ou nourrir leur poussin. Ce mode de vie demande d'une grande efficacité dans la localisation des zones d'affouragement afin de pouvoir assurer une alimentation efficace et le succès reproductif.

Les Procellariiformes ont un système olfactif incroyablement développé d'un point de vue

neuro-anatomique, par rapport aux autres oiseaux (Fig. 1. Bang 1966). En outre, de plus en plus d'évidences suggèrent que leur sens de l'odorat bien développé jouerait un rôle fondamental pour de nombreux comportements tels que l'alimentation (Nevitt et al. 1995), la recherche et l'identification du nid (Bonadonna 2009) et la reconnaissance du partenaire (Bonadonna et Nevitt 2004, Bonadonna et al. 2007, Mardon et Bonadonna 2009).

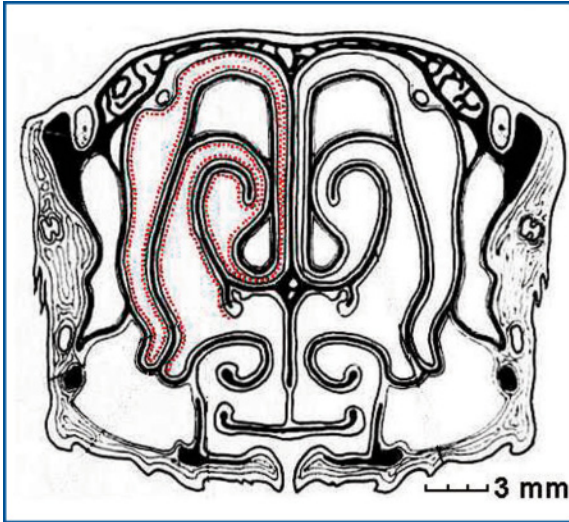


Figure 1. Coupe schématique à travers les chambres olfactives du Pétrel des neiges; en évidence en rouge l'épithélium olfactif (Modifié de Bang 1966).

L'utilisation de l'odorat chez les oiseaux marins, en particulier chez les pétrels, a été proposée il y a longtemps (Grubb 1972, Hutchison et Wenzel 1980, Lequette et al. 1989), mais l'étude des mécanismes permettant à ces oiseaux d'exploiter les composantes naturellement présentes dans l'atmosphère pour l'orientation et la navigation est relativement nouvelle. Le principe général sur lequel se base la théorie de l'orientation olfactive est que les pétrels pourraient utiliser des molécules odorantes pour construire une carte à large échelle comme un paysage olfactif superposé à la surface de l'océan (Fig. 2). Des changements dans le paysage olfactif pourraient signaler à un pétrel itinérant, sa localisation et/ou la proximité de zones productives où rechercher de la nourriture (Nevitt 2000, Bonadonna et al. 2003a).

Le sulfure de diméthyle (DMS) a été proposé comme candidat parfait pour servir de point de

repère olfactif pour les oiseaux marins qui cherchent à localiser et exploiter les zones productives (Nevitt et al. 1995, Nevitt 1999, Nevitt et Bonadonna 2005b). Le DMS est une composante volatile présente naturellement dans les océans du monde entier. Il est dérivé de la décomposition métabolique du diméthylsulfoniopropionate (DMSP) pendant la dégradation du phytoplancton. La production de DMS est souvent associée à la présence du zooplancton qui s'alimente du phytoplancton et aux zones à haute productivité primaire (Cantin et al. 1996, Simó 2001, Jean et al. 2009). Le DMSP peut être un signal olfactif particulièrement fort pour les prédateurs du zooplancton, et des observations in situ montrent que les bancs de petits poissons s'accumulent à la périphérie des zones de développement du plancton (DeBose et Nevitt 2007, DeBose et al. 2008). Finalement, des concentrations élevées de DMS au niveau local peuvent alerter, de façon opportuniste, les prédateurs d'ordre supérieur, de la présence d'agrégations de zooplancton et de prédateurs du zooplancton, c'est à dire poissons et calmars qui représentent les principales proies pour de nombreuses espèces de pétrels (del Hoyo et al. 1992, Warham 1996, Hay et Kubanek 2002). En effet, la télémétrie par satellite a révélé une association entre les zones d'émissions élevées de DMS, les agrégations de proies et les aires d'alimentation de différentes espèces de pétrels (Revisé par Nevitt 2000).

Cependant, parmi les différentes espèces de pétrels, la réactivité au DMS est très variable, suggérant que la sensibilité olfactive à ce composé pourrait être liée à différentes stratégies écologiques pour la localisation des proies. Pour certaines espèces (par exemple les pétrels et les prions), la sensibilité olfactive au DMS fournit un système de détection précoce pour se nourrir de manière opportuniste avant que d'autres oiseaux arrivent. Ces détecteurs précoces changent le type des signaux associées aux proies : en effet, en s'alimentant sur le site, ces oiseaux pionniers fournissent des repères visuels à d'autres oiseaux et induisent le dégagement d'odeurs supplémentaires, tels que celles liées à la macération du krill. Ainsi, les espèces à détection tardive (par exemple les albatros et les pétrels géants) pourraient employer une stratégie de recherche de nourriture multimodale, qui s'appuie sur des indices visuels ainsi que sur une combinaison de signaux olfactifs, pour localiser leurs proies (Sil-

verman et al. 2004, Nevitt et Bonadonna 2005a, Nevitt 2008).

En plus de sa fonction dans le cadre de la recherche de nourriture, le DMS a également été proposé comme repère pour la navigation globale sur les océans. Sur la surface des océans, les zones avec les concentrations plus élevées de DMS correspondent aux zones très productives, qui à leur tour sont associées à des caractéristiques bathymétriques tels que les zones de remonté d'eau, les montagnes et les plateaux sous-marins (McTaggart et Burton 1992). Le profil de la concentration en surface de DMS pourrait donc représenter un paysage olfactif navigable pour les oiseaux marins, superposé sur la surface de l'eau apparemment sans relief (Fig. 2. Nevitt et al. 1995, Nevitt 2000, Bonadonna et al. 2003a).

Dans l'ensemble, ces études suggèrent un rôle important de signaux biogéniques chez les

pétrels océaniques dans le contexte de la recherche de nourriture et de la navigation globale. Cependant, jusqu'ici, ces études n'ont exploré que peu d'environnements océaniques et ne se sont intéressées qu'à peu d'espèces. Ainsi, on ignore si l'utilisation de signaux olfactifs pour trouver la nourriture est un phénomène local et/ou spécifique à l'espèce ou une adaptation générale des oiseaux de mer ; en particuliers, rien n'est connu en ce qui concerne les pétrels qui se reproduisent et se nourrissent dans des mers fermées, où les conditions océanographiques peuvent être extrêmement différentes et où des repères visuels pour l'orientation (par exemple les lignes de côte et les îles) sont à proximité.

Le cas de la Mer Méditerranée

Afin de mieux comprendre le rôle et l'utilisation du DMS dans un contexte écologique différent, nous avons étudié la réponse à ce composant par le Puffin cendré de Méditerranée

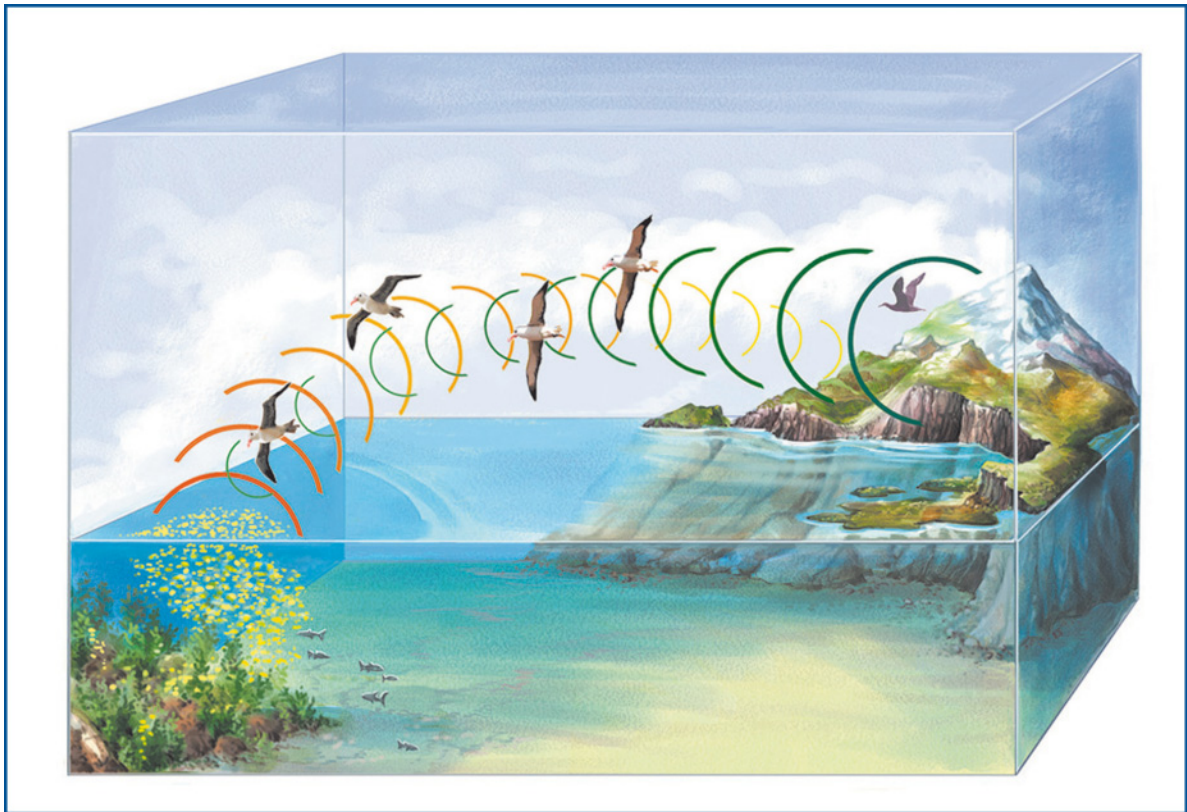


Figure 2. Le paysage olfactif. Les structures bathymétriques tels que les zones de remonté d'eau, les montagnes et les plateaux sous-marins correspondent aux zones productives, où les concentrations de DMS sont les plus élevées, pouvant ainsi servir de point de repère olfactif pour la navigation en mer (De Thivent et Bonadonna, 2003 ©Caroline Picard).



Figure 3. La mer Méditerranée centrale et l'île de Linosa (flèche) où se situe la colonie de Puffin cendré. (Image Google Earth ©2010).

(*Calonectris diomedea*), qui niche sur l'île de Linosa (Îles Pélages, Canal de Sicile, Italie : 35°52' N, 12°52' E, Fig. 3). Les voyages d'alimentations de ce pétrel durent en moyenne 9,4 jours pendant la période d'incubation des œufs et 5,5 jours pendant l'élevage de poussins. Pendant leurs voyages, ces oiseaux parcourent, en moyenne, 904 km par voyage d'alimentation pendant l'incubation et 662 km par voyage pendant l'élevage du poussin, avec une distance moyenne par jour de 135 km (Celada et al. 2009). Par conséquent, la distance entre les côtes méditerranéennes peut être facilement traversée dans la journée par un pétrel en vol et plusieurs fois au cours du même voyage d'alimentation ; les côtes peuvent donc fournir les points de repère nécessaires pour l'orientation dans ce bassin fermé. En effet, les zones d'affouragement des puffins qui nichent à Linosa se situent surtout autour de l'île ou le long de la côte tunisienne (Celada et al. 2009, Dell'Araccia et al. 2010). La zone côtière tunisienne présente des repères visuels évidents, fournis par la côte elle-même et par les nombreuses îles, qui pourraient aider à l'orientation en permettant aux oiseaux de pointer vers des spots de nourriture une fois qu'ils sont dans la zone. En outre, la Méditerranée présente des émissions de DMS modérées, liées à la faible productivité de ses eaux, et qui sont inférieures à celles des Océans Atlantique et Pacifique (Simó et al. 1997, Simó et Grimalt 1998, Belviso et al. 2003). Les zones où la concentration de DMS est la plus élevée se limitent aux zones côtières, où la productivité des eaux est majeure (Estrada 1996,

Simó et al. 1997). Dans ces conditions, l'utilisation du DMS comme repère olfactif pourrait être moins utile qu'en milieu océanique et donc l'aptitude à détecter et à s'orienter vers le DMS pourrait être réduite ou absente car superflue pour l'orientation, et donc les Puffins cendrés de Méditerranée pourraient être moins attirés par ce composé que d'autres pétrels.

Notre expérience s'est déroulée en deux étapes : dans un premier temps, nous avons testé la capacité des Puffins cendrés à détecter et à choisir le DMS dans un labyrinthe en Y placé à la colonie (Fig. 4) ; dans ce test nous avons présentés aux oiseaux un choix binaire entre le DMS et une odeur contrôle, en utilisant, en milieu naturel et avec des oiseaux sauvages, une méthode expérimentale typique des études de laboratoire. Les oiseaux testés ont significativement préféré le bras du labyrinthe qui contenait la solution de DMS, démontrant ainsi que les puffins sont capables de détecter ce composé et ont tendance à s'orienter vers celui-ci. Dans un second temps, nous avons mesuré l'attractivité de ce composant en milieu naturel, en pleine mer. Pour cela nous avons déployé une série de taches d'huile végétale, dont la moitié contenait du DMS, et nous avons comparé le recrutement d'oiseaux sur les deux types de taches. Les taches parfumées au DMS ont systématiquement attiré plus d'oiseaux que les taches contrôles, confirmant que la tendance des puffins cendrés à s'orienter vers ce composé s'observe aussi dans le contexte naturel de recherche de nourriture. Nous avons observé que les taches parfumées au DMS ont également attiré d'autres espèces telles que les Océanites tempête de Méditerranée (*Hydrobates pelagicus melitensis*). Cette espèce de pétrels est rarement observée dans la Méditerranée, et presque jamais pendant la journée, en raison de leur abondance très faible et des habitudes alimentaires nocturnes (Warham 1990, del Hoyo et al. 1992, Brooke 2004). Leur présence sur les taches contenant du DMS souligne que d'autres espèces de pétrels méditerranéens peuvent être attirées par cette molécule. Puffins et Océanites tempête ont volé contre le vent vers les taches parfumées au DMS et ont souvent fait une ou deux boucles avant de s'envoler, ce qui suggère soit un intérêt pour la tache soit une tentative d'analyser la tache en quête d'une proie. Dans notre expérience, tous les pétrels n'ont été recrutés que par l'odeur car aucun oiseau ne s'est arrêté sur les taches ne

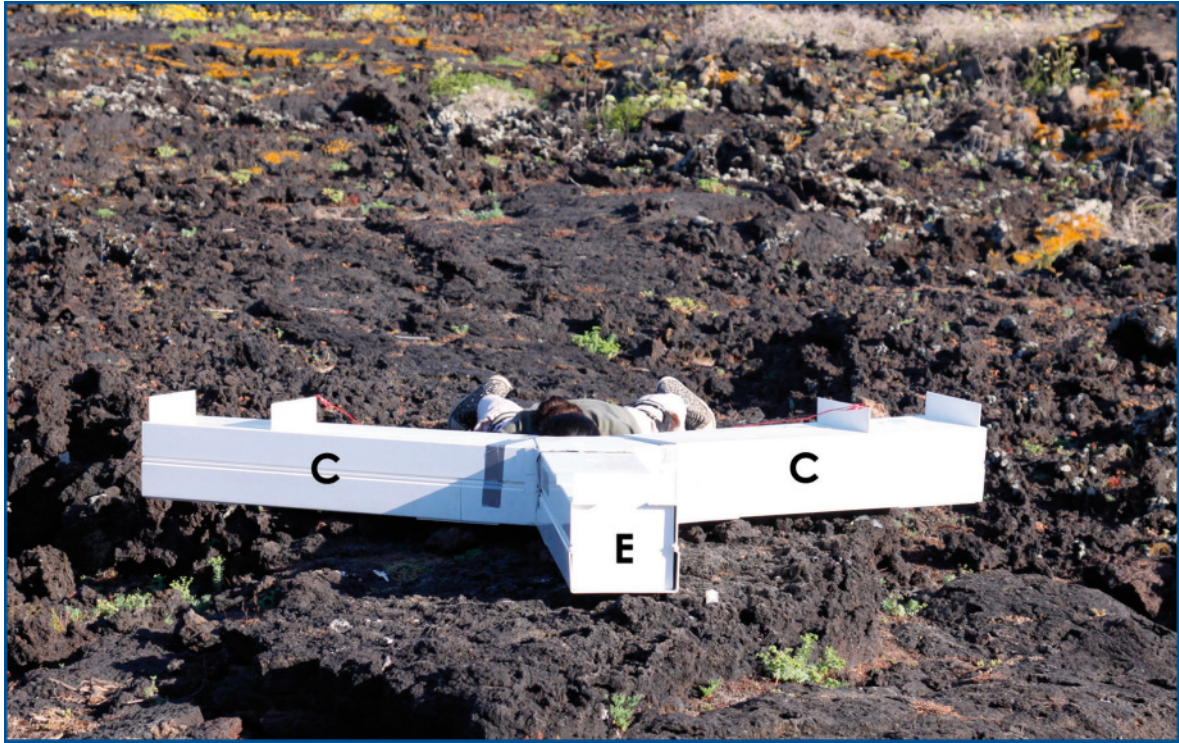


Figure 4. Le labyrinthe en Y placé à la colonie. Le bruit de pas de l'oiseau dans le labyrinthe permettait à l'expérimentateur d'établir le bras choisi. C = bras de choix contenant la solution de DMS et celle contrôle. E = entrée de l'oiseau.

fournissant donc aucun repère visuel pour d'autres oiseaux présents dans les alentours. Ce résultat suggère que les repères olfactifs, seuls, peuvent être suffisants pour localiser les aires productives.

Conclusions

Les Puffins cendrés sont capables de détecter et sont attirés par le DMS aussi bien dans des contextes naturels qu'artificiels. La sensibilité au DMS, par conséquent, semble être un trait très répandu chez les oiseaux marins, présent dans toutes les espèces spécifiquement testées à ce jour, et dans différents milieux marins, où d'autres repères sont également disponibles. La réponse générale à ce composé, indépendante des habitudes alimentaires des espèces, suggère que le DMS peut être important, non seulement dans la recherche de nourriture, mais aussi pour d'autres tâches. En particulier, l'étude de l'utilisation de point de repères olfactifs pour la navigation globale mériterait d'être approfondie.

Remerciements

Cette étude a été financée par la Fondation Fyssen, par une bourse du Journal of Experimental Biology et par une bourse Marie Curie [SOMA]. Je voudrais remercier Francesco Bonadonna pour la relecture critique de l'article et Aurélie Célérier pour la révision du français, ainsi que les personnes qui m'ont aidé pendant le travail de terrain : Aurélie Célérier, Marianne Gabirot et Pauline Palmas.

Bibliographie

- Bang, B. G. 1966. The olfactory apparatus of tubenosed seabirds (Procellariiformes). *Acta Anatomica* 65 :391-415.
- Belviso, S., A. Sciandra, et C. Copin-Montégut. 2003. Mesoscale features of surface water DMSP and DMS concentrations in the Atlantic Ocean off Morocco and in the Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research Part I* 50 :543-555.
- Benhamou, S., F. Bonadonna, et P. Jouventin 2003. Successful homing of magnet-carrying

white-chinned petrels released in the open sea. *Animal Behaviour* 65 :729-734.

- Berthold, P. 2001. *Bird Migration : A General Survey*. edn 2. Oxford University Press, Oxford.

- Bonadonna, F. 2009. Olfaction in petrels : from homing to self-odor avoidance. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1170 : 428-433.

- Bonadonna, F., C. Bajzak, S. Benhamou, K. Igloi, P. Jouventin, H.-P. Lipp, et G. Dell'Omo. 2005. Orientation in the wandering albatross : interfering with magnetic perception does not affect orientation performance. *Proc. R. Soc. Lond. B* 272 :489-495.

- Bonadonna, F., S. Benhamou, et P. Jouventin 2003a. Orientation in "featureless" environments : the extreme case of pelagic birds. Pages 367-377 in P. Berthold, Gwinner, E. & Sonnenschein, E., editor. *Avian migration*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.

- Bonadonna, F., S. Chamaillé-Jammes, D. Pinaud, et H. Weimerskirch. 2003b. Magnetic cues : are they important in Black-browed Albatross *Diomedea melanophrys* orientation ? *Ibis* 145 :152-155.

- Bonadonna, F., R. A. Holland, L. Dall'Antonia, T. Guilford, et S. Benvenuti. 2000. Tracking clock-shifted homing pigeons from familiar release sites. *Journal of Experimental Biology* 203 :207-212.

- Bonadonna, F., E. Miguel, V. Grosbois, P. Jouventin, et J. M. Bessiere. 2007. Individual-specific odour recognition in birds : an endogenous olfactory signature on petrels' feathers ? *Journal of Chemical Ecology* 33 :1819-1829.

- Bonadonna, F., et G. A. Nevitt. 2004. Partner-specific odor recognition in an Antarctic seabird. *Science* 306 :835.

- Brooke, M. 2004. *Albatrosses and Petrels across the World*. Oxford University Press, Oxford.

- Cantin, G., M. Levasseur, M. Gosselin, et S. Michaud. 1996. Role of zooplankton in the mesoscale distribution of surface dimethylsulfide concentrations in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Marine Ecology Progress Series* 141 :103-117.

- Celada, C., G. Gaibani, J. G. Cecere, L. Calabrese, et P. Piovani. 2009. Aree importanti per gli

uccelli. Dalla terra al mare. Studio preliminare per l'individuazione delle IBA (Important Bird Areas) in ambiente marino. LIPU, Ministero dell'Ambiente and DPN.

- DeBose, J. L., S. C. Lema, et G. Nevitt. 2008. Dimethylsulfoniopropionate as a foraging cue for reef fishes. *Science* 319.

- DeBose, J. L., et G. Nevitt. 2007. Investigating the association between pelagic fish and dimethylsulfoniopropionate in a natural coral reef system. *Mar. Freshw. Res.* 58.

- del Hoyo, J., A. Elliott, et J. Sargatal. 1992. *Handbook of the birds of the world*. Lynx Edicions, Barcelona.

- Dell'Aricecia, G., G. Dell'Omo, et H.-P. Lipp. 2009. The influence of experience in navigation : GPS tracking of homing pigeons released over the sea after directional training. *Journal of Experimental Biology* 212 :178-183.

- Dell'Aricecia, G., G. Dell'Omo, B. Massa, et F. Bonadonna. 2010. First GPS-tracking of Cory's shearwater in the Mediterranean Sea. *Italian Journal of Zoology* 77 :339-346.

- Dell'Aricecia, G., G. Dell'Omo, D. P. Wolfer, et H.-P. Lipp. 2008. Flock flying improves pigeons' homing : GPS-track analysis of individual flyers versus small groups. *Animal Behaviour* 76 :1165-1172.

- Estrada, M. 1996. Primary production in the northwestern Mediterranean. *Scientia Marina* 60 (Suppl 2) :55-64.

- Grubb, T. C. 1972. Smell and foraging in shearwaters and petrels. *Nature* 237 :404-405.

- Hay, M. E., et J. Kubanek. 2002. Community and ecosystem level consequences of chemical cues in the plankton. *Journal of Chemical Ecology* 28 :2001-2016.

- Holland, R. A. 2003. The role of visual landmarks in the avian familiar area map. *Journal of Experimental Biology* 206 :1773-1778.

- Hutchison, L. V., et B. M. Wenzel. 1980. Olfactory guidance in foraging by procellariiforms. *Condor* 82 :314-319.

- Jean, N., G. Bogé, J.-L. Jamet, D. Jamet, et S. Richard. 2009. Plankton origin of particulate dimethylsulfoniopropionate in a Mediterranean oligotrophic coastal and shallow ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences* 81 : 470-480.

- Jorge, P. E., P. A. M. Marques, et J. B. Phillips. 2010. Activational effects of odours on avian navigation. *Proc. R. Soc. Lond. B* 277 :45-49.
- Lau, K.-K., S. Roberts, D. Biro, R. Freeman, J. Meade, et T. Guilford. 2006. An edge-detection approach to investigating pigeon navigation. *Journal of Theoretical Biology* 239 :71-78.
- Lequette, B., C. Verheyden, and P. Jouventin 1989. Olfaction in subantarctic seabirds : its phylogenetic and ecological significance. *Condor* 91 :732-735.
- Mardon, J., et F. Bonadonna. 2009. Atypical homing or self-odour avoidance ? Blue petrels (*Halobaena caerulea*) are attracted to their mate's odour but avoid their own. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 63 :537-542.
- McTaggart, A. R., et H. Burton. 1992. Dimethylsulphide concentrations in the surface waters of the Australasian Antarctic and Subantarctic oceans during an Austral summer. *Journal of Geophysical Research* 97 :14407-14412.
- Nevitt, G. A. 1999. Foraging by seabirds on an olfactory landscape. *American Scientist* 87 :46-53.
- Nevitt, G. A. 2000. Olfactory foraging by antarctic procellariiform seabirds : Life at high Reynolds Numbers. *Biological Bulletin* 198 : 245-253.
- Nevitt, G. A. 2008. Sensory ecology on the high seas : the odor world of the procellariiformes seabirds. *Journal of Experimental Biology* 211 :1706-1713.
- Nevitt, G. A., et F. Bonadonna. 2005a. Seeing the world through the nose of a bird : new developments in the sensory ecology of procellariiform seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 287 :292-295.
- Nevitt, G. A., et F. Bonadonna. 2005b. Sensitivity to dimethyl sulphide suggests a mechanism for olfactory navigation by seabirds. *Biology Letters* 1 :303-305.
- Nevitt, G. A., R. R. Veit, et P. Kareiva. 1995. Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic Procellariiform seabirds. *Nature* 376 :680-682.
- Silverman, E. D., R. R. Veit, et G. Nevitt. 2004. Nearest neighbors as foraging cues : information transfer in a patchy environment. *Marine Ecology Progress Series* 277 :25-35.
- Simó, R. 2001. Production of atmospheric sulfur by oceanic plankton : biogeochemical, ecological and evolutionary links. *Trends in Ecology and Evolution* 16 :287-294.
- Simó, R., et J. O. Grimalt. 1998. Spring-summer emissions of Dimethyl Sulphide from the North-western Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences* 47 :671-677.
- Simó, R., J. O. Grimalt, et J. Albaigés. 1997. Dissolved dimethylsulphide, dimethylsulphonio-propionate and dimethylsulphoxide in western Mediterranean waters. *deep-Sea Research Part II* 44 :929-950.
- Thivent, V. et Bonadonna, B. 2003 Ces oiseaux qui s'orientent à vue de... nez ! *La Recherche* 369 :52-55.
- Walcott, C. 2005. Multi-modal orientation cues in homing pigeons. *Integrative and Comparative Biology* 45 :574-581.
- Wallraff, H. G. 2004. Avian olfactory navigation : its empirical foundation and conceptual state. *Animal Behaviour* 67 :189-204.
- Wallraff, H. G. 2005. *Avian Navigation : Pigeon Homing as a Paradigm*. Springer-Verlag.
- Warham, J. 1990. *The Petrels their ecology and breeding system*. Harcourt Brace Jovanovich, London.
- Warham, J. 1996. *The behaviour, population biology and physiology of the Petrels*. Harcourt Brace & Company, London.
- Wiltschko, R., et W. Wiltschko. 2003. Avian navigation : from historical to modern concepts. *Animal Behaviour* 65 :257-272.

Olfactory orientation in birds

Birds hold a special place among animal navigators because of their exceptional spatial abilities, which manifest themselves most notably in the context of their return from migratory journeys of thousands of kilometres to the same breeding and wintering area year after year (Berthold 2001), and their homing ability (Wallraff 2005). Numerous studies on birds' orientation were performed using homing pigeons (*Columba livia*) as a model species. A homing pigeons' so-called «navigational map», which enables them to approximate the direction of and perhaps distance to home from distant and unfamiliar locations, is based on their ability to represent

the heterogeneous distribution of atmospheric odours in space (Wallraff 2005). This does not preclude the fact that pigeons can use additional sensory information, such as information on the earth's magnetic field (Wiltschko and Wiltschko 2003). However, after more than 30 years of studies (Wallraff 2005), the use of olfactory cues is still one of the most debated subjects in pigeon orientation (Wiltschko and Wiltschko 2003, Wallraff 2004, Wallraff 2005, Jorge et al. 2010).

The lack of clear answers concerning the respective role of alternative orientation cues is also due to the fact that pigeons generally fly over land, and landscape features have been shown to deeply influence navigation, even when unknown (Holland 2003, Lau et al. 2006, Dell'Arciccia et al. 2009). In addition, the presence of visual landmarks may modify the result of experimental treatments, such as clock-shift or anosmia (Bonadonna et al. 2000, Wallraff 2005). Eventually, it is always more evident that pigeons use a multimodal navigation system and are able to shift from one navigation strategy to another according to the circumstances (Walcott 2005, Wallraff 2005, Dell'Arciccia et al. 2008, Dell'Arciccia et al. 2009). It is therefore almost impossible to isolate the relative importance of different cues used for orientation in this species, and, as a consequence, to demonstrate definitively an olfactory orientation mechanism. In this perspective, petrels are probably a better model. Contrary to land, the marine environment where these birds live is seemingly featureless over thousands of square kilometres, so excluding the landscape component among the possible orientation cues. Moreover, previous studies showed that petrels appear to not rely on magnetic cues to orient (Benhamou et al. 2003, Bonadonna et al. 2003b, Bonadonna et al. 2005).

Petrels and orientation in a pelagic environment

Petrels (order Procellariiformes) are characterized by their pelagic and wide-ranging lifestyle. These long living birds spend most of their lives in flight over the sea and are tied to small oceanic islands only for breeding. So, they have to localize patchily distributed foraging areas as well as their breeding colonies within the vast, seemingly featureless oceanic environment (Warham 1996). During the breeding season, procellariiforms are central place foragers (Stephens and

Krebs 1986), i.e. they are temporally constrained to return to their nest either to relieve a mate or to provision their unique chick, while the foraging grounds remain pelagic. Under these lifestyle constraints, high efficiency in locating productive food sources will ensure effective foraging and breeding success.

Procellariiforms have a remarkably developed olfactory neuroanatomy compared to many other birds (Fig. 1. Bang 1966). There is rising evidence that their well-developed sense of smell plays an important function in a number of behaviours ranging from locating patchily distributed food resources in the ocean (Nevitt et al. 1995), to homing (Bonadonna 2009) and to nest and mate recognition (Bonadonna and Nevitt 2004, Bonadonna et al. 2007, Mardon and Bonadonna 2009).

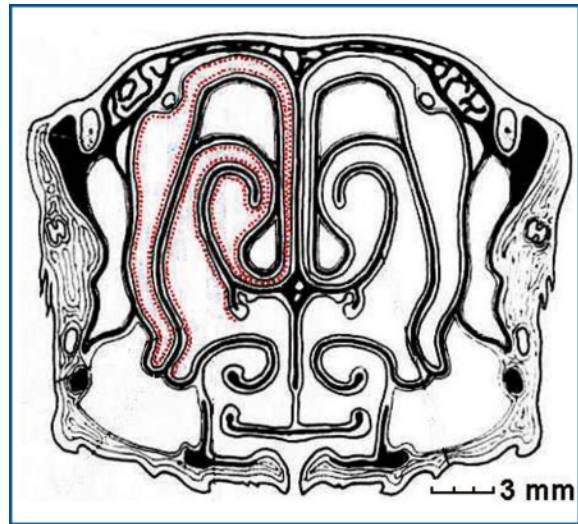


Figure 1. Diagrammatic section through the olfactory chamber of Snow petrel. The olfactory epithelium is evidenced in red (Modified from Bang 1966).

In seabirds, and particularly petrels, the use of the sense of smell to locate food patches was suggested long ago (Grubb 1972, Hutchison and Wenzel 1980, Lequette et al. 1989), but the investigation of how petrels use naturally occurring scented compounds as foraging and navigation cues is relatively new. The basic idea of the olfactory orientation theory is that petrels may use stable volatile compounds to build a large-scale map as an olfactory landscape superimposed over the water surface (Fig. 2). Changings in the olfactory landscape might indicate to a wandering

petrel its position and/or the proximity of foraging areas (Nevitt 2000, Bonadonna et al. 2003a).

Dimethylsulfide (DMS), a volatile compound that occurs naturally in worldwide oceans, may be the perfect candidate as olfactory cue for seabirds to locate and exploit productive areas (Nevitt et al. 1995, Nevitt 1999, Nevitt and Bonadonna 2005b). DMS is a by-product of the metabolic decomposition of dimethylsulfoniopropionate (DMSP) produced during phytoplankton grazing. Its production is often associated with zooplankton feeding and areas with high primary productivity, i.e. high phytoplankton concentration (Cantin et al. 1996, Simó 2001, Jean et al. 2009). DMSP may be a particularly strong source of olfactory signal for zooplankton predators, and in situ observations indicate that schools of small fish aggregate along the periphery of plankton blooming areas (DeBose and Nevitt 2007, DeBose et al. 2008). Eventually, local elevation in DMS may, opportunistically, alert

higher order predators of rapidly accumulating aggregations of zooplankton and zooplankton predators, i.e. fish and squid that are among the main prey for many petrel species (del Hoyo et al. 1992, Warham 1996, Hay and Kubanek 2002). Indeed, satellite telemetry revealed an association between areas with high DMS emissions, prey aggregations and foraging grounds of different petrel species (Reviewed by Nevitt 2000).

Among petrel species, however, responsiveness to DMS is quite variable suggesting that olfactory sensitivity to this compound may be linked to different ecological strategies for prey location. For some species (e.g. storm petrels and prions), olfactory sensitivity to DMS provides an early detection system for opportunistic foraging before other birds arrive. These early detectors change the nature of prey-associated cues: feeding at the patch, they provide visual cues to other birds and induce the release of additional odours, such as those linked to macerated krill.

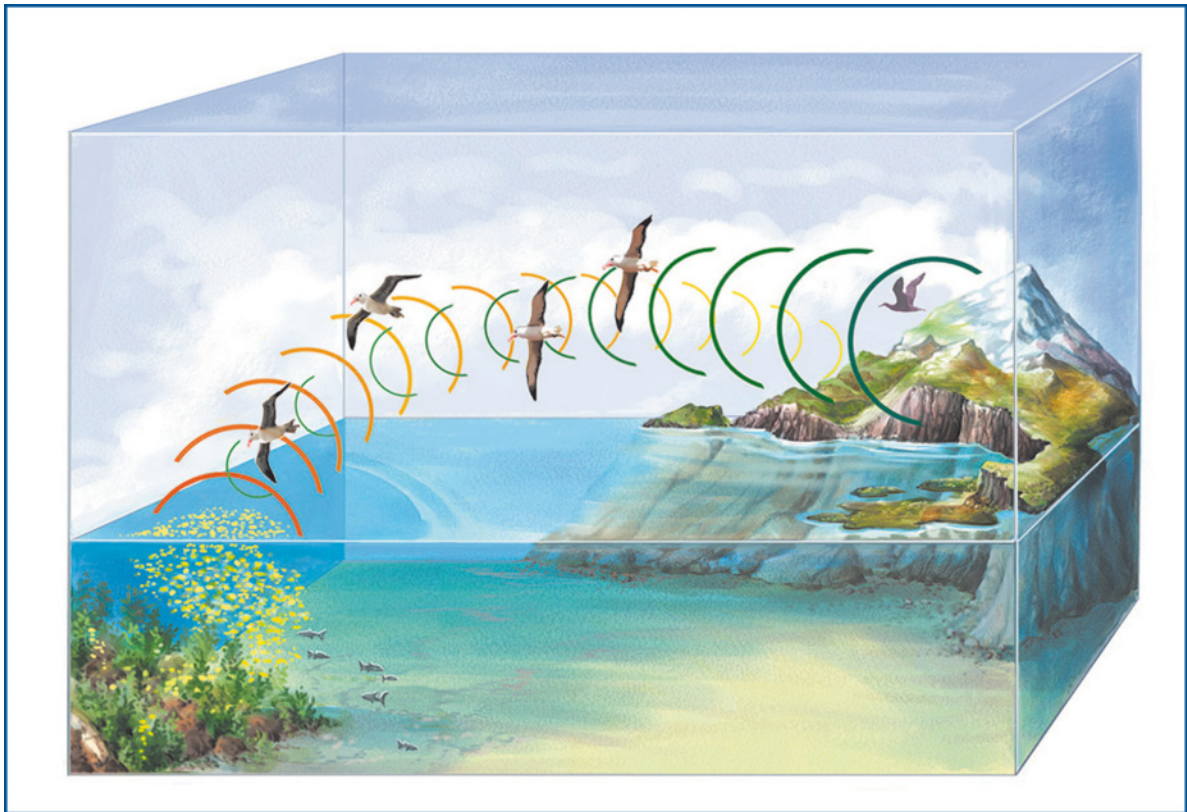


Figure 2. Olfactory landscape. Productive areas are often associated with bathymetric features, such as upwelling zones and sea mountains. Here, DMS emissions are higher and can provide olfactory signposts for navigation to a wandering seabird (From Thivent and Bonadonna, 2003 ©Caroline Picard).

Thus, late detector species (e.g. albatrosses and giant petrels) may employ a multimodal foraging strategy that relies on visual cues as well as a combination of olfactory cues to locate prey (Silverman et al. 2004, Nevitt and Bonadonna 2005a, Nevitt 2008).

In addition to the foraging function, DMS has been also proposed as a signpost for global orientation. Over the oceans, highly productive areas, and so higher DMS concentrations, are associated with bathymetric features such as upwelling zones, sea mountains and shelf waters (McTaggart and Burton 1992). Therefore, the DMS surface concentration profile could represent a navigable olfactory landscape to seabirds superimposed on the apparently featureless water surface (Fig. 2. Nevitt et al. 1995, Nevitt 2000, Bonadonna et al. 2003a).

Overall, these studies suggest a strong role of biogenic cues in oceanic petrels in a foraging context and for global orientation. However, the investigation of how petrels use naturally occurring scented compounds as foraging and homing cues has so far been limited to few oceanic environments and few species. Thus, it is not known whether the use of olfactory cues to locate food at sea and the nest at the colony is a local and/or species-specific phenomenon or a general adaptation of seabirds. In particular, nothing is known regarding petrels breeding and foraging in close seas, where oceanographic conditions may be extremely different, and visual landmarks are in close proximity (i.e. coastlines and islands).



Figure 3. The central Mediterranean Sea and Linosa Island (arrow) where the Scopoli's shearwaters' colony is located. (Image Google Earth ©2010)

The example of the Mediterranean Sea

In the aim to understand the role and use of DMS in a different ecological setting, we investigated the response to this compound by Mediterranean Scopoli's shearwaters (*Calonectris diomedea*), breeding at the colony on Linosa island (Pelagian Isles, Sicilian Channel, Italy: 35°52' N, 12°52' E, Fig. 3). Here, foraging trips appear to be shorter, both in terms of duration (lasting, on average, 9.4 days during incubation and 5.5 days during chick rearing) and distance travelled. Nonetheless, Scopoli's shearwaters cover an average of 904 km per foraging trip during incubation and 662 km per trip during chick rearing, with an average daily distance of 135 km (Celada et al. 2009). Therefore, the distance between Mediterranean coasts could easily be covered by a flying petrel within a day and several times within a foraging trip; coasts may provide the necessary landmarks for orientation in this closed basin. Foraging grounds of Scopoli's shearwaters breeding in Linosa Island are mainly along the Tunisian coast or just offshore of the island (Celada et al. 2009, Dell'Arciccia et al. 2010). The Tunisian coastal area presents conspicuous visual landmarks, useful for orientation, provided by the coastline itself and by the numerous islands that could help to point to foraging spots once the birds are in the area. Moreover, this sea presents moderate DMS emissions, consistent with the low productivity of its open waters, and lower surface concentrations than both Atlantic and Pacific oceans (Simó et al. 1997, Simó and Grimalt 1998, Belviso et al. 2003). Areas of higher surface concentrations of DMS are found along coastlines, where primary productivity is higher (Estrada 1996, Simó et al. 1997). In these conditions, the use of DMS as olfactory signpost might be less useful than in the open ocean, inducing a reduced or absent ability to detect this compound and tendency to orient towards it. Therefore, Mediterranean shearwaters might be less attracted by DMS than other petrel species.

In this study, two different experiments were carried out: first, we tested the ability of Scopoli's shearwaters to detect and respond to DMS in a Y-maze at the colony, a laboratory experiment with wild birds in their natural environment (Fig. 4). In this test, we presented birds with a binary choice between DMS and a control odour.

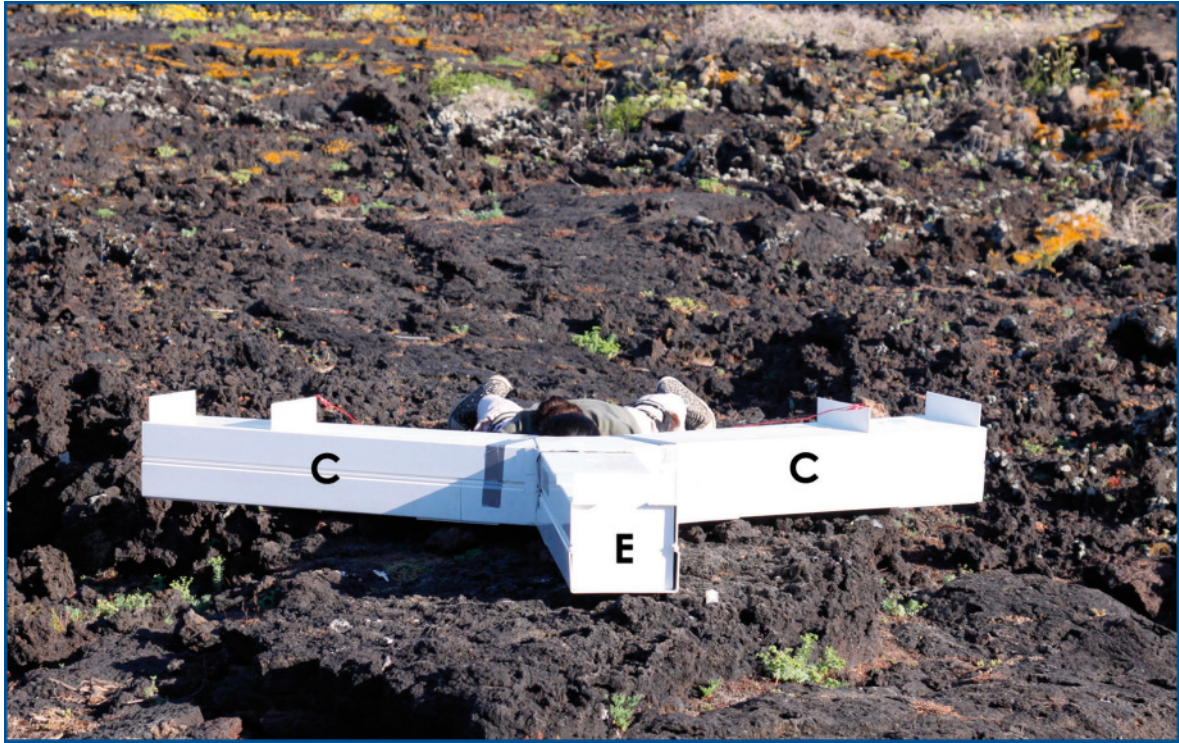


Figure 4. The Y-maze in the colony. The sounds of the bird walking in the maze allowed the experimenter to easily assess arm-choice. C = choice arms containing DMS and control solution. E = bird entrance.

Tested birds significantly preferred the arm of the maze that contained the DMS solution, providing evidence that these shearwaters are able to smell this compound and have a tendency to orient towards it. Second, we tested the response to this compound under natural conditions at sea. We compared the numbers of birds attracted by DMS-scented and non-scented vegetable oil slicks deployed on the water surface. DMS-scented slicks systematically attracted more birds than control slicks, confirming that the tendency of Scopoli's shearwaters to orient to this compound extends to a natural foraging context. In addition to the Scopoli's shearwater, DMS-scented slicks also attracted the Mediterranean Storm Petrel (*Hydrobates pelagicus melitensis*). These birds are rarely observed in the Mediterranean, and almost never during daylight, because of their very low abundance and nocturnal feeding habits (Warham 1990, del Hoyo et al. 1992, Brooke 2004). Their presence at the slicks underlines that other Mediterranean petrel species may be attracted by this molecule. Shearwaters and Storm Petrels flew upwind to

the DMS scented slick and often made one or two loops over it before flying away, suggesting either an interest in the slick or an attempt to scan the slick for prey. In our experiment, all shearwaters were recruited only by the smell since no bird stopped at the slick so there were no visual cues providing social enhancement to other birds in the area. This result suggests that olfactory cues alone may be sufficient to locate productive grounds.

Conclusions

In conclusion, Scopoli's shearwaters are able to sense and are attracted to DMS both in artificial and natural contexts. The sensitivity to DMS, therefore, may be a trait that is widespread among marine birds, present in all species specifically tested to date, and in different marine environments. Such general response to this compound, independent of feeding habits, suggests that DMS may be important, not only in foraging, but also in other tasks. This idea merits further investigation, particularly as it relates to the use of olfactory signposts for global navigation.

Acknowledgements

This study was granted by the Fyssen Foundation, by a Journal of Experimental Biology Traveling Fellowship and by a Marie Curie intra-European Fellowship [SOMA]. I would like to thank

Francesco Bonadonna for critical reading of the manuscript and Aurélie Célériér for proofreading the French version. I am also grateful to people who helped me during fieldwork: Aurélie Célériér, Marianne Gabirot and Pauline Palmas.

La plainte des bébés phoques en Alaska : une histoire de soutien maternel

Carole Di Poi

*Chercheur post-doctoral au sein du Groupe Mémoire et Plasticité comportementale (EA4259),
Université de Caen Basse-Normandie.*

Résumé

Comprendre l'écologie des pinnipèdes est essentiel pour déterminer les causes des déclin des populations observés en Alaska. Néanmoins, les études menées nécessitent que les animaux soient capturés, temporairement marqués ou de façon permanent et parfois même, des échantillons de tissus prélevés. De telles procédures sont stressantes pour des animaux sauvages, il est donc important d'évaluer leurs conséquences à court- et long-termes dans le but d'améliorer le succès des activités de conservation et minimiser les effets négatives de la gestion des espèces. L'inquiétude est particulièrement grande pour les chiots non sevrés qui sont extrêmement vulnérables pendant la période de lactation et qui pourraient être plus sensibles aux perturbations humaines, en particulier s'ils sont séparés de leur mère. Dans cette étude, nous avons mesuré les effets de la présence/séparation maternelle sur la physiologie du stress et le comportement de jeunes phoques communs (*Phoca vitulina richardsi*) sauvages au cours d'un protocole de capture-maintien en captivité-prélèvement de tissus. Les résultats ont montré que la présence de la mère modérait significativement l'amplitude de la réponse glucocorticoïde au stress de leur chiot ; alors que chez des chiots toujours dépendants ou chez des jeunes sevrés capturés seuls, les concentrations de cortisol sérique étaient significativement plus élevées. De plus, les chiots présentaient une agitation et un nombre de vocalisations importants dès lors qu'ils étaient séparés de leur mère par rapport à de jeunes phoques seuls depuis une plus longue période de temps. Cette étude est le premier exemple d'amortissement social chez un mammifère marin et apporte de nouveaux éléments quant à l'impact des activités anthropiques sur le bien-être des jeunes pinnipèdes. Enfin, ces résultats pourront servir de support dans le choix de techniques de gestion plus judicieuses dans le respect de l'écologie des espèces afin de diminuer efficacement le stress des animaux au cours des procédures scientifiques.

Mots-clés

Phoque commun, vocalisations, agitation, stress, glucocorticoïdes, amortissement social.

The lament of harbor seal pups in Alaska: a story of maternal support

Abstract

The monitoring of pinniped life-history is essential to determinate the causes of the Alaskan population declines. However, these studies require that the animals are captured, temporary or permanently marked and sometimes tissue samples collected. Since such procedures are potentially stressful for the animals, it is important to examine their consequences on short- and long-termes in order to improve the success of conservation activities and minimise the negative effects of management. A concern is especially raised for pre-weaned pups that are extremely vulnerable during lactation and more sensitive to human disturbance especially if they are separated from their mother during procedures. In this study, we studied the effects of maternal presence/separation on stress physiology and behavior during a capture-handling-restraint protocol in free-ranging Pacific harbor seal (*Phoca vitulina richardsi*) pups. The results showed that the presence of the mother significantly buffered the magnitude of the glucocorticoid response to the stressor in the offspring whereas dependent

pups alone (caught without their mother) and weaned pups exhibited high levels of serum cortisol. Moreover, pups showed significantly higher levels of agitation and vocalizations as soon as separated from their mother compared to pups separated for a longer period of time. The results give the first example of social buffering in marine mammals and bring new insights on the impact of human procedures on pinniped pup welfare. Moreover it opens new perspectives to develop judicious management techniques in respect to the ecology of the species to effectively reduce stress of the animals during scientific procedure.

Keywords

Harbor seal, vocalizations, agitation, stress, glucocorticoids, social buffering

Le déclin des populations de phoques communs en Alaska

Les populations de phoques communs *Phoca vitulina richardsi* ont subi des fluctuations démographiques importantes au cours des trente dernières années dans le Pacifique Est, et en particulier dans le Golfe d'Alaska (Hoover-Miller *et al.* 2011). Selon les scientifiques, le nombre de phoques a subitement décliné de 7 à 67 %, selon les années et les régions, depuis les derniers recensements effectués dans les années 70/80 (revue dans Hoover-Miller *et al.* 2011). Les causes proximales de ces fluctuations n'ont jamais été déterminées. Néanmoins, ces déclins coïncident avec les changements écologiques attribués à l'oscillation décennale du Pacifique (ODP), survenue de 1976 à 1977, qui a fait varier la température de l'eau dans le bassin de l'océan Pacifique (Hare et Mantua 2000). Quoique des conditions de glace sans précédent soient associées à l'ODP, les changements climatiques à long terme dus au réchauffement de la planète ont eux aussi un impact sur la fonte des glaces et pourraient expliquer les déclins des populations de phoques observées dans certaines régions. Par exemple, dans le sud-est de l'Alaska, le parc national de Glacier Bay et d'autres fjords comme Tracy Arm et Endicott Arm sont des sites importants de mise bas pour le phoque commun (Mathews et Pendleton 2006). De nombreux phoques migrent de façon saisonnière dans les eaux des fjords pour se reposer, muer, s'accoupler, mettre bas et allaiter leur chiot (figure 1). En effet, la glace dérivante fournit des plateformes flottantes sécurisées pour les mères et leur progéniture qui peuvent allaiter sans interruption (Blundell *et al.* 2011) et apporter les meilleurs soins à leur jeune pendant la période estivale (Muelbert et Bowen 1993). Les phoques qui vivent sur les glaces



Figure 1. Une mère phoque commun et son chiot sur une plateforme de glace en Alaska (photos ©C. Di Poi).

flottantes subissent une perte importante de leur habitat estival suite à la fonte de la glace de mer.

Les campagnes de recensement et d'échantillonnage des phoques

Afin de faire le bilan démographique à long-terme et de suivre l'état de santé des populations de phoques communs, des campagnes d'échantillonnage et de recensement sont régulièrement organisées pendant la mue, à la fin de l'été, dans le Golfe d'Alaska. Cependant, relativement peu de sites ont été étudiés pendant la saison des naissances (Hoover-Miller *et al.* 2011). Plusieurs études montrent que ces activités de recherche peuvent entraîner des perturbations (e.g. bruit, capture, maintien en captivité, prélèvements de tissus) pouvant être stressantes pour les animaux (e.g. Engelhard *et al.* 2002 ; Petruskas *et al.* 2008). Il paraît donc important de connaître les conséquences de ces pratiques à la fois sur la physiologie et le comportement des animaux, mais les publications à ce sujet restent rares.

L'inquiétude des scientifiques est d'autant plus grande pour les mères allaitantes et leur jeune. En effet, la lactation est l'une des périodes la plus coûteuse en termes de demandes énergétiques que les femelles expérimentent (e.g. Oftedal 1985) ; et la progéniture dépend directement de l'investissement et de la condition physique de leur mère pour grandir (e.g. Mellish *et al.* 1999). C'est donc un moment où les animaux sont particulièrement vulnérables face aux perturbations humaines.

L'amortissement social sur la réponse au stress

Lorsqu'il est confronté à un stimulus stressant, l'organisme va se préparer à fuir, si cela est possible, ou à résister. La réponse au stress est adaptative et universelle chez l'ensemble des Vertébrés. Elle fait intervenir l'axe neuro-endocrinien hypothalamo-hypophyso-surrénales (HHS) qui résulte en une série de cascades hormonales dont les constituants majeurs sont l'hormone hypothalamique corticotrope (CRH), l'hormone adrénocorticotropine (ACTH) et les glucocorticoïdes (Sapolsky 2002). Les glucocorticoïdes sont sécrétés par les glandes surrénales et libérés dans le sang ; le cortisol est typiquement choisi pour évaluer l'état de stress chez les Mammifères, y compris chez les Pinnipèdes (e.g. Myers *et al.* 2010).

L'amplitude de cette réponse au stress peut être modulée par le contexte social. Par exemple, lorsqu'il existe un fort attachement émotionnel entre une mère et sa progéniture, la séparation des deux membres de la dyade peut provoquer une augmentation de la réponse de l'axe HHS à la suite d'un événement stressant. Au contraire, la présence du partenaire social peut amortir les effets du stress. L'aptitude du partenaire à réduire la réponse au stress, que ce soit au niveau physiologique et/ou comportemental, est communément appelé « amortissement social » ou « *social buffering* » en anglais (Hennessy 1997 ; DeVries *et al.* 2003 ; Hennessy *et al.* 2009). L'effet est plus ou moins important dépendamment de la nature et de la qualité de la relation que la paire partageait, ainsi que du moment et de la durée de la séparation. Dans le contexte de la relation mère-jeune, la puissance des liens que la mère et son jeune développe dépend de la structure sociale de l'espèce et du degré de mobilité du

jeune. Selon la théorie de Gubernik (1981), les liens sont plus forts lorsque le jeune est seul, précoce et très mobile et que la structure sociale du groupe est grégaire, au moins pendant la période de reproduction.

La relation mère-chiot chez le phoque commun

Chez les pinnipèdes, il existe deux stratégies maternelles principales (Trillmich 1996) : la stratégie du jeûne chez les Phocidés de grande taille et la stratégie d'approvisionnement chez les Otariidés. Chez les grands Phocidés, la femelle allaite son chiot en continu pendant une période relativement courte (de 4 jours à 4 mois) ; elle ne s'alimente pas et utilise ses réserves corporelles pour couvrir ses propres besoins physiologiques ainsi que la lactation de son petit. Chez les Otariidés, la femelle allaite son chiot de manière discontinue pendant une période relativement longue (de 4 mois à 3 ans) ; elle alterne des voyages en mer en vue de s'alimenter et de courtes visites à terre pour allaiter ce dernier. Contrairement aux grands Phocidés, le phoque commun a une stratégie d'allaitement intermédiaire. La femelle n'est pas en mesure de jeuner du fait de sa petite taille et doit, tous les jours, aller en mer pour s'alimenter pendant la période de lactation (Boness et Bowen 1996). Néanmoins, parce que cette période est extrêmement courte chez cette espèce (3 à 6 semaines en moyenne ; Muelbert et Bowen 1993 ; Hoover-Miller 1994), cela implique que la mère et son chiot doivent rester en contact le plus de temps possible. Il existe un lien bilatéral entre la mère et son jeune, qui jouent tous les deux un rôle pour garder la cohésion de la paire ; le jeune très précoce en suivant sa mère continuellement en mer car il est très mobile, et la mère en réduisant le risque d'être séparée de son petit en apportant une surprotection à ce dernier (Lawson et Renouf 1987). Dans ce contexte de fort attachement filiatif pendant la période de lactation, le phoque commun est une espèce de choix pour étudier les effets de l'absence maternelle sur la réponse au stress du chiot.

L'objectif de l'étude

Le but de l'étude a été de déterminer si la réponse au stress du chiot, induite à la suite d'une procédure d'échantillonnage (capture/

maintien/prélèvement), pouvait être modulée par la présence ou l'absence de la mère chez des phoques communs du Pacifique *Phoca vitulina richardsi* sauvages. Trois catégories de chiots ont été étudiées : chiots dépendants capturés avec leur mère mais brièvement séparés pendant l'échantillonnage, chiots dépendants mais capturés sans leur mère et des jeunes phoques récemment sevrés capturés seuls. La réponse au stress a été évaluée par une approche comportementale, mesure du nombre de vocalisations et du niveau d'agitation générale, et une approche physiologique en mesurant l'activité de l'axe HHS par la quantification du cortisol sérique.

Expérimentations

Cette étude a été réalisée grâce à l'obtention du permis de recherche #358-1757 délivré par la National Oceanic and Atmospheric Administra-

tion (NOAA)/National Marine Fisheries Service (NMFS) et le permis #09-08 délivré par le *Care and Use Committee du Department of Fish and Game's en Alaska (ADF&G)*. Toutes les captures ont été réalisées en évitant de causer un niveau de perturbation inacceptable des colonies de phoques.

Les deux sites d'échantillonnage

Cette étude a été menée pendant la saison estivale des naissances à Endicott Arm et Tracy Arm, deux fjords situés à environ une soixantaine de kilomètres au sud de Juneau en Alaska, USA (figure 2).

La procédure de capture des phoques

Les phoques ont été capturés par des filets en nylon monofilament de (30 m x 3 m) entre 8 :30 et 16 :00 (figure 3). Toutes les paires mère-chiot et les jeunes phoques sevrés seuls étaient trans-

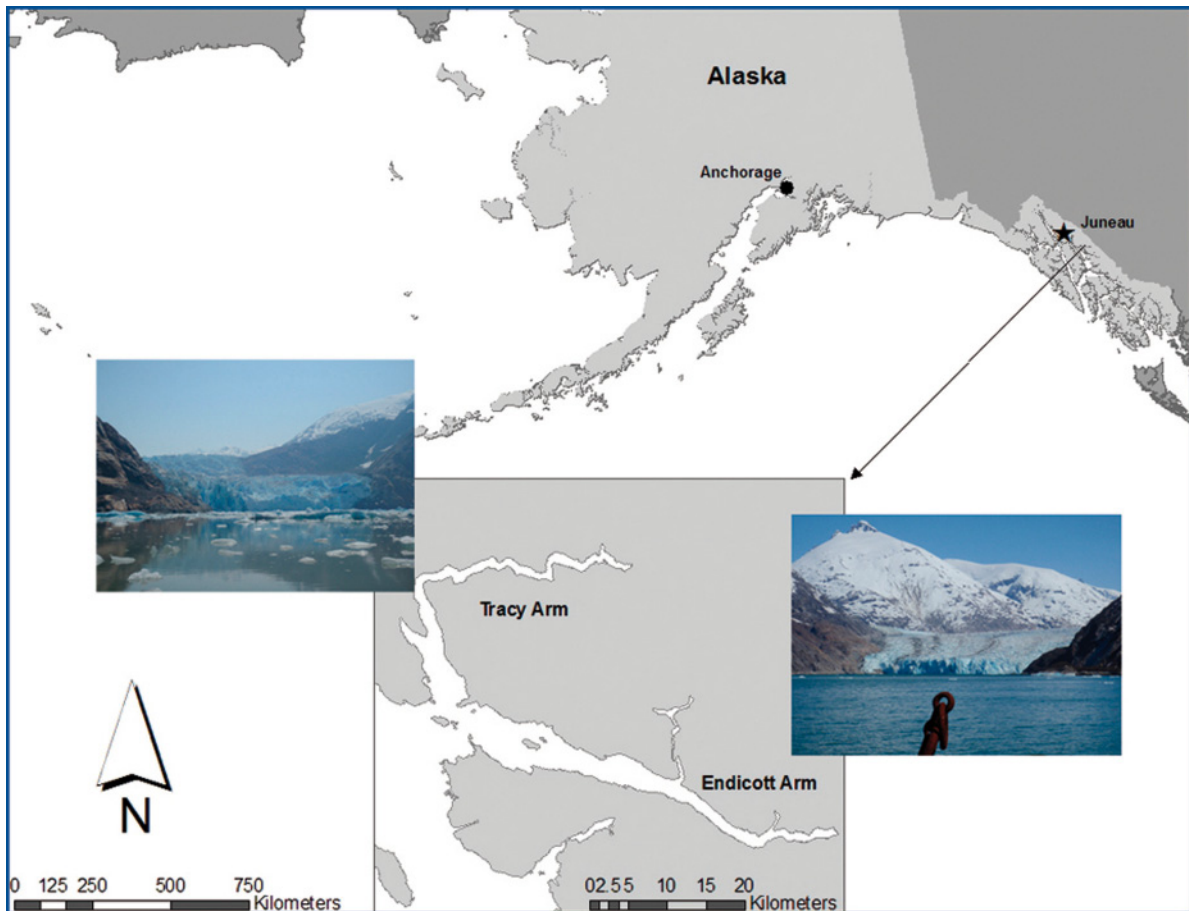


Figure 2. Carte des deux sites d'échantillonnage (fourni par ADFG; photos ©C. Di Poi).



Figure 3. Positionnement du filet monofilament à Endicott Arm, Alaska et pneumatique de capture (photo ©C. Di Poi).

portés dans un bateau servant de laboratoire puis échantillonnés. Les chiots toujours dépendants de leur mère mais capturés seuls étaient échantillonnés en quelques minutes directement à bord d'un pneumatique de capture et libérés à l'endroit exact où ils avaient été capturés.

Au total, 41 phoques ont été capturés pour cette étude : 5 chiots dépendants et leur mère (Chiots Dépendants Accompagnés), 29 chiots dépendants capturés sans leur mère (Chiots Dépendants Seuls) et 7 jeunes sevrés capturés seuls (Jeunes Sevrés Seuls). Chez le phoque du Pacifique Nord-Est, le sevrage est généralement atteint à l'âge de 1 mois après la naissance (Muelbert et Bowen 1993). Dans notre étude, les jeunes étaient considérés comme « sevrés » si aucune femelle n'avait été observée aux alentours pendant la capture et si leur masse corporelle était supérieure à 25 kg.

Observations comportementales

Les niveaux d'agitation et de vocalisation ont été quantifiés pour les trois catégories de chiots pendant la 1^{ère} collecte de sang, entre le moment où le phoque était maintenu physiquement à la fin du prélèvement de sang (durée moyenne : 3.9 ± 0.3 min) dans le but d'évaluer la réponse au stress initiale des animaux. Pour chaque chiot, le nombre de vocalisations par minute a été mesuré et le niveau d'agitation estimé sur une échelle allant de 1 à 3 avec 1 = calme, aucun mouvement du phoque, 2 = agitation modérée et mouvement de la tête du phoque, et 3 = forte agitation, le phoque était difficile à maintenir.

Procédure des prélèvements sanguins et dosage du cortisol

Tous les animaux étaient maintenus dans des cages individuelles opaques afin d'éviter les contacts physiques entre eux. Les mères et leur jeune étaient maintenus ensemble. Tous les individus étaient pesés afin de déterminer le volume de sang à collecter. Les animaux étaient ensuite maintenus physiquement, sans l'administration d'anesthésiant, et le sang collecté à partir de la veine vertébrale en position extra-durale. Les mères et leur chiot ont toujours été échantillonnés en priorité et en même temps ; néanmoins ils étaient brièvement séparés pendant les prélèvements et réunis après.

Les CDS ont été échantillonnés 16 à 213 minutes après la capture (temps moyen : 69.2 ± 8.9 min) et libérés à l'endroit exact de leur capture. Pour les autres phoques, l'intervalle de temps entre la capture et les prélèvements sanguins variait de 103 à 255 min (temps moyen : 164.6 ± 14.0 min pour les CDA et 171.7 ± 19.3 min pour les JSS). Enfin, l'heure de la collection du sang oscillait entre 10 :04 à 16 :13 pour les chiots dépendants seuls, et de 11 :03 à 14 :43 pour les autres jeunes.

Une fois la prise de sang terminée, tous les animaux étaient sexés, pesés et les CDS libérés pour leur permettre de retrouver leur mère. Les autres phoques étaient replacés dans leur cage (seuls ou avec leur mère) afin qu'ils récupèrent pendant 2.5 heures avant la 2^{ème} collecte de sang. Finalement, tous les phoques ont été relâchés proche de leur lieu de capture ; les paires mère-chiot ont été relâchées ensemble. Les concentrations de cortisol ont été mesurées à t_0 et $t_{2.5}$ dans le sérum par dosages radio-immunologiques en phase solide en utilisant l'iode 125 comme marqueur radioactif.

Résultats

Les paramètres pouvant influencer les concentrations de cortisol

Il n'y avait pas d'influence du temps s'écoulant entre la capture et les prélèvements sanguins sur les concentrations de cortisol (Analyse de régression linéaire, $R^2 = 0.0981$; $P = 0.256$). Il n'y avait pas non plus d'influence de l'heure de la journée à laquelle les prélèvements sanguins avaient été effectués (Analyse de régression linéaire, $R^2 = 0.0892$; $P = 0.182$). De plus, nous n'avons

pas trouvé d'influence de la masse (Analyse de régression linéaire, $R^2 = 2.91.10^{-5}$, $P = 0.974$) ou du sexe (t -test non apparié, $P = 0.930$) sur les niveaux de cortisol.

Les réponses comportementales des chiots

Le nombre de vocalisations ne différait pas significativement entre les groupes de chiots (Kruskal-Wallis, $P = 0.056$, $n = 37$; figure 4A). Néanmoins, le nombre de vocalisations restait plus élevé chez les jeunes accompagnés de leur mère depuis la capture mais brièvement séparément pendant l'échantillonnage que chez les jeunes capturés seuls, qu'ils soient dépendants ou sevrés. De même, le niveau d'agitation ne différait pas significativement entre les groupes (Kruskal-Wallis, $P = 0.0973$, $n = 37$; figure 4B); même si le niveau d'agitation tendait à augmenter pour les chiots récemment séparés de leur mère. Globalement, les niveaux de vocalisations

et d'agitation avaient tendance à diminuer quand le temps de séparation de la mère augmentait.

Les réponses hormonales des chiots

À t_0 , les niveaux de cortisol différaient entre les groupes (ANOVA, $P = 0.005$, $n = 41$; figure 5A). Comme attendu, la présence de la mère lors d'un événement stressant semblait modérer la réponse glucocorticoïde des jeunes comparée aux concentrations mesurées chez les chiots dépendants et les jeunes phoques sevrés capturés seuls (Fisher's PLSD, $P = 0.0011$ et $P = 0.0186$ respectivement; figure 5A). À $t_{2.5}$, les niveaux de cortisol ne différaient plus entre les chiots accompagnés et les jeunes sevrés (t -test non apparié, $P = 0.200$; figure 5B); bien que les jeunes accompagnés présentaient toujours une concentration de cortisol plus faible. L'analyse de variance à mesures répétées n'a pas montré d'évolution significative des concentrations de cortisol dans le temps pour l'ensemble des groupes (ANOVA à mesures répétées, $P > 0.05$, données non montrées).

Discussion

La notion d'« amortissement social » a été définie chez de nombreuses espèces présentant un fort attachement émotionnel entre la mère et sa progéniture » (e.g. DeVries *et al.* 2003; Hennessy *et al.* 2009). Selon la nature et la qualité du lien filiatif, la séparation des deux membres de la dyade peut provoquer une amplification de l'axe HHS au cours d'un événement stressant (e.g. Hennessy 1997) ou au contraire, la présence du partenaire social peut modérer cette réponse (von Holst 1998).

Les réponses comportementales

Les mesures comportementales telles que les vocalisations, le repos ou au contraire l'agitation peuvent être utilisées pour évaluer la réponse au stress et/ou la douleur chez les animaux (Lay *et al.* 1992a,b,c). Immédiatement après la séparation de la mère, la réponse comportementale initiale du jeune est caractérisée par l'émission d'un nombre élevé de vocalisations (e.g. Hennessy et Moorman 1989) et par un niveau d'activité accru (e.g. chez les primates Mineka et Suomi 1978). Après une séparation prolongée, le jeune présente une inactivité générale et affiche une posture avachie caractéristique chez les petits primates. Ces deux phases sont respectivement appelées « la phase de protestation » et la « phase

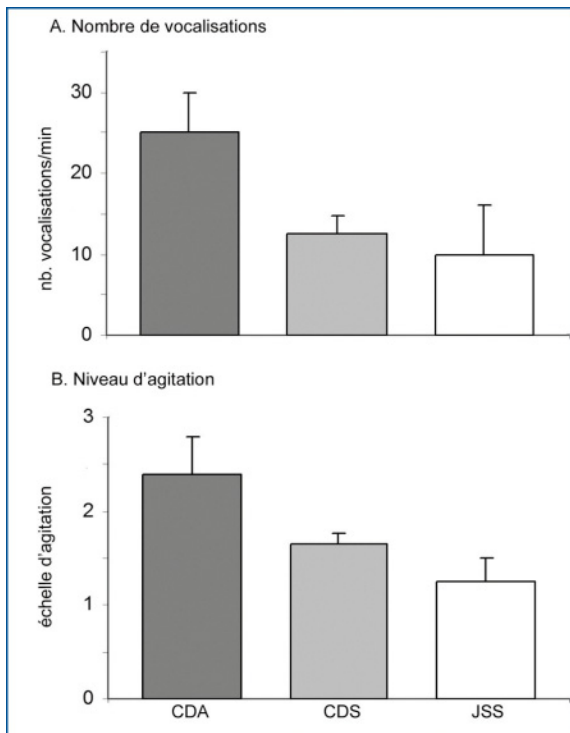


Figure 4. Comparaison du nombre de vocalisations (A) et du niveau d'agitation (B) entre les trois groupes de jeunes phoques: chiots dépendants capturés avec leur mère mais séparés pendant les observations (CDA), chiots dépendants seuls (CDS) et jeunes sevrés seuls (JSS) à l'aide de tests de Kruskal-Wallis.

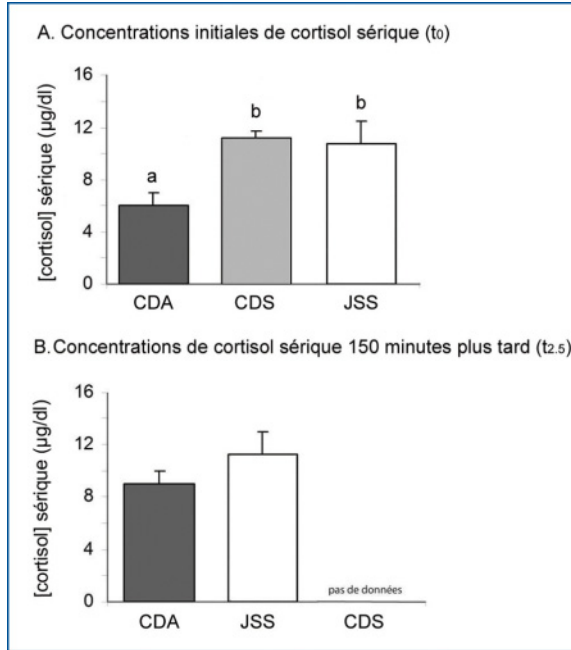


Figure 5. Comparaison des concentrations de cortisol sérique à t_0 (A) et $t_{2.5}$ (B) entre les trois groupes de jeunes phoques CDA, CDS et JSS à l'aide d'une ANOVA à un facteur suivie par des tests post-hoc de Fisher. Des lettres différentes montrent une différence significative entre les groupes alors que des lettres identiques indiquent qu'il n'y a pas de différence significative.

de résignation » (Bowlby 1979). Chez le cochon d'Inde, Hennessy et Moorman (1989) ont montré que les jeunes seuls avaient tendance à vocaliser plus que des jeunes accompagnés de leur mère pendant les 30 premières minutes post-séparation (phase de protestation). 60 à 90 min après la séparation, le nombre de vocalisations commençait à diminuer jusqu'à atteindre le même niveau de vocalisations que les jeunes accompagnés de leur mère 150-180 min après la séparation (phase de résignation). Néanmoins, les mêmes auteurs n'ont pas trouvé de différence dans le niveau d'activité locomotrice entre ces deux groupes de jeunes alors qu'une augmentation de l'activité locomotrice a été observée chez de jeunes primates immédiatement après la séparation (Mineka et Suomi 1978). Dans notre étude, les paires mère-jeune étaient physiquement et visuellement séparées quelques minutes au cours des prélèvements sanguins. Pendant cette séparation, les jeunes montraient des niveaux élevés de vocalisations et d'agitation comparés aux jeunes capturés seuls et séparés de leur mère depuis

plus longtemps, au moins depuis la capture pour les chiots dépendants. Nos résultats montrent bien la phase de protestation, décrite ci-dessus qui est typiquement observée chez de petits mammifères immédiatement après la séparation maternelle. En revanche, le faible niveau d'agitation et le nombre peu élevé de vocalisations mesuré chez les chiots non sevrés seuls peuvent s'expliquer par le fait qu'en moyenne 1 heure s'était écoulée entre la capture et les observations comportementales (temps moyen : 69.2 ± 8.9 min), et que cela coïncide au laps de temps qui s'écoule avant l'entrée dans la phase de résignation chez le cobaye avec la baisse significative du nombre de vocalisations observée 60 à 90 min après la séparation maternelle (Hennessy et Moorman 1989).

Les réponses hormonales

La capture, le maintien en captivité et les prélèvements de tissus sont autant de facteurs stressants pour les animaux sauvages (Engelhard *et al.* 2002 ; Petrauskas *et al.* 2008). De plus chez les rongeurs, les jeunes répondent fortement lorsqu'ils sont séparés de la figure maternelle et exposés à un événement stressant (*e.g.* exposition à un nouvel environnement) à travers l'activation de la cascade hormonale de l'axe HHS qui se traduit par l'augmentation des concentrations plasmatiques en ACTH et cortisol qui atteignent un maximum 90 minutes post-séparation (Hennessy et Moorman 1989). Chez le phoque commun, nos résultats montrent que les jeunes accompagnés de leur mère pendant la capture présentaient une réponse de cortisol sérique moins élevée que les jeunes capturés seuls, qu'ils soient dépendants ou déjà sevrés ; tendance qui se maintient 2.5 heures plus tard. La présence de la mère semble donc modérer, aussi chez cette espèce, la réponse hormonale de sa progéniture à un stress. De plus, les jeunes sevrés présentaient toujours de fortes concentrations de cortisol sérique, qui auraient peut être pu être modérées en présence d'une figure sociale. En effet chez certains rongeurs, le lien mère-enfant persiste au-delà du sevrage (*e.g.* Newberry et Swanson 2001). Chez le cochon d'Inde, la présence de la mère pendant une exposition brève à un nouvel environnement persiste à réduire le niveau de cortisol de son jeune plusieurs semaines au-delà de l'âge typique du sevrage (Hennessy *et al.* 1995).

Les réponses comportementales et hormonales sont-elles couplées ?

Nos résultats tendent à montrer une dissociation entre la réponse comportementale et la réponse hormonale. De forts niveaux de vocalisations et d'agitation avaient pu être observés chez les jeunes capturés avec leur mère mais brièvement séparés pendant les prélèvements alors qu'une faible réponse glucocorticoïde avait été mesurée chez ces mêmes individus. À l'inverse, une inhibition générale des comportements était reliée à de fortes concentrations de cortisol chez les autres groupes de jeunes séparés de la figure maternelle depuis bien plus longtemps. Cette dissociation a déjà été mise en évidence chez les primates et les rongeurs (e.g. Hennessy et Moorman 1989 ; Wiener *et al.* 1990). Chez ces espèces, le nombre de vocalisations diminue graduellement au fur et à mesure que la séparation se prolonge alors que le niveau de cortisol s'élève. Cette dissociation se produit environ 60 à 90 min après la séparation chez le cobaye (Hennessy et Moorman 1989). De nombreux auteurs se sont interrogés sur le rôle de certaines hormones de l'axe HHS sur la régulation des comportements. L'administration périphérique de CRH (hormone hypothalamique corticotrope) a un effet suppresseur sur le nombre de vocalisations chez le cochon d'Inde placé dans un nouvel environnement au cours des 30 premières minutes après la séparation de la mère (Hennessy *et al.* 1995) et réduit également l'activité locomotrice immédiatement après la séparation (Hennessy *et al.* 1995). Des concentrations élevées de cortisol observées chez de jeunes individus à la suite d'un événement stressant dans l'ensemble de ces études, y compris la notre, reflète vraisemblablement une augmentation des niveaux de CRH en amont et contribueraient à la réduction générale des comportements au cours d'une isolation prolongée. D'un point de vue écologique, l'agitation et l'augmentation du nombre de vocalisations qui permettent au chiot et à sa mère de se retrouver requiert une dépense énergétique importante pour les animaux qui sont à un âge critique. De plus, la détresse qu'ils expérimentent lorsqu'ils sont seuls pourrait attirer les prédateurs. En conséquence, l'inhibition des comportements de détresse semble être une réponse d'évitement des prédateurs efficaces dans la nature.

Conclusions

Cette étude montre pour la première fois un exemple d'amortissement social chez une espèce de mammifères marins. Notre résultats ont montré à la fois l'amortissement de la réponse physiologique au stress chez des chiots en présence de leur mère ainsi que de forts niveaux de vocalisations et d'agitation chez ces même jeunes après une brève séparation maternelle. À l'inverse, nous avons observé une inhibition comportementale chez des chiots exposés à une isolation prolongée pouvant être régulée au niveau hormonal par la forte réponse glucocorticoïde mesurée. Ce type d'étude est de première importance lorsqu'il s'agit d'espèces en déclin et/ou vulnérables comme le phoque commun. Le succès de la gestion des populations et de la conservation des espèces peuvent être améliorées si les conditions sociales, biologiques et écologiques de l'espèce en question sont respectées et si les perturbations anthropogéniques sont minimisées. Nos résultats remettent en question l'impact et le choix de telles techniques de recherche pour l'étude des animaux dans leur environnement naturel ; et pourraient servir de support à l'avenir, pour l'utilisation de pratiques plus judicieuses afin de réduire efficacement l'anxiété des animaux lorsque cela est possible.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier la Fondation Fyssen qui a financé ce projet de recherche. Je suis également reconnaissante au Pr. Shannon Atkinson qui m'a accueillie au sein de son laboratoire à l'University of Alaska Fairbanks ainsi qu'à mes collaboratrices Gail Blundell (ADF&G) et Ann Hoover-Miller (ASLC). Je remercie également chaleureusement tous les volontaires présents pour l'observation des phoques et l'assistance sur le terrain.

Bibliographie

- Blundell G.M., Womble J.N., Pendleton G.W., Karpovich S.A., Gende S.M., Herreman J.K. 2011. Use of glacial and terrestrial habitats by harbor seals in Glacier Bay, Alaska: costs and benefits. *Marine Ecology Progress Series* 429:277-290.
- Boness D.J., Bowen W.D. 1996. The evolution of maternal care in Pinnipeds. New findings raise questions about the evolution of maternal feeding strategies. *BioScience* 46:645-654.

- Bowlby J. 1979. The making and breaking of affectional bonds. Tavistock Publications, London, UK, 184 pp.
- DeVries A.C., Glasper E.R., Detillion C.E. 2003. Social modulation of stress responses. *Physiology & Behavior* 79:399-407.
- Engelhard G.H., Brasseur S.M.J.H., Hall A.J., Burton H.R., Reijnders P.J.H. 2002. Adrenocortical responsiveness in southern elephant seal mothers and pups during lactation and the effect of scientific handling. *Journal of Comparative Physiology B* 172:315-328.
- Gubernick D.J. 1981. Parental and infant attachment in mammals. In: Gubernick D.J. and Klopfer P.H. (Ed), *Parental care in mammals*. Plenum Press Inc., New York, pp.243-305.
- Hare S.R., Mantua N.J. 2000. Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Progress in Oceanography* 47:103-145.
- Hennessy M.B. 1997. Hypothalamic-pituitary-adrenal responses to brief social separation. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 21:11-29.
- Hennessy M.B., Kaiser S., Sachser N. 2009. Social buffering of the stress response: Diversity, mechanisms, and functions. *Frontiers in Neuroendocrinology* 30:470-482.
- Hennessy M.B., Moorman L. 1989. Factors influencing cortisol and behavioral responses to maternal separation in guinea pig. *Behavioral Neuroscience* 103:378-385.
- Hennessy M.B., Nigh C.K., Sims M.L., Long S.J. 1995. Plasma cortisol and vocalization responses of postweaning age guinea pigs to maternal and sibling separation: evidence for filial attachment after weaning. *Developmental Psychobiology* 28:103-115.
- von Holst D. 1998. The concept of stress and its relevance for animal behavior. *Advances in the Study of Behavior* 27:1-131.
- Hoover-Miller A.A. 1994. Harbor seals (*Phoca vitulina*): Biology and Management in Alaska. Report to the Marine Mammal Commission. Contract Number T75134749. Washington, D.C.45 pp.
- Hoover-Miller A. A., Atkinson S., Conlon S., Prewitt J., Armato P. 2011. Persistent decline in abundance of harbor seals *Phoca vitulina richardsi* over three decades in Aialik Bay, an Alaskan tidewater glacial fjord. *Marine Ecology Progress Series* 424:259-271.
- Lay D.C.Jr, Friend T.H., Bowers C.L., Grissom K.K., Jenkins O.C. 1992a. A comparative physiological and behavioral study of freeze and hot-iron branding using dairy cows. *Journal of Animal Science* 70: 1121-1125.
- Lay D.C.Jr, Friend T.H., Grissom K.K., Bowers C.L., Mal M.E. 1992b. Effects of freeze or hot-iron branding of angus calves on some physiological and behavioral indicators of stress. *Applied Animal Behaviour Science* 33: 137-147.
- Lay D.C.Jr, Friend T.H., Randel R.D., Bowers C.L., Grissom K.K., Jenkins O.C. 1992c. Behavioral and physiological effects of freeze- or hot-iron branding on crossbred cattle. *Journal of Animal Science* 70: 330-336.
- Lawson J.W., Renouf D. 1987. Bonding and Weaning in Harbor Seals, *Phoca vitulina*. *Journal of Mammalogy* 68:445-449.
- Mathews E.A., Pendleton G.W. 2006. Declines in harbor seal (*Phoca vitulina*) numbers in Glacier Bay National Park, Alaska, 1992-2002. *Marine Mammal Science* 22:167-189.
- Mellish J.-A.E., Iverson S.J., Bowen W.D. 1999. Individual variation in maternal energy allocation and milk production in grey seals and consequences for pup growth and weaning characteristics. *Physiol. Biochem. Zool.* 72: 677-690.
- Mendoza S.P., Smotherman W.P., Miner M.T., Kaplan J., Levine S. 1978. Pituitary-adrenal response to separation in mother and infant squirrel monkeys. *Developmental Psychobiology* 11:169-175.
- Mineka S., Suomi S.J. 1978. Social separation in monkeys. *Psychological Bulletin* 85:1376-1400.
- Muelbert M.M., Bowen W.D. 1993. Duration of lactation and postweaning changes in mass and body composition of harbour seal, *Phoca vitulina*, pups. *Canadian Journal of Zoology* 71: 1405-1414.
- Myers M., Litz B., Atkinson S. 2010. The effects of age, season and geographic region on circulating serum cortisol concentrations in threatened and endangered Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *General and Comparative Endocrinology* 165:72-77.

- Newberry R.C., Swanson J.C. 2001. Breaking social bonds. In: Keeling L.J., Gonyou H.W. (Eds), *Social Behaviour in Farm Animals*. CABI Publishing, Wallingford UK, pp. 307-331.
- Oftedal O.T. 1985. Pregnancy and lactation. In: Hudson R.J. and White R.G. (Eds), *Bioenergetics of wild herbivores*. CRC Press, Inc., Boca Raton, Fla. pp. 215-238.
- Petrauskas L., Atkinson S., Gulland F., Mellish J.A., Horning M. 2008. Monitoring glucocorticoid response to rehabilitation and research procedures in California and Steller sea lions. *Journal of Experimental Zoology* 309A:73-82.
- Sapolsky R.M. 2002. Endocrinology of the stress-response. In: Sapolsky, R.M. (Ed), *Endocrinology of the Stress-Response*. Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, Massachusetts, pp. 409-450.
- Trillmich F. 1996. Parental investment in Pinnipeds. *Advances in the Study of Behavior* 25:533-577.

Harbor seal population declines in Alaska

Harbor seal (*Phoca vitulina richardsi*) populations have experienced important demographical fluctuations over the last 30 years in the eastern Pacific, and particularly in the Gulf of Alaska (Hoover-Miller *et al.* 2011). According to scientists, the number of harbor seals declined precipitously from 7 to 67%, according to the year and the region, from the time when counts were made during the 70s/80s (review in Hoover-Miller *et al.* 2011). The proximal causes of these fluctuations are still uncertain. Nevertheless, these declines coincided with ecological changes observed after the 1976 to 1977 shift in the Pacific Decadal Oscillation (PDO), which induced variations of the North Pacific sea surface temperature (Hare and Mantua 2000). Although the alteration of sea ice conditions has been associated to the PDO shift, the long term climate changes related to global warming have also an impact on ice melting and might explain harbor seal declines observed in some regions. In Southeast Alaska, Glacier Bay National Park and other glacial fjords such as Tracy and Endicott Arms are important pupping sites for harbor seal (Mathews and Pendleton 2006). Many seals migrate seasonally to tidewater glacial fjords to rest, molt, breed and nurse pups (figure 1).



Figure 1. Harbor seal mother and her pup on a floating ice platform in Alaska (photos ©C. Di Poi).

Indeed, the ice floes may provide safe floating platforms for the lactating mother seals and their offspring who can nurse uninterrupted (Blundell *et al.* 2011), and better attend to their pup during the summer nursing period (Muelbert and Bowen 1993). However, harbor seals that use glacial ice experience loss of summer habitat as tidewater glaciers retreat onshore.

Harbor seal census and sampling campaigns

In order to improve the understanding of harbor seal population dynamics and to examine the health and condition of these populations, census and sampling campaigns are regularly conducted during the molt at the end of the summer in the Gulf of Alaska. However, relatively few locations have been studied during pupping season (Hoover-Miller *et al.* 2011). Several studies have shown that such research activities, and their related perturbations (e.g. noise, capture, captivity handling, tissue sampling), are stressful for the animals in several species (e.g. Engelhard *et al.* 2002; Petrauskas *et al.* 2008). Thus, it is important to understand the effects on both physiology and behavior; to date, the publications on the subject are still rare. A concern is periodically raised for pups and lactating mothers. Indeed, lactation is among the most expensive energetic demands female mammals experience (e.g. Oftedal 1985) and offspring depend on investment and physical condition of their mother to grow (e.g. Mellish *et al.* 1999). Thus, it also is a time when animals are more vulnerable to human disturbances.

Social buffering on stress response

When confronted to a stressful stimulus, the organism will flight, when possible, or fight. The neuroendocrine stress response is adaptative and universal in all Vertebrates and involves the activation of hypothalamic-pituitary-adrenal (HPA) axis resulting in the elevation of the hormone concentrations, specifically corticotrophic releasing factor (CRF), adrenocorticotrophic hormone (ACTH) and glucocorticoids (Sapolsky 2002). Circulating glucocorticoids, such as cortisol, are typically used to evaluate stress in marine mammals, including pinnipeds (e.g. Myers *et al.* 2010). The amplitude of the response can be modulated by social context. When a strong emotional attachment exists between infants and mothers, separation from the other member of the dyad can enhance the HPA axis during a threatening situation. On the contrary, the presence of the partner can reduce HPA responses and hence serves to buffer the individual against the stressful stimulus. The ability of a social partner to reduce stress responses, both physiological and behavioral responses, is commonly referred to «social buffering» (e.g. DeVries *et al.* 2003; Hennessy *et al.* 2009). The buffering is more or less important depending upon the nature and the quality of bonds that the dyad develops, as well as the time and the duration of the separation. In the context of mother-young relationship, the strength of bonds during nursing that a mother develops with her dependent offspring depends upon the social structure of the species and the degree of offspring mobility. According to the theory of Gubernick (1981), the probability of bonding is greater when the young is single, precocial, and highly mobile and the social structure of the group is gregarious, at least during the reproductive period.

The mother-pup bond in harbor seal

In pinnipeds, there are two maternal strategies often referred to "capital breeding" in larger Phocids and "income breeding" in Otariids (Trillmich 1996). In Phocids after a prolonged period at sea, the mothers follow a fasting strategy and nurse uninterrupted the pups during a relatively short lactation period (from 4 days to 4 months) until weaning. They fuel their needs and feed their pup entirely out of energy reserves stored in the body. This maternal strategy corresponds to extreme capital breeding. In contrast, otariids

adopt an income strategy and feed intermittently over a prolonged lactation period (from 4 months to 3 years). The mothers alternate between fasting ashore while suckling the pups and foraging at sea away from them. Unlike females of the larger Phocid species, the female harbor seals have an alternative strategy. As they are smaller, they are unable to store enough energy and fast long enough to nurse properly their pup; thus, they forage opportunistically at sea during lactation (Boness and Bowen 1996). However, because their nursing period is extremely brief (3 to 6 weeks on average; Muelbert and Bowen 1993; Hoover-Miller 1994), it requires that the mother and her pup must remain in contact with each other as much as possible. There is a bilateral bond between mother and pup during the short nursing period with both members having a role in keeping the pair together; the pup by continually following his mother, and the mother can reduce the risk to become separated from his pup by assuming overt attention for it particularly while swimming and during periods of disturbance (Lawson and Renouf 1987). Within this context of strong attachment during nursing, the harbor seal is a good candidate for studying the effects of maternal separation on the stress response of pups.

Objective of the study

This study aimed to determine whether the stress response of pups, following a capture-handling-restraint protocol, might be modulated by the presence or the absence of the mother in free-ranging Pacific harbor seal *Phoca vitulina richardsi*. Three categories of pups were studied: dependent pups captured with their mother but briefly separated during blood sampling, dependent pups captured without their mother, and pups, newly weaned, then captured alone. We assessed the stress response of pups by a behavioral approach evaluating the number of vocalizations and the agitation level, and by a physiological approach evaluating the HPA axis activity by the quantification of serum cortisol.

Experiments

This study followed the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA)/National Marine Fisheries Service (NMFS) Research Permit #358-1757, and Care and Use Committee du Department of Fish and Game's en Alaska

(ADF&G) permit, Protocol #09-08. All captures were carried out without causing unacceptable level of disturbance of the colonies of seals.

The two sampling sites

The study was carried out during the summer pupping season in Endicott Arm and Tracy Arm, two glacial fjords about 60 km South of Juneau in Southeast Alaska, USA (figure 2).

Seal capture procedure

Seals were captured with monofilament nets (30 m x 3 m) during the light phase between 8:30 am and 4:00 pm (figure 3). All mother-pup pairs and weaned pups alone were transferred to the laboratory boat and then processed. The dependent pups captured without their mother were immediately processed in a transport skiff and then released at the exact location where they were captured.

During the field effort, 41 animals were captured for this study including 5 dependent pups captured with their mother (Dependant Pups with Mothers) but briefly separated from each other during blood sampling, 29 dependent pups captured without their mother (Dependant Pups Alone) and 7 weaned pups captured alone (Weaned Pups Alone). Weaning of Northeast Pacific harbor seal is generally regarded as complete about 1 month after birth (Muelbert and Bowen 1993). In our study, pups were considered as «weaned» if no female was sighted with the pup during capture and if their body mass was above 25 kg.

Behavioral observations

The behavior of the three categories of pups was monitored during the first blood collection, between the time that the pups were physically restrained to the end of the blood sampling (mean

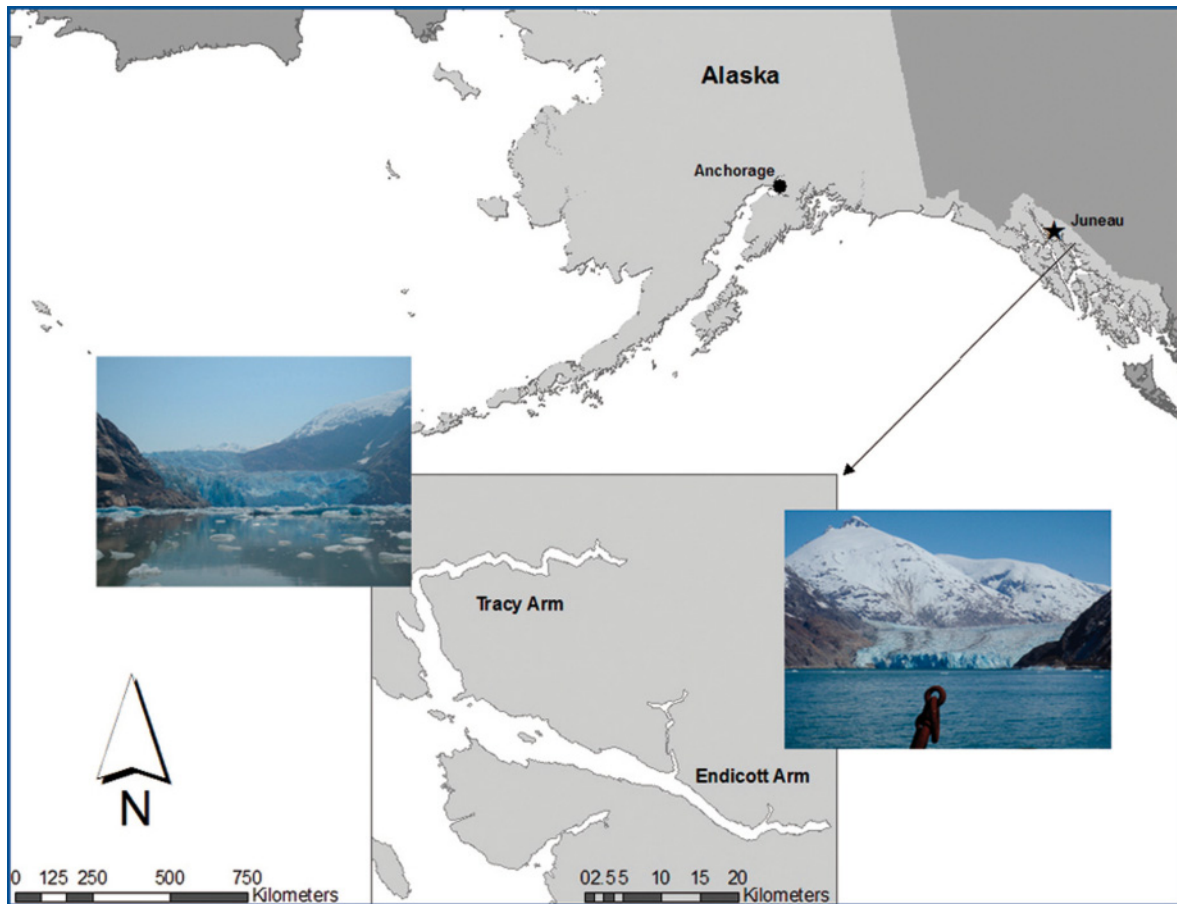


Figure 2. Map of the two sampling sites (provided by ADFG; pictures ©C. Di Poi).



Figure 3. Positioning of the monofilament net in Endicott Arm and capture skiff (picture ©C. Di Poi).

duration: 3.9 ± 0.3 min) in order to evaluate initial stress responses of the animals. For each pup, the number of vocalizations per minute was measured and the level of agitation estimated on a scale from 1 to 3 with 1 = quiet, no movement; 2 = low agitation with movement of the seal's head, and 3 = highly agitated, the seal was hard to restrain.

Blood sampling procedure and cortisol quantification

All the other animals were restrained alone in a box or held far away enough from other seals to avoid a physical contact between them. Mothers and pups captured together were handled together until blood sampling. Before processing, all animals were weighed in order to determine the weight and the volume of blood that could safely be collected. For blood collection, animals were immobilized by physical restraint without anaesthesia administration. Blood was collected from the extradural intravertebral vein. Mothers and their pup were always processed first and sampled at the same time; however, they were briefly separated during sampling and then re-united after it. DPA were sampled in the on-site sampling skiff within 16 - 213 min after capture (mean time: 69.2 ± 8.9 min) and then released at the location where they were captured. For the other seals, the total interval of time between capture and blood collection ranged from 103 to 255 min (mean time: 164.6 ± 14.0 min for DPM and 171.7 ± 19.3 min for WPA). The time at which blood began entering the vacutainer was noted and ranged between 10:04 am and 4:13 pm

for dependant pups alone and between 11:03 am and 2:43 pm for the other young seals. After the sample collection procedures, sex and body mass were determined, and dependant pups alone released at the exact location where they were captured to allow them to reunite with their mother. All the other seals were allowed to recover for 2.5 hours in their individual cage (alone or in pairs for mothers and pups) before a second blood collection trial. Finally all the seals were released; the mother-pup pairs were released together. Cortisol concentrations were measured at t_0 and $t_{2.5}$ in serum with 125 I solid-phase radioimmunoassays.

Results

Parameters influencing hormone concentrations

Neither the time interval between the capture and blood collection (Linear regression analysis, $R^2 = 0.0981$; $P = 0.256$), nor the time of blood collection during the day (Linear regression analysis, $R^2 = 0.0892$; $P = 0.182$) was related to cortisol concentrations. Moreover, there was no influence of body mass (Linear regression analysis, $R^2 = 2.91.10^{-5}$, $P = 0.974$) or gender of pups (unpaired t -test, $t = -0.089$, $P = 0.930$) on hormonal concentrations.

Behavioral responses of pups

The number of vocalizations did not differ significantly between the three groups of pups (Kruskal-Wallis, $P = 0.056$, $n = 37$; figure 4A). However, the level of vocalization tended to be higher for pups which were accompanied of their mother but briefly separated during sampling than for pups alone, either dependent or weaned pups, since capture. Likewise, the level of agitation also did not significantly differ between groups (Kruskal-Wallis, $P = 0.0973$, $n = 37$; figure 4B); but the level of agitation tended to be higher for pups recently separated from their mother. Overall, vocalization and agitation levels during blood sampling decreased as the duration of separation from the mother increased.

Hormonal responses of pups

At t_0 , the levels of cortisol differed between groups (ANOVA, $P = 0.005$, $n = 41$; Fig.3A). As expected, the presence of the mother since the beginning of the stressful event (capture-handling-restraint) moderated the cortisol response

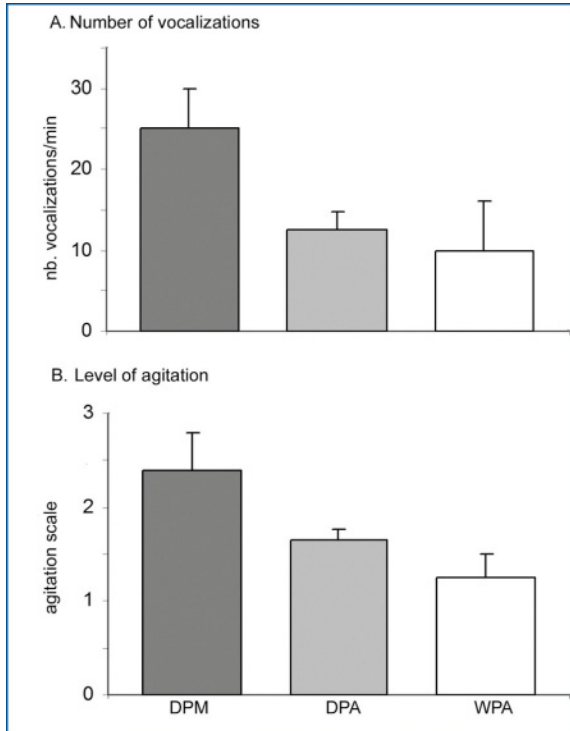


Figure 4. Comparison of vocalization (A) and agitation (B) levels of the three harbor seal pup categories: dependant pups captured with their mother but newly separated during observations (DPM), dependant pups alone (DPA) and weaned pups alone (WPA) using Kruskal-Wallis tests.

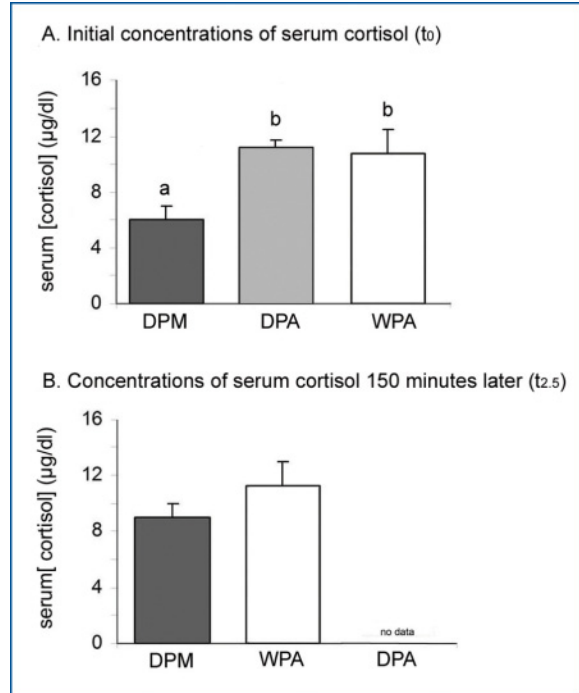


Figure 5. Comparison of serum cortisol concentrations at t_0 (A) and $t_{2.5}$ (B) between the three groups of harbor seal pups DPM, DPA and WPA using one-way ANOVA followed by Fisher's post hoc tests. Different letters mean significant differences between groups and same letters indicate no significant difference.

of pups compared to dependent pups and weaned pups alone, both exhibiting higher serum cortisol levels (Fisher's PLSD, $P = 0.0011$ and $P = 0.0186$ respectively; figure 5A). At $t_{2.5}$, the levels of cortisol did not significantly differ between pups accompanied by their mother and weaned pups (unpaired t -test, $P = 0.200$; figure 5B); although accompanied pups still exhibited a lower serum cortisol concentration. The analysis of variance for repeated measurements did not show a significant evolution of cortisol concentrations over time for any group (repeated measures ANOVA, $P > 0.05$, data not shown).

Discussion

The notion of «social buffering» has been widely demonstrated in many species exhibiting evident mother-infant bonding (e.g. DeVries *et al.* 2003; Hennessy *et al.* 2009). Depending upon the nature and quality of filial attachment, the separation from the other member of the dyad

can activate the HPA axis during exposure to threatening conditions (e.g. Hennessy 1997); or at the opposite, the presence of the social partner can buffer this response (von Holst 1998).

Behavioral responses

Behavioral measures such as vocalizations, resting or moving around can be used to evaluate stress response and/or pain in animals (Lay *et al.* 1992a,b,c). Shortly after separation ensues, the initial acute behavioral response of the infant to separation from his mother has been characterized by high levels of vocalization (e.g. Hennessy and Moorman 1989) and increased activity level (e.g. in primates Mineka and Suomi 1978). With prolonged separation, infants of some monkey species show a general inactivity and begin to display a characteristic hunched body posture. These two phases are called the «protest» and the «despair» phases respectively (Bowlby 1979). In guinea pig, Hennessy and Moorman (1989)

showed that separated pups vocalized more than did pups tested with their mother during the initial 30 min post-separation only (protest phase) and then decreased from 60-90 min and became at the same level of pups with mother after 150-180 minutes of separation (despair phase). However, they found that locomotor activity did not differ between pups with the mother and pups alone at any point (from 0 to 180 min). Although an increase of the activity level has already been observed in young primates shortly after separation (Mineka and Suomi 1978). In our study, mother-pup pairs were physically and visually separated few minutes during the first blood collection. During separation, pups exhibited high levels of both vocalizations and agitation compared to pups already alone since capture. The separation of pups from their mother caused the initial protest response observed in small mammals, typically composed of a high rate of separation-induced vocalizations and high agitated level as exposed above, compared to pups separated from their mother for a longer time. The weakness of behavioral response of unaccompanied dependent pups can be explained by the fact that about one hour elapsed between capture and observations (average time: 69.2 ± 8.9 min); this period of time was consistent with the time passed after the separation in guinea pig (60-90 min) when the infants enter into the despair phase and their vocalization response started to decrease (Hennessy and Moorman 1989).

Hormonal responses

Capture, temporary handling in captivity and tissue sampling represent disturbances to wild animals (Engelhard *et al.* 2002; Petrauskas *et al.* 2008). Moreover in rodents, infants experience a significant activation of the HPA axis when separated from their mother and exposed to a stressful event (e.g. novel environment exposure) that ended with the increase of both plasma ACTH and cortisol reaching a maximum level 90 minutes following separation (e.g. Hennessy and Moorman 1989). In harbor seal, our results showed that pups accompanied by their mother since capture exhibited significantly lower serum cortisol concentrations than pups alone, either still dependent or recently weaned; this tendency was maintained 2.5 hours later. In this species, the presence of the mother from the beginning

of the procedure also seemed to moderate hormonal response of their offspring to a stressor. Moreover, single weaned harbor seals exhibited high level of serum cortisol compared to pre-weaned pups; which would have been likely buffered in presence of a social figure. Indeed in some rodents, the mother-infant relationship lasts after weaning (e.g. Newberry and Swanson 2001). As an example in guinea pig, the presence of the mother during brief exposure to a novel environment continues to reduce the cortisol response of their young for several weeks beyond the typical age of weaning (Hennessy *et al.* 1995).

Are behavioral and hormonal responses coupled?

Our results tended to show a dissociation between behavioral response and hormonal response. We observed high levels of vocalizations and agitation for pups exposed to a brief maternal separation during sampling but they showed the lowest glucocorticoid response; while pups separated from their mother from a longer time exhibited a general inhibition of their behaviors and higher cortisol concentrations. Several authors have previously reported this dissociation in primates and rodents; the number of vocalizations decreasing as the separation proceeds rather quickly and cortisol level continuing to climb. This dissociation occurs at about 60-90 min post-separation in guinea pig (Hennessy and Moorman 1989). The possibility that HPA hormones influence the behavioral response to separation has received growing attention. Peripheral administration of CRF (corticotrophin-releasing factor) has a suppressive effect on the level of vocalizations of guinea pig pups during the first 30-min period of isolation in a novel environment (e.g. Hennessy *et al.* 1995) and reduces the locomotor activity immediately following separation (e.g. Hennessy *et al.* 1995). As a consequence, high elevation of plasma cortisol observed following a stressful event in these studies, including our study, likely reflects an increased level of peripheral CRH and contributes to the waning of the vocalizations during prolonged isolation. From a behavioral ecology perspective, vocalizing and agitation increasing to reunite with the mother require energy expenditure for pups which are at a vulnerable age, and the distress they experienced when alone may

attract predators in the wild. As a consequence, the inhibition of distress responses might be relevant predator avoidance behavior patterns in nature.

Conclusions

The current study provides for the first time an example of social buffering in a marine mammal species. Our results showed at the same time the buffering of physiological stress response of pups accompanied of their mother as well as high levels of both vocalizations and agitation when briefly separated from them. On the contrary, we observed a behavioral inhibition in pups experienced a prolonged isolation that might be hormone-related by the high glucocorticoid levels measured. The results that stem from the study will be particularly useful and valuable in declining or vulnerable population species as is the

harbor seal. The success of management and conservation of a species may be improved if social, biological and ecological conditions of each species are respected and if anthropogenic stress is minimized. Our results raise questions on the impact and the choice of research practices and will give new insights to adopt more judicious management techniques in order to effectively reduce stress of animals when possible.

Acknowledgments

I would like to thank the Fyssen Foundation for its financial support. I am also grateful to Pr. Shannon Atkinson for hosting me in her lab at the University of Alaska Fairbanks and to my collaborators Gail Blundell (ADF&G) and Ann Hoover-Miller (ASLC). I also warmly acknowledge all the volunteers for their help for seal observation and assistant in the field.

L'Imagerie par Résonance Magnétique nous révèle quelques mystères du cerveau du nourrisson

Jessica DUBOIS

Chargée de recherche INSERM Unité INSERM-CEA U992 de « Neuroimagerie Cognitive », NeuroSpin

Résumé

L'IRM permet aujourd'hui d'explorer le cerveau immature du bébé de façon non-invasive et d'envisager des corrélations fines entre développement anatomique du cerveau et acquisitions précoces des fonctions cognitives. En exemples, sont décrites deux études récentes qui ont évalué le plissement des sillons du cortex chez le nouveau-né prématuré, et l'organisation des faisceaux de fibres de substance blanche chez le nourrisson sain. Dans les deux cas, des différences spatio-temporelles de maturation entre régions cérébrales, des asymétries anatomiques précoces entre les deux hémisphères, ainsi que des corrélations anatomo-fonctionnelles ont pu être mises en évidence.

Mots-clés

Développement cérébral, maturation, sillons du cortex, faisceaux de fibres de substance blanche, nouveau-né prématuré, nourrisson, IRM, imagerie du tenseur de diffusion (DTI), asymétries inter-hémisphériques, potentiels évoqués visuels (PEV).

Magnetic resonance imaging reveals some mysteries of the infant's brain

Abstract

Nowadays MRI enables to explore the immature brain of babies non-invasively, and to consider precise correlations between the anatomical development of the brain and the early acquisitions in cognitive functions. As examples, we present two recent studies which evaluated the folding of cortical sulci in preterm newborns, and the organization of white matter fiber bundles in healthy infants. For both studies, we have highlighted spatio-temporal differences in the maturation of cerebral regions, early anatomical asymmetries between the two hemispheres, as well as anatomo-functional correlations.

Keywords

Brain development, maturation, cortical sulci, white matter fiber bundles, preterm newborn, infant, MRI, diffusion tensor imaging (DTI), inter-hemispherical asymmetries, visual evoked potentials (VEP).

Introduction

Diverses pathologies cérébrales résultent d'anomalies précoces au cours du développement et touchent une proportion importante d'individus, comme par exemple l'épilepsie, le retard mental et la dyslexie. Le développement du cerveau peut également être perturbé par des événements précoces, comme une naissance prématurée, un retard de croissance intra-utérin ou

un accident vasculaire cérébral néonatal. Pour appréhender la complexité de ces pathologies, pour juger de l'impact de telles perturbations, et aussi pour comprendre comment le cerveau de l'homme lui a permis de développer des capacités spécifiques, il est essentiel d'étudier comment le cerveau normal se développe tant au plan anatomique que fonctionnel. Les mécanismes sous-jacents sont multiples, et les changements céré-

braux sont particulièrement intenses pendant les dernières semaines de grossesse et les premiers mois post-natals. Le cerveau du bébé n'est pas un cerveau adulte en miniature : sa croissance est inhomogène puisque certaines régions, telles que les régions sensorielles, se développent précocement et très rapidement, alors que d'autres régions associatives, telles que les régions frontales, ont un développement plus retardé et prolongé jusqu'à la fin de l'adolescence (Paus et al. 2001). Bien avant l'observation d'une spécialisation fonctionnelle hémisphérique, des asymétries anatomiques entre hémisphères cérébraux sont observées chez le fœtus (Chi et al. 1977b). En parallèle à cette évolution anatomique, les acquisitions psychomotrices et cognitives sont progressivement observées chez le nouveau-né, le nourrisson et l'enfant.

Saisir comment ces acquisitions se déroulent en regard de la maturation cérébrale requiert des études *in vivo*. Les investigations *post mortem* sont intrinsèquement limitées car il est rare de pouvoir garantir la normalité des cerveaux étudiés et impossible d'établir des corrélations anatomo-fonctionnelles. Même si elles permettent de tester certaines hypothèses, les études chez l'animal sont insuffisantes compte tenu de la spécificité du cerveau humain. Les techniques d'imagerie non invasives (imagerie par résonance magnétique IRM, électroencéphalographie EEG, magnétoencéphalographie MEG) présentent dans ce contexte un potentiel particulièrement important, puisqu'elles permettent la mise en relation de la maturation des structures cérébrales et l'émergence d'un nouveau comportement chez le nourrisson sain, ainsi qu'un suivi longitudinal des enfants à risque pour évaluer notamment la plasticité post-lésionnelle.

Cependant, on se trouve confronté à de nombreuses difficultés pour faire de l'imagerie chez le bébé. En effet, contrairement au cerveau adulte qui se modifie relativement peu de vingt à soixante ans, le cerveau du nourrisson est en continuel changement. Les structures sont de petite taille, donc la résolution spatiale doit être plus élevée que chez l'adulte, et les tissus sont immatures, ce qui implique d'adapter l'acquisition et le post-traitement des données aux différents âges. Par ailleurs, ces techniques d'imagerie sont très sensibles au mouvement, l'acquisition des données doit donc être brève et

sans aucune gêne pour garantir le sommeil ou la coopération du nourrisson.

Grâce à diverses implémentations méthodologiques récentes, nous avons mis en place deux études complémentaires visant à éclairer le développement anatomique du cerveau humain *in vivo*, et à caractériser de façon quantitative les changements qui s'y déroulent au cours des premiers mois post-natals. La première étude s'est focalisée sur la formation précoce des sillons du cortex chez des nouveau-nés prématurés imagés en IRM conventionnelle à la naissance, entre six et huit mois d'âge gestationnel. La seconde étude s'est intéressée à l'organisation et à la maturation ultérieures de la substance blanche, évaluées par IRM du tenseur de diffusion (DTI) chez le nourrisson sain de un à quatre mois d'âge post-natal. Chaque étude a bien sûr été réalisée avec l'accord des parents et du comité d'éthique. Plusieurs axes de recherche ont été investigués, notamment la mise en évidence de différences spatio-temporelles de maturation entre régions cérébrales, d'asymétries précoces entre hémisphères cérébraux, et de corrélations entre changements anatomiques et maturation fonctionnelle.

Formation des sillons du cortex chez le nouveau-né prématuré

Le cortex se développe, s'épaissit et se plisse principalement au cours du dernier trimestre de grossesse. En plus de son importante croissance en taille, la morphologie du cerveau fœtal devient alors rapidement élaborée avec la formation des gyri et des sillons visibles macroscopiquement. La complexité de ces plis est croissante avec l'âge (Chi et al. 1977a ; Feess-Higgins and Laroche 1987), et le cerveau adulte présente une grande variabilité inter-individuelle de ses motifs morphologiques (Ono et al. 1990). Plusieurs hypothèses sont aujourd'hui avancées sur les mécanismes de la gyration (facteurs génétiques, épi-génétiques, mécaniques ou environnementaux) (Welker 1990).

Pour explorer *in vivo* les stades précoces du développement cortical et établir des normes chronologiques basées sur des marqueurs quantitatifs du plissement des sillons, des nouveau-nés prématurés, de 6.2 à 8.3 mois d'âge gestationnel, ont été étudiés *ex utero* par IRM conventionnelle et avec de nouveaux outils de traitement d'images dédiés au cerveau immature (Dubois et al. 2008c). A partir d'images pondé-

NEUROBIOLOGIE

rées en T2, acquises sur un IRM à 1.5T avec une haute résolution spatiale (Figure 1a), nous avons pu reconstruire en trois dimensions la surface interne du cortex, à l'interface avec la substance blanche, sur un intervalle d'âges correspondant

au dernier trimestre de grossesse (Figure 1b). Les sillons se plissent alors de façon spectaculaire, et un indice de sulcation quantitatif a été mesuré (Figure 1c).

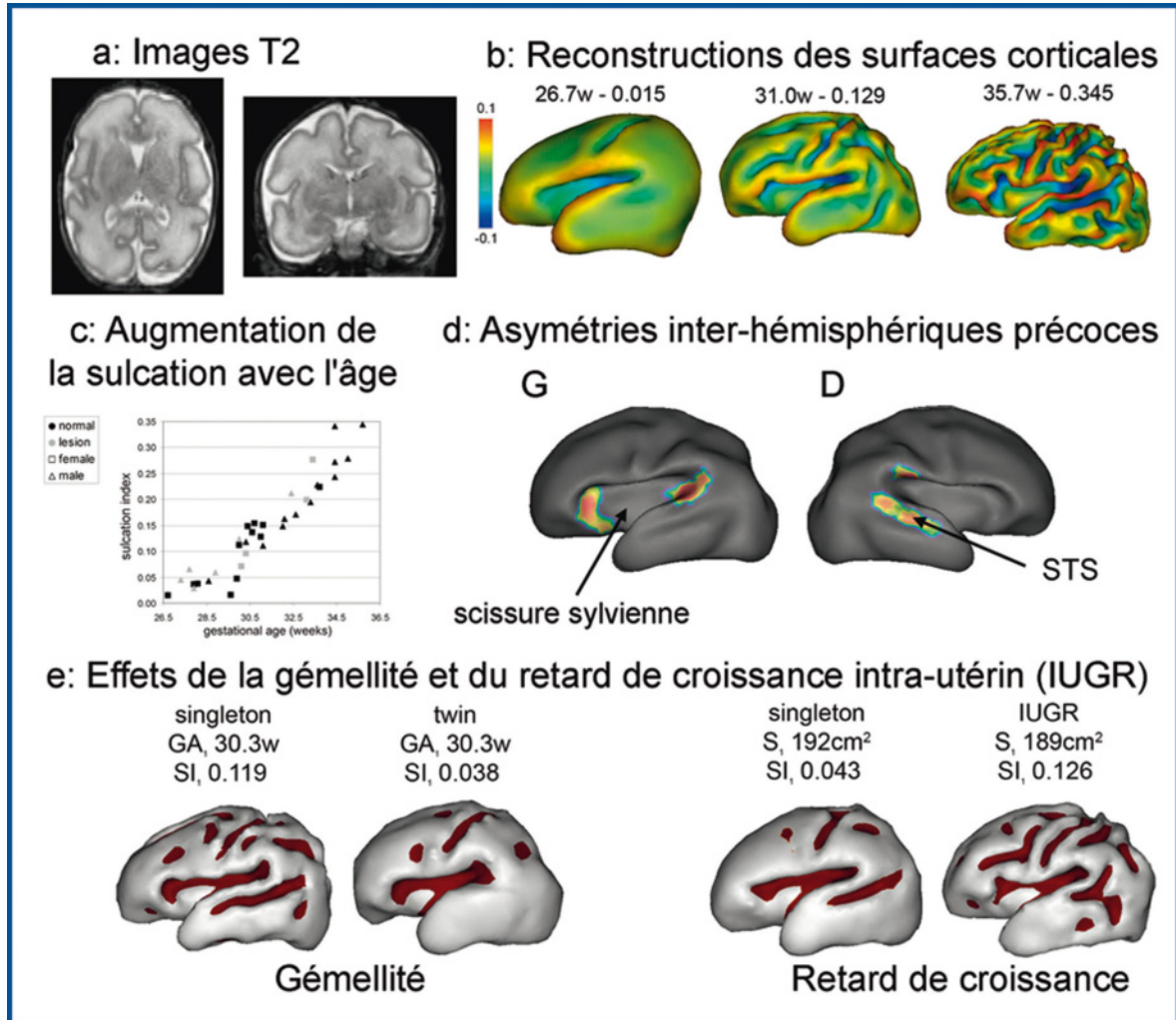


Figure 1

Imagerie IRM des sillons du cortex du nouveau-né prématuré

a : Images T2 obtenues chez un nouveau-né prématuré de 31 semaines d'âge gestationnel.

b : Reconstructions en 3 dimensions de la surface corticale interne de 3 nouveau-nés prématurés d'âges et indices de sulcation croissants. La couleur représente la courbure de la surface. D'après (Dubois et al. 2008c).

c : Augmentation de l'indice de sulcation avec l'âge des nouveau-nés. D'après (Dubois et al. 2008c).

d : Asymétries inter-hémisphériques. La surface corticale présente des différences de morphologie entre les deux hémisphères cérébraux au niveau du sillon temporal supérieur (STS) et de la scissure sylvienne, en antérieur (en regard de la région de Broca) et postérieur (en regard du *planum temporale*). D'après (Dubois et al. 2010).

e : Différences de sulcation en fonction de l'environnement intra-utérin. A âge gestationnel équivalent, le jumeau présente un indice de sulcation réduit en comparaison du singleton (images de gauche), selon un retard de maturation harmonieux. A surface corticale équivalente (mais à âge différent), le nouveau-né avec retard de croissance intra-utérin présente un indice de sulcation trop important par rapport au singleton (images de droite) suggérant un développement disharmonieux. D'après (Dubois et al. 2008d).

En accord avec des atlas *post mortem* (Chi et al. 1977a ; Feess-Higgins and Laroche 1987) et prénatal par IRM (Garel et al. 2001), l'apparition progressive des sillons primaires, secondaires puis tertiaires a été mise en évidence, selon un schéma asynchrone en fonction des régions cérébrales : la surface médiane (sillons calleux et cingulaire, scissures pariéto-occipitale et calcarine observés chez tous les nouveau-nés) se plisse avant la surface latérale, où la différenciation morphologique des sillons commence dans la région centrale (sillon central observé chez tous), et progresse dans les lobes pariétal (identification des sillons post-central, intra-pariétal et pariéto-occipital entre 27 et 31 semaines), temporal (identification des sillons temporaux supérieur et inférieur entre 27 et 32 semaines, du sillon collatéral entre 29 et 30 semaines) puis frontal (identification des sillons pré-central, frontaux supérieur et inférieur entre 29 et 30 semaines, identification du sillon orbitaire vers 30-31 semaines, et du sillon olfactif à partir de 32 semaines).

Organisation et maturation des faisceaux de fibres de substance blanche du nourrisson

Parallèlement au développement du cortex, la substance blanche sous-jacente s'organise et devient mature. Jusqu'à récemment, l'essentiel de nos connaissances sur la myélinisation des fibres, phénomène qui permet d'augmenter la vitesse de conduction de l'influx nerveux (Baumann and Pham-Dinh 2001), se basait sur des études *post mortem* (Yakovlev and Lecours 1967), laissant de nombreuses questions en suspens comme les implications fonctionnelles de cette myélinisation chez le bébé. Depuis quelques années, l'IRM conventionnelle permet d'évaluer qualitativement la maturation de la substance blanche *in vivo* (Barkovich 2000 ; Paus et al. 2001), en observant les diminutions des pondérations T1 et T2 contemporaines respectivement de la formation de « pré-myéline » par les oligodendrocytes et de l'enroulement des gaines autour des axones (myélinisation « vraie »). Aujourd'hui, il est possible de quantifier des paramètres liés à ces mécanismes par imagerie DTI (Neil et al. 2002 ; Huppi and Dubois 2006), car cette technique permet l'exploration non-invasive de la microstructure tissulaire par la mesure des mouvements des molécules d'eau (Le Bihan et al. 2001).

Pour étudier l'organisation et quantifier la maturation de la substance blanche, et définir des indices structurels de la maturation fonctionnelle, des nourrissons sains, nés à terme, de 1.3 à 4.5 mois d'âge post-natal, ont été imagés avec un protocole DTI dédié au cerveau immature (Figure 2a) sur un IRM à 1.5T (Dubois et al. 2006a). L'hypothèse d'une organisation précoce de la substance blanche en faisceaux a été validée en reconstruisant par tractographie les principaux faisceaux, même peu myélinisés (Figure 2b), qu'il s'agisse de faisceaux commissuraux (genou, corps et splénium du corps calleux), de projection (faisceaux cortico-spinal et spino-thalamique, radiations optiques et bras antérieur de la capsule interne), limbiques (fornix et cingulum) ou associatifs (capsule externe, faisceaux unciné, arqué, longitudinaux inférieur et supérieur).

D'importantes variations des indices DTI ont été observées en fonction de l'âge (diminution de la diffusivité moyenne et augmentation de l'anisotropie : Figure 2c). Puisque les indices DTI sont complémentaires (Beaulieu 2002), un modèle de relations entre processus de maturation intervenant au niveau microscopique pendant la myélinisation des fibres, et variations des indices DTI mesurés à l'échelle du voxel a été proposé pour quantifier les différences de maturation entre faisceaux de substance blanche (Dubois et al. 2008a). Sur l'intervalle d'âges considéré, le faisceau cortico-spinal apparaît relativement mature, suivi du faisceau spino-thalamique et du fornix, puis des radiations optiques, des faisceaux arqué et longitudinal inférieur, puis du bras antérieur de la capsule interne et du cingulum. Ces résultats sont en accord avec les études précédentes de marquages *post-mortem* de la myéline (Flechsig 1920 ; Yakovlev and Lecours 1967 ; Brody, Kinney et al. 1987 ; Kinney, Brody et al. 1988) et par IRM conventionnelle *in vivo* (van der Knaap and Valk 1990 ; Paus et al. 2001), qui ont décrit une progression de la myélinisation des régions centrales vers la périphérie selon un gradient caudo-rostral, dans les voies sensorielles, motrices puis associatives.

Ces deux études IRM ont ainsi mis en évidence des différences spatio-temporelles de développement entre les différents sillons du cortex et entre les différents faisceaux de substance blanche : à l'instar du développement progressif des capaci-

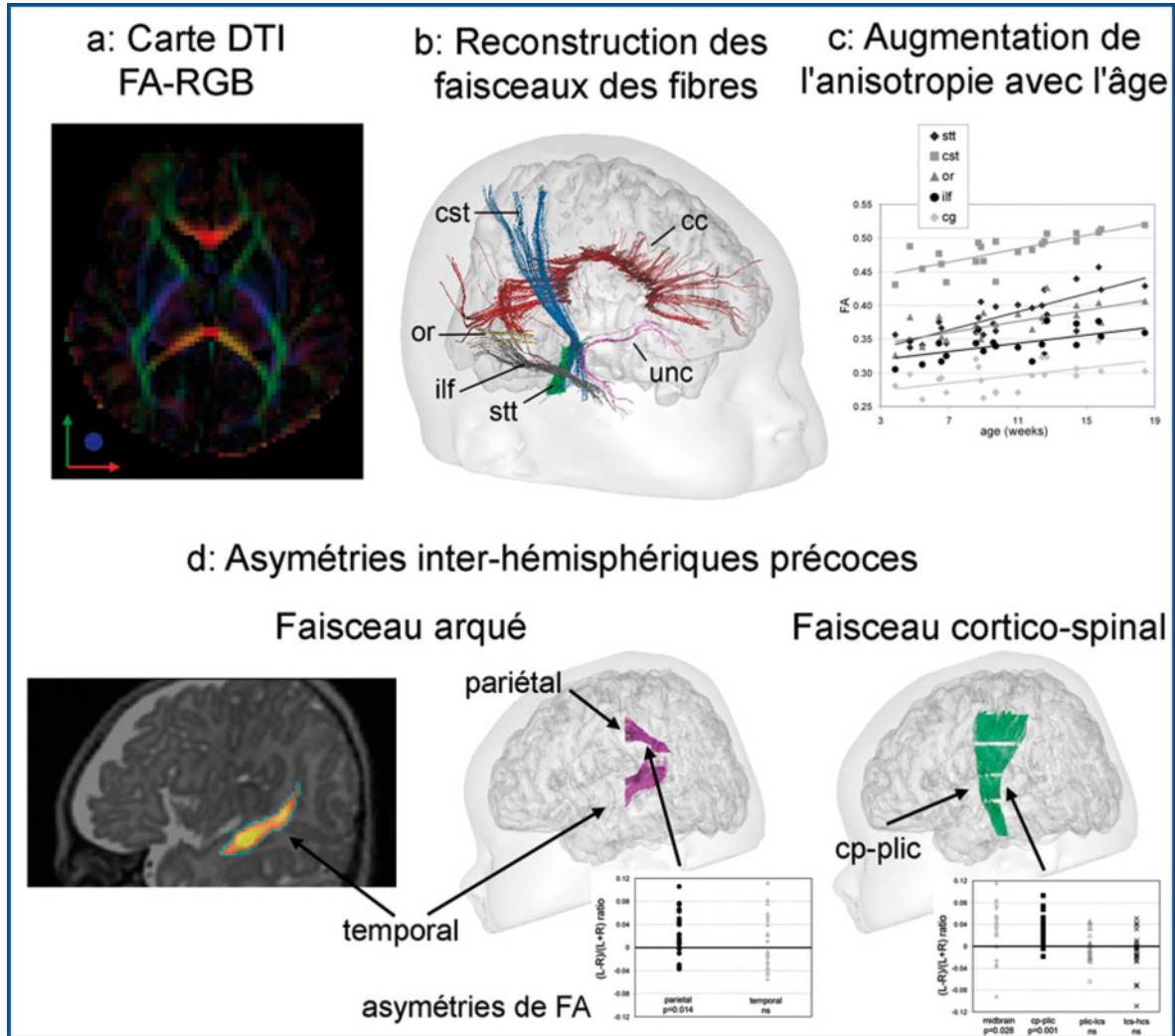


Figure 2

Imagerie DTI de la substance blanche du nourrisson sain

a : Carte DTI obtenue chez un nourrisson âgé de 7 semaines. Les couleurs codent localement pour la direction principale des fibres (rouge : direction droite-gauche ; vert : direction antéro-postérieure ; bleu : direction inféro-supérieure).

b : Reconstruction par tractographie de plusieurs faisceaux de fibres chez un nourrisson âgé de 17 semaines. D'après (Dehaene-Lambertz et al. 2006).

Abréviations : cc corps calleux ; cst faisceau cortico-spinal ; ilf : faisceau longitudinal inférieur ; or radiations optiques ; stt tract spino-thalamique ; unc faisceau unciné.

c : Augmentation de l'anisotropie avec l'âge des nourrissons dans différents faisceaux. D'après (Dubois et al. 2008a).

d : Asymétries inter-hémisphériques. Une asymétrie de volume du faisceau arqué est observée dans sa partie temporale en faveur de la gauche (image de gauche), tandis qu'une asymétrie d'organisation microscopique est observée dans la partie pariétale en faveur de la gauche (image du centre). Une asymétrie de maturation du faisceau

cortico-spinal est trouvée dans sa partie inférieure (cp-plic : pédoncules cérébraux – bras postérieur de la capsule interne) en faveur de la gauche (image de droite). D'après (Dubois et al. 2009).

tés sensori-motrices et cognitives du nourrisson, les régions cérébrales se développent et deviennent

matures à des rythmes et sur des intervalles de temps différents.

Asymétries précoces entre hémisphères cérébraux

En complément de leur complexité anatomique, les hémisphères du cerveau adulte sont asymétriques, notamment par le « torque de Yakovlev » qui implique les pétalias frontal et occipital (Toga and Thompson 2003). Certaines des asymétries structurelles détectées au niveau des régions péri-sylvienne (gyrus de Heschl, *planum temporale* et sillon temporal supérieur STS) ont été décrites au cours du développement précoce par des études *post-mortem* de cerveaux de fœtus (Chi et al. 1977b ; Feess-Higgins and Larocche 1987). D'autres asymétries macroscopiques évoluent plus tardivement au cours du développement, comme celle de l'extension postérieure de la scissure sylvienne qui progresse de l'adolescence à l'âge adulte (Sowell et al. 2002).

Au niveau fonctionnel, la spécialisation hémisphérique gauche pour le langage est observée précocement dans le cerveau du nourrisson (Dehaene-Lambertz et al. 2002 ; Dehaene-Lambertz et al. 2006), et la latéralisation de la réponse somato-sensorielle est également détectée à la naissance (Erberich et al. 2006). Cependant, les origines de ces asymétries anatomiques et fonctionnelles, ainsi que leurs relations, restent un sujet à explorer *in vivo* dans le cerveau en développement.

Asymétries des sillons des nouveau-nés prématurés

Des asymétries précoces ont été démontrées au niveau des surfaces corticales internes des nouveau-nés prématurés, dans trois régions péri-sylvienne du réseau linguistique (Figure 1d) : le STS, qui se forme plus précocement à droite (Dubois et al. 2008c), et les régions antérieure (en regard de la région de Broca) et postérieure (en regard du *planum temporale*) de la scissure sylvienne, régions qui sont plus larges et bombées à gauche (Dubois et al. 2010).

Asymétries des faisceaux de substance blanche des nourrissons

Trois régions de substance blanche sont également apparues asymétriques en DTI chez les nourrissons (Figure 2d) (Dubois et al. 2009) : le segment temporal du faisceau arqué, plus volumineux à gauche, le segment pariétal du faisceau arqué, dont les fibres sont mieux organisées à gauche, et le faisceau cortico-spinal, plus mature à gauche entre les pédoncules cérébraux et le bras

postérieur de la capsule interne. Également asymétriques dans le cerveau adulte (Buchel et al. 2004 ; Parker et al. 2005), ces faisceaux, qui sont impliqués l'un dans la perception/production du langage et l'autre dans la manualité, sont donc asymétriques à un âge où ces deux fonctions sont peu développées.

Corrélations entre maturation anatomique et développement fonctionnel

Des différences de développement anatomique entre régions cérébrales et des asymétries inter-hémisphériques précoces ont donc été mise en évidence par ces deux études *in vivo*. Dans quelle mesure les paramètres structurels IRM nous renseignent-ils également sur le développement psychomoteur et cognitif des nourrissons ?

Sulcation précoce et suivi longitudinal des nouveau-nés prématurés

Trois groupes ont été distingués parmi les nouveau-nés prématurés inclus dans l'étude : 1) 27 nouveau-nés sains et issus de grossesse simple ; 2) 12 nouveau-nés sains et issus de grossesse gémellaire ; 3) 11 nouveau-nés avec retard de croissance intra-utérin et issus de grossesse simple. Les mesures réalisées à la naissance ont permis de montrer que l'environnement intra-utérin a un impact majeur sur le développement cérébral (Dubois et al. 2008d). En effet, l'analyse quantitative des volumes, surfaces et indices de sulcation corticaux a souligné que les jumeaux présentent un retard de maturation harmonieux, d'environ deux semaines par rapport à leur âge gestationnel, tandis que les nouveau-nés avec retard de croissance intra-utérin présentent un retard disharmonieux, avec des indices de sulcation trop importants par rapport à leur faible surface corticale (Figure 1e).

De plus, ces mesures corticales à la naissance sont fortement corrélées au développement ultérieur des nouveau-nés à l'âge équivalent du terme : les plus grands volumes corticaux et les meilleurs scores fonctionnels à terme correspondent aux plus grandes surfaces corticales à la naissance, après correction pour les effets d'âge (Dubois et al. 2008d). À l'avenir, cette méthodologie devrait permettre de mieux évaluer l'impact, sur le développement du cerveau, de différentes stratégies médicales de prise en charge et de soin des nouveau-nés prématurés.

Myélinisation des fibres et vitesse de conduction chez les nourrissons

D'autre part, pour évaluer la valeur fonctionnelle des indices DTI, nous nous sommes focalisés sur le développement du système visuel. L'EEG, et plus spécifiquement les potentiels évoqués visuels, sont fréquemment utilisés chez le bébé de par leur facilité d'installation. La latence de la première onde de réponse à un stimulus visuel (P1) décroît considérablement en fonction de l'âge, environ de 250ms à la naissance à 120ms vers 4 mois, et ce à cause de divers processus concomitants (myélinisation des fibres, maturation de la rétine et du cortex, etc.) (McCulloch et al. 1999).

A partir de cette latence P1, nous avons estimé la vitesse de conduction de l'influx nerveux dans les voies visuelles, et montré, chez les mêmes nourrissons, que cette vitesse dépend directement des indices DTI mesurés dans les radiations optiques, en plus de l'effet lié à l'âge (Dubois et al. 2008b). Cela implique que ces indices structurels sont aussi des marqueurs de la maturation fonctionnelle.

Conclusion

Caractériser la dynamique du développement cérébral humain normal et les bases anatomiques de la maturation fonctionnelle *in vivo* pose de nombreuses difficultés chez le nourrisson et l'enfant sain, et la mise en œuvre de méthodes d'imagerie et de post-traitements dédiées est nécessaire. Relever de tels défis méthodologiques et proposer de nouveaux marqueurs quantitatifs de la maturation offre l'opportunité d'explorer le cerveau immature sous une perspective nouvelle et transversale, du développement structural du cerveau jusqu'au développement comportemental du nourrisson, afin de tenter de mieux comprendre certaines pathologies du développement et d'aider au diagnostic avec des critères quantitatifs permettant de prévoir des déficits futurs.

Remerciements

Ce travail a été financé par la Fondation Fyssen, l'Ecole des Neurosciences de Paris, la Fondation McDonnell, la Fondation Motrice, l'ANR, le CIBM de Genève et Lausanne, la Fondation Nationale Suisse, la Fondation Leenards et le consortium européen NEOBRAIN. Je remercie particulièrement L. Hertz-Pannier, G. Dehaene-

Lambertz, D. Le Bihan, J.F. Mangin, P. Hüppi, M. Benders et F. Lazeyras pour m'avoir permis de réaliser ces passionnants travaux.

Bibliographie

- Barkovich, A. J. (2000). "Concepts of myelin and myelination in neuroradiology." *AJNR Am J Neuroradiol* **21**(6): 1099-109.
- Beaulieu, C. (2002). "The basis of anisotropic water diffusion in the nervous system - a technical review." *NMR Biomed* **15**(7-8): 435-55.
- Buchel, C., T. Raedler, M. Sommer, M. Sach, C. Weiller and M. A. Koch (2004). "White matter asymmetry in the human brain: a diffusion tensor MRI study." *Cereb Cortex* **14**(9): 945-51.
- Chi, J. G., E. C. Dooling and F. H. Gilles (1977a). "Gyral development of the human brain." *Ann Neurol* **1**(1): 86-93.
- Chi, J. G., E. C. Dooling and F. H. Gilles (1977b). "Left-right asymmetries of the temporal speech areas of the human fetus." *Arch Neurol* **34**(6): 346-8.
- Dehaene-Lambertz, G., S. Dehaene and L. Hertz-Pannier (2002). "Functional neuroimaging of speech perception in infants." *Science* **298**(5600): 2013-5.
- Dehaene-Lambertz, G., L. Hertz-Pannier and J. Dubois (2006). "Nature and nurture in language acquisition: anatomical and functional brain-imaging studies in infants." *Trends Neurosci* **29**(7): 367-73.
- Dubois, J., M. Benders, C. Borradori-Tolsa, A. Cachia, F. Lazeyras, R. Ha-Vinh Leuchter, S. V. Sizonenko, S. K. Warfield, J. F. Mangin and P. S. Hüppi (2008d). "Primary cortical folding in the human newborn: an early marker of later functional development." *Brain* **131**(Pt 8): 2028-41.
- Dubois, J., M. Benders, A. Cachia, F. Lazeyras, R. Ha-Vinh Leuchter, S. V. Sizonenko, C. Borradori-Tolsa, J. F. Mangin and P. S. Hüppi (2008c). "Mapping the early cortical folding process in the preterm newborn brain." *Cereb Cortex* **18**(6): 1444-54.
- Dubois, J., M. Benders, F. Lazeyras, C. Borradori-Tolsa, R. H. Leuchter, J. F. Mangin and P. S. Hüppi (2010). "Structural asymmetries of perisylvian regions in the preterm newborn." *Neuroimage* **52**(1): 32-42.

- Dubois, J., G. Dehaene-Lambertz, M. Perrin, J. F. Mangin, Y. Cointepas, E. Duchesnay, D. Le Bihan and L. Hertz-Pannier (2008a). "Asynchrony of the early maturation of white matter bundles in healthy infants: quantitative landmarks revealed noninvasively by diffusion tensor imaging." *Hum Brain Mapp* **29**(1): 14-27.
- Dubois, J., G. Dehaene-Lambertz, C. Soares, Y. Cointepas, D. Le Bihan and L. Hertz-Pannier (2008b). "Microstructural correlates of infant functional development: example of the visual pathways." *J Neurosci* **28**(8): 1943-8.
- Dubois, J., L. Hertz-Pannier, A. Cachia, J. F. Mangin, D. Le Bihan and G. Dehaene-Lambertz (2009). "Structural asymmetries in the infant language and sensori-motor networks." *Cereb Cortex* **19**(2): 414-23.
- Dubois, J., L. Hertz-Pannier, G. Dehaene-Lambertz, Y. Cointepas and D. Le Bihan (2006a). "Assessment of the early organization and maturation of infants" cerebral white matter fiber bundles: a feasibility study using quantitative diffusion tensor imaging and tractography." *Neuroimage* **30**(4): 1121-32.
- Erberich, S. G., A. Panigrahy, P. Friedlich, I. Seri, M. D. Nelson and F. Gilles (2006). "Somatosensory lateralization in the newborn brain." *Neuroimage* **29**(1): 155-61.
- Feess-Higgins, A. and J. C. Laroche (1987). Development of the human foetal brain: an anatomical atlas. **Inserm-CNRS, Masson.**
- Garel, C., E. Chantrel, H. Brisse, M. Elmaleh, D. Luton, J. F. Oury, G. Sebag and M. Hassan (2001). "Fetal cerebral cortex: normal gestational landmarks identified using prenatal MR imaging." *AJNR Am J Neuroradiol* **22**(1): 184-9.
- Huppi, P. S. and J. Dubois (2006). "Diffusion tensor imaging of brain development." *Semin Fetal Neonatal Med* **11**(6): 489-97.
- Le Bihan, D., J. F. Mangin, C. Poupon, C. A. Clark, S. Pappata, N. Molko and H. Chabriat (2001). "Diffusion tensor imaging: concepts and applications." *J Magn Reson Imaging* **13**(4): 534-46.
- McCulloch, D. L., H. Orbach and B. Skarf (1999). "Maturation of the pattern-reversal VEP in human infants: a theoretical framework." *Vision Res* **39**(22): 3673-80.
- Neil, J., J. Miller, P. Mukherjee and P. S. Huppi (2002). "Diffusion tensor imaging of normal and injured developing human brain - a technical review." *NMR Biomed* **15**(7-8): 543-52.
- Ono, M., S. Kubick and C. Abernathey (1990). Atlas of the cerebral sulci **Georg Thiem Verlag.**
- Parker, G. J., S. Luzzi, D. C. Alexander, C. A. Wheeler-Kingshott, O. Ciccarelli and M. A. Lambon Ralph (2005). "Lateralization of ventral and dorsal auditory-language pathways in the human brain." *Neuroimage* **24**(3): 656-66.
- Paus, T., D. L. Collins, A. C. Evans, G. Leonard, B. Pike and A. Zijdenbos (2001). "Maturation of white matter in the human brain: a review of magnetic resonance studies." *Brain Res Bull* **54**(3): 255-66.
- Sowell, E. R., P. M. Thompson, D. Rex, D. Kornsand, K. D. Tessner, T. L. Jernigan and A. W. Toga (2002). "Mapping sulcal pattern asymmetry and local cortical surface gray matter distribution in vivo: maturation in perisylvian cortices." *Cereb Cortex* **12**(1): 17-26.
- Toga, A. W. and P. M. Thompson (2003). "Mapping brain asymmetry." *Nat Rev Neurosci* **4**(1): 37-48.
- van der Knaap, M. S. and J. Valk (1990). "MR imaging of the various stages of normal myelination during the first year of life." *Neuroradiology* **31**(6): 459-70.
- Welker, W. (1990). "Why does cerebral cortex fissure and fold? A review of determinants of gyri and sulci. ." In: Comparative structure and evolution of cerebral cortex. **Jones E, Peters A eds. Plenum, New York. Part II, vol 8B: 3-136.**
- Yakovlev, P. I. and A. R. Lecours (1967). "The myelogenetic cycles of regional maturation in the brain." In: Regional development of the brain in early life **Minowski A. eds, Blackwell, Oxford: 3-69.**

Introduction

Several cerebral pathologies result from early anomalies in brain development and affect an important number of individuals, for example epilepsies, mental retardation and dyslexia. Brain development can also be disturbed early on by abnormal events like a premature birth, an intra-uterine growth restriction or a neonatal stroke. Studying how the healthy brain anatomically develops and becomes functional is important in order to comprehend the complexity of

these pathologies and to assess the influence of disturbances. It can also help to understand how the human brain enabled him to elaborate specific cognitive abilities. Brain development relies on several mechanisms, and cerebral changes are particularly intense during the last weeks of gestation and the first post-natal months. The baby's brain is not an adult brain in miniature: growth is inhomogeneous, since some regions, like the sensorial regions, develop early on and quickly, whereas other associative regions, like frontal regions, develop later on and slowly until the end of adolescence (Paus et al. 2001). Long before that hemispherical functional specialization can be observed, anatomical asymmetries are present in the foetus cerebral hemispheres (Chi et al. 1977b). Concurrently with this anatomical evolution of the brain, the newborn and infant gradually achieve new psycho-motor and cognitive performances.

Understanding how these acquisitions take place in relation with brain maturation requires *in vivo* studies. *Post mortem* investigations are intrinsically limited because you cannot be sure of the studied brain normality and you cannot establish anatomo-functional correlations. Given the human brain specificity, animal studies remain inadequate even if they enable to test particular hypotheses. In this context, most potential is elicited by non-invasive imaging techniques (magnetic resonance imaging MRI, electroencephalography EEG, magnetoencephalography MEG) which enable to compare the maturation of cerebral structures with the new acquisitions by the healthy infant, and to longitudinally follow up the development and the brain plasticity in at-risk children.

However, you are faced with many difficulties when imaging the baby's brain. Actually, this brain is changing every day, contrarily to the adult brain whose modifications are sparse between 20 and 60 years old. Because of this brain tissues immaturity, adapting the data acquisition and post-treatment for each period of development is required. Moreover, the baby's cerebral structures are small, so the images spatial resolution should be higher. Finally, MRI, EEG and MEG techniques are very sensitive to motion: data acquisition should remain short and without any discomfort in order to assure the baby's sleep or nice cooperation.

Thanks to various methodological implementations, we recently set up two complementary studies which aimed at highlighting the anatomical development of the human brain *in vivo* and at quantifying the changes happening during the first post-natal months. The first study dealt with the early folding of cortical sulci in preterm newborns imaged at birth by conventional MRI, between six and eight months of gestational age. The second study described the following organization and maturation of white matter, using diffusion tensor imaging (DTI) in the healthy infant between one and four months of post-natal age. For each study, the babies' parents gave written informed consent and the protocol was approved by the local ethical committee. Several axes of research were investigated. Spatio-temporal differences in the maturation of cerebral regions were evaluated, as well as early asymmetries between cerebral hemispheres. Further correlations between anatomical changes and functional maturation were assessed.

Folding of cortical sulci in the preterm brain

The brain cortex develops, gets thicker and folds mainly during the last trimester of gestation. In addition to its important size growth, the foetal brain morphology becomes quickly elaborated with the formation of gyri and sulci visible macroscopically. The folds complexity increases with age (Chi et al. 1977a; Feess-Higgins and Laroche 1987), and the adult brain shows a high inter-individual variability in its morphological patterns (Ono et al. 1990). Several hypotheses have been proposed on the mechanisms triggering the gyrification process (genetic, epi-genetic, mechanical or environmental factors) (Welker 1990).

In order to explore *in vivo* the early stages of cortical development and to define chronological standards based on quantitative markers of sulci folding, we studied preterm newborns (from 6.2 to 8.3 months of gestational age GA) *ex utero* with conventional MRI and new post-processing tools dedicated to the immature brain (Dubois et al. 2008c). From high-resolution T2-weighted images acquired on a 1.5T MRI (Figure 1a), we reconstructed in 3 dimensions the inner surface of the cortex, at the border with the white matter (Figure 1b). Over this range of ages correspon-

ding to the last trimester of pregnancy, the sulci folding is dramatic, and a sulcation index was proposed to measure this process quantitatively (Figure 1c).

The progressive appearance of primary, secondary and tertiary sulci was highlighted, in agreement with previous atlases based on *post mortem* studies (Chi et al. 1977a; Feess-Higgins and Laro-

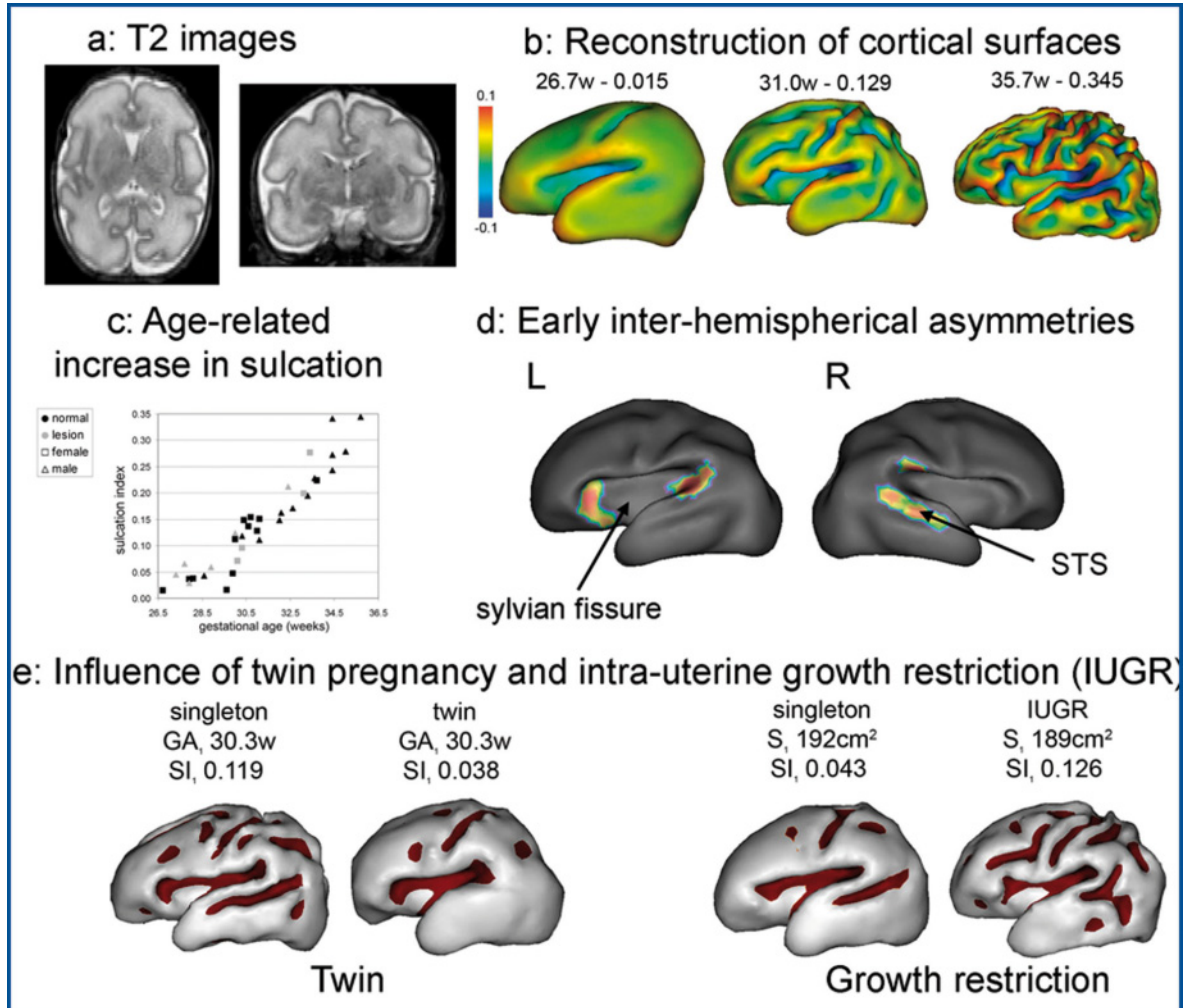


Figure 1

MRI imaging of cortical sulci in preterm newborns

a: T2-weighted images from a 31week-old preterm newborn.

b: 3D reconstructions of the inner cortical surface in 3 preterm newborns with increasing age and sulcation index. The color codes for the surface curvature. Adapted from (Dubois et al. 2008c).

c: Age-related increase in the newborn sulcation index. Adapted from (Dubois et al. 2008c).

d: Inter-hemispherical asymmetries. The cortical surface shows morphology differences between the two cerebral hemispheres, at the level of the superior temporal sulcus (STS) and the Sylvian fissure, anteriorly (in front of Broca's region) and posteriorly (at the level of the *planum temporale*). Adapted from (Dubois et al. 2010).

e: Sulcation differences according to the intrauterine environment. For equivalent gestational age, the twin newborn shows a reduced sulcation index in comparison with the singleton (left-sided images), according to a harmonious delay in maturation. For equivalent cortical surface (but at different ages), the newborn with intra-uterine growth restriction shows an increased sulcation index in comparison with the singleton (right-sided images), suggesting a disharmonious development. Adapted from (Dubois et al. 2008d).

che 1987) and MR prenatal studies (Garel et al. 2001). An asynchronous pattern was outlined according to cerebral regions. The sylvian fissure was folded in all newborns, as well as the medial surface (callosal and cingulate sulci, parieto-occipital and calcarine scissures). On the lateral surface, the sulci differentiation began in the central region (central sulcus present in all newborns) and progressed in the parietal lobe (identification of post-central, intra-parietal and parieto-occipital sulci between 27 and 31w GA), the temporal lobe (identification of superior and inferior temporal sulci between 27 and 32w GA, of collateral sulcus between 29 and 30w GA), and finally in the frontal lobe (identification of pre-central, superior and inferior frontal sulci between 29 and 30w GA, of orbital sulcus around 30-31w GA, and of olfactory sulcus from 32w GA on).

Organization and maturation of white matter bundles in the infant brain

At the same time as the cortex develops, the below white matter gets organized and mature. Notably, the fibers myelination is a process which increases the conduction speed of the nerve impulse (Baumann and Pham-Dinh 2001). Until recently, most of our knowledge on myelination was based on *post mortem* studies (Yakovlev and Lecours 1967), and many questions remained unanswered, for instance how myelination has functional consequences on the infant's behavior. Since a few decades, conventional MRI has enabled to assess this maturation *in vivo* (Barkovich 2000; Paus et al. 2001), through changes in T1 and T2 weightings related to the «pre-myelin» formation by the oligodendrocytes and to the myelin ensheathment around axons («true myelination»). Nowadays, quantitative indices dependant on these processes can be measured with DTI imaging (Neil et al. 2002; Huppi and Dubois 2006), technique which measures the water molecules motion and enables to explore the tissue microstructure non-invasively (Le Bihan et al. 2001).

In order to study the organization of white matter and to quantify its maturation, healthy infants, born at term, were imaged between 1.3 to 4.5 months of post-natal age using a 1.5T DTI protocol dedicated to the immature brain (Figure 2a) (Dubois et al. 2006a). We validated the hypothesis of an early white matter organization by

reconstructing the major bundles with tractography (Figure 2b). Despite a low myelination, we detected commissural (genu, body and splenium of the corpus callosum), projection (cortico-spinal tract, spino-thalamic tract, optic radiations, anterior limb of the internal capsule), limbic (fornix and cingulum) and associative bundles (external capsule, uncinate, arcuate, superior and inferior longitudinal fascicles).

Important age-related changes in DTI indices were observed (decrease in mean diffusivity, increase in anisotropy: Figure 2c). We aimed at quantifying the differences in maturation across white matter bundles. Because of the complementarities of DTI indices (Beaulieu 2002), we proposed a model relating maturational processes occurring at the microscopic level and variations in DTI indices measured at the voxel level (Dubois et al. 2008a). Over this range of ages, we observed from the more mature bundles to the less mature: 1) the cortico-spinal tract, 2) the spino-thalamic tract and the fornix, 3) the optic radiations, the arcuate and inferior longitudinal fascicles, 4) the anterior limb of the internal capsule and the cingulum. These results were in good agreement with previous *post-mortem* studies based on a histological marking of the myelin (Flechsig 1920; Yakovlev and Lecours 1967; Brody, Kinney et al. 1987; Kinney, Brody et al. 1988) and with *in vivo* studies using conventional MRI (van der Knaap and Valk 1990; Paus et al. 2001). Such studies described the myelination progression, from central regions to periphery, according to a caudo-rostral gradient, first in the sensory pathways, second in the motor pathways and finally in the associative pathways.

These two MRI studies have highlighted spatio-temporal differences in the development of cortical sulci and between the various white matter bundles. In the manner of the progressive infant acquisitions at the sensori-motor and cognitive levels, cerebral regions develop and get mature at different rhythms and over different time periods.

Early asymmetries between cerebral hemispheres

In addition to the anatomical complexity, the cerebral hemispheres of the adult brain are asymmetrical, notably through the Yakovlev torque with frontal and occipital petalias (Toga and Thompson 2003). Some of the structural asym-

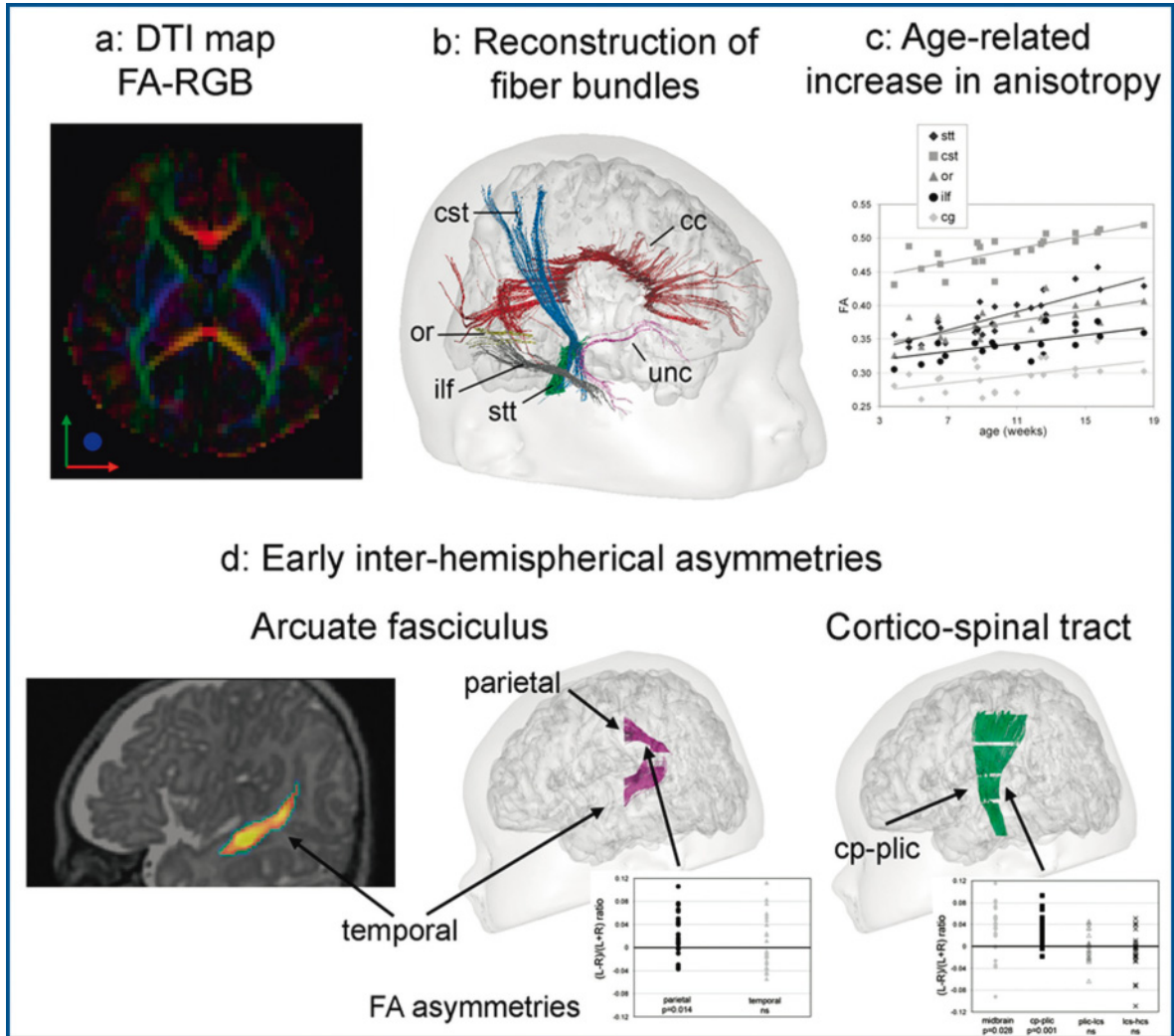


Figure 2

White matter DTI imaging in healthy infants

a: DTI map acquired in a 7week-old infant. The colors code for the local main direction of the fibers (red: left-right direction; green: anteriorposterior direction; blue: inferior-superior direction).

b: Tractography reconstruction of the main fiber bundles in a 17week-old infant. Adapted from (Dehaene-Lambertz et al. 2006).

Abbreviations: cc corpus callosum; cg cingulum; cst cortico-spinal tract; ilf: inferior longitudinal fasciculus; or optic radiations; stt spino-thalamic tract; unc uncinatus fasciculus.

c: Age-related increase in the anisotropy of infants' white matter bundles. Adapted from (Dubois et al. 2008a).
d: Inter-hemispherical asymmetries. An asymmetry in the arcuate fasciculus volume is reported in its temporal part in favour of the left hemisphere (left-sided image), while an asymmetry in its microscopic organization is observed in the parietal part of the same side (central image). An asymmetry of maturation is described in the inferior part of the cortico-spinal tract (cp-plc: between the cerebral peduncles and the posterior limb of the internal capsule) in favour of the left hemisphere (right-sided image). Adapted from (Dubois et al. 2009).

metries observed in peri-sylvian regions (Heschl gyrus, *planum temporale*, superior temporal sulcus STS) have been described during early brain development through *post-mortem* studies of foetal brains (Chi et al. 1977b; Feess-Higgins and

Laroche 1987). Other macroscopic asymmetries evolve later on during development: for instance the posterior extension of the sylvian fissure progresses until adolescence and adulthood (Sowell et al. 2002).

At the functional level, the left-hemisphere specialization for language processing is observed early on in the infant brain (Dehaene-Lambertz et al. 2002; Dehaene-Lambertz et al. 2006), and the lateralization of the somato-sensory response is also detected at birth (Erberich et al. 2006). However, the origins and relationships between these anatomical and functional asymmetries remain to be explored *in vivo* in the developing brain.

Asymmetries in the preterm newborn sulci

Early asymmetries were demonstrated on the inner cortical surfaces of preterm newborns, in three peri-sylvian regions of the language network (Figure 1d). The STS folded early on in the right hemisphere (Dubois et al. 2008c). Two regions of the sylvian fissure were larger on the left side, in anterior in front of Broca's region and in posterior at the level of the *planum temporale* (Dubois et al. 2010).

Asymmetries in the infant white matter bundles

Three white matter regions were detected as asymmetric using DTI imaging in healthy infants (Figure 2d) (Dubois et al. 2009). The arcuate fasciculus was larger on the left side in its temporal part. Its left parietal part showed a higher microscopic organization in comparison with the right. Finally, the cortico-spinal tract was more mature in the left hemisphere between the cerebral peduncles and the posterior limb of the internal capsule.

These two bundles are also asymmetric in the adult brain (Buchel et al. 2004; Parker et al. 2005), and they are related to the functional networks of language perception/production and of manuality respectively. What is surprising is that they are asymmetric early on, when these two functions are still little developed.

Correlations between brain anatomical maturation and functional development

In these two *in vivo* studies, we have outlined differences between cerebral regions in their anatomical development and early inter-hemispherical asymmetries. To which extent the MRI structural indices further provide information on the psycho-motor and cognitive development of the infants?

Early sulcation and longitudinal follow-up of preterm newborns

Among the preterm newborns, three groups were distinguished: 1) 27 healthy newborns born

from a single pregnancy; 2) 12 healthy newborns born from a twin pregnancy; 3) 11 newborns with intra-uterine growth restriction (IUGR) and born from a single pregnancy. MR birth measurements enabled to demonstrate that intra-uterine environment had a major impact on brain development (Dubois et al. 2008d). The quantitative analysis of cortical volumes, surfaces and sulcation indices highlighted that twin newborns presented a harmonious delay in maturation, of about two weeks according to their gestational age. On the contrary, the maturation delay of IUGR newborns was discordant, with sulcation indices too important in comparison with the low cortical surface (Figure 1e).

Furthermore, these cortical measurements at birth were strongly correlated with the later newborns development, at term equivalent age. The biggest cortical volumes and the highest functional scores matched with highest cortical surfaces at birth, after correction for age effects (Dubois et al. 2008d). In the future, this methodology could help to evaluate the impact on brain development of various medical strategies for caring preterm newborns.

Fiber myelination and conduction speed in infants

Besides, we considered the development of the visual system in order to evaluate the functional significance of DTI indices. EEG and more particularly visual event-related potentials are widely used in infants thanks to the easy setting-up. Because of several maturation processes (fiber myelination, retina and cortex development, etc.), the latency of the first wave of response to a visual stimulus (P1) decreases drastically with age, from about 250ms at birth to about 120ms at 4 months of age (McCulloch et al. 1999).

In healthy infants, the conduction speed of the nerve impulse was estimated in the visual pathways from this P1 latency. We showed that this speed depended on DTI indices measured in the optic radiations, besides the age-related effect (Dubois et al. 2008b). This suggests that these structural indices also provide information on the brain functional maturation.

Conclusion

Studying the dynamics of normal human brain development and the anatomical bases of functional maturation *in vivo* triggers some difficul-

ties in the healthy newborn and infant. It requires implementing dedicated methodologies for imaging and post-processing the data. By considering these methodological challenges, new quantitative markers of maturation can be proposed. Such approach gives the opportunity to explore the developing brain from a new and transversal perspective, from the brain structural development to the infant behavioural acquisitions. It will help to better understand some developmental pathologies and to improve medical diagnostic with quantitative criteria predictive of following deficits.

Acknowledgments

This work was supported by the Fyssen Foundation, the «Ecole des Neurosciences de Paris», the McDonnell Foundation, the «Fondation Motrice», the ANR French National Agency for Research, the CIBM imaging center from Geneva and Lausanne, the Swiss National Foundation, the Leenards Foundation and the European consortium NEOBRAIN. I particularly thank L. Hertz-Pannier, G. Dehaene-Lambertz, D. Le Bihan, J.F. Mangin, P. Hüppi, M. Benders and F. Lazeyras, who helped me to lead these fascinating works.

Robustesse de l'activité neuronale : un autre versant de plasticité

Jean-Marc Goillard

Chargé de recherche INSERM CR1 Unité 1072 « Laboratoire de Neurobiologie des Canaux Ioniques et de la Synapse » à l'Université Aix Marseille

Résumé

De nombreuses études ont démontré que les systèmes biologiques sont particulièrement robustes, c'est-à-dire capables de maintenir une fonction stable malgré nombre de perturbations externes ou internes. Bien que cela ait été démontré également pour le système nerveux, notamment en ce qui concerne la stabilité de l'activité neuronale, les principes moléculaires responsables de cette stabilité sont encore mal connus. Des études récentes suggèrent que les principes de la robustesse de l'activité neuronale résideraient dans la redondance fonctionnelle entre les nombreux canaux ioniques exprimés par chaque neurone ainsi que dans la coordination étroite de leurs niveaux d'expression.

Mots-clés

Robustesse, Plasticité, Neurones, Canaux ioniques

Robustness of neuronal activity: another facet of plasticity

Abstract

A number of studies have demonstrated that biological systems are astonishingly robust in the sense that they can maintain a stable functional output in the face of numerous internal and external perturbations. Although this property has also been described for the nervous system, in particular at the level of neuronal activity, the molecular principles underlying this stability are still largely unknown. Recent studies suggest that the robustness of neuronal activity may rely on the strong functional redundancy between the ion channels expressed by each neuron and on tight co-regulation of their expression levels.

Keywords

Robustness, Plasticity, Neurons, Ion Channels

Introduction

Une des propriétés les plus stupéfiantes des systèmes biologiques complexes réside dans leur capacité à maintenir une fonction stable en dépit des très nombreuses perturbations internes ou externes qu'ils subissent constamment. Cette propriété essentielle à la survie des organismes biologiques a été nommée « robustesse » biologique. L'omniprésence de la robustesse biologique à tous les niveaux de complexité biologique a conduit certains auteurs à suggérer qu'elle constituait une propriété structurelle des systè-

mes biologiques et qu'au cours de l'évolution les solutions les plus robustes auraient été systématiquement privilégiées (Wagner 2005).

Dans les faits, la robustesse reflète l'existence de solutions très diverses à chaque problème biologique. Au niveau du code génétique par exemple, chaque acide aminé est codé par une multitude de triplets de nucléotides, phénomène qu'on nomme dégénérescence du code génétique. Et même lorsque les mutations provoquent la substitution d'un acide aminé par un autre, la structure et la fonction de la protéine produite est

rarement modifiée. A un autre niveau, de nombreuses études ont montré que le développement de la vulve du vers *Caenorhabditis elegans* était extrêmement robuste à la délétion d'une partie des cellules progénitrices, et que de multiples voies de différenciation cellulaire permettaient d'obtenir un organe fonctionnel. L'existence de solutions multiples repose donc sur une certaine redondance entre les composants d'un système biologique, de telle manière que la perte ou la modification d'un de ces composants peut être compensée par des composants fonctionnellement proches.

Robustesse du système nerveux

Parmi les systèmes biologiques complexes, le système nerveux, et en particulier le cerveau de mammifères, avec ses 10^{10} neurones interconnectés par 10^{14} synapses, tient une place privilégiée. Et, sans surprise, notre connaissance croissante du fonctionnement du système nerveux nous révèle que celui-ci est extrêmement robuste. Cette robustesse s'exprime à de nombreux niveaux et de façon variable. Un des exemples les plus frappants est la capacité extraordinaire du système nerveux à récupérer (parfois totalement) des divers traumatismes qui provoquent des lésions irréversibles de circuits neuronaux, tels que les accidents vasculaires cérébraux ou encore la présence de tumeurs cérébrales. Dans ces cas-là, la robustesse a souvent été assimilée à la plasticité du système nerveux. Mais la robustesse du système nerveux s'exprime aussi au niveau de la molécule et du neurone unique, et pas seulement au niveau des réseaux neuronaux.

L'activité électrique des neurones est produite par l'activation de canaux ioniques qui conduisent les ions (sodium, potassium, calcium, chlore) à travers la membrane plasmique. Les canaux dépolarisants (conduisant le sodium et/ou le calcium) ont tendance à promouvoir l'activité neuronale tandis que les canaux hyperpolarisants (potassium, chlore) tendent à inhiber l'activité neuronale. Au niveau du corps cellulaire et des prolongements neuronaux (dendrites, axone), le neurone possède une multitude de canaux ioniques aux propriétés variées qui lui permettent de générer de l'activité de façon intrinsèque ou de générer de l'activité en réponse aux neurotransmetteurs libérés au niveau des synapses. Chaque type neuronal exprime un

assortiment particulier de canaux ioniques associé à un type particulier d'activité : les neurones pyramidaux du cortex n'ont pas le même type d'activité ni le même assortiment de canaux ioniques que les motoneurones de la moelle épinière. Une question centrale est donc de comprendre comment un neurone d'un type donné arrive à maintenir son profil d'activité spécifique durant plusieurs années alors qu'il est potentiellement soumis à de fortes variations de son environnement chimique, du nombre de connexions synaptiques qu'il reçoit, etc...

Plasticité homéostatique de l'activité neuronale

Au cours des vingt dernières années, de nombreuses études ont démontré que les neurones sont capables d'ajuster leurs propriétés électriques en fonction de la stimulation électrique qu'ils reçoivent. Ainsi, lorsque les neurones sont privés d'activité (par un agent pharmacologique spécifique, ou suite à une privation sensorielle), on observe une augmentation du nombre de canaux ioniques dépolarisants et une diminution du nombre de canaux hyperpolarisants, de telle manière que le niveau global d'activité du neurone n'est que peu ou pas altéré. L'inverse se produit lorsqu'on soumet le neurone à une augmentation artificielle d'activité, le nombre de canaux hyperpolarisants et dépolarisants augmentant et diminuant respectivement. Cette faculté des neurones à réguler de façon dynamique les propriétés ou le nombre de leurs canaux ioniques pour maintenir un niveau d'activité stable a été nommée plasticité homéostatique (du grec *ὁμοιος*, *homoios*, « similaire » et *ἵστημι*, *histōmi*, « immobile ») (Davis 2006). La plasticité homéostatique représente un versant de la robustesse (réponse aux perturbations externes) de l'activité neuronale, mais malheureusement les régulations binaires (augmentation *versus* diminution) du nombre de canaux dépolarisants et hyperpolarisants décrites ne permettent pas vraiment de comprendre comment le neurone maintient un profil d'activité spécifique et précis, mais seulement comment le neurone maintient son niveau général d'excitabilité. Maintenir un profil d'activité précis exige probablement des régulations coordonnées très fines des propriétés de canaux ioniques qui partagent une même fonction.

Redondance fonctionnelle entre canaux ioniques : manipulation

On sait en effet que chaque neurone exprime bien plus que le nombre minimal de canaux ioniques qui lui serait théoriquement nécessaire pour générer son profil d'activité. Et les expériences sur des souris KO (*Knocked Out*, souris chez lesquelles l'expression d'un gène a été supprimée) démontrent que cette redondance fonctionnelle permet de maintenir un profil d'activité spécifique même lorsqu'un des canaux ioniques impliqués dans la genèse d'activité est supprimé (perturbation interne). Ainsi, les travaux de Swensen et Bean (2005) ont permis de montrer que les neurones de Purkinje du cervelet contiennent à générer des bouffées de potentiels d'action même si on supprime un canal sodique (Nav1.6) impliqué dans la genèse de ces bouffées (**Figure 1A**). Bien que l'application d'une neurotoxine spécifique de ce canal ionique altère fortement l'activité du neurone, la perte chronique du canal ionique (KO Nav1.6 ou Nav1.6^{-/-}) ne la modifie que très peu. Ainsi, des mécanismes de compensation (non identifiés dans cette étude) sont mis en jeu qui permettent de pallier la perte d'un canal ionique majeur. Une étude similaire a permis de montrer que les neurones pyramidaux du cortex sont capables de maintenir leur profil d'activité même après la suppression d'un canal potassique (Kv4.2) pourtant considéré comme essentiel dans ces neurones. Dans ce cas, les auteurs ont pu montrer que la perte de ce canal (et du courant ionique qu'il engendre) est compensée par une augmentation d'amplitude d'autres courants potassiques (de sorte que leur somme algébrique est maintenue constante) qui permettent au neurone de maintenir son profil d'activité (Nerbonne et al. 2008) (**Figure 1B**). Cette étude démontre clairement la redondance fonctionnelle entre les différents canaux potassiques (et les courants qu'ils engendrent), et comment cette redondance est mise à profit lors de la perte d'un de ces canaux. Cependant, une seule étude a permis de quantifier précisément les modifications de propriétés de canaux ioniques nécessaires au maintien d'un profil d'activité stable. Dans cette étude réalisée sur le système nerveux de la langouste, les auteurs ont artificiellement augmenté l'amplitude d'un courant potassique (porté par le canal ionique *Shal*) en microinjectant l'ARN messager du canal dans un neurone

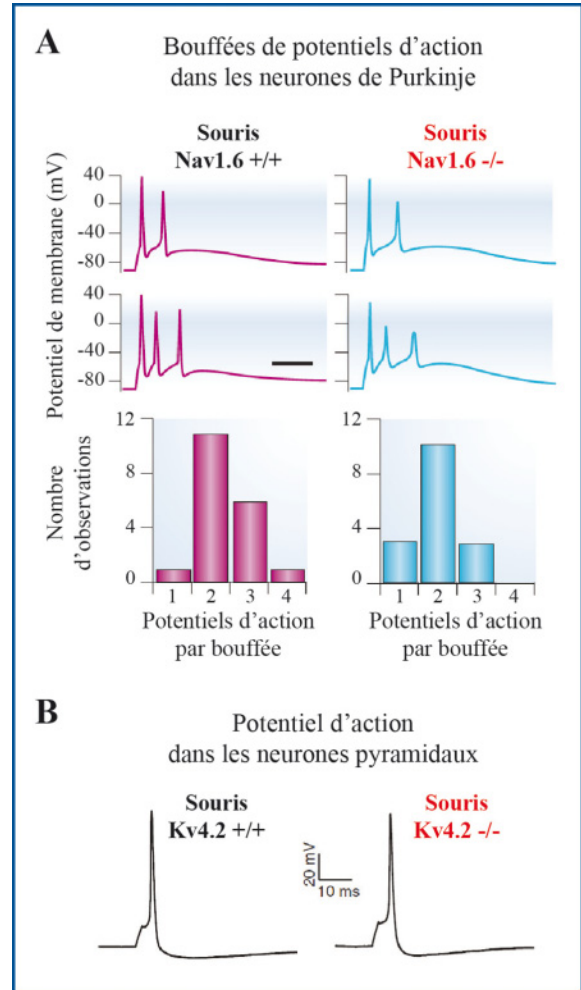


Figure 1. Stabilité du profil d'activité des neurones après suppression d'un canal ionique. **A**, les bouffées de potentiels d'action enregistrées dans des neurones de Purkinje après suppression du canal sodique Nav1.6 (souris Nav1.6^{-/-}, graphes bleus) sont très similaires à celles enregistrées chez des souris Nav1.6^{+/+} (graphes violets). Les traces du haut et du milieu montrent le degré de similarité dans la forme générale, les histogrammes du bas montrant que le nombre de potentiels d'action générés par bouffée est également très similaire dans des deux cas. **B**, le potentiel d'action enregistré dans les neurones pyramidaux du cortex après suppression du canal potassique Kv4.2 (souris Kv4.2^{-/-}) présente une forme identique à celui enregistré chez des souris Kv4.2^{+/+}. **A**, d'après Swensen and Bean (2005) ; **B**, d'après Nerbonne et al. (2008).

produisant des bouffées spontanées de potentiels d'action. Malgré cette micro-injection qui provoque une augmentation importante du courant

NEUROBIOLOGIE

potassique, le profil d'activité du neurone ne change pas (MacLean et al. 2005) (**Figure 2A**). L'augmentation d'amplitude du courant potassique (hyperpolarisant) est en fait compensée par l'augmentation d'un courant dépolarisant nommé I_H , tel que l'activité du neurone est ainsi stabilisée. C'est ainsi un cas de redondance fonctionnelle sensiblement différent de l'exemple cité précédemment (Nerbonne et al. 2008) (**Figure 1B**), puisqu'ici les deux canaux mis en jeu ont un effet opposé sur le profil d'activité, et que c'est le maintien d'un rapport constant entre les amplitudes de ces deux courants qui permet de maintenir l'activité (**Figure 2B**).

Dans tous les cas, les trois études citées ici démontrent clairement l'existence d'une redondance fonctionnelle entre canaux ioniques dont émerge la robustesse de l'activité neuronale. Il est aisé d'imaginer que ce type de mécanisme n'agit pas seulement en réponse à des manipulations expérimentales de l'expression des canaux ioniques (tels que KO ou micro-injection d'ARN messager) mais qu'il est également impliqué dans la réponse à des mutations spontanées (et naturelles) des canaux ioniques entraînant des altérations fonctionnelles de ces protéines. Bien que la plupart des gènes identifiés dans des formes génétiques d'épilepsie codent pour des canaux ioniques, il y a fort à parier qu'un nombre important de mutations de canaux ioniques passent inaperçues parce que la redondance fonctionnelle entre canaux permet dans la plupart des cas une compensation quasi-parfaite de ces altérations de fonction. Une étude clinique récente a en effet démontré que les mutations dans les gènes codant les canaux ioniques sont très nombreuses, non seulement chez les sujets épileptiques, mais également chez les sujets sains, suggérant que la plupart des mutations n'ont que peu d'effet sur le phénotype, et qu'il est du coup impossible de prédire le risque de développer la pathologie sur la seule base d'un pronostic génétique (Klassen et al., 2011).

Redondance fonctionnelle entre canaux ioniques : observation

Si la robustesse est une propriété structurelle des systèmes biologiques, les mécanismes qui la sous-tendent devraient être observables au sein de neurones non perturbés par des manipulations expérimentales. La redondance fonctionnelle entre les multiples canaux ioniques expri-

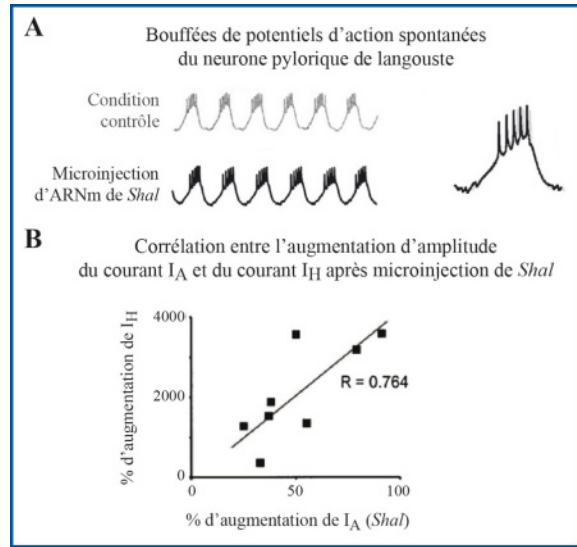


Figure 2. Compensation de l'effet de la micro-injection d'ARNm du canal *Shal* par co-variation du courant I_H . A, les bouffées de potentiel d'action spontanées générées par le neurone pylorique de la langouste ne sont pas altérées par la microinjection d'ARN messager du canal *Shal*, bien que le courant ionique porté par ce canal (courant I_A) soit significativement augmenté (non montré). B, l'augmentation d'amplitude du courant I_A est associée à une augmentation coordonnée de l'amplitude du courant I_H , courant qui a un effet opposé sur l'activité du neurone. La stabilité de l'activité est due à cette augmentation compensatoire. D'après MacLean et al. (2003).

més par chaque neurone crée potentiellement un nombre de solutions vertigineux pour générer et maintenir leur profil d'activité spécifique. La question qui se pose alors est de savoir si les neurones utilisent effectivement des solutions variées, démontrant ainsi que les principes de la robustesse sont à l'œuvre dans des populations « naturelles » de neurones.

Des études réalisées sur le système nerveux du crabe tendent à prouver que des neurones d'un même type, parfois présentant des profils d'activité quasi-identiques, utilisent des solutions très variées en termes d'expression de canaux ioniques qui cependant reposent sur des principes constants. Ainsi, l'enregistrement électrophysiologique de trois courants potassiques différents dans le neurone pylorique latéral (LP en anglais) a révélé des différences importantes dans leur amplitude (3 à 4 fois) d'un neurone LP à un autre, même lorsque ces neurones ont des profils d'activité quasiment indiscernables (Schulz

et al. 2006) (**Figure 3A**). Deux explications sont alors possibles face à cette observation : *i*) les neurones sont relativement insensibles à ces différences d'amplitude de courants, et ces variations n'ont que peu d'influence sur l'activité du neurone, ou *ii*) la variabilité des courants mesurés est associée à une co-variation de courants fonctionnellement redondants (complémentaires ou antagonistes). Les résultats d'expériences de pharmacologie classiques où l'on bloque l'activité d'un courant ionique montrent que les neurones ne sont pas indifférents à des variations d'amplitude de cet ordre. L'étude de McLean et collègues citée précédemment (où la variation d'expression du canal *Shal* entraîne un changement coordonné de l'amplitude du courant I_H) suggère par contre que certains canaux sont probablement co-régulés pour maintenir un profil d'activité stable. Et en effet, une étude ultérieure réalisée sur plusieurs types de neurones du système nerveux de crabe a permis de confirmer cette hypothèse. L'analyse du niveau d'expression de 6 canaux ioniques dans 6 types cellulaires différents a permis d'observer un nombre important de corrélations entre les niveaux d'expression de plusieurs canaux ioniques. L'analyse de l'expression des canaux potassiques dans le neurone LP a par exemple démontré que les niveaux d'expression des canaux potassiques *Shal*, *Shaw*, et du canal *IH* (responsable du courant I_H) étaient fortement corrélés (Schulz et al. 2007) (**Figure 3B**). Ainsi, la variabilité d'amplitude des courants potassiques pourrait être compensée par la variation coordonnée d'autres canaux, par exemple le canal *IH* qui contrecarrerait les effets du canal *Shal* (MacLean et al. 2005). Les neurones LP produisent une activité stéréotypée non parce qu'ils expriment un assortiment de canaux ioniques spécifiques à un niveau constant, mais parce que les niveaux d'expression de canaux fonctionnellement redondants sont régulés de façon coordonnée. Ainsi, les solutions utilisées par les neurones LP pour générer leur profil d'activité spécifiques sont diverses mais reposent sur des principes constants, en l'occurrence les expressions positivement corrélées d'au moins 3 canaux ioniques différents (**Figure 3B**). La robustesse reposerait donc sur la présence de canaux fonctionnellement redondants ET sur la coordination de leurs niveaux d'expression. Ces expériences démontrent que, même si la robustesse de l'activité ne peut être

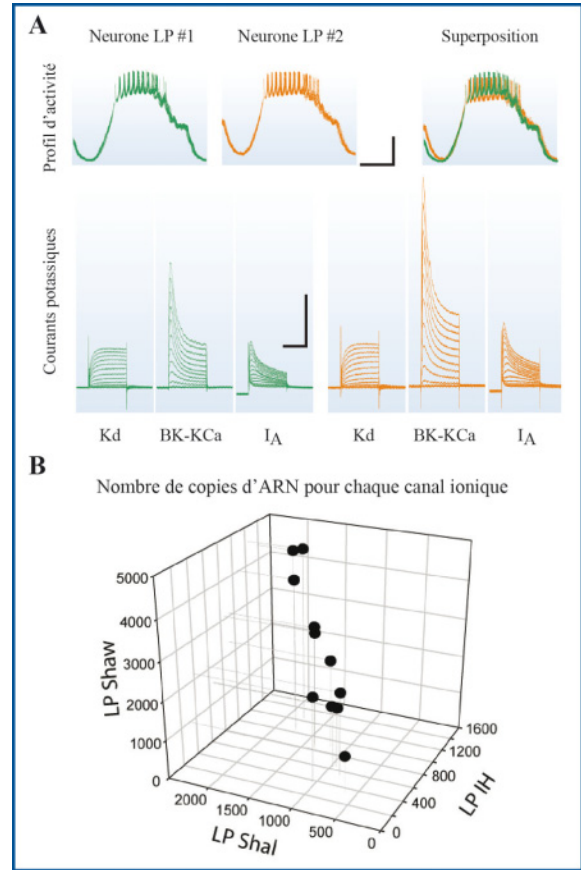


Figure 3. Variabilité d'amplitude de courants et corrélation entre niveaux d'expression de canaux ioniques dans les neurones de crustacé. **A**, haut, enregistrements de profils d'activité de neurones LP chez deux crabes (#1 en vert, #2 en orange) montrant la similarité des profils d'activité (superposition des traces, à droite). **Bas**, enregistrements de courants potassiques montrant les différences sensibles dans l'amplitude des courants, spécialement pour le courant BK-KCa et le courant I_A qui sont respectivement 2 fois et 1.3 fois plus grands chez les neurone LP#2 (orange). **B**, graphe montrant la forte corrélation positive dans les niveaux d'expression des canaux potassiques *Shaw* et *Shal* et le canal cationique *IH* dans les neurones LP de différents crabes. **A**, d'après Schulz et al. (2006) ; **B**, d'après Schulz et al. (2007).

mise en évidence directement qu'en imposant des perturbations d'activité à un neurone, ses principes fondamentaux sont à l'œuvre de façon constante dans la vie « normale » du neurone.

Conclusion et discussion

Le système nerveux est un organe d'une fascinante complexité, et notre capacité d'adaptation

à des environnements variés et changeants est en grande partie liée à la complexité et à la plasticité de nos circuits neuronaux. Cependant, à trop mettre l'emphasis sur la plasticité du système nerveux, nous risquons d'oublier que la plasticité et la robustesse biologique ne sont pas l'apanage des seuls systèmes nerveux complexes d'organismes pluricellulaires, mais représentent plus probablement des propriétés structurelles communes à tous les systèmes biologiques, de la levure à l'organisme animal le plus complexe. Et il est d'une certaine manière tout à fait étonnant que l'étude des principes de la robustesse de l'activité des neurones n'ait reçu que peu d'attention jusqu'à présent, et que les principes de la robustesse biologique aient été essentiellement définis à partir d'organismes très simples comme la levure ou le vers annélide *Caenorhabditis elegans*. Les résultats présentés dans cet article démontrent clairement que la fonction neuronale repose sur des mécanismes robustes (la coordination d'expression de protéines fonctionnellement redondantes) qui sont à la base de l'adaptation de l'activité des neurones aux mutations génétiques ou aux variations de l'environnement chimique. Mais ces résultats montrent également la nécessité d'adopter une approche systémique dans l'étude de la fonction neuronale où de multiples composants (ici des canaux ioniques) sont analysés de manière simultanée pour comprendre les principes émergeant de leurs interactions complexes. Cela implique donc de modifier non seulement nos approches expérimentales, notamment en intégrant la modélisation mathématique et informatique, mais également notre perception de la fonction neuronale pour la considérer comme une propriété émergeant de la coordination de multiples composants aux propriétés complexes.

- Davis GW. Homeostatic control of neural activity: from phenomenology to molecular design. *Annu Rev Neurosci* 29: 307-323, 2006.
- Klassen T, Davis C, Goldma, A, Burgess D, Chen T, Wheeler D, McPherson J, Bourquin T, Lewis L, Villasana D, Morgan M, Muzny D, Gibbs R, Noebels J. Exome sequencing of ion channel genes reveals complex profiles confounding personal risk assessment in epilepsy. *Cell*, 145: 1036-1048, 2011.
- MacLean JN, Zhang Y, Goeritz ML, Casey R, Oliva R, Guckenheimer J, and Harris-Warrick

RM. Activity-independent coregulation of IA and Ih in rhythmically active neurons. *J Neurophysiol* 94: 3601-3617, 2005.

- Nerbonne JM, Gerber BR, Norris A, and Burkhalter A. Electrical remodelling maintains firing properties in cortical pyramidal neurons lacking KCND2-encoded A-type K⁺ currents. *J Physiol* 586: 1565-1579, 2008.
- Schulz DJ, Goaillard JM, and Marder E. Variable channel expression in identified single and electrically coupled neurons in different animals. *Nat Neurosci* 9: 356-362, 2006.
- Schulz DJ, Goaillard JM, and Marder E. Quantitative expression profiling of identified neurons reveals cell-specific constraints on highly variable levels of gene expression. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104: 13187-13191, 2007.
- Swensen AM, and Bean BP. Robustness of burst firing in dissociated purkinje neurons with acute or long-term reductions in sodium conductance. *J Neurosci* 25: 3509-3520, 2005.
- Wagner A. *Robustness and evolvability in living systems*. Princeton, N.J.; Woodstock: Princeton University Press, 2005, p. 1 v.

Introduction

One of the most fascinating properties of complex biological systems is their ability to maintain a stable function in spite of the numerous internal and external perturbations they are continuously facing. This property, central to the survival of biological organisms, has been named biological robustness. Biological robustness has been observed at all levels of biological complexity, suggesting that it represents an evolutionarily-selected structural property of biological systems (Wagner 2005).

Biological robustness reflects the existence of multiple solutions to each biological problem. For instance, at the genetic level, each amino acid is encoded by multiple triplets of nucleotides, a phenomenon named «degeneracy» of the genetic code. And when random mutations induce the substitution of an amino acid for a different one, the structure and function of the encoded protein are rarely altered. At a different level, numerous studies have demonstrated that the development of the vulva in *Caenorhabditis elegans* is extremely robust to the deletion of several progenitor cells, and that multiple differentiation pathways

are leading to a functional organ. Therefore the existence of multiple solutions relies on some degree of redundancy between the components of a biological system, such that the loss or the modification of one of these components can be compensated by functionally-overlapping components.

Robustness in the nervous system

The nervous system, in particular the mammalian brain, with its 10^{10} neurons connected by 10^{14} synapses, is one of the most complex biological systems. Unsurprisingly, our growing knowledge of its function has revealed that the mammalian brain is highly robust to perturbations. This robustness can be observed at different levels. One of the most striking examples is the ability of the nervous system to recover (sometimes virtually completely) from various injuries irreversibly damaging neuronal circuits, such as strokes or brain tumors. In these cases, robustness has often been mixed with the concept of plasticity. But the nervous system robustness is also visible at the molecular and cellular level, not only at the network level.

The electrical activity of neurons is due to the activation of ion channel proteins conducting ions (sodium, potassium, calcium, chloride) across the plasma membrane. The depolarizing ion channels (conducting sodium and/or calcium) tend to promote neuronal activity while hyperpolarizing ion channels (potassium, chloride) tend to inhibit neuronal activity. Neurons express a multitude of ion channels with different biophysical properties at the level of their cell body and processes, which underlie the genesis of electrical activity in an autonomous way or in response to neurotransmitters released at the synapses.

Each neuronal type express a specific set of ion channels associated with its specific pattern of activity: cortical pyramidal neurons do not display the same pattern of activity or set of ion channels as spinal cord motoneurons. Therefore a crucial question is to understand how neurons of a given type maintain a stable pattern of activity over years (or decades), while submitted to strong variations of their chemical environment, number of synaptic connections, etc...

Homeostatic plasticity of neuronal activity

Over the past twenty years, a number of studies have demonstrated that neurons are able to

adjust their electrical properties in response to the electrical stimulation they receive. For instance, when neurons are deprived of activity (by application of specific drugs or following sensory deprivation), the number of depolarizing ion channels is upregulated while the number of hyperpolarizing ion channels is downregulated, such that the overall level of activity remains unaltered. The opposite regulation occurs when neurons are submitted to artificial increases in activity, which induce a downregulation and an upregulation of the number of depolarizing and hyperpolarizing ion channels, respectively. This ability to dynamically regulate the properties or the number of ion channels to maintain a stable level of activity has been named homeostatic plasticity (from the ancient greek *ὁμοιος*, *homoios*, "similar" and *ἵστημι*, *histōmi*, «immobility») (Davis 2006). Homeostatic plasticity represents one aspect of the robustness of neuronal activity, i.e. robustness to external perturbations. Although the binary regulation of the number of ion channels (increase *vs* decrease) can explain how neurons maintain their average level of activity, it is difficult to understand how a precise and specific pattern of activity can be maintained by such basic mechanisms. Maintaining a specific activity pattern most likely requires precise coordinated regulation of the properties of ion channels involved in a same function.

Functional redundancy between ion channels: manipulation

It is known that each neuron expresses far more than the minimal set of ion channels theoretically required to generate its activity pattern. The experiments performed on KO mice (*knocked out*, transgenic mice in which a specific gene has been inactivated) demonstrate that the functional redundancy between ion channels enables neurons to maintain their pattern of activity in spite of the loss of one of their ion channels (internal perturbation). For instance, Swensen and Bean (2005) have demonstrated that the cerebellum Purkinje neurons are still able to generate bursts of action potentials after deletion of a sodium channel (Nav1.6) involved in the genesis of these bursts of activity (**Figure 1A**): while the application of a neurotoxin specific for this ion channel strongly alters the activity of the neuron, the chronic loss of the ion channel

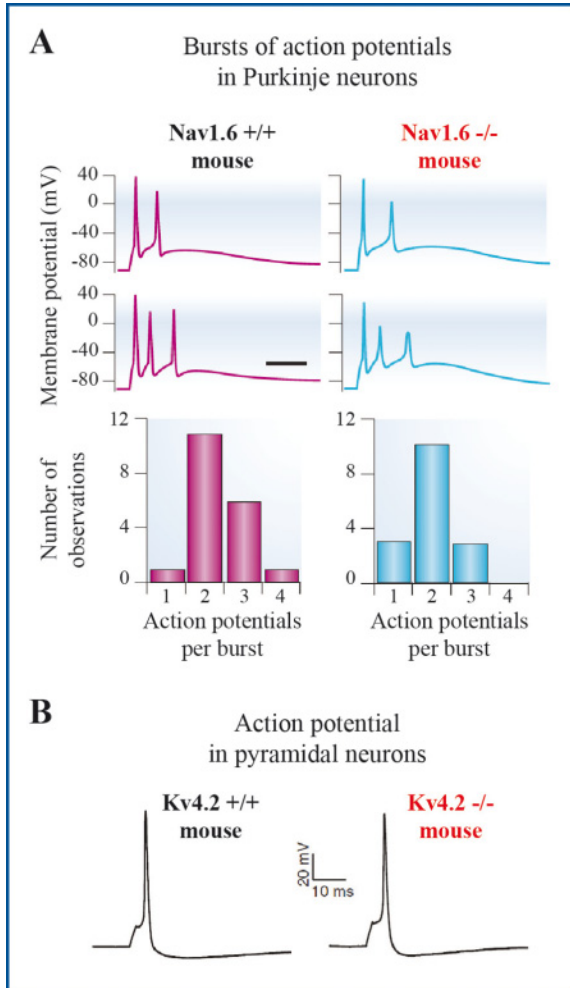


Figure 1. Stability of the activity pattern of neurons after deletion of an ion channel. **A**, the bursts of action potentials recorded in Purkinje neurons after deletion of the Nav1.6 sodium channel (Nav1.6 -/- mice, blue traces) are very similar to those recorded in the Nav1.6 +/+ mice (purple traces). The top and middle traces show the level of similarity in the general shape of the bursts, the histograms (bottom row) demonstrate that the number of action potentials during the burst is also very similar in both cases. **B**, the action potential recorded in cortical pyramidal neurons after deletion of the Kv4.2 potassium channel (Kv4.2 -/- mice) has a shape identical to the action potential recorded in Kv4.2 +/+ mice. **A**, from Swensen and Bean (2005); **B**, from Nerbonne et al. (2008).

(Nav1.6 KO mouse or Nav1.6-/-) only slightly modifies it.

A similar study has shown that the pyramidal neurons of the cortex are able to maintain their activity profile after deletion of a potassium chan-

nel (Kv4.2) thought to play a critical role in this neuronal type. In this case, the authors were able to demonstrate that the loss of the Kv4.2 channel (and therefore of the ion current it generates) is compensated by an increase in the amplitude of other potassium currents (such that the algebraic sum of the total potassium current is maintained constant), enabling the neuron to maintain its precise activity profile (Nerbonne et al. 2008) (**Figure 1B**). This study clearly demonstrates the existence of functional redundancy between distinct potassium channels (and the currents they generate), and how this redundancy is used when one of the ion channels is lost.

So far however, only one study precisely quantified the changes in ion channel properties associated with the stability of activity patterns. In this study performed on the spiny lobster nervous system, the authors artificially increased the amplitude of a potassium current (carried by the ion channel *Shal*) by microinjecting the ion channel mRNA in a motoneuron spontaneously producing bursts of action potentials. In spite of this microinjection and the associated large increase in the amplitude of the potassium current, the pattern of activity of the motoneuron remains unchanged (MacLean et al. 2005) (**Figure 2A**). The increase in amplitude of the potassium current (hyperpolarizing) is in fact compensated by the increase in amplitude of a depolarizing current named I_H , such that the activity of the neuron is stabilized.

Thus this case of functional redundancy is opposite to the one presented previously (Nerbonne et al., 2008) (**Figure 1B**), since the two ion channels involved have an opposite effect on neuronal activity, and the stability of activity relies on a constant ratio between the amplitudes of these two currents (**Figure 2B**).

The three above cases clearly demonstrate the existence of functional redundancy between ion channels and its role in the emergence of robustness of neuronal activity. It is easy to imagine that this type of mechanisms is not only involved in the response to experimental manipulations of ion channel expression (such as KO or microinjection of mRNA), but could also be involved in the response to spontaneous (and *natural*) mutations altering the function of ion channels. Even though most of the genes associated with genetic forms of epilepsy encode ion channel proteins, it

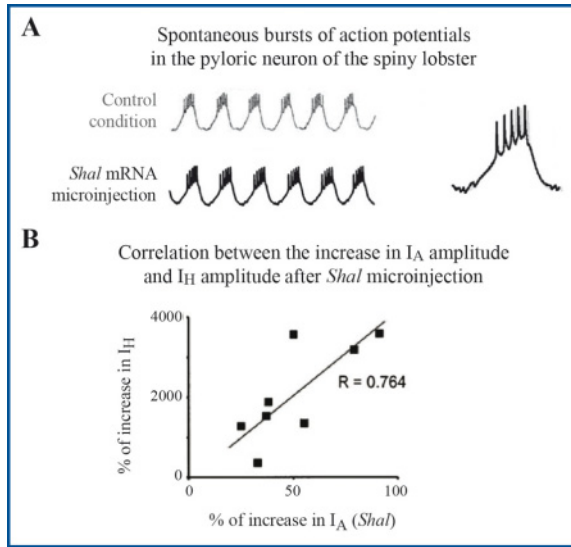


Figure 2. Compensation of the effect of *Shal* channel microinjection by co-variation of the I_H current. **A**, the spontaneous bursts of action potentials generated by the spiny lobster pyloric neuron are not altered after microinjection of *Shal* mRNA, although the current carried by this channel (I_A current) is significantly increased (not shown). **B**, the increase in amplitude of I_A is associated with a coordinated increase in the amplitude of I_H , which counteracts the effect of I_A on neuronal activity, therefore stabilizing the pyloric neuron activity pattern. From MacLean et al. (2003).

is likely that a significant number of ion channel mutations have been undetected because in most cases the functional redundancy between ion channels provides a virtually perfect compensation of the defect produced by the mutation. A recent clinical survey indeed demonstrated that the mutations in ion channel genes are widespread, not only in epileptic patients, but also in control subjects, suggesting that most mutations have no effect on the phenotype, therefore implying that the targeted genetic screening is unable to predict the risk to develop the disease (Klassen et al., 2011).

Functional redundancy between ion channels: observation

If robustness is a structural property of biological systems, the mechanisms underlying it should be observable in unperturbed neurons. The functional redundancy between the multiple ion channels expressed by each neuron potentially gives rise to a staggering number of solutions

to generate and maintain a specific pattern of activity. Therefore, the question arises whether neurons indeed use variable solutions to generate a same activity pattern, because it would demonstrate that neurons in «natural» unperturbed populations rely on robust principles to generate their activity.

Studies performed on the crab nervous system tend to demonstrate that neurons of the same type, sometimes presenting virtually identical activity patterns, use highly variable solutions in terms of channel expression, although constant principles are maintained. For instance, the electrophysiological recordings of three distinct potassium currents in the lateral pyloric (LP) neuron revealed significant differences in their amplitude (3 to 4-fold) from one LP to another, even when considering neurons with superimposable activity patterns (Schulz et al. 2006) (**Figure 3A**). Two explanations can be given in response to this observation: *i*) neurons are insensitive to the differences in amplitude of these currents, and these variations do not affect neuronal activity, or *ii*) the observed variability is associated with the co-variation of functionally redundant ion currents (synergistic or antagonistic). Experiments of pharmacological blockade of ion channels demonstrate that neurons are sensitive to changes in current amplitude of lower magnitude (50% blockade). The study from McLean and colleagues previously cited (where the variation in expression of the *Shal* channel triggers a compensatory change in the amplitude of the I_H current) however suggests that some ion channels might be co-regulated in order to maintain a stable pattern of activity. Indeed, a later study performed on several types of neurons of the crab nervous system confirmed this hypothesis. Analyzing the levels of expression of 6 distinct ion channels in 6 different cell types revealed a large number of correlations in the levels of expression of several ion channels. For instance, the levels of expression of the *Shal*, *Shaw* and *IH* (responsible for the I_H current) ion channels were found to be strongly positively correlated in the LP neuron (Schulz et al. 2007) (**Figure 3B**). Thus the variability in amplitude of potassium currents in the LP neuron could be compensated by the coordinated variations in other currents, for example the *IH* channel, which would counteract the effects of the *Shal* channel (MacLean et al. 2005).

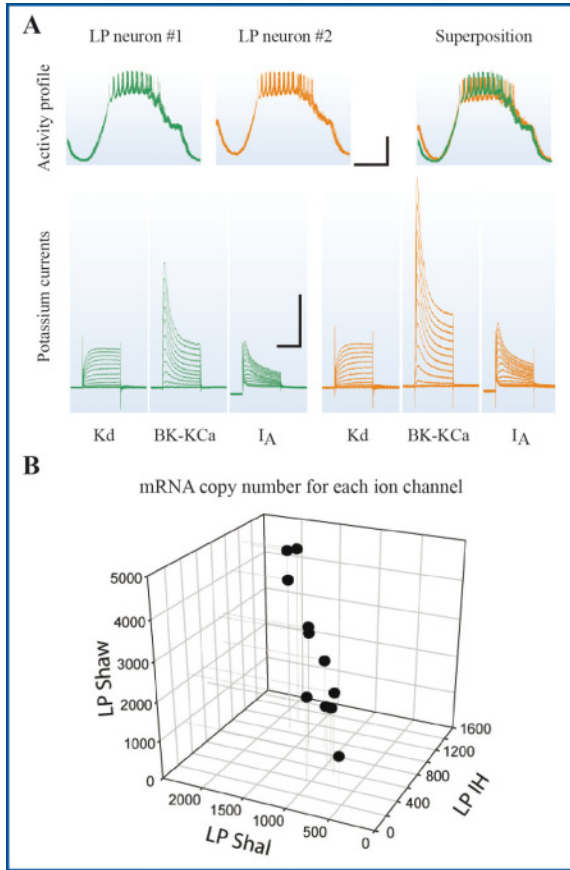


Figure 3. Variability in the amplitude of currents and correlation in the expression levels of ion channels in crustacean neurons. **A**, top row, activity recordings of 2 LP neurons in 2 different crabs (#1 in green, #2 in orange) showing the similarity in activity profiles (superimposed traces are shown on the right). **Bottom row**, recordings of potassium currents showing the differences in amplitude, particularly for the BK-KCa and the I_A currents, which are 2 and 1.3 times larger, respectively, in the LP #2 neuron. **B**, scatter plot showing the strong positive correlation in the levels of expression of the potassium ion channels *Shaw* and *Shal* and the cationic channel *IH* in the LP neurons from different crabs. **A**, from Schulz et al. (2006); **B**, from Schulz et al. (2007).

Therefore, the LP neurons produce a stereotyped pattern of activity not because they express a set of ion channels at a fixed level, but because the expression levels of functionally redundant ion channels are coordinately regulated. Thus, the

solutions used by the LP neurons to generate their activity profile are diverse but rely on constant principles, *i.e.* the positively correlated expression of at least 3 distinct ion channels (**Figure 3B**). Robustness of neuronal activity would therefore rely on the presence of functionally overlapping ion channels AND on the coordination of their level of expression. These experiments demonstrate that, although robustness of neuronal activity may only be demonstrated by disturbing the activity of the neuron, its fundamental principles are expressed during the «normal» life of a neuron.

Conclusions

The nervous system is a fascinatingly complex organ, and our ability to adjust to ever changing environments is most likely due to the complexity and the plasticity of our neuronal networks. Nevertheless, much emphasis has been placed on neuronal plasticity, almost implying that plasticity and robustness are specific to complex multicellular organisms, while they most likely represent structural properties common to all biological systems, from bacteria to human beings. It is in fact rather surprising that so little attention has been paid to the principles of robustness of neuronal activity, and that those have been defined on very simple organisms such as the yeast or the nematode *Caenorhabditis elegans*. The results presented in the current article clearly demonstrate that neuronal function relies on robust mechanisms (coordinated expression of functionally-overlapping proteins) that constitute the adaptive response of neurons to environmental and genetic perturbations. But these results also point out the need for a system-level approach of neuronal function where multiple components (here ion channels) are investigated simultaneously in order to decipher the principles arising from their complex interactions. This implies to not only modify our experimental approaches, for instance by combining mathematical and computer modeling, but also our view of neuronal function to consider it as a property emerging from the tight coordination of multiple components with complex non-linear properties.

Les processus cognitifs sous jacents de l'imagerie motrice – capacité d'imagerie et mécanismes inhibiteurs

Florent LEBON

Maître de Conférences Université de Bourgogne, UFR STAPS INSERM U1093, Cognition, Action et Plasticité Sensimotrice

Résumé

L'imagerie motrice est la simulation mentale d'un mouvement sans contraction musculaire concomitante. La capacité à produire des images mentales vivaces a été mesurée par l'Indice d'Imagerie Motrice. Cet indice combine des mesures psychologiques, comportementales et psychophysiologiques. L'activation des réseaux neuronaux pendant l'imagerie motrice a ensuite été évaluée par la technique de stimulation magnétique transcrânienne et corrélée à la capacité d'imagerie. Les bons imageurs activeraient spécifiquement ces réseaux neuronaux contrairement aux mauvais imageurs. Enfin, la technique de double stimulation magnétique a permis d'estimer l'interaction entre les cortex moteur primaire et pariétal lors de l'imagerie motrice. Le lobe pariétal inférieur droit serait ainsi impliqué dans une boucle inhibitrice afin de prévenir de tout mouvement, malgré l'activation du cortex moteur primaire.

Mots-clés

Imagerie motrice, stimulation magnétique transcrânienne, capacité d'imagerie, mécanismes inhibiteurs.

Cognitive processes underlying motor imagery – imagery ability and inhibitory mechanisms

Abstract

Motor imagery is the mental simulation of movement without any motor output. The ability to produce vivid mental images was measured thanks to the Motor Imagery Index, which combined psychological, behavioral and psychophysiological recordings. Excitability of neuronal networks were then assessed by transcranial magnetic stimulation (TMS) and correlated to imagery ability. Good imagers activated more specifically the neuronal networks compared to poor imagers. Finally, interaction between parietal and primary motor cortices was investigated via image-guided dual-coil TMS during motor imagery. Results showed that right inferior parietal lobe forms part of a distinct inhibitory network that may prevent unwanted movement during imagery tasks.

Keywords

Motor imagery, transcranial magnetic stimulation, imagery ability, inhibitory mechanisms.

Introduction

L'imagerie motrice (IM) est la représentation mentale d'une action sans production concomitante de mouvement (Jeannerod, 1994). Les études d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle ont montré que l'exécution motrice, la préparation d'un mouvement et l'imagerie de ce même geste activaient des régions corticales et

sous corticales similaires. Toutefois certaines aires sont spécifiquement activées lors de l'activité mentale, prouvant que l'IM n'est pas simplement une copie de l'exécution motrice impliquant les mêmes structures à un degré inférieur. C'est un phénomène à part entière engageant un réseau neuronal spécifique, qui est notamment impliqué dans l'inhibition du signal destiné aux

muscles. Toutefois, les réponses du système nerveux autonome ne sont, elles, pas inhibées et sont utilisées pour attester la qualité du travail mental (Collet et al., 1999). Par ailleurs, un certain nombre d'études utilisant la stimulation magnétique transcrânienne ont montré l'évidence que l'IM augmentait spécifiquement l'excitabilité du réseau neuronal, *i.e.* le niveau d'activation entre le cortex moteur et les muscles. Une stimulation magnétique focale est appliquée au niveau du cortex moteur, activant les cellules superficielles du cerveau. La réponse motrice, communément appelée potentiel moteur évoqué (PME), est alors enregistrée au niveau des muscles concernés. L'amplitude du PME reflète ainsi le niveau d'excitabilité du réseau neuronal.

En combinant les enregistrements des systèmes nerveux central et autonome, ce projet avait pour objectif d'approfondir la compréhension des mécanismes de l'IM, et plus généralement des processus cognitifs. Le but était, dans un premier temps, d'établir une possible relation entre les systèmes nerveux autonome et central lors de la simulation mentale du mouvement, puis de définir les processus inhibiteurs de l'IM impliqués dans la prévention du mouvement. Nous avons fait l'hypothèse que la capacité à former des images mentales vivaces pourrait être associée à une facilitation spécifique de l'excitabilité neuronale et les mécanismes d'inhibition pourraient être définis par une interaction entre les cortex moteur primaire et pariétal.

Trois études ont ainsi été réalisées. La première consistait à évaluer la capacité d'imagerie selon un indicateur combinant des enregistrements psychologiques, comportementaux et psychophysiologiques. La deuxième avait pour objectif de mettre en relation l'activation du réseau neuronal évaluée par stimulation transcrânienne avec la qualité d'imagerie. Enfin la troisième s'est attachée à évaluer l'importance de l'interaction entre les cortex moteur primaire et pariétal dans les processus de prévention du mouvement lors de l'IM.

Expérience 1 : Evaluation de la qualité d'imagerie

Afin d'évaluer l'habileté à produire des images mentales vivaces, plusieurs indicateurs peuvent être utilisés, tels que des indices subjectifs (questionnaires, estimation personnelle) et objectifs (fréquence cardiaque, activité électrodermale,

chronométrie mentale). Toutefois, la majorité des études portant sur l'IM n'utilisent qu'un ou deux indices pour évaluer la qualité d'imagerie. Nous avons alors développé un modèle combinant des mesures psychologiques, comportementales et psychophysiologiques : l'indice d'imagerie motrice, composé de 6 sous-indicateurs (Collet et al., 2011).

- Dans un premier temps, le participant répondait au **questionnaire révisé d'imagerie motrice** (Hall & Martin, 1997). Ce test psychométrique, validé par la littérature, est composé de 8 mouvements qui sont réellement exécutés puis imaginés. Le participant attribuait une note comprise entre 1 et 7 après chaque mouvement imaginé. La note '1' représente une image floue et '7' une représentation mentale nette et précise. Les niveaux de 2 à 6 correspondent à des notes intermédiaires. Une note est obtenue pour l'ensemble des mouvements imaginés.
- Dans un deuxième temps, le participant mémorisait une séquence d'opposition du pouce avec les autres doigts. Les 5 autres sous-indicateurs étaient alors enregistrés lors de l'exécution réelle et imaginée de cette séquence :
- **Quantification subjective de la qualité d'imagerie** : après avoir imaginé chaque séquence, le participant attribuait une note basée sur la même échelle de 1 à 7 que l'indice précédent. Une note moyenne est obtenue pour l'ensemble des 12 mouvements imaginés.
- **Chronométrie mentale** : cet indicateur était calculé sur la différence entre les durées du mouvement réel et imaginé, où l'isochronie correspondait à une imagerie de bonne qualité. L'équivalence temporelle est en effet un critère fiable de l'habileté à imaginer. Un bouton presseur était placé dans la main gauche du participant (celle qui n'exécute pas le mouvement). Le participant appuyait sur le bouton de son initiative afin de marquer le début et la fin de chaque séquence qu'il réalisait (mouvement réellement exécuté et imaginé).
- **Conductance cutanée** : Le niveau de conductance cutanée enregistré au niveau des doigts (là où l'activité des glandes sudorales est la plus importante) était ainsi utilisé comme indicateur physiologique reflétant quantitativement le niveau d'activation durant une tâche. Une diminution de la conductance cutanée est le

reflet d'une baisse du niveau d'activation prouvant que le participant était trop décontracté. Au contraire, aucune différence avant et après l'essai imaginé montre que le participant était impliqué dans la tâche mentale.

- **Durée de perturbation ohmique** : cette autre mesure de la conductance cutanée était utilisée comme indicateur du niveau d'attention. Cet indice reflète le temps durant lequel l'information est traitée et analysée au niveau central. La durée de perturbation ohmique débute lorsque la courbe de conductance cutanée augmente brusquement et termine lorsque celle-ci retrouve sa forme initiale. Une durée équivalente durant l'IM et l'exécution réelle atteste d'une bonne qualité d'imagerie.
- **Arythmie sinusale respiratoire** : ce dernier indicateur est l'amplitude moyenne de la variabilité de la fréquence cardiaque instantanée. Une diminution significative de l'arythmie sinusale respiratoire est typiquement observée lorsque le participant est impliqué dans une tâche cognitive. Cet indice est considéré comme une mesure fiable de l'effort cognitif durant l'imagerie motrice.

L'ensemble des indices étaient ensuite combinés et le score d'imagerie motrice calculé pour classer selon leur capacité d'imagerie les vingt-trois personnes participant à cette étude. Le score moyen était de 5.65 (± 0.17), avec un minimum de 3.77 et un maximum de 6.96. Les douze participants avec le plus haut score étaient considérés comme bons imageurs, tandis que les onze autres comme des mauvais imageurs. Les figures 1 et 2 représentent les enregistrements des variables chronométriques et psychophysiologiques (indices 3 à 6) de deux participants. Basé sur le score d'imagerie motrice, le premier est considéré comme un bon imageur et le second comme un mauvais imageur.

Expérience 2 : Excitabilité neuronale et qualité d'imagerie motrice

Actuellement, la question de savoir comment les activations neurophysiologiques sous-jacentes de l'activité mentale reflètent la qualité de l'imagerie n'a pas encore été résolue. La plupart des études évaluent la capacité d'IM par des questionnaires subjectifs. Jusqu'à présent, seuls Guillot et collaborateurs (2008) ont combiné l'imagerie par résonance magnétique (IRM) fonctionnelle avec des mesures psychophysiolo-

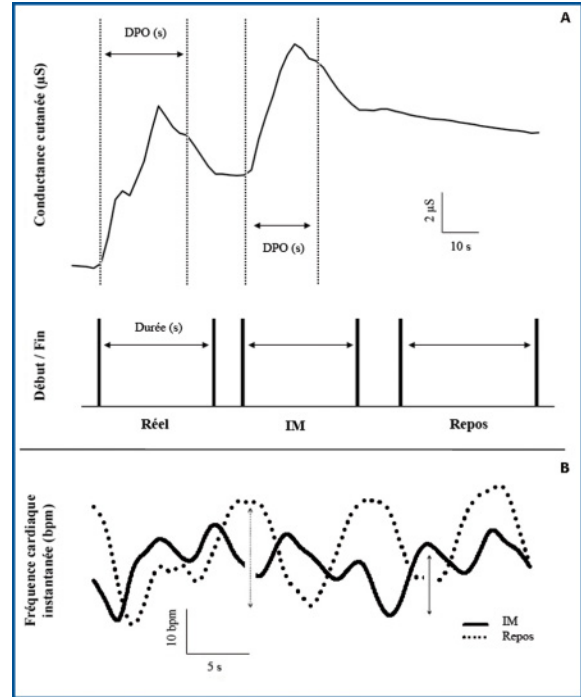


Figure 1 : Indice d'Imagerie Motrice d'un bon imageur. Le score de ce participant était de 6.68 en ajoutant le score des 6 sous-indicateurs. A) Enregistrement de la conductance cutanée (μS) lors d'une séquence d'opposition de doigts réellement exécutée et imaginée et d'un temps de repos (tracé du haut) et enregistrement de la durée de ces 3 tâches (tracé du bas). Les lignes verticales pointillées représentent la durée de perturbation ohmique (DPO) en secondes, indice mesurée à partir de la conductance cutanée. La DPO pendant l'imagerie motrice (IM) était similaire à la DPO du mouvement exécuté, montrant un niveau d'attention élevé. Les barres verticales solides représentent le début et la fin de chaque tâche. Les durées des mouvements réellement exécuté et imaginé étaient similaires, montrant une équivalence temporelle. B) Fréquence cardiaque instantanée pendant l'IM et le repos. L'IM a induit une variation de l'arythmie sinusale respiratoire, observée par la diminution de la variabilité de la fréquence cardiaque instantanée. IM = imagerie motrice, μS = micro Siemens, s = seconde.

giques, comportementales et psychologiques pour associer l'activité corticale à la capacité d'IM. Les bons imageurs activaient de manière plus importante les régions pariétales et prémotrices ventrolatérales, connues pour jouer un rôle prépondérant dans la formation des images mentales. Les mauvais imageurs recrutaient principalement le cervelet et les cortex orbitofrontal et

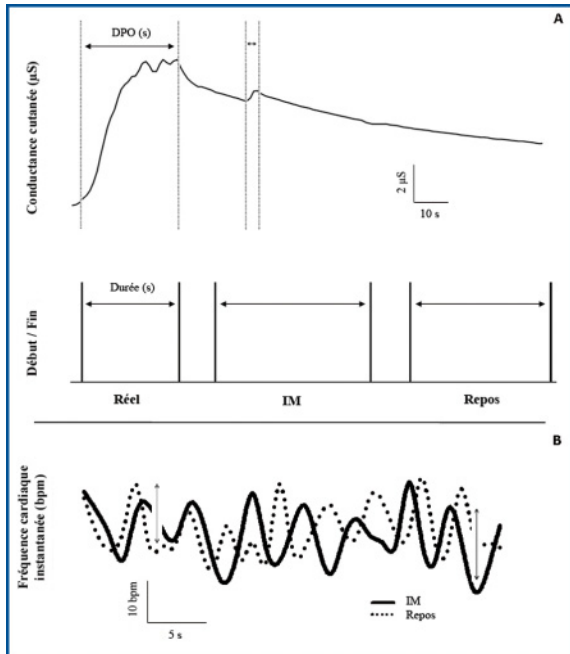


Figure 2 : Indice d'Imagerie Motrice d'un mauvais imageur. Le score pour ce participant était de 4.37 en ajoutant le score des 6 sous-indicateurs. A) Enregistrement de la conductance cutanée (µS) lors d'une séquence d'opposition de doigts réellement exécutée et imaginée et d'un temps de repos (tracé du haut) et enregistrement de la durée de ces 3 tâches (tracé du bas). Les lignes verticales pointillées représentent la durée de perturbation ohmique (DPO) en secondes, indice mesuré à partir de la conductance cutanée. La DPO pendant l'imagerie motrice (IM) est plus courte que celle du mouvement exécuté, montrant une faible capacité d'attention. Les barres verticales solides dans la partie inférieure représentent le début et la fin de chaque tâche. La durée du mouvement imaginé est plus importante que celle du mouvement réellement exécuté, montrant une faible isochronie. B) Fréquence cardiaque instantanée pendant l'IM et le repos. Il n'y a pas de diminution de l'amplitude de la fréquence cardiaque instantanée lors de l'IM, montrant que la tâche mentale n'a induit aucune variation de l'arythmie sinusale respiratoire. IM = imagerie motrice, µS = micro Siemens, s = seconde.

cingulaire postérieur, impliqués dans l'apprentissage moteur. Toutefois, aucune étude n'a démontré comment les caractéristiques de l'image mentale reflétaient les activations du système nerveux, particulièrement au niveau du cortex moteur primaire (M1). Notre hypothèse est que la qualité d'imagerie aurait une influence sur les processus neurophysiologiques évalués

par stimulation magnétique transcrânienne. La présente étude s'est attachée à démontrer comment les bons et mauvais imageurs activaient de manière préférentielle le réseau neuronal lors de l'imagerie d'une tâche simple.

La tâche consistait à taper physiquement ou mentalement le pouce de la main droite sur une surface plane, en rythme avec un métronome (fréquence de 1 Hz). Ce type de mouvement simple permet de cibler précisément le muscle impliqué dans la contraction : le muscle opposant du pouce. Des stimulations magnétiques transcrâniennes étaient appliquées au niveau de M1 et plus particulièrement au niveau de la représentation corticale du muscle opposant du pouce. Les réponses motrices évoquées étaient alors enregistrées par électromyographie au niveau du muscle opposant du pouce mais également du muscle court abducteur du petit doigt afin d'évaluer la spécificité spatiale de l'IM. Seule une augmentation de la réponse devrait être enregistrée pour le muscle impliqué dans le mouvement. De plus, les stimulations étaient déclenchées en rythme avec le métronome ou entre 2 bips afin d'évaluer la spécificité temporelle de l'IM. Seule une augmentation de la réponse devrait être enregistrée au moment du bip, comme lors de l'exécution réelle où le muscle est activé au moment du bip et relâché entre 2 bips.

Augmentation de l'excitabilité neuronale

Les résultats confirment ceux des études précédentes (pour revue, voir Stinear, 2011). En effet, l'amplitude de la réponse évoquée lors de l'IM était plus importante que celle enregistrée au repos, l'ensemble des participants étant regroupé. Ceci montre une activation plus importante des neurones pyramidaux au sein de M1 lors de l'IM. De plus, cette excitabilité neuronale était modulée spatialement et temporellement, c'est-à-dire plus importante pour le muscle impliqué dans le mouvement (modulation spatiale) et lorsque le participant imaginait le mouvement en rythme avec le métronome (modulation temporelle).

Modulation spatiale et temporelle selon la capacité d'imagerie

Une analyse de variance à mesures répétées a permis de comparer l'amplitude des réponses évoquées en fonction des groupes d'imageurs. Les résultats montrent que les bons imageurs activaient de façon spécifique les cellules cortica-

les contrôlant le muscle impliqué dans la tâche motrice tandis que les mauvais imageurs activaient le cortex moteur de manière plus générale, plus diffuse. De plus, l'excitabilité neuronale était plus importante au moment d'imaginer le mouvement, c'est-à-dire en rythme avec le métronome, dans les 2 muscles chez les mauvais imageurs. Au contraire, cette différence temporelle n'était visible que dans le muscle impliqué dans le mouvement chez les bons imageurs. La modulation spatio-temporelle de l'IM serait ainsi associée à la capacité d'imagerie.

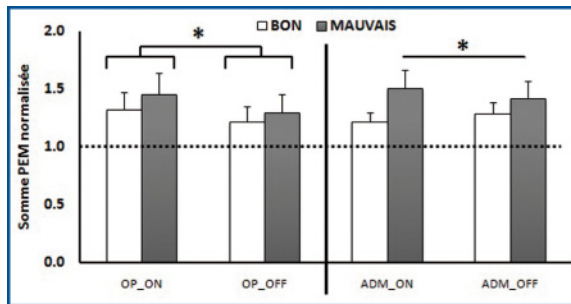


Figure 3 : Somme normalisée des potentiels moteurs évoqués (PME) lors de l'imagerie motrice en fonction de la qualité d'imagerie. La somme a été calculée en additionnant l'amplitude moyenne des PME induits par des stimulations d'intensité croissante. La somme calculée lors de l'IM a été normalisée par celle de la condition de repos. Lorsque les participants étaient groupés selon leur capacité d'imagerie, la spécificité spatio-temporelle n'était visible que chez les bons imageurs. OP = Opposant du pouce, CAPD = Court Abducteur du Petit Doigt, ON = stimulation magnétique en rythme avec le métronome, OFF = stimulation entre les bips du métronome, * = $P < 0.05$.

Expérience 3 : Processus inhibiteurs de l'imagerie motrice

Les études d'IRM fonctionnelle montrent une activation corticale et sous-corticale étendue lors de l'IM, incluant notamment les aires motrices primaires et secondaires et pariétales (de Lange et al., 2005). De façon intéressante, les aires de l'exécution sont activées alors qu'aucun mouvement n'est produit durant l'IM. Un circuit inhibiteur serait ainsi mis en place pour prévenir de toute contraction musculaire. Nous avons émis l'hypothèse que le cortex pariétal était impliqué dans ce circuit inhibiteur car son activation a été systématiquement rapportée pendant l'IM. De plus, des sujets atteints de traumatismes au

niveau du cortex pariétal ont des difficultés pour prédire le temps nécessaire à effectuer un mouvement (Sirigu et al., 1996) ou pour prévenir de tout mouvement lors de l'IM (Schwoebel et al., 2002). Le but de cette troisième étude était alors d'établir un lien causal entre le lobe pariétal et M1 par la technique d'une double stimulation magnétique transcrânienne. La tâche à effectuer réellement ou à imaginer était un mouvement de pincage entre l'index et le pouce de la main droite en rythme avec un métronome (fréquence de 1 Hz). Le muscle principalement étudié était celui de l'index de la main dominante (droite).

Double stimulation magnétique transcrânienne neuronaviguée

Une représentation 3D du cerveau de chaque participant était créée à partir d'une image anatomique obtenue par IRM. Les 2 sites de stimulation étaient ainsi précisément déterminés : 1) le lobe pariétal inférieur droit dont les coordonnées stéréotaxiques étaient déterminées sur la base d'études IRM (par exemple, de Lange et al., 2005) et 2) la représentation corticale du muscle de l'index droit au niveau de M1 gauche. Le positionnement des deux bobines de stimulation était alors repéré sur l'image 3D, facilitant une stimulation précise et constante (Figure 4). La technique de double stimulation neuronaviguée a permis ainsi d'évaluer l'interaction entre ces 2 aires corticales lors de l'IM.

Deux types de stimulation étaient délivrés : 1) une simple stimulation de M1 gauche et 2) une double stimulation correspondant à une stimulation au niveau du cortex pariétal envoyée 6 ou 12 ms avant celle de M1. Le ratio, correspondant à l'amplitude de la réponse évoquée suite à la double stimulation par l'amplitude de la réponse évoquée suite à la stimulation simple de M1, a permis de mesurer l'effet du cortex pariétal sur M1 lors des tâches de repos et d'IM.

Interaction des cortex moteur primaire et pariétal inférieur

Les stimulations consécutives du lobe pariétal inférieur droit et de M1 gauche montraient une diminution de l'amplitude des réponses lors de l'IM, comparativement à une stimulation simple. Au contraire la double stimulation augmentait l'amplitude des réponses au repos. L'activation du cortex pariétal inférieur pendant l'IM aurait ainsi un effet inhibiteur sur M1 afin d'éviter tout mouvement. Toutefois, cette inhibition n'était

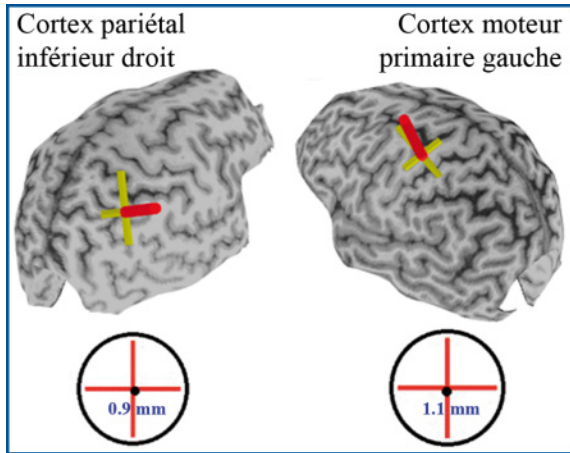


Figure 4 : Technique de double stimulation neuronaviguée. Les représentations 3D du cerveau d'un participant (haut) étaient créées à partir de son image IRM. Les croix jaunes représentent l'orientation des bobines de stimulation magnétique transcrânienne au niveau du cortex pariétal inférieur droit (haut gauche) et du cortex moteur primaire gauche (haut droit). Les cibles du bas indiquent la position de chaque bobine en direct en fonction du site de stimulation et facilitaient donc la stimulation précise et constante.

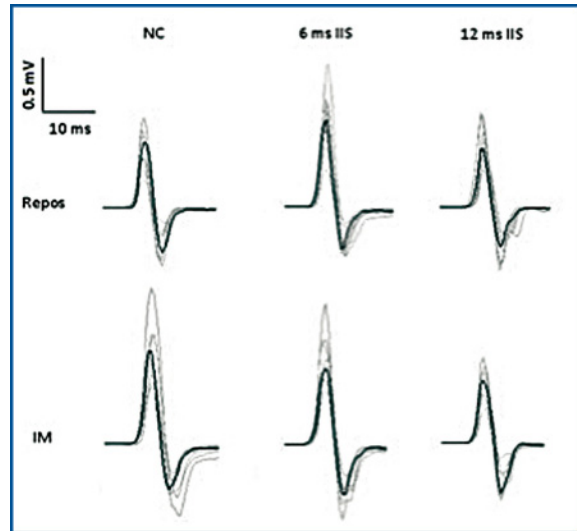


Figure 5 : Potentiels moteurs évoqués (PME) conditionnés et non-conditionnés. Les PME non-conditionnés (NC) correspondent à la réponse enregistrée au niveau du muscle de l'index de la main droite suite à une simple stimulation du cortex moteur primaire gauche. Les PME conditionnés reflètent, quant à eux, la réponse enregistrée suite à une stimulation du lobe pariétal droit suivie d'une stimulation du cortex moteur primaire gauche (double stimulation). Les 2 stimulations sont séparées par une durée, appelée intervalle interstimulus (IIS), de 6 ou 12 ms. Les tracés gris correspondent aux enregistrements de chaque participant et les tracés noirs aux moyennes. L'amplitude des réponses non-conditionnées était plus importante lors de l'imagerie motrice (IM) que lors du repos. Ce résultat montre une augmentation de l'excitabilité neuronale lors de l'IM. Au contraire, l'amplitude de la réponse était diminuée uniquement lorsque le lobe pariétal était stimulé 12 ms avant le cortex moteur primaire pendant l'IM. Le cortex moteur est à la fois activé et inhibé pendant la simulation mentale du mouvement et le lobe pariétal jouerait alors un rôle prépondérant dans la prévention du mouvement pendant l'IM.

visible qu'à un intervalle de stimulation long (12 ms) et non court (6 ms) (Figure 5). Par conséquent, l'interaction entre cortex pariétal et moteur primaire serait indirecte, impliquant plusieurs connexions transsynaptiques du fait de ce plus long intervalle.

Ce résultat explique d'un point de vue neurophysiologique les mécanismes inhibiteurs impliqués dans la prévention du mouvement lors de l'IM. Toutefois d'autres aires corticales et sous-corticales, tels que le cervelet, semblent faire partie de ce processus. Des recherches additionnelles, utilisant la stimulation magnétique transcrânienne associée à d'autres techniques d'enregistrement et de stimulation, permettraient de déterminer le réseau neuronal complexe sous-jacent de l'IM.

Conclusion

Ce projet post-doctoral s'est attaché à approfondir la compréhension des mécanismes neurophysiologiques sous-jacents de l'IM. Les principaux résultats valident l'Indice d'Imagerie Motrice (Collet et al., 2011) et établissent un lien direct entre les systèmes nerveux central et autonome. De façon intéressante, le cortex moteur

primaire est à la fois activé et inhibé durant la simulation mentale du mouvement. Le cortex pariétal inférieur joue, quant à lui, un rôle indirect important dans l'inhibition du signal et donc dans la prévention du mouvement. Cette recherche fondamentale et ses résultats pourraient être utilisés pour des applications pratiques. En effet, il est établi que l'IM, intégrée à des programmes de réhabilitation, peut améliorer la performance motrice après des immobilisations, des traumatismes corticaux ou encore des blessures périphériques. Il serait intéressant de savoir si le

fait d'améliorer la capacité d'imagerie d'une personne amplifie d'autant plus les effets du travail mental et si l'inhibition du mouvement est un facteur prépondérant à la performance mentale.

Remerciements

Je voudrais remercier la Fondation Fyssen et les membres de son comité de m'avoir donné l'opportunité de vivre cette expérience post-doctorale ; Cathy Stinear et Winston Byblow de l'Université d'Auckland (Nouvelle-Zélande) pour leur accueil et leur soutien tout au long de ce projet ; Christian Collet et Aymeric Guillot de l'Université de Lyon pour leurs conseils et les nombreux échanges ; Martin Lotze de l'Université de Greifswald (Allemagne) pour sa collaboration dans la troisième étude ; et l'équipe du Centre de Recherche sur le Cerveau ainsi que l'équipe du laboratoire de neuroscience du mouvement de l'Université d'Auckland (NZ).

Bibliographie

- Collet C, Dittmar A, & Vernet-Maury E (1999). Programming or inhibiting action : autonomic nervous system control of anticipation. *Int J Psychophysiol*, **32**, 261-276.
- Collet C, Guillot A, Lebon F, MacIntyre T & Moran A (2011). Measuring Motor Imagery using Psychometric, Behavioral and Psychophysiological Tools. *Exerc Sport Sci Rev*, **39**, 85-92.
- de Lange FP, Hagoort P, & Toni I (2005). Neural topography and content of movement representations. *J Cogn Neurosci*, **17**, 97-112.
- Guillot A, Collet C, Nguyen VA, Malouin F, Richards C & Doyon J (2008). Functional neuroanatomical networks associated with expertise in motor imagery. *Neuroimage*, **41**, 1471-1483.
- Hall C R & Martin KA (1997). Measuring movement imagery abilities : a revision of the movement imagery questionnaire. *J Ment Imag*, **21**, 143-154.
- Jeannerod M (1994). The representing brain : neural correlates of motor intention and imagery. *Behav Brain Sci*, **17**, 187-245.
- Schwoebel J, Boronat CB, & Branch Coslett H (2002). The man who executed "imagined" movements : evidence for dissociable components of the body schema. *Brain Cogn*, **50**, 1-16.
- Sirigu A, Duhamel JR, Cohen L, Pillon B, Dubois B, & Agid Y (1996). The mental represen-

tation of hand movements after parietal cortex damage. *Science*, **273**, 1564-1568.

- Stinear CM (2010). Corticospinal facilitation during motor imagery. In Guillot & Collet (Eds.), *The neurophysiological foundations of mental and motor imagery*. Oxford University Press, pp. 47-61.

Introduction

Motor imagery (MI) is the mental representation of an action without any motor output (Jeannerod, 1994). Research in functional magnetic resonance imaging showed that motor execution, movement preparation and motor imagery share common activation of cortical and sub-cortical areas. However, some activation are specific to MI showing that the mental simulation of an action is not just a copy of motor execution involving the same organisation at a lower level. MI engages a specific neuronal network that inhibits the signal that is sent to muscles, in order to prevent from moving. However, responses from the autonomic nervous system are not inhibited, justifying the quality of the mental load (Collet et al., 1999). Furthermore, several studies using transcranial magnetic stimulation (TMS) showed that MI increased specifically the excitability of the neuronal network, *i.e.* the level of activation between the primary motor cortex (M1) and muscles. A focal magnetic stimulation is delivered over M1, activating neurons underneath and inducing a motor evoked potential (MEP) in the corresponding muscle. The amplitude of the MEP reflects the level of neuronal excitability.

By combining autonomic and central nervous system recordings, this project aimed to understand the mechanisms underlying MI, and more generally cognitive processes. The purpose was to determine a relationship between central and autonomic nervous systems while imagining, then to assess the inhibitory processes involved in movement prevention during MI. We hypothesised that one's ability to form vivid mental images would be associated to a specific facilitation of the neuronal excitability and that the interaction between M1 and the parietal cortex would explain in part the inhibitory mechanisms.

Three experiments were performed to answer these questions. The first one consisted in assessing the imagery ability while combining psycho-

logical, behavioural and psychophysiological measurements. The second one aimed to correlate imagery ability to neuronal excitability. Finally, the third experiment assessed the level of interaction between M1 and the parietal cortex involved in movement prevention during M1.

Experiment 1: Imagery ability assessment

To assess one's ability to imagine vividly a movement, several indicators can be used, that are subjective (questionnaires, self-estimation) and objective (heart rate, electrodermal activity, mental chronometry) measurements. However, most MI studies used just one or two of these indicators to assess the imagery ability. We combined psychological, behavioural and psychophysiological measurements to obtain the Motor Imagery Index (Collet et al., 2011), made of 6 sub-indicators:

- First, the participant completed *the revised version of the movement imagery questionnaire* (Hall & Martin, 1997). This reliable test is made of 8 movements that are actually performed, and then mentally simulated. The participant rated each imagined movement from 1 to 7, where 1 corresponds to a fuzzy image and 7 to a vivid and clear representation of the movement. Intermediate levels from 2 to 6 would correspond to a mixed evaluation of the representation. A score is calculated from the 8 imagined movements.
- Then, the participants memorised a thumb-to-finger opposition task. The other 5 sub-indicators were then recorded during actual and imagined sequences:
- **Self-estimation of imagery quality:** after each imagined trial, participants estimated the quality of their imagery using the seven-point scale previously described.
- **Mental chronometry:** this indicator was calculated from the difference between durations of actual and imagined movements. Temporal equivalence (i.e., isochrony) is a reliable measure of imagery quality. The participant used his/her left thumb to depress a push button switch to mark the beginning and end of each trial.
- **Skin conductance:** this sub-indicator is a reliable measure of arousal. The signal was recorded continuously by two electrodes positioned on the index and middle finger of the left hand (where exocrine sweat glands under the

control of the sympathetic system are most prominent). A decrease in skin conductance reflects a decrease in arousal, indicating that the participant relaxed. On the contrary, no difference between before and after MI trial shows the participant was involved in the cognitive task.

- **Ohmic perturbation duration:** this is the duration of the change in skin conductance when cognitive activity produces a sympathetic response and it reflects the level of attention. Good MI is characterised by a similar duration during imagined and actual task performance.
- **Respiratory sinus arrhythmia:** this last sub-indicator is the mean amplitude of instantaneous heart rate variability and is influenced by parasympathetic activity. A significant reduction of respiratory sinus arrhythmia is typically observed while the participant is involved in cognitively demanding tasks, and is considered a reliable index of cognitive effort during MI.

The 6 sub-indicators were then combined and the Motor Imagery Index calculated to rank the twenty-three persons participating in this study according to their imagery ability. Mean score was 5.65 ($\pm$ 0.17), range 3.77-6.96. The twelve participants with the highest score were considered as good imagers, while the eleven others as poor imagers. Figures 1 and 2 represent measurements of chronometric and psychophysiological variables (sub-indicators from 3 to 6) of two participants. Based on the Motor Imagery Index, the first one is considered as a good imager while the second one as a poor imager.

Experiment 2: Neuronal excitability and motor imagery quality

Understanding how neurophysiological activation underlying MI mirror imagery quality remains an open question. Most studies assessed the ability to imagine vividly a movement with subjective questionnaires. So far, only Guillot and collaborators (2008) combined functional magnetic resonance imaging (MRI) data with psychophysiological, behavioural and psychological measurements to correlate cortical activation to imagery capacity. Good imagers activated to a greater extent the parietal and ventrolateral premotor regions, which are known to play a critical role in the generation of mental images. By contrast, poor imagers recruited the cerebel-

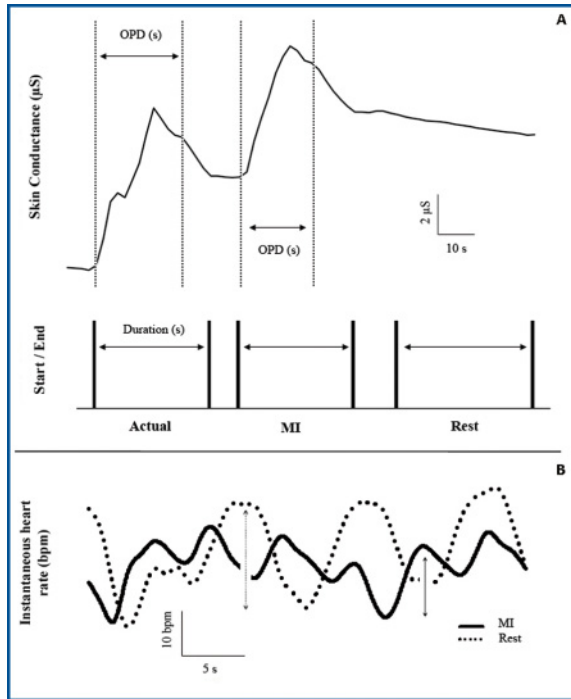


Figure 1: Motor Imagery Index measurements of a good imager (score 6.68). (A) Skin conductance (μS) and duration (s) of an actual and imagined thumb-to-finger movement, and during rest. The dashed vertical bars in the upper part of the figure represent the calculation of the ohmic perturbation duration (OPD) in seconds. OPD during MI is similar to the duration of actual movement, indicating good MI performance. The solid vertical bars represent the start and end of each task. The durations of the actual and imagined movement are similar, showing isochrony. (B) Instantaneous heart rate during MI and rest. MI elicited variation in the respiratory sinus arrhythmia, observed as a decrease in variability of instantaneous heart rate. MI = motor imagery, μS = micro Siemens, s = second.

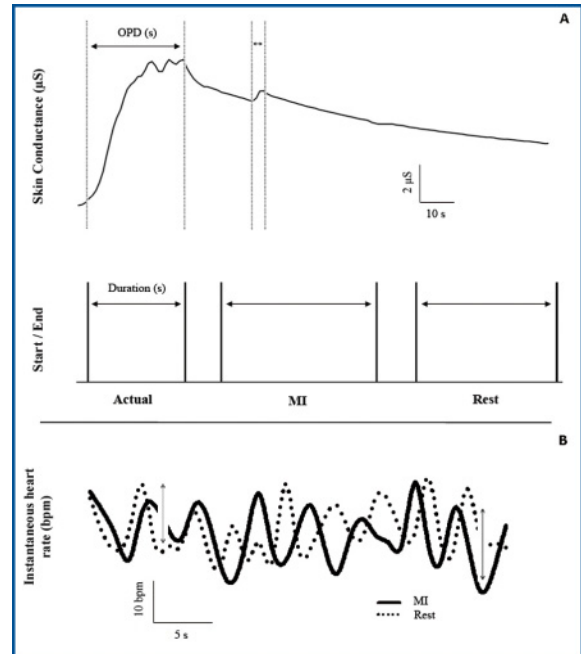


Figure 2: Motor Imagery Index measurements of a poor imager (score 4.37). (A) Skin conductance (μS) and duration (s) of an actual and imagined thumb-to-finger movement, and during rest. The dashed vertical bars in the upper part of the figure represent the calculation of the ohmic perturbation duration (OPD) in seconds. OPD during MI is shorter than during actual condition, indicating poor MI performance. The solid vertical bars represent the start and end of each task. The duration of the imagined movement is greater than the duration of the actual task, showing poor isochrony. (B) Instantaneous heart rate during MI and rest condition. There was no decrease in the amplitude between maximal and minimal heart rate, showing that MI did not elicit variation in the respiratory sinus arrhythmia. MI = motor imagery, μS = micro Siemens, s = second

lum, orbito-frontal and posterior cingulate cortices, involved in motor learning. However, no research showed how characteristics of the mental image mirror the activation of the nervous system, particularly of M1. The hypothesis was that motor imagery quality would influence neurophysiological mechanisms assessed by TMS. The present study aimed to demonstrate how good and poor imagers activated specifically the neuronal network while imagining a simple movement.

Participants were instructed to imagine or perform an actual thumb-tapping movement in

time with a 1 Hz metronome with their dominant (right) hand. The target muscle was the opponens pollicis muscle, agonist of the movement. TMS was delivered over the cortical representation of this muscle in M1. Motor evoked potentials were then recorded in the opponens pollicis muscle and the abductor digiti minimi muscle to assess spatial specificity of MI. An increase of the response should only be recorded in the target muscle while imagining a simple movement involving this muscle. Furthermore, TMS was triggered in time with the metronome or between two beats in order to assess temporal specificity of MI. An increase of the response should only be recorded

in time with the beat, as during actual performance where the target muscle is activated on the beat and relaxed between two beats.

Increase of neuronal excitability

The results confirmed previous research (for review, see Stinear, 2011). Indeed, amplitude of motor evoked potentials during MI was more important than at rest, when all the participants were pooled. This showed an increase of pyramidal neuron activation during MI. Moreover, the increase was more important in the target muscle (spatial modulation) and when participants imagined the movement in time with the metronome (temporal modulation).

Spatial and temporal modulation and imagery quality

Repeated measure analysis of variance was used to compare the response amplitudes between and within the participants. Results showed that good imagers activated more specifically the cortical cells controlling the thumb muscle while poor imagers experienced a general increase of M1 during MI, activating both the target muscle and the muscle not involved in the task. Besides, this increase was greater while participants imagined the movement on time with the metronome, in both muscles for the poor imagers but only in the thumb muscle for the

good imagers. Muscle-specific temporal modulation of MI was, therefore, correlated to the imagery quality.

Experiment 3: Inhibitory processes of motor imagery

Studies in functional MRI showed extensive cortical and sub-cortical activation during MI, including particularly the primary and secondary motor and parietal areas (de Lange et al., 2005). Interestingly, motor execution areas were activated, although no movement was produced during MI. An inhibitory network would therefore prevent any muscle contraction. We hypothesised that the parietal lobe would be involved in this network since its activation has been systematically reported while imagining. Besides, patients with parietal cortex damage encountered difficulties to predict the time to perform a movement (Sirigu et al., 1996) or to prevent from moving during MI (Schwoebel et al., 2002). The purpose of this third study was to establish a causal link between the parietal lobe and M1 with a double-coil TMS. Participants were instructed to imagine an index-to-thumb pinching task or to perform the actual movement in time with a 1 Hz metronome. The index muscle of the dominant (right) hand was the target muscle.

Neuronavigated dual-coil transcranial magnetic stimulation

A 3D representation of each participant's brain was created from an anatomical MRI scan. Two stimulation sites were precisely located: 1) the inferior parietal lobule whose stereotaxic coordinates were based on MRI studies (for example, de Lange et al., 2005) and 2) the cortical representation of the right index muscle over left M1. The position of the two coils was then marked on the 3D image to reproduce a precise and constant stimulation over the two sites (Figure 4). The neuronavigated dual-coil TMS was used to assess any interaction between these two areas during MI.

Two types of stimulation were delivered: 1) single stimulation over left M1 and 2) double stimulation corresponding to one stimulation over the parietal lobe 6 or 12 ms prior to M1 stimulation. The ratio, MEP amplitude after double stimulation over MEP amplitude after single stimulation over M1, was used to test any effect of the parietal lobe on M1 during MI and at rest.

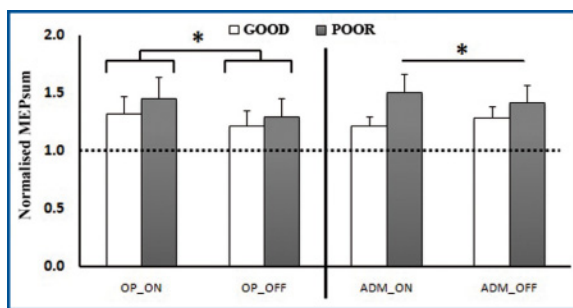


Figure 3: Normalised sum of motor evoked potentials (MEP) during motor imagery relative to imagery ability. The sum was calculated by adding mean amplitude of MEP evoked by increasing magnetic stimulation intensity. The sum during motor imagery (MI) was normalised to the sum at rest. When participants were pooled relative to their imagery ability, spatial and temporal specificity was only observed in good imagers. OP = Opponens Pollicis, ADM = Abductor Digni Minimi, ON = magnetic stimulation in time with the metronome beep, OFF = stimulation between the beeps, * = $P < 0.05$.

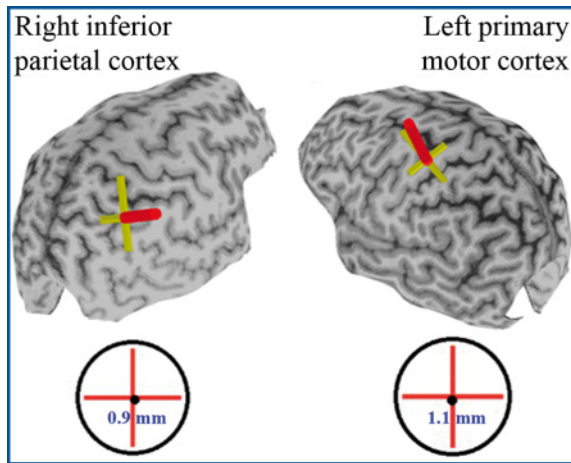


Figure 4: Neuronavigated dual-coil TMS. 3D representations of the brain (upper part) were created from a MRI scan. Yellow crosses show the orientation of the TMS coils over the right inferior parietal lobe (upper left) and the left primary motor cortex (upper right). Targets at the bottom showed live the position of each coil relative to the stimulation site, allowing a precise and constant stimulation.

Interaction between inferior parietal and primary motor cortices

The results showed a decrease of MEP amplitude after double stimulation during MI compared to single stimulation over M1. On the contrary, double stimulation increased MEP amplitude at rest. Activation of the inferior parietal lobe during MI would therefore inhibit M1 to prevent from moving. However, the interaction between the two cortices would be indirect involving trans-synaptic connections, since inhibition was only observed with long (12 ms) but not short (6 ms) inter-stimulus interval (Figure 5).

This study explains, from a neurophysiological point of view, the inhibitory mechanisms involved in movement prevention during MI. However, other cortical and sub-cortical areas, such as the cerebellum, seem to be part of this process. Additional research, using TMS associated to other recording and stimulation techniques, would help to determine the complex neuronal network underlying MI.

Conclusion

This post-doctoral research project aimed to better understand neurophysiological processes

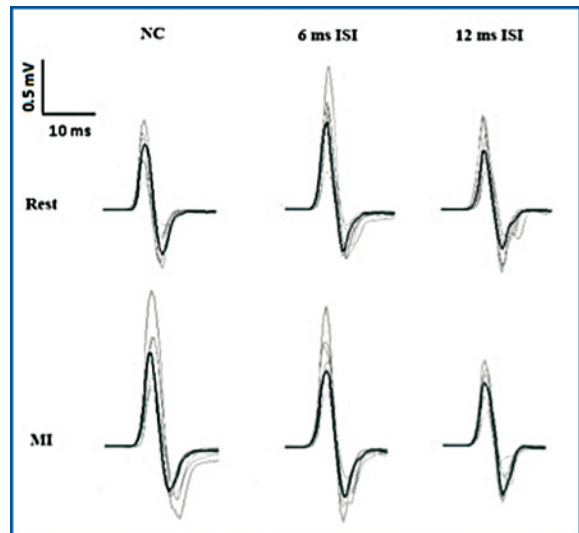


Figure 5: Conditioned and non-conditioned motor evoked potentials (MEP). Non-conditioned (NC) MEP are responses recorded in the index muscle of the right hand and elicited by single stimulation over the left primary motor cortex. Conditioned MEP are responses elicited by a stimulation of the right parietal lobe followed by a stimulation of the left primary motor cortex (double stimulation). The 2 stimuli were delivered with an inter-stimulus interval (ISI) of 6 or 12 ms. Grey and black lines represent participants' recordings and mean amplitude, respectively. Amplitude of NC MEP was greater during MI than at rest, showing that corticomotor excitability was increased while imagining. On the contrary, MEP amplitude was reduced only when parietal lobe was stimulated 12 ms prior to the motor cortex during MI. Primary motor cortex is both activated and inhibited during mental simulation of movement while the parietal lobe would play an important role in movement prevention during MI.

underlying MI. The main results validated the Motor Imagery Index (Collet et al., 2011) and established a direct link between central and autonomic nervous systems relative to imagery ability. Interestingly, the primary motor cortex is both activated and inhibited during mental simulation of movement. The inferior parietal cortex plays an important indirect role in signal inhibition and, therefore, movement prevention while imagining. This fundamental research and its results could be used for practical applications. Indeed, it is well established that MI improves motor performance after immobilisation, central damage or spinal injury, when integrated into rehabilitation programs. It would be interesting

to know whether imagery ability improvement is correlated to performance increase and whether movement inhibition while imagining is predominant to mental performance.

Acknowledgement

I would like to thank the Fyssen Foundation and the committee members who gave me the opportunity to carry out this post-doctoral project; Cathy Stinear and Winston Byblow from the

University of Auckland (New Zealand) for their support and help throughout this project; Christian Collet and Aymeric Guillot from the University of Lyon (France) for their advice and the many exchanges; Martin Lotze from the University of Greifswald (Germany) for the collaboration in the third experiment; and the teams of the Centre for Brain Research and of the Movement Neuroscience Laboratory (University of Auckland, NZ).

Les fibules : de la pièce unique à la fabrication en série. Innovations et évolution des procédés de fabrication d'un objet du quotidien entre le III^e s. av. et le I^{er} s. ap. J.-C.

Jenny KAURIN

Chercheur associé, UMR 6298-ARTEHIS

Résumé

Les fibules sont des objets emblématiques de la culture celtique et abondent sur les sites archéologiques européens. Ce sont des épingles de sûreté destinées à fixer les plis d'un vêtement, portées à la fois par les hommes et par les femmes, qui témoignent de nombreuses variations de formes, de décors et de matériaux, suivant les évolutions de la mode vestimentaire et des usages locaux. Leur classification en chaîne opératoire technique permet ici de révéler des savoir-faire distincts, reflétant une conception différente de l'objet fibule et de sa fabrication. L'analyse des répercussions de ces savoir-faire sur l'organisation du travail permet d'apporter des éléments de compréhension inédits sur la place occupée par les artisans entre la fin du III^e s. av. J.-C. et le début du I^{er} s. ap. J.-C. Autant d'éléments qui permettent de contribuer à une meilleure connaissance de la société celtique.

Mots-clés

Archéologie, protohistoire celtique, Europe, fibule, technique de fabrication, savoir-faire, métal, artisan

Brooches : from unique piece to mass production. Innovations and evolution of manufacturing processes of an object of the everyday life between the 3rd c. and the 1st c. AD

Abstract

Brooches are emblematic objects of the Celtic culture and abound on European archeological sites. Brooches are safety pins intended to fix tails of a garment and are worn at the same time by men and women. They show numerous variations of forms, ornaments and materials, following the evolutions of clothing fashion and local uses. Their classification in technical operating chain allows here to reveal different know-how, reflecting a conception different from the object brooch and its manufacturing. The analysis of consequences of these know-how on the organization of work allows to bring unpublished elements of understanding on the place occupied by craftsmen between the end of 3rd c. BC and the beginning of 1st c. AD.

Keywords

Archaeology, celtic period, Europe, brooch, technique of manufacturing, know-how, metal, craftsman

Les fibules sont des objets emblématiques de la culture celtique. Ces épingles de sûreté, utilisées pour fixer les plis d'un vêtement ou pour le fermer, sont portées à la fois par les hommes

et par les femmes. Les fibules témoignent de nombreuses variations de formes, de décors, de dimensions et de matériaux (fer, alliages cuivreux, plus rarement argent ou or, parfois

associés sur un même objet), répondant aux évolutions de la mode vestimentaire et aux usages locaux. À côté de la vaisselle en céramique, il s'agit d'un des types d'objet les plus abondants sur les sites archéologiques celtiques et gallo-romains, qu'il s'agisse d'habitats, de nécropoles ou de lieux de culte. Leur évolution rapide et leur diffusion sur de vastes espaces géographiques en font des objets essentiels pour la définition des groupes culturels et l'établissement des chronologies, sur lesquels repose toute la démarche archéologique en tant que science historique. On comprend dès lors pourquoi les fibules comptent, depuis le XIX^e s. et la naissance de l'archéologie moderne, parmi les objets les plus étudiés (parmi les travaux pionniers : Déchelette 1913 ; Reinecke 1965 ; Viollier 1916 ; parmi les travaux récents emblématiques : Feugère 1985 ; Gebhardt 1991, Metzler 1995).

Poser un regard renouvelé sur ces objets n'est donc pas aisé. Nous nous sommes orientée vers une étude technique visant d'une part, à caractériser les savoir-faire sous-tendus par leurs procédés de fabrication et d'autre part, à mettre en évidence leur évolution en fonction des innovations progressivement mises en place. Pour ce faire, nous nous sommes appuyée sur l'approche novatrice initiée par J.-P. Guillaumet et M. Per-

not à la fin des années 80 (Guillaumet 1993 ; Lehöerff et Pernot 2003) et dont on peut regretter aujourd'hui qu'elle n'ait pu être plus développée.

De la description technique...

La réflexion a été portée à l'échelle de l'Europe celtique et s'est concentrée plus particulièrement sur les régions occidentales. Les principaux types de fibules connus pour la période comprise entre la fin du III^e s. av. J.-C. et le début du I^{er} s. ap. J.-C. ont été soumis à une grille d'analyse technique, les décrivant selon leurs éléments constitutifs (fig. 1). En effet, une fibule est constituée de deux parties : le corps et le mécanisme de fixation. Le corps est lui-même composé de l'arc (qui supporte l'essentiel de la charge ornementale de l'objet) et du pied (destiné à maintenir la fibule fermée). Le mécanisme de fixation comprend un ardillon (qui traverse et maintient les pans du tissu à fixer) et un mécanisme qui permet son articulation. Il peut s'agir soit d'un ressort (l'articulation se fait par pression) soit d'une charnière (l'articulation se fait par rotation). Le mécanisme de fixation est le principal point de fragilité de la fibule et en constitue la contrainte technique majeure.

Indépendamment de leur variabilité morphologique et ornementale (qui se décline en plusieurs centaines de types et variantes), plusieurs

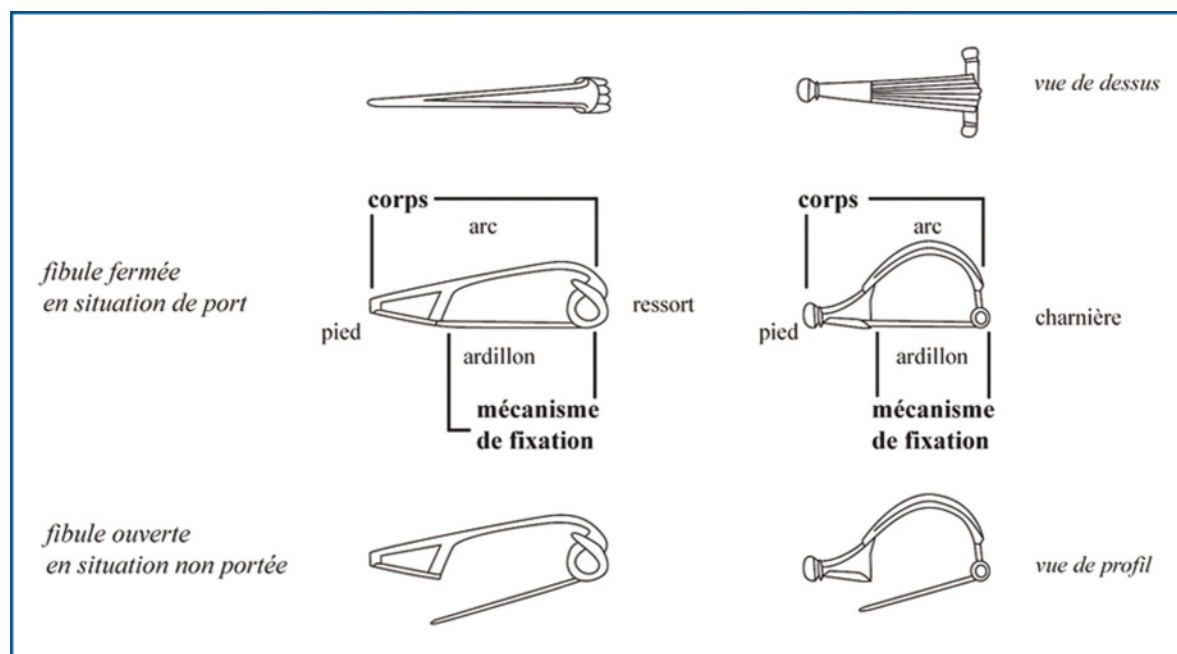


Fig. 1 : éléments constitutifs d'une fibule

critères se sont détachés pour leur valeur chronologique :

- le matériau : fer ou alliage cuivreux ;
- la manière dont le pied est mis en forme : attaché sur l'arc ou faisant corps avec lui (fig. 2a et b) ;
- la nature du mécanisme de fixation : à ressort inclus, à ressort rapporté ou à charnière incluse (fig. 2c, d et e) ;
- la technique d'obtention des différentes parties constitutives de la fibule : par martelage et/ou fonte, avec ou sans assemblage.

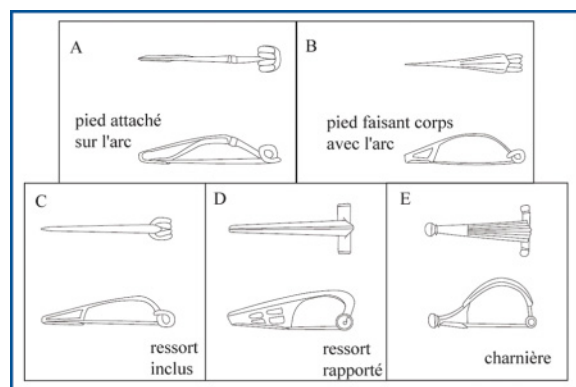


Fig. 2 : différents types de pied et de mécanisme de fixation observés sur les fibules du corpus

La séquence chronologique considérée ici est marquée par quatre innovations majeures. Au III^e s. av. J.-C., toutes les fibules sont obtenues par martelage d'un fil de métal et se distinguent par leur pied attaché sur l'arc, à l'aide d'une agrafe ou d'une bague de fixation (fig. 3a).

La seconde moitié du II^e s. av. J.-C. est marquée par l'apparition d'une nouvelle technique de mise en forme du pied : le pied faisant corps avec l'arc. Cette innovation va de pair avec la réintroduction d'un matériau tombé en désuétude depuis le début du III^e s. : les alliages cuivreux (fig. 3b).

L'exploitation des propriétés plastiques de ces alliages conduit, au début du I^{er} s. av. J.-C., à la mise en place d'un nouveau procédé de fabrication, lui aussi inusité depuis le début du III^e s. av. J.-C. : la fonte à la cire perdue (fig. 3c).

Il faut attendre la fin du I^{er} s. av. J.-C. pour que l'on s'affranchisse de la contrainte technique que représente le ressort inclus. Le ressort rapporté a l'apparence d'un traditionnel ressort inclus, mais fonctionne comme une charnière : par rotation à l'intérieur d'une boîte cylindrique et non par pres-

sion (fig. 4a). L'apparition de la charnière incluse, fonctionnant par rotation autour d'un axe, constitue l'aboutissement de ce processus (fig. 4b).

Le développement et la diffusion de ces innovations ont deux conséquences principales. La première est une déprise croissante du fer, qui ne se travaille à cette époque que par martelage, au profit de la généralisation des métaux à faible température de fusion, au premier rang desquels se trouvent les alliages cuivreux. La seconde est un affranchissement progressif des contraintes techniques liées à la fabrication de l'objet fibule, qui requiert au fil du temps un savoir-faire de moins en moins élevé.

... à l'évolution des savoir-faire

L'utilisation du fer renvoie à un savoir-faire métallurgique élevé. La qualité et la solidité de la fibule reposent sur le choix d'un fer à la fois doux et résistant pour autoriser les déformations plastiques dues à la mise en forme de l'objet et les pressions fréquentes impliquées par son ouverture et sa fermeture dans un usage courant. Cette contrainte propre au matériau explique sans doute en grande partie pourquoi une grande partie des fibules en fer se distingue par un arc de forme simple et un décor très limité (fig. 3a). Toutefois, cette apparente simplicité est à nuancer. Dès le début du I^{er} s. av. J.-C., les artisans forgerons cherchent à donner aux fibules en fer un développement formel analogue à celui des fibules en alliage cuivreux, dont le corps est pourtant obtenu par coulée. Cette production reste cependant très limitée. Ainsi, qu'il s'agisse des séries importantes de la fin du III^e et de la première moitié du II^e s. av. J.-C. ou bien des productions plus restreintes que l'on trouve à partir de la seconde moitié du II^e s. av. J.-C., la fabrication des fibules en fer relève du savoir-faire de l'artisan forgeron, qui travaille les pièces les unes après les autres.

En revanche, l'utilisation des alliages cuivreux, et d'une manière générale des métaux à faible température de fusion, renvoie à des savoir-faire qui évoluent au fil du temps. Jusqu'à la fin du II^e s. av. J.-C., comme pour les fibules en fer, la fabrication nécessite un savoir-faire métallurgique élevé. La qualité et la solidité de la fibule reposent sur un alliage qui associe propriétés plastiques et résistance. Aussi, les modèles et leur décor restent relativement simples et le travail de l'artisan bronzier, qui fabrique les pièces les unes

PALÉONTOLOGIE / ARCHÉOLOGIE

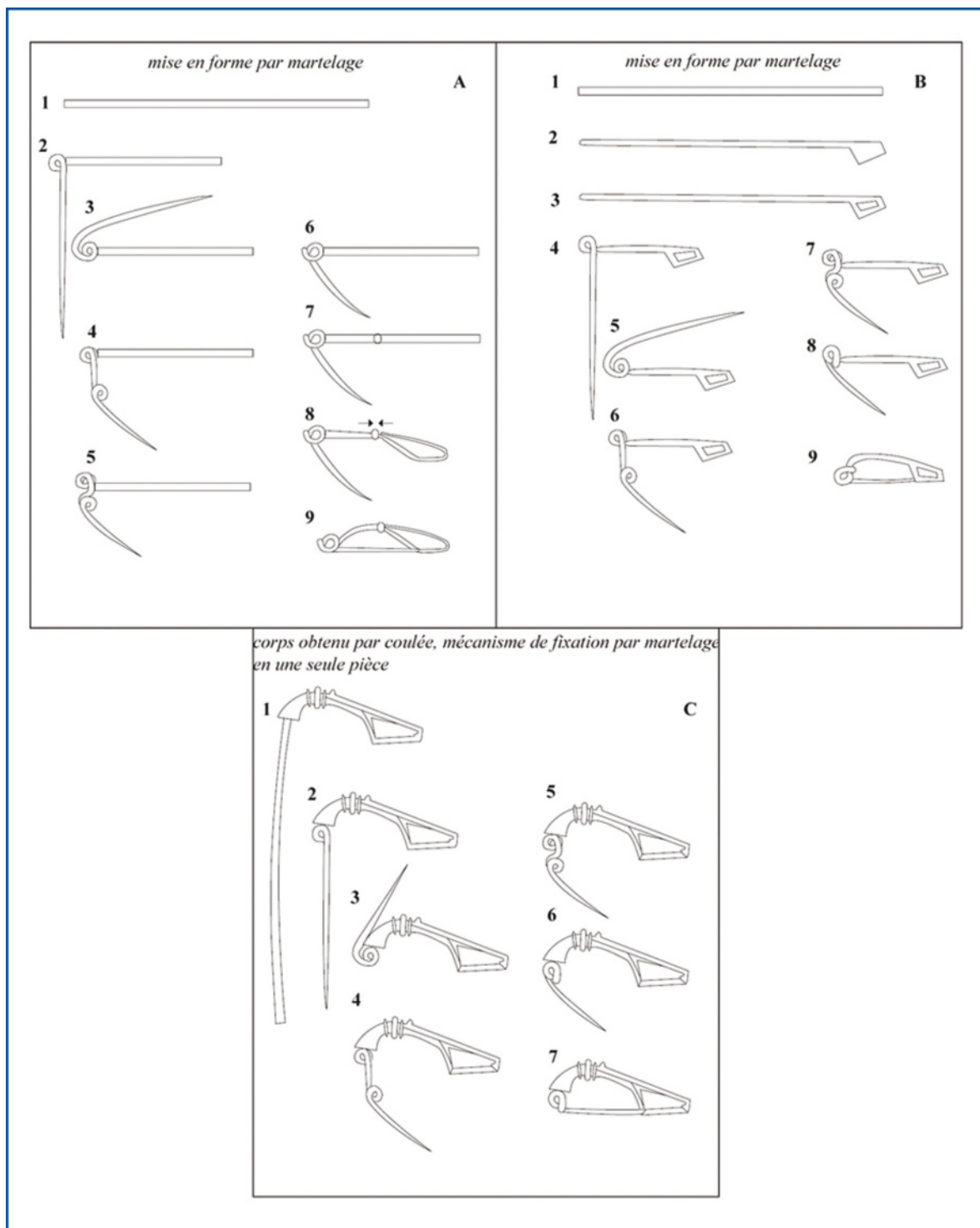


Fig. 3 : proposition de restitution schématique des différentes étapes de la fabrication des : A) fibules à pied attaché sur l'arc, B) fibules à pied faisant corps avec l'arc, C) fibules dont le corps est obtenu par coulée et le mécanisme de fixation par martelage (en une seule pièce).

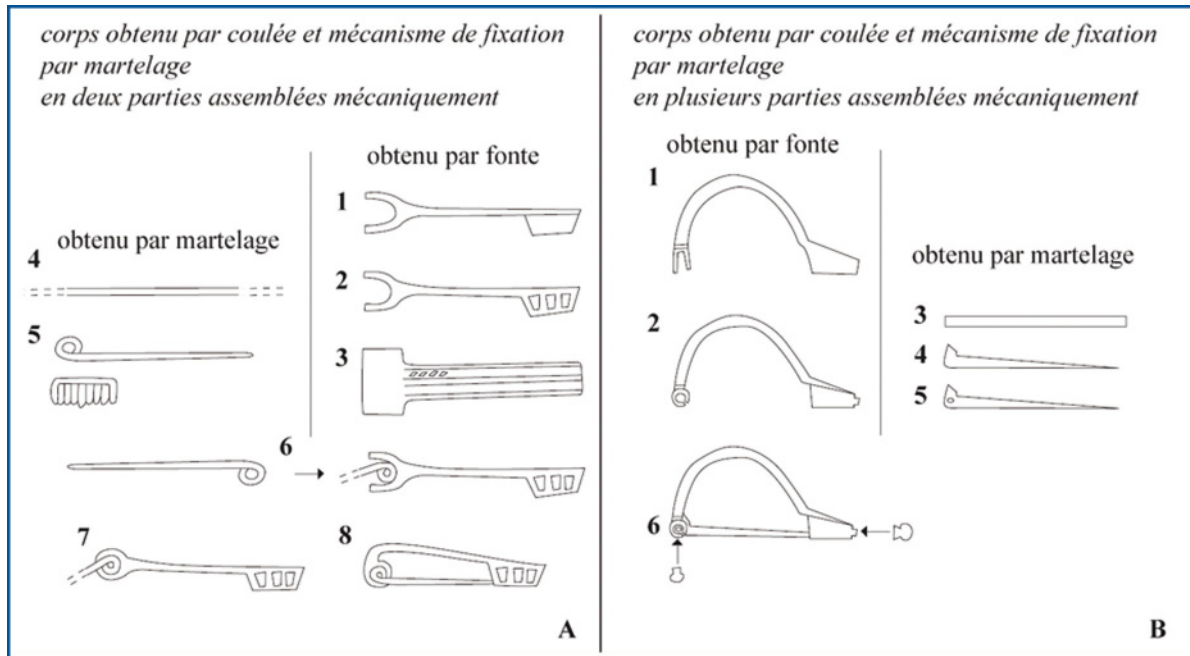


Fig. 4 : proposition de restitution schématique des différentes étapes de la fabrication des : A) fibules à ressort rapporté, B) fibules à charnière incluse (en plusieurs pièces).

après les autres, relève de la petite dinanderie (fig. 3b).

L'introduction de la coulée au début du I^{er} s. av. J.-C. rend nécessaire un nouveau savoir-faire. Le recours à la technique de la fonte à la cire perdue accorde une place primordiale au travail de sculpture sur cire, préalable essentiel à la fabrication des moules en terre cuite. C'est l'artisan sculpteur qui va donner aux fibules leurs caractéristiques morphologiques. Parallèlement, un savoir-faire métallurgique élevé reste nécessaire de manière à autoriser tant une coulée de qualité que la réalisation du mécanisme de fixation, toujours obtenu par martelage. Ainsi, les fibules restent en une seule pièce : le moule donne une fibule ébauchée où le corps est prolongé par un long fil, dont la mise en forme permettra l'obtention du mécanisme de fixation (fig. 3c). Aussi, la fabrication se fait toujours pièce par pièce à raison, très vraisemblablement, d'un moule par fibule, comme le suggère l'un des rares moules connus attribuable à cette période (Guillaumet 1993, pl. 54) et la forte variabilité des fibules, qui ne semblent pas présenter de standardisation.

Ainsi, l'époque augustéenne, dès la fin du I^{er} s. av. J.-C., connaît une évolution majeure dans l'organisation du travail : la fabrication en série.

Cette évolution conceptuelle dans l'organisation du travail a été rendue possible par l'introduction de la charnière. La charnière permet en effet de dissocier les parties fonctionnelles de la fibule (corps et mécanisme de fixation) en plusieurs pièces, qui seront assemblées mécaniquement. Dès lors, il est possible d'envisager la fabrication simultanée de plusieurs pièces grâce à l'élaboration de moules adaptés. La charnière se décline en deux types : le ressort rapporté (rotation d'un faux ressort à l'intérieur d'une boîte cylindrique, fig. 4a), abandonné dès le milieu du I^{er} s. ap. J.-C., et la charnière incluse (avec rotation autour d'un axe fig. 4b), dont l'usage sera généralisé dès le milieu du I^{er} s. ap. J.-C. En s'affranchissant de la contrainte technique majeure que constituait le ressort, la charnière induit de fait une perte d'importance du savoir-faire métallurgique de l'artisan bronzier au profit du sculpteur sur cire. L'alliage n'a plus besoin d'avoir des propriétés spécifiques permettant l'obtention d'un ressort à la fois souple et résistant et l'on assiste à une perte de qualité des alliages utilisés, observable à l'œil nu. En revanche, le travail de sculpture sur cire et l'habileté à confectionner des moules autorisant la fabrication simultanée d'un maximum de pièces deviennent fondamentaux. L'époque augustéenne entérine ainsi un basculement essentiel :

la fabrication de la fibule ne résulte plus du travail de l'artisan bronzier, mais de l'action croisée du sculpteur, du fondeur et surtout de l'ouvrier spécialisé qui assemble mécaniquement ou par brasure les différentes pièces constitutives de l'objet et finalise le décor. De fait, on assiste à une standardisation importante des fibules.

L'introduction d'une innovation, quelles que soient les répercussions qu'elle peut avoir, tant au niveau du développement formel de la fibule que de l'organisation du travail, ne signifie pas pour autant l'abandon des procédés techniques connus par ailleurs. Ainsi, les fibules à pied attaché sur l'arc perdurent et continuent à être développées, même après l'invention du pied faisant corps avec l'arc à la fin du II^e s. av. J.-C. De même, l'apparition de la coulée au début du I^{er} s. av. J.-C. ne se traduit pas par l'abandon des fibules entièrement obtenues par martelage, mais semble en revanche marquer l'abandon des fibules à pied attaché sur l'arc (qui ne perdurent que dans les régions sud-alpines). Au contraire, la charnière, qu'elle soit incluse ou à ressort rapporté, s'impose très rapidement. Les possibilités offertes par la fabrication en série semblent avoir eu raison de tous les procédés impliquant la fabrication de pièces uniques. Seules les fibules en fer, peu nombreuses au début du I^{er} s. ap. J.-C., maintiennent un savoir-faire hérité de plusieurs siècles. Toutefois, elles disparaîtront rapidement devant la rentabilité de la fabrication en série de fibules coulées et assemblées mécaniquement, qui autorise le recours à des alliages meilleurs marchés et ne nécessite pas un savoir-faire spécialisé.

Cette première étude doit maintenant être vérifiée par des analyses paléo-métallurgiques afin d'asseoir les restitutions proposées sur les procédés de fabrication. Au-delà, un travail de quantification pourrait permettre de mesurer l'importance respective de l'utilisation de ces différents procédés techniques au cours du temps et selon les régions du monde celtique, de manière à préciser les modalités de cette évolution. Cette approche, dont nous avons pu évaluer ici la pertinence, pourrait se révéler extrêmement porteuse.

Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier la Fondation Fyssen qui m'a donné la possibilité de poursuivre mes recherches à l'Université de Rome la

Sapienza et la professeure P. Piana Agostinetti pour son accueil et son aide précieuse. Je remercie également les autres institutions qui m'ont accueillies pour des recherches documentaires : l'Ecole Française de Rome et le centre archéologique européen de Bibracte.

Bibliographie

- Déchelette 1913 : Dechelette (J.) – *Manuel d'archéologie préhistorique, celtique et gallo-romaine*, Paris, 1913.
- Feugère 1985 : Feugere (M.) – *Les fibules en Gaule méridionale de la conquête à la fin du Ve siècle après J.-C.*, (Revue archéologique de Narbonnaise Supplément 12), Paris, 1985.
- Gebhardt 1991 : Gebhardt (R.) – *Die Fibeln aus dem oppidum von Manching*, Stuttgart, 1991.
- Lehöerff et Pernot 2003 : Dallo scavo all'archeologia sperimentale. La produzione di fibule a Bibracte e Autun : le tappe della ricerca e i risultati, dans : Formigli (E.) – *Fibulae. Dall'età del bronzo all'alto Medioevo tecnica e tipologia*, (Atiquarium di Poggio Civitate, comune di Murlo, 4), Firenze, 2003, pp. 173-187.
- Guillaumet 1993 : Guillaumet (J.-P.) – *Les fibules de Bibracte. Technique et typologie*, (Centre de recherches sur les techniques gallo-romaines n°14), Dijon, 1993.
- Metzler 1995 : Metzler (J.) – *Das treverische Oppidum auf dem Titelberg. Zur Kontinuität zwischen spätkeltischen und frühromischen Zeit in Nord-Gallien*, (Dossier d'archéologie du musée national d'histoire et d'art III), Band 1 et 2, Luxembourg, 1995.
- Reinecke 1965 : Reinecke (P.) – *Mainzer Aufsätze zur Chronologie der Bronze- und Eisenzeit*, Bonn, 1965 (réédition de l'ouvrage paru en 1902).
- Viollier 1916 : Viollier (D.) – *Les sépultures du Second Age du Fer sur le plateau suisse*, Genève, 1916.

Brooches are emblematic objects of the Celtic culture

These safety pins, used to fix tails of a garment or to close it, are worn at the same time by men and women. Brooches show numerous variations of form, ornament, size and material (iron,

cuprous alloy, more rarely silver or gold, sometimes associated on the same object), answering the evolutions of clothing fashion and local uses. Next to pottery, it's one of the most plentiful types of object on Celtic and Gallo-Roman archaeological sites: settlements, cemeteries or sanctuaries. Their fast evolution and distribution on vast geographical spaces make of them essential objects for definition of cultural groups and establishment of chronologies, on which all the archaeological approach as an historical science is based on. Because of it, brooches are one of most studied objects since the 19th c. and birth of modern archaeology (among pioneer works: Déchelette 1913; Reinecke 1965; Viollier 1916; among emblematical works: Feugère 1985; Gebhardt 1991, Metzler 1995).

Making a new approach is not something easy. We turned to a technical study aiming on one hand, at characterizing know-how from the manufacturing processes and on the other hand, at highlighting evolution of know-how according to innovations. To do it, we based on the innovative approach introduced by J.-P. Guillaumet and M. Pernot at the end of the 80s (Guillaumet 1993; Lehöerff and Pernot 2003). We can regret today this approach was not more developed.

From technical description...

Reflection concerns Celtic Europe and is concentrated more particularly on the western areas. Main known types of brooches for period included between the end of 3rd c. BC and the beginning of 1st c. AD were recorded in a technical analysis charts, describing them according to their constituent elements (fig. 1). A brooch is composed of two parts: the body and the mechanism of binding. The body is composed itself of the bow (which bears the ornaments) and the foot (intended to maintain the brooch closed). The mechanism of binding associates the pin (which pierces and maintains tails of a garment) and the mechanism which allows its articulation. It can be or a spring (articulation is made by pressure) or a hinge (articulation is made by rotation). The mechanism of binding is the main point of fragility of the brooch and constitutes the major technical stress.

Independently of their morphological and ornamental variability (brooches decline in several hundreds of types and variants), several criteria have a chronological value:

- the material: iron or cuprous alloy;
- the way the foot is shaped: attached on the bow or making body with him (fig. 2a and b);

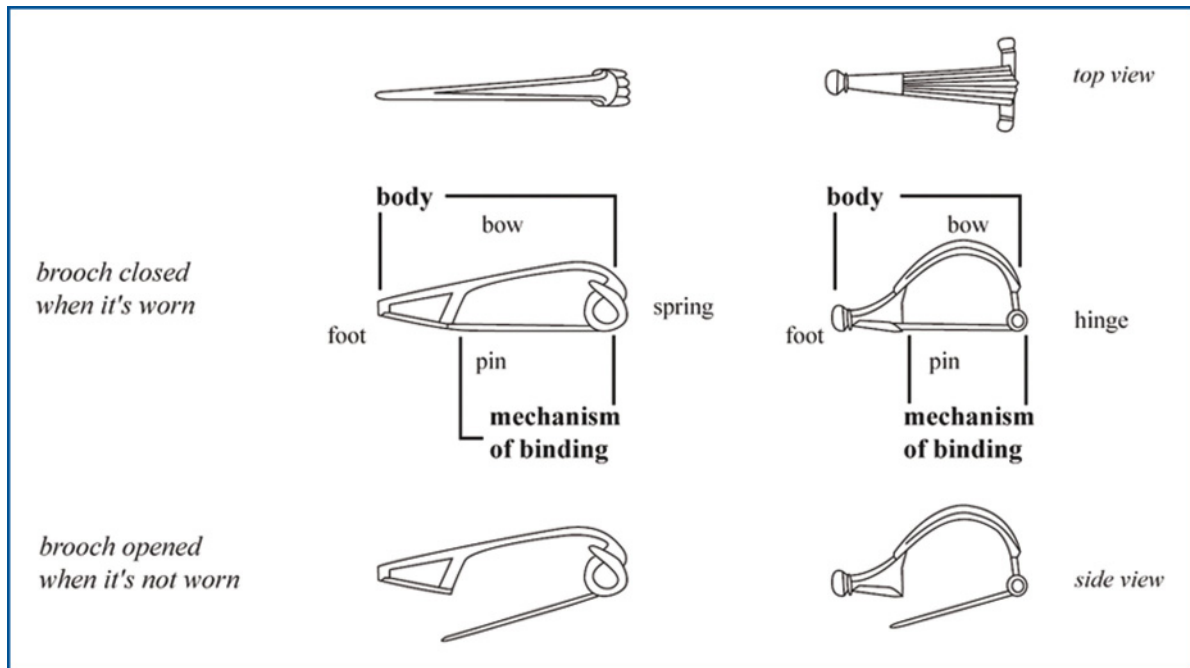


Fig. 1: Constituent elements of a brooch

- the nature of the mechanism of binding: included spring, brought back spring or included hinge (fig. 2c, d and e);
- the technique of manufacturing of various constituent parts of the brooch: by hammering and/or casting, with or without assembly.

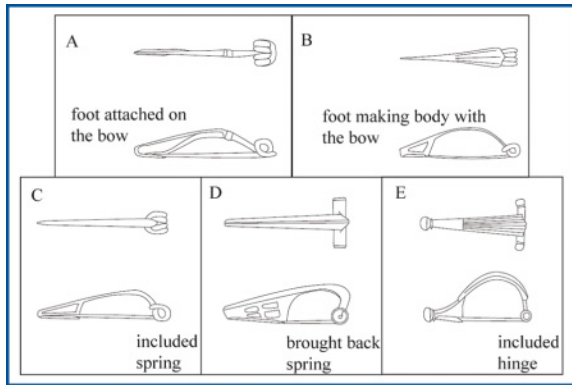


Fig. 2: Différent types of foot and mechanism of binding

The chronological sequence considered here is marked by four major innovations. In 3rd c. BC, all brooches are manufactured by hammering of a metal shaft and distinguish by their foot attached on the bow with a hook or a ring of binding (fig. 3a). The second half of the 2nd c. BC is marked by the introduction of a new technique of shaping of the foot: the foot making body with the bow. This innovation go hand in hand with the reintroduction of a material gone out of use since the beginning of 3rd c.: cuprous alloys (fig. 3b).

Exploitation of plastic properties of these alloys leads at the beginning of 1st c. BC to the development of a new manufacturing process: cast in lost wax (fig. 3c). This process was also uncommon since the 3rd c. BC.

We have to wait for the end of 1st c. BC to free brooches from the technical stress which is the included spring. The brought back spring looks like a traditional included spring, but works as a hinge: by rotation and not by pressure (fig. 4a). The appearance of included hinge working by rotation on an axis constitutes the outcome of this process (fig. 4b).

Development and distribution of these innovations have two main consequences. The first one is decrease of iron (which is worked only by hammering) for the benefit of low smelting point metals, in the front row of which are cuprous

alloys. The second one is a progressive emancipation of technical stress bound to the manufacturing of brooches, which require over time a less and less raised know-how.

... to the evolution of know-how

Use of iron refers to a high metallurgical know-how. Quality and solidity of brooches are based on the choice of an at the same time soft and resistant iron to authorize plastic deformations due to the shaping of the object and the frequent pressures involved by its opening and lock in a current use. This stress characteristic of the material explains doubtless largely why a big part of iron brooches distinguishes itself by a simple shape bow and a very limited ornament (fig. 3a). However, this apparent simplicity has to be qualified. From the beginning of 1st c. BC, smith craftsmen try to give to iron brooches a formal development similar to the development of brooches in cuprous alloy, from which the body is obtained by casting. This production remains however very limited. Considering important series of the end of the 3rd c. and the first half of 2nd c. or more restricted productions of the second half of 2nd c. BC, manufacturing of iron brooches belongs to know-how of smith craftsman, who works brooches one after the other.

On the other hand use of cuprous alloys and in a general way low melting point metals sends back to know-how which evolve over time. Till the end of the 2nd c. BC, as for iron brooches, the manufacturing requires a high metallurgical know-how. Quality and solidity of the brooch is based on an alloy which associates plastic properties and resistance. So, shapes and ornament remain relatively simple and work of the craftsman, who makes brooches one after the other, recovers from small brasswork (fig. 3b).

Introduction of casting at the beginning of the 1st c. BC makes necessary a new know-how. Use of the technique of cast in lost wax gives an essential part to the work of sculpture on wax, important prerequisite in the manufacturing of moulds in terra-cotta. It's the sculptor craftsman who is going to give to brooches their morphological characteristics. At the same time, a raised metallurgical know-how remains necessary to obtain both a quality casting and the shaping of mechanism of binding, still obtained by hammering. So, brooches stay in a single piece: the mould gives a sketched brooch where the body is extended by a

PALEONTOLOGY / ARCHAEOLOGY

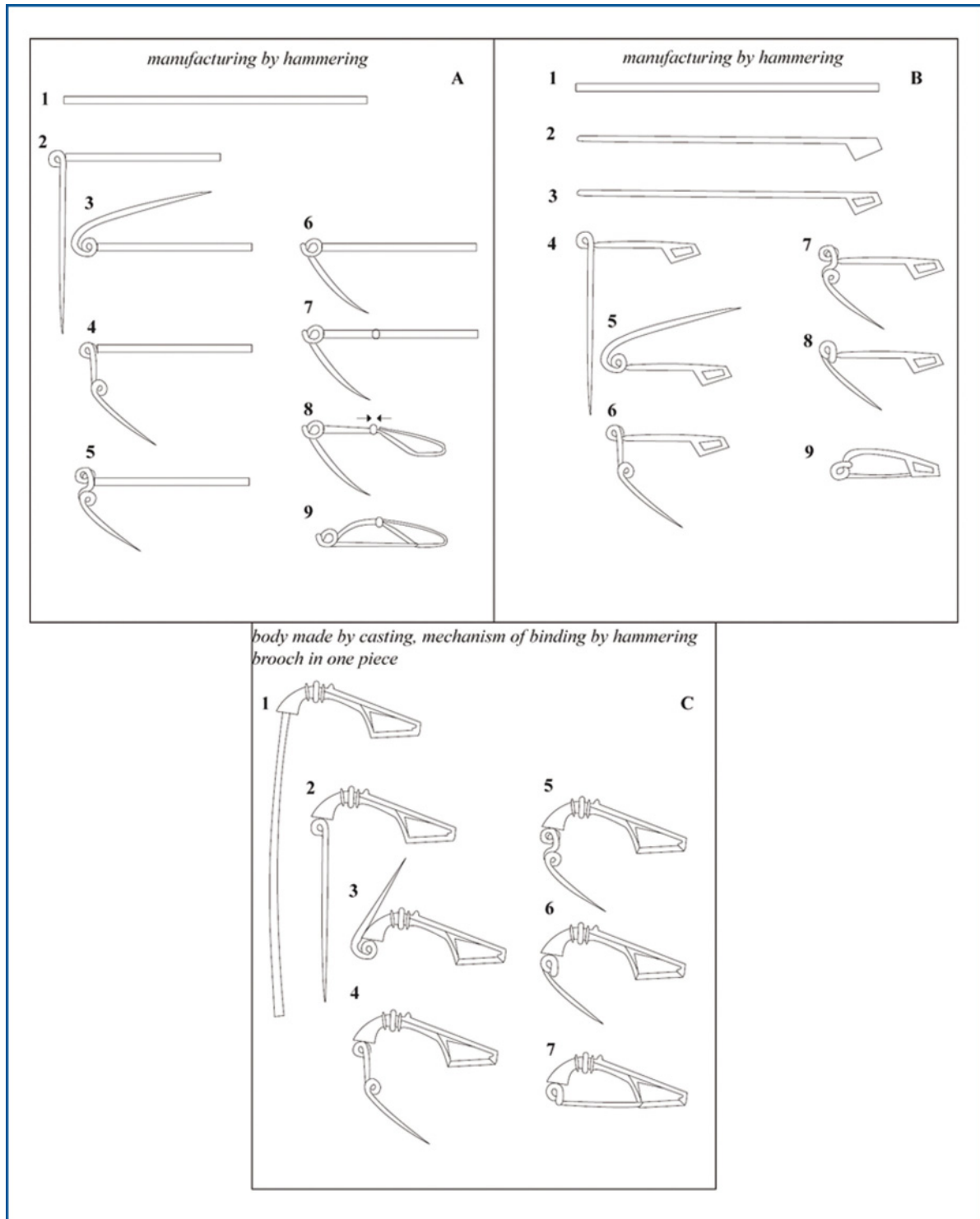


Fig. 3: Proposal of schematic restoration of different steps of manufacturing: A) brooches with foot attached on the bow, B) brooches with foot making body with the bow, C) brooches with body made by casting and mechanism of binding by hammering (in one piece).

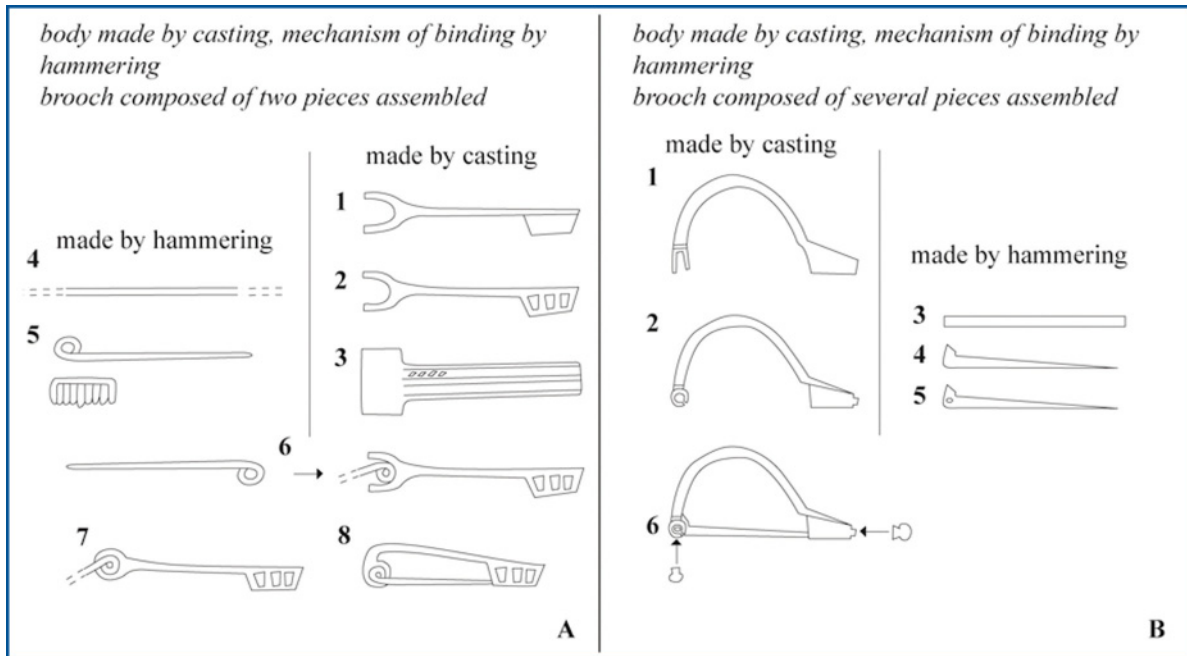


Fig. 4: Proposal of schematic restoration of different steps of manufacturing: A) brooches with brought back spring, B) brooches with included hinge (in several pieces).

long thread of metal (fig. 3c). Shaping of this thread of metal will allow the obtaining of the mechanism of binding. Brooches are still made piece by piece, using very credibly one mould by brooch. This is suggested by one of the rare known moulds attributable to this period (Guillaumet 1993, pl. 54) and the strong variability of brooches, which present no standardization.

So the augustan period, from the end of 1st c. BC, knows a major evolution in organization of work: the mass production. This conceptual evolution in organization of work was made possible by introduction of the hinge. The hinge indeed allows to separate functional elements of the brooch (body and mechanism of binding) in several pieces, which will be mechanically assembled. Therefore it's possible to envisage simultaneous manufacturing of several pieces thanks to elaboration of adapted moulds. The hinge declines in two types: the brought back spring (rotation of a false spring inside a box fig. 4a), abandoned from the middle of 1st c. AD, and the included hinge (with rotation on an axis fig. 4b), use of which will be generalized from the middle of 1st c. AD. Free of the major technical stress which is the spring, the hinge infers *de facto* an important loss of metallurgical know-how of bronze-caster crafts-

man for the benefit of the sculptor on wax. The alloy doesn't need any more to have specific properties allowing the obtaining of a spring at the same time supple and resistant. We can see a loss of quality of alloys. On the other hand, work of sculpture on wax and skill to make moulds authorizing the simultaneous manufacturing of a maximum of pieces become fundamental. The augustan period confirms an essential fall: manufacturing of brooches doesn't result any more from the only work of bronze-caster craftsman, but of the united action of the sculptor, the caster and especially the semi-skilled worker who assembles mechanically or by brasure the various essential parts of brooches and finalizes the ornament. Actually, we attend an important standardization of brooches.

Introduction of an innovation, whatever are the repercussions it can have both at the level of formal development of the brooch and organization of the work, doesn't mean for all the surrender of known technical processes besides. So, brooches with foot attached on the bow continue and keep on being developed, even after the invention of the foot making body with the bow at the end of 2nd. c. BC. The introduction of casting at the beginning of 1st c. BC is not translated by

the surrender of brooches completely obtained by hammering. But it seems to mark the surrender of brooches with foot attached on the bow (which continue only in south-alpine area). On the contrary, the hinge, that it is included or obtaining with a brought back spring, stands out very quickly. Possibilities offered by mass production seem to have been right of all the processes involving manufacturing of unique piece. Only iron brooches, little numerous at the beginning of 1st c. AD, maintain a know-how inherited from several centuries. However they will quickly disappear in front of profitability of mass production of brooches casted and assembled mechanically, which authorize recourse to alloys less expensive and don't require a specialized know-how.

This first study must be now verified by paleo-metallurgical analyses to confirm restorations

proposed on manufacturing processes. A work of quantification could also allow to measure respective importance of use of these various technical processes in time and according to the different aeras of the Celtic world, so as to specify the modalities of this evolution. This approach could show itself extremely pertinent.

Acknowledgements

I would like to thank, first and foremost, the Fyssen Fondation, that gave me the possibility to carry on with my researches at the University of Roma *la Sapienza* and Professor P. Piana Agostinetti for her welcome and her invaluable help. I would like to thank also the other institutes which welcome me for my documentary researches: the French School of Roma (*Ecole française de Rome*) and the european archaeological center of Bibracte.

Datation ^{14}C et alimentation : une clé pour appréhender la mobilité des populations côtières de la Péninsule Arabique au Néolithique

Antoine ZAZZO

Chargé de recherches au CNRS UMR 7209 « Archéozoologie, Archéobotanique : Sociétés, Pratiques et Environnements » au Muséum national d'Histoire naturelle

Olivia MUNOZ

Doctorante à l'université Paris 1 Panthéon-Sorbonne-CNRS UMR 7041

Résumé

Malgré une position souvent marginale dans les études préhistoriques, les côtes ont été un lieu d'attractivité primordial pour les installations humaines. Dans la péninsule d'Oman, et principalement le long des côtes du golfe d'Oman et de la mer d'Arabie, la présence d'environnements marins très productifs, associée à des ressources terrestres relativement limitées, ont conduit à une exploitation intense des ressources marines comme en témoigne le grand nombre de sites côtiers connus depuis le VI^e millénaire avant notre ère. La question de la mobilité de ces groupes humains a été soulevée à plusieurs reprises par les chercheurs travaillant dans la région. Notre étude aborde cette question par une approche géochimique originale, faisant intervenir la datation par la méthode du carbone 14. Cet article en présente le contexte, les méthodes, et les premiers résultats.

Mots-clés

Saisonnalité, Néolithique, Péninsule Arabique, radiocarbon, diet

^{14}C dating and diet : a key to understanding the mobility of coastal populations of the Arabian Peninsula during the Neolithic

Abstract

Despite an often marginal position in prehistoric studies, the coasts have been a place of attraction for human settlements. In the Oman peninsula, mainly along the coast of the Gulf of Oman and the Arabian Sea, the presence of highly productive marine environments, combined with relatively limited land resources, have led to intense exploitation of marine resources as evidenced by the large number of coastal sites since the sixth millennium BCE. The issue of mobility of human groups has been raised repeatedly by researchers working in the area. Our study addresses this issue by an original geochemical approach, involving the radiocarbon dating method. This article presents the background, methods, and first results.

Keywords

Seasonality, Neolithic, Arabic Peninsula, radiocarbon dating, diet

Introduction

Malgré une position souvent marginale dans les études préhistoriques, les côtes ont été un lieu d'attractivité primordial pour les installations humaines, l'accroissement de la population et sa dispersion, puis sont aussi devenues des zones dynamiques d'interaction culturelle et de changement social (Bailey et Milner 2002 ; Bailey 2004). Ces auteurs évoquent aussi la difficulté d'analyser et classer la complexification sociale des populations de pêcheurs comme on l'a fait pour les chasseurs-cueilleurs. Dans la péninsule d'Oman, et principalement sur la côte du golfe et de la mer d'Oman, la présence d'environnements marins très productifs, associée à des ressources terrestres relativement limitées, ont conduit à une exploitation intense des ressources marines (Tosi 1975 ; 1986). Dans l'Antiquité, plusieurs récits ont décrit les populations côtières de l'Arabie comme des *ichthyophagoi*, en raison de leur régime alimentaire tourné vers les ressources marines.

Si la présence humaine est attestée dans la région depuis au moins la moitié du VIII^e millénaire par des assemblages lithiques (faciès de « Fasad »), l'érosion, la déflation éolienne, et la remontée du niveau marin empêchent de connaître les habitats de ces groupes humains (Méry et Charpentier 2009). Néanmoins, à partir du VI^e millénaire avant notre ère, un grand nombre de sites archéologiques identifiés le long des côtes du golfe d'Oman et de la mer d'Arabie atteste de l'ancienneté de l'exploitation des environnements côtiers par les hommes dans la région. En effet, sur ces sites, les données archéologiques montrent la place prédominante des ressources marines au sein de l'économie de subsistance des populations côtières dès le VI^e millénaire, la chasse et l'élevage jouant un rôle secondaire bien que réel. Cette exploitation des ressources marines ne s'est pas limitée à l'acquisition de nourriture, puisque les populations ont employé systématiquement les matériaux marins (coquilles, os, perles fines) disponibles pour la production d'outils et d'objets de prestige, pouvant aussi être destinés aux échanges.

À partir de 3200 av. J.-C. environ, les sociétés occupant la péninsule d'Oman connaissent de profondes transformations économiques avec l'entrée dans un réseau d'échanges inter-régionaux, l'adoption de nouvelles techniques (métallurgie, poterie), de nouveaux modes de produc-

tion de nourriture (agriculture d'oasis, irrigation, intensification de la pêche), des innovations probables dans les techniques de conservation des produits de l'agriculture et de la pêche (Cleuziou, 2002). Ces innovations s'accompagnent de mutations sociales, perceptibles notamment à travers des changements des modes d'habitat (structures pérennes en brique crue), et des pratiques funéraires. Cette évolution se traduit par une augmentation de la population et un changement de l'occupation et de l'exploitation du territoire.

Du VI^e au IV^e millénaire avant notre ère, la grande majorité des sites connus sont situés le long de la côte, mais on connaît également quelques rares sites dans l'intérieur des terres, et les chercheurs s'accordent en général pour qualifier ces installations de saisonnières. Les arguments proposés peuvent être liés à la stratigraphie des sites (présence de couches stériles intercalées avec des couches d'occupation), la nature des structures d'habitat (structures temporaires en matériaux légers), les données archéozoologiques (courbe d'abattage des animaux domestiques, courbe de croissance des coquillages et des poissons, présence d'espèces dont la migration est saisonnière), les données archéobotaniques (présence de fruits dont la maturité est saisonnière), les données anthropologiques et funéraires (absence de certaines classes d'âge dans les tombes, orientation des corps selon la position du soleil, présence de tombes secondaires), et la présence d'objets ou de matériaux exogènes (coquilles marines dans l'intérieur) et les conditions climatiques (température élevée sur la côte en été, associée à une richesse halieutique moindre, disponibilité des ressources en eau selon les saisons).

À partir de la fin du IV^e millénaire, de nombreux sites apparaissent dans l'intérieur des terres, souvent associés à l'agriculture d'oasis ou à l'extraction de minerai de cuivre et de pierre tendre, tandis que sur les côtes, l'occupation se poursuit sur des sites où les indices d'échanges intra (présence de dattes, de cuivre, et de pierre tendre sur la côte, et de coquilles dans l'intérieur) et inter-régionaux (objets importés de la Mésopotamie, de l'Iran et de l'Indus) sont de plus en plus intenses.

La question de la mobilité de ces groupes humains a été soulevée à plusieurs reprises par les chercheurs travaillant dans cette région. La

péninsule d'Oman comporte une grande diversité de niches écologiques exploitables par l'homme, depuis le littoral (milieu marin, mangrove), jusqu'aux hauts plateaux de l'intérieur des terres en passant par les zones désertiques et de piémont. Soulignons que les conditions climatiques arides qui prévalent actuellement, caractérisées par une absence des pluies d'été, se sont mises en place au cours du IV^e millénaire avant notre ère. La saisonnalité de la disponibilité des ressources dans ces niches diverses, associée à un milieu peu favorable, est à l'origine d'un modèle général d'exploitation saisonnière des ressources, proposé sur la base d'observations ethnographiques.

Les observations ethnographiques des bédouins sub-actuels en Oman (dans la région du Ja'alan), ont mis en évidence une mobilité des groupes (ou d'une partie), dont l'économie repose sur trois ressources principales : l'existence d'un système agricole fondé sur le palmier-dattier, l'élevage et la pêche. Au cours de cycles annuels ou pluri-annuels, les populations se déplacent en fonction de la période de récolte des dattes, la disponibilité de pâturages, ou la saison la plus favorable pour la pêche. Les ethnologues ont aussi montré que les surplus éventuellement produits sont échangés au sein d'un réseau régional (Cordes et Scholz 1980 ; Lancaster et Lancaster 1992 ; 1996 ; 2002).

Si ce modèle général semble pouvoir s'appliquer aux populations archéologiques pratiquant l'agriculture d'oasis (à partir de la fin du IV^e millénaire avant notre ère), qu'en était-il aux périodes précédant l'Âge du Bronze ancien, quand la subsistance reposait sur d'autres ressources alimentaires ? Les indices archéologiques sont ténus, et si à toutes les périodes, la présence d'objets ou denrées exogènes sur les sites atteste parfois de leur déplacement – des dattes, du cuivre, ou des pierres tendres, provenant de l'intérieur sont fréquemment retrouvés dans les sites côtiers, tandis que des coquillages marins manufacturés sont retrouvés dans l'intérieur des terres – il reste à savoir si c'est dans le cadre de réseaux d'échanges et/ou de mouvements de populations, et quelles étaient la mesure et les modalités de ces mouvements. Quelle que soit la période concernée, plusieurs questions restent ouvertes : les déplacements concernaient-ils tout ou une partie seulement du groupe ? Étaient-ils réalisés sur la base de cycles saisonniers, annuels, ou pluri-an-

nuels ? La péjoration du climat a-t-elle eu un impact sur les comportements ? Une sédentarité relative a-t-elle pu voir le jour dans certains milieux favorables ? L'intensification des échanges au cours du III^e millénaire a-t-elle transformé les modes d'occupation du territoire ?

Dans cet article, nous présentons les principaux résultats d'une étude pilote utilisant les outils de la géochimie isotopique afin de reconstruire la part de ressources marines entrant dans la diète des populations côtières omanaises au IV^e millénaire avant notre ère. À travers l'alimentation, notre but est d'obtenir des informations sur la mobilité des groupes humains étudiés.

Carbone 14, effet réservoir marin et alimentation

Depuis une trentaine d'année, une littérature abondante a établi les bases de l'écologie isotopique et a validé l'utilisation des isotopes stables pour reconstruire différents aspects de l'alimentation humaine chez les populations actuelles et passées (Ambrose 1993). Pour ce qui est de la détection de ressources marines dans l'alimentation, les traceurs généralement employés sont les rapports en isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et surtout de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) qui peuvent être mesurés dans le collagène de l'os. En zone tempérée, les ressources marines ont généralement des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées que les ressources terrestres, et cette différence se retrouve chez les humains qui consomment ces deux types de ressources. Cette caractéristique a par exemple permis d'établir l'importance des ressources marines et plus particulièrement du poisson, dans l'alimentation des populations mésolithiques côtières d'Europe occidentale (Richards et Hedges 1999). Il est beaucoup moins aisé d'appliquer ce type d'approche dans la péninsule Arabique où les plantes à photosynthèse en C_3 et C_4 co-existent et où l'aridité est forte, ce qui peut induire un recouvrement des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ des ressources terrestre et marines. De plus, le collagène est rapidement dégradé dans les restes archéologiques du fait des conditions arides et ne peut donc être extrait. C'est pourquoi nous avons eu recours à une approche originale impliquant la datation par la méthode du carbone 14 (^{14}C).

Si les propriétés du ^{14}C comme chronomètre sont bien connues des archéologues, celles du ^{14}C comme traceur de l'alimentation le sont moins. Cette utilisation est rendu possible par le fait que le

carbone présent dans le réservoir marin n'est pas à l'équilibre avec le carbone présent dans le réservoir atmosphérique, lieu de production du carbone 14. En moyenne, à l'échelle globale, le carbone marin est environ 400 ans plus vieux que le carbone atmosphérique : c'est ce qu'on appelle l'effet réservoir marin (ERM). Ce décalage, lié au temps de résidence moyen du carbone dans l'océan, peut varier à l'échelle locale en fonction des spécificités régionales de la circulation océanique. Un terme correctif appelé l'effet réservoir local (noté DR) a été défini pour tenir compte de ces variations. Des valeurs négatives de DR sont mesurées lorsque les connections avec l'océan ouvert sont limitées, ou lorsque les apports d'eau douce (à l'équilibre avec le CO_2 atmosphérique) sont importants. A l'opposé, des valeurs positives de DR sont mesurées dans les régions où les courants marins font remonter des eaux froides et anciennes à la surface, un phénomène appelé upwelling par les anglo-saxons. C'est le cas en mer d'Arabie et des valeurs de + 100 à + 200 ans ont été mesurées pour les périodes récentes le long des côtes omanaises. Ces questions sont bien connues des archéologues travaillant en milieu côtier car bien souvent les coquilles marines sont les seuls objets datables dans les sites d'occupation humaine. La connaissance de l'effet réservoir est donc cruciale si l'on veut dater le site avec précision.

En quoi le carbone 14 peut-il servir de traceur alimentaire ? Les atomes de carbone qui sont contenus dans l'alimentation sont métabolisés par notre organisme et contribuent au renouvellement tissulaire. La signature chimique de l'alimentation se retrouve ainsi dans nos organes, muscles, os, ou dent, validant l'adage selon lequel « on est ce qu'on mange ». Ainsi, un individu qui se nourrit exclusivement de ressources terrestres sera à l'équilibre avec le réservoir de ^{14}C de l'atmosphère. En d'autres termes, son âge ^{14}C sera identique à son âge biologique à l'erreur de mesure près (± 30 ans en général). A l'opposé, un individu dont l'alimentation serait exclusivement constituée de ressources marines sera à l'équilibre avec le réservoir de ^{14}C marin et donc comparativement plus « vieux » (en âge ^{14}C) que son âge biologique. La différence d'âge ^{14}C entre deux individus contemporains dépendra donc à la fois de la proportion de ressources marines dans la diète et de l'importance de l'effet réservoir en un lieu donné. En contexte archéologique, si la

date d'inhumation et l'effet réservoir sont connus avec suffisamment de précision, alors la différence entre l'âge ^{14}C d'un individu et le temps qui s'est écoulé depuis sa mort est fonction de la proportion de ressources marines contenue dans son alimentation.

L'effet réservoir local varie dans l'espace mais également dans le temps. Il est donc délicat d'appliquer automatiquement les valeurs modernes aux périodes anciennes. Comment procède-t-on pour mesurer cet effet réservoir dans les périodes anciennes ? L'approche communément adoptée consiste à comparer l'âge ^{14}C mesuré sur des paires contemporaines de restes marin (coquille de mollusque, os de vertébré marin) et continental (charbon, os de vertébré terrestre). La différence d'âge indique alors l'importance de l'effet réservoir marin pour cette période. Toute la difficulté réside dans le fait de sélectionner deux objets qui soient réellement contemporains, ce qui peut se révéler délicat en contexte archéologique. Les tombes sont généralement considérées comme susceptibles de fournir un contexte clos a priori qui, s'il renferme des restes terrestres et marins, offre une bonne chance qu'ils soient contemporains.



Figure 1 – Location des principaux sites préhistoriques de la région de Ra's al-Hamra et Qurum (Mascate, Sultanat d'Oman).

Le site de Ra's al-Hamra RH5

Situé dans la ville actuelle de Mascate, RH5 fait partie d'un ensemble de sites archéologiques identifiés sur un promontoire rocheux, à proximité de la côte et d'une mangrove (Durante et Tosi, 1977) (Figure 1). RH5 se caractérise par un dépôt anthropique pluristratifié qui témoigne d'une occupation quasi ininterrompue depuis la fin du V^e jusqu'au milieu du IV^e millénaire avant notre ère. On y distingue des zones d'habitat et des traces d'activités (alignements de trous de poteaux, tranchées de fondation, foyers, etc.) (Biagi et al., 1984 ; Biagi et al., 1989 ; Biagi and Nisbet, 1999, 2006) ainsi qu'un cimetière où plus de 215 individus sont représentés (Coppa et al., 1986, 1990 ; Salvatori, 1998, 2007). Les défunts, qui portaient parfois des ornements personnels (colliers, bracelets et boucles d'oreille) étaient généralement enterrés dans une fosse ovale, reposant en décubitus latéral dans une position fléchie. Des dépôts de faune ont également été retrouvés dans certaines tombes (tortue marine, coquillages, poissons). La nouvelle campagne de fouilles qui a débuté en 2005 a permis de montrer que le cimetière était plus étendu vers l'ouest que ce que l'on pensait alors (Munoz sous presse). Les nouvelles tombes identifiées ont été fouillées en suivant les méthodes de « l'anthropologie de terrain » définies par H. Duday (2009) afin d'enregistrer le maximum d'informations relatives aux processus complexes des dépôts durant les cérémonies funéraires. Ce sont ces tombes, appartenant aux niveaux les plus récents de la nécropole, qui ont été sélectionnées pour les besoins de cette recherche.

Estimation de l'effet réservoir marin à RH5

Nous avons tout d'abord cherché à déterminer l'ERM dans trois tombes fouillées en 2008. Dans chaque tombe, nous avons daté des restes terrestres (charbons) et des restes marins et de mangrove (coquilles). Les âges mesurés sur charbons au sein d'une même tombe montre une certaine variabilité (jusqu'à 240 ans en âge ¹⁴C) qui pourrait être due à un effet « vieux bois », classique dans ces milieux arides, bien qu'un remaniement de charbons anciens présents dans le sol lors du creusement de la tombe ne puisse pas être totalement à écarter. Dans tous les cas, on peut considérer que la date d'inhumation est approchée au mieux par le charbon le plus récent. Pour

chaque tombe, nous avons ensuite calculé la différence d'âge entre ce charbon et les coquilles marines et de mangrove. Si trois coquilles indiquent un ERM supérieur à 700 ans pouvant être lié à un effet « vieille coquille » la plupart des restes marins (n= 18) indiquent un effet réservoir compris entre 500 et 700 ans. Une analyse selon la méthode des clusters indique deux familles de dates significativement différentes l'une de l'autre et dont la moyenne se situe autour de 508 ± 16 et 668 ± 41 ans, respectivement (Figure 3). Plusieurs arguments suggèrent que cette variabilité pourrait correspondre à un phénomène réel. Aujourd'hui présente à l'état de relique, la mangrove de Qurum était beaucoup plus développée au IV^e millénaire et devait assurer une partie non négligeable des ressources alimentaires disponibles sur la côte. Les mangroves se situent à l'interface du continent et de l'océan et constituent ainsi une zone de recyclage de la matière organique terrestre. Nous avons mesuré un effet réservoir plus faible dans des coquillages strictement inféodés à cet environnement (comme le gastéropode *Terebralia palustris*), ce qui suggère que la variabilité observée serait bien d'origine environnementale. Par ailleurs, nous avons obtenu deux dates divergeant de plus de 140 ans sur un même bivalve, ce qui pourrait témoigner d'une variabilité saisonnière de l'effet réservoir, un phénomène observé par ailleurs en Californie, une région également marquée par la présence d'un upwelling côtier (Culleton et al. 2006). Selon notre hypothèse, la moyenne haute correspondrait donc à l'ERM, tandis que la moyenne basse correspondrait aux valeurs enregistrées par les organismes vivant sous l'influence directe de la mangrove.

Estimation de la proportion de ressources marines dans la diète

Nous avons ensuite cherché à dater les humains présents dans ces trois tombes. Il s'agit de trois adultes et d'un enfant. En règle générale le collagène de l'os est utilisé comme support des datations ¹⁴C. Du fait des conditions arides régnant dans la région, le collagène de l'os est totalement dégradé et ne pouvait donc être daté. La seule alternative était de dater la fraction minérale de l'os qui contient suffisamment de carbone (sous forme de carbonate) pour permettre une datation ¹⁴C. Des travaux menés par notre équipe ont montré que dans les zones

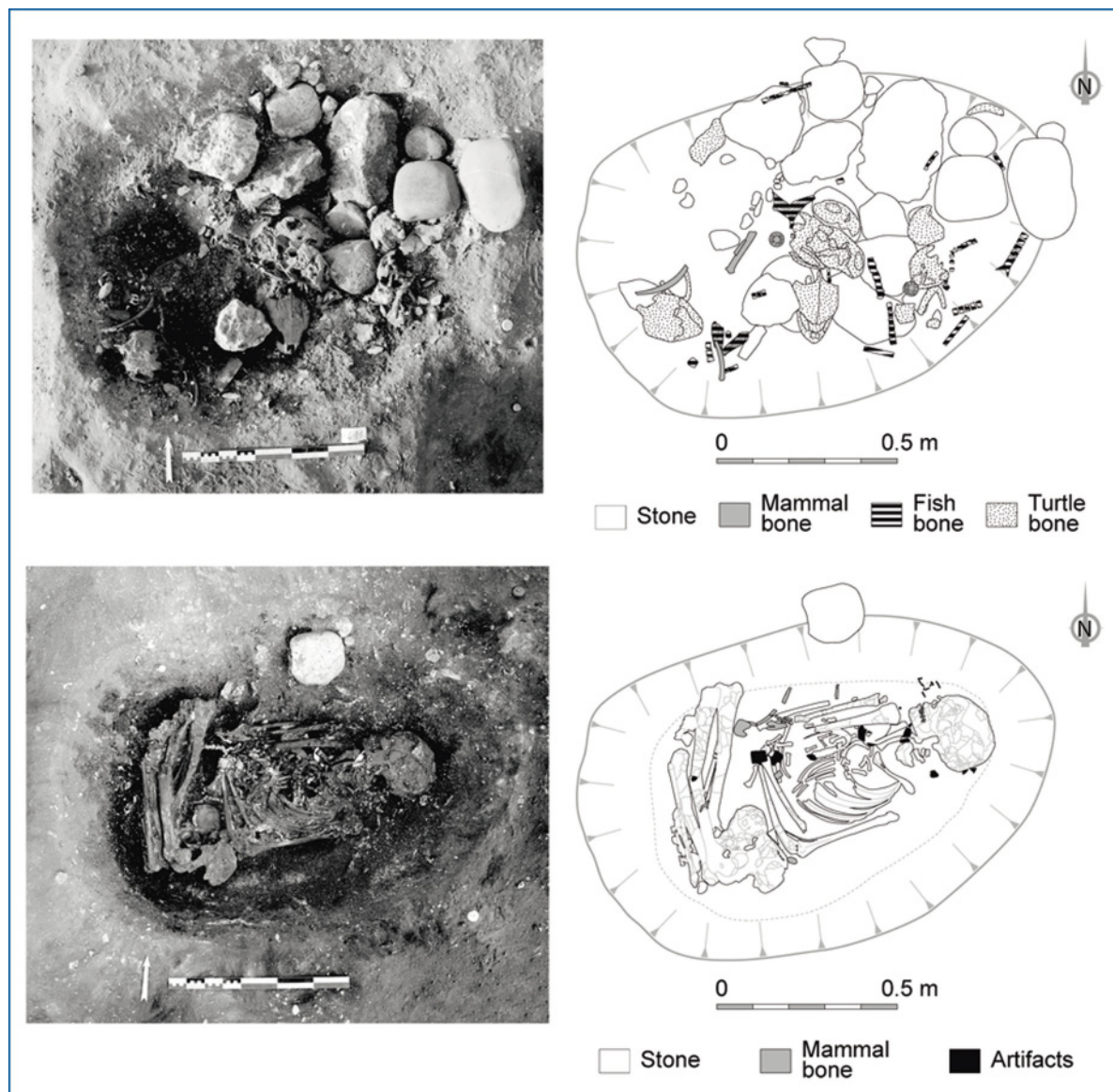


Figure 2 – Photo (gauche) and schéma (droite) de la tombe 411, Ra's al-Hamra RH5, Sultanat d'Oman, montrant les restes fauniques (haut) déposés sur le squelette d'un adulte male en position fléchie et reposant sur le côté droit (bas).

arides (Afrique, Péninsule Arabique) le carbonate de l'apatite était un support extrêmement fiable des datations ^{14}C au moins pour l'Holocène (Zazzo et Saliège 2011). Les résultats montrent que les individus ont un âge ^{14}C compris entre 5250 et 5360 BP, c'est-à-dire environ 390 à 540 ans plus vieux que les charbons des mêmes tombes (Figure 3). Une simple règle de trois permet de calculer que la proportion de ressources marine dans la diète représente 80 à 100 %

environ pour les trois adultes, et 60 à 80 % pour l'individu immature. Les restes humains appartenant à 16 individus retrouvés dans d'autres tombes ont pu être datés et confirment ce résultat, avec des âges compris entre 5100 et 5450 BP. Dans plusieurs de ces tombes, des charbons ont pu être également datés et indiquent une différence de 400 ans environ avec les humains. Ce résultat indique une consommation très importante de ressources aquatiques de la part de la

population, même s'il est pour l'instant difficile de distinguer la part relative des ressources marines à proprement parler et de mangrove. Il faut en outre garder à l'esprit que certaines ressources alimentaires sont uniquement trouvées sur la côte mais possèdent une signature terrestre comme les mollusques de mangrove *Terebralia palustris* qui sont retrouvés en quantité dans le site de RH5. Le signal marin incorporé dans les tissus des humains doit donc être considéré comme une estimation minimale de la dépendance au milieu côtier. Etant donné la place prépondérante du signal marin dans l'alimentation, il est difficile d'imaginer que les individus analysés s'éloignaient durablement de la côte, sauf à imaginer qu'ils emportaient avec eux ces ressources durant leurs déplacements. Cette hypothèse est plausible, car les récits de voyageurs antiques suggèrent que les techniques de conservation des denrées marines (séchage, fumage et salage du

poisson, séchage des coquillages), – par ailleurs bien documentées par des travaux ethnographiques actuels (El Mahi 2000) – étaient déjà maîtrisées il y a longtemps par les populations côtières omanaises. Cependant, si cette hypothèse était vérifiée, elle impliquerait tout de même une forte dépendance vis-à-vis des ressources marines.

Nos résultats vont donc clairement dans le sens d'une occupation permanente et non saisonnière de la côte. Cette conclusion rejoint celle formulée récemment par Biagi et Nisbet (2006) sur la base notamment du réexamen des structures d'habitat, du choix des sites retenus par les populations du V^e millénaire, du type d'activités (artisanat) réalisées sur ce site et de la présence d'un cimetière pendant au moins 200 ans, qui indique un ancrage territorial transmis sur au moins dizaine de générations. RH5 est l'un des nombreux amas coquilliers datant du V^e millénaire identifiés lors de prospections (Cleuziou

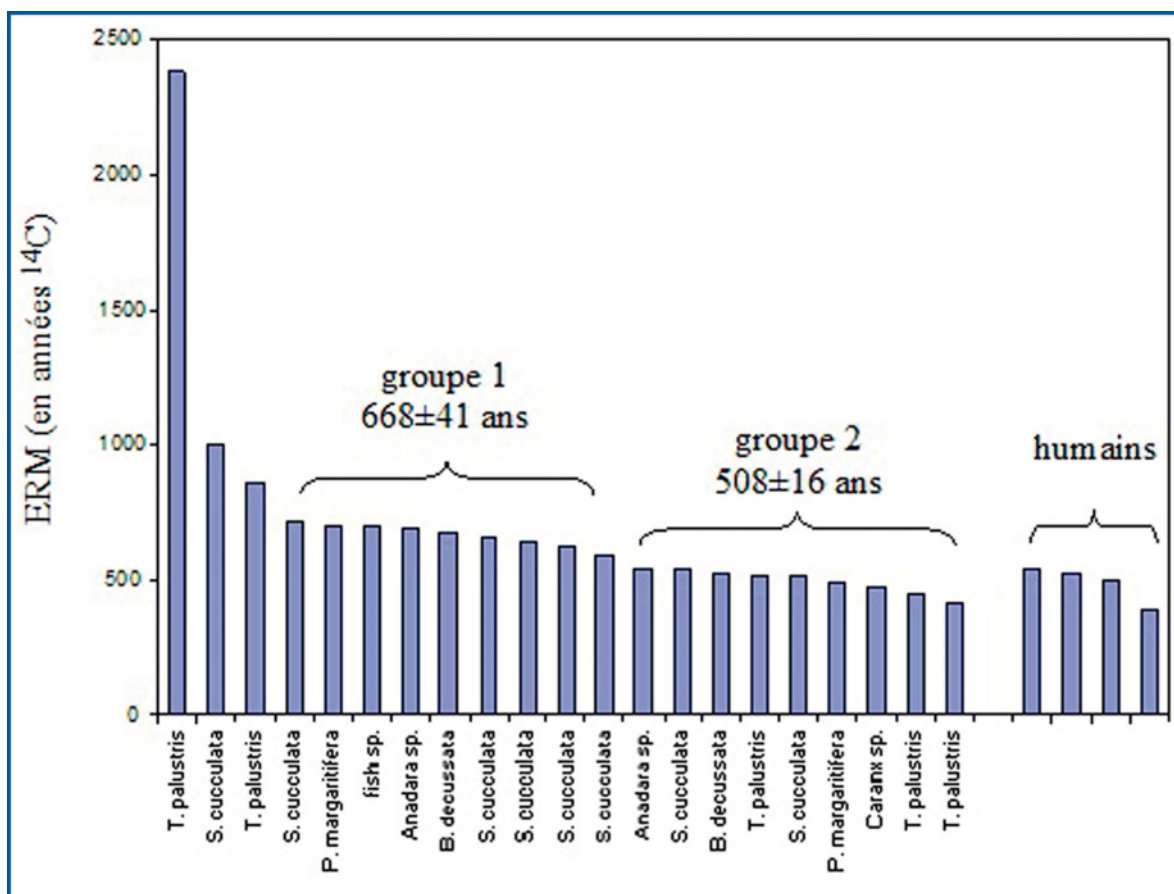


Figure 3 – Effet réservoir marin (ERM) enregistré dans les coquilles marines et de mangrove, les poissons et les humains des tombes 405, 408 et 411.

2005). Parmi ces sites, seuls quatre ensemble de sites ont livré des tombes : Ra's al-Hamra (RH), Wadi Shab (GAS), Ra's al-Khabbah (KHB) et Suwayh (SWY). Ces sites ont en commun d'être installés à proximité d'une mangrove ou d'un environnement marin particulièrement productif. Dans un milieu qui s'aridifie, ces niches ont pu attirer des populations qui s'y sont sédentarisées avant que de nouvelles techniques transforment les possibilités d'exploitation du territoire, notamment à travers un réseau d'échange qui s'intensifie.

Ce travail ouvre la voie à d'autres études. Si une extension à l'échelle régionale est envisageable pour le Néolithique, l'évolution des pratiques funéraires à partir de l'âge du Bronze rend délicate l'utilisation de ce type d'approche pour des sites plus récents. En effet, les sépultures individuelles du Néolithique laissent leur place aux sépultures collectives de l'époque Hafit et Umm an-Nar. L'intervention répétée de l'homme pendant la durée de fonctionnement de ces structures réduit fortement les chances de trouver des associations de restes terrestres et marin contemporains des individus inhumés, condition nécessaire du succès de notre approche. Cependant le recours à d'autres approches géochimiques, faisant intervenir la mesure du rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$), et du strontium ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) dans la fraction minérale des os et des dents permettront peut-être d'aborder l'évolution des pratiques alimentaires dans la région.

Remerciements

Ce travail a été rendu possible grâce au soutien financier de la Fondation Fyssen, du CNRS- INSHS et du Ministère Omanais de la Culture. Il a bénéficié de l'aide et des conseils de nombreux collègues sur le terrain (L.G. Marcucci, G. Seguin, N. Gryspeirt, N. Rolland, M. Tosi) et au laboratoire (P. Béarez, S. Kerneur, C. Martin, C. Pierre, M. Tengberg, J. Ughetto, ainsi que toute l'équipe du LMC14). Cet article est dédié à la mémoire de S. Cleuziou et J.-F. Saliège.

Bibliographie

- Ambrose S. (1993). Isotopic analysis of paleodiets: Methodological and interpretive considerations. In (M. K. Sandford Ed.) *Investigations of Ancient Human Tissue: Chemical Analyses in Anthropology*. Langhorne, PA: Gordon and Breach Science Publishers, pp. 59–130.
- Bailey G.N. (2004). World prehistory from the margins: the role of coastlines in human evolution. *Journal of Interdisciplinary Studies in History and Archaeology* 1 (1): 39–50
- Bailey G.N., Milner N.J. (2002). Coastal hunters and gatherers and social evolution: marginal or central? Before Farming: the Archaeology of Old World Hunter-Gatherers 3–4 (1): 1–15.
- Biagi P., Maggi R., Nisbet R. (1989). Excavations at the aceramic coastal settlement of RH5 (Muscat, Sultanate of Oman) 1983-85. In: Frifelt K., Sorensen P. (Eds.), *South Asian Archaeology* (1985), pp. 1-8
- Biagi P., Nisbet R. (1999). The shell-midden sites of RH5 and RH6 -Muscat, Sultanate of Oman. *Archaeologia Polona* 37, 31-47.
- Biagi P., Nisbet R. (2006). The prehistoric fisher-gatherers of the western coast of the Arabian Sea: a case of seasonal sedentarization? *World Archaeology* 38, 220-258.
- Biagi P., Torke W., Tosi M., Uerpmann H.-P. (1984). Qurum: A Case Study of Coastal Archaeology in Northern Oman. *World Archaeology* 16, 43-61.
- Cleuziou S. (2002). The Early bronze Age of the Oman Peninsula: from chronology to the dialectics of trade and State formation. In: Cleuziou S., Tosi M., Zarins J. (Eds.), *Essays on the Late Prehistory of the Arabian Peninsula*, Rome: IsIAO Serie Orientale Roma, pp. 191-236.
- Cleuziou S. (2005). Pourquoi si tard? Nous avons pris un autre chemin. In: Guilaine J. (Ed.) *Aux marges des grands foyers du Néolithique. Périphéries débitrices ou créatrices ?* Paris, Errance, pp. 123-148.
- Coppa A., Macchiarelli R., Salvatori S., Santini G. (1986). The Prehistoric Graveyard of Ra's al-Hamra (RH5): a short preliminary report on the 1981-1983 excavations. *The Journal of Oman Studies* 8, 97-102.
- Coppa A., Damadio S.M., Armelagos G.J., Mancinelli D., Vargiu R. (1990). Paleobiology and Paleopathology. A preliminary study of the prehistoric fishing population of Ra's al-Hamra 5 (Qurum, Sultanate of Oman, 3700-3200 BC). *Antropologia Contemporanea* 13, 329-336.

- Cordes R., Scholz F. (1980). Bedouins, wealth, and change: A study of rural development in the United Arab Emirates and the Sultanate of Oman. United Nations University (Tokyo, Japan).
- Culleton B.J., Kennett D.J., Ingram B.L., Erlandson J.M., Southon J.R. (2006). Intrashell radiocarbon variability in marine molluscs. *Radiocarbon* 48, 387-400.
- Duday H. (2009). *The Archaeology of the Dead*, London, Oxbow.
- Durante S., Tosi M. (1977). The Aceramic Shell Middens of Ra's al-Hamra: A Preliminary Note. *Journal of Oman Studies* 3, 137-172.
- El Mahi AT (2000) Traditional fish preservation in Oman: the seasonality of a subsistence strategy. *Proceedings of the Seminar for Arabian Studies* 30:99-113.
- Lancaster W., Lancaster F. (1992). Tribe, Community and the Concept of Access to Resources: Territorial Behaviour in South-East Ja'alan, in Casimir M. J. et A. Rao (eds), *Mobility and Territory, Social and Spatial Boundaries among Foragers, Fishers, Pastoralists and Peripatetics*, New-York, p. 343-363.
- Lancaster F (2002) Trade and stratified society information from south-east Ja'alan, Oman. In S Cleuziou, M Tosi and J Zarins (eds.): *Essays on the Late Prehistory of the Arabian Peninsula*. Rome: IsIAO, pp. 247-256.
- Lancaster W, and Lancaster F (1998) Reflections on the social organization of the Arabian Bedu in coastal Oman. *The Prehistory of Arabia and Oceania*, *Proceedings of the XIIIth Congress of the IUPPS*, Forli, 8-14 sept. 1996, pp. 141-154.
- Méry S, and Charpentier V (2009) Rites funéraires du Néolithique et de l'âge du Bronze ancien en Arabie orientale. In J Guilaine (ed.): *Sépultures et sociétés. Du Néolithique à l'Histoire*. Paris: Errance, pp. 11-40.
- Munoz O. (sous presse). Funerary practices at Ra's al-Hamra RH5: New data from (2005)-2009 excavations. In: Cleuziou S., Tosi M. (Eds.), *In the shadow of the ancestors*, 2^d edition, Muscat: Ministry of Heritage & Culture, site RH-5 (Ra's al-Hamra, Muscat, Sultanate of Oman). *Proceedings of the Seminar for Arabian Studies*.
- Richards M.P., Hedges R.E.M. (1999). Stable isotope evidence for similarities in the types of marine foods used by late Mesolithic humans at sites along the Atlantic coast of Europe. *Journal of Archaeological Science* 26, 717-722.
- Salvatori S. (1998). Death and ritual in a population of coastal food foragers in Oman. In: Afanas'ev G., Cleuziou S., Lukacs J.R., Tosi M. (Eds.), *The Prehistory of Arabia and Oceania*, *Proceedings of the 13th Congress of the IUPPS*, Forli, 8-14 Sept. (1996). Forli: ABACO, pp. 205-222.
- Salvatori S. (2007). The Prehistoric Graveyard of Ra's al-Hamra 5, Muscat, Sultanate of Oman. *The Journal of Oman Studies*, 14.
- Tosi M. (1975). Notes on the distribution and exploitation of natural resources in ancient Oman. *The Journal of Oman Studies* 1: 187-206.
- Tosi M. (1986). The emerging picture of prehistoric Arabia. *Annual Review of Anthropology*, 15: 461-90.
- Uerpmann M., Uerpmann H-P., Jasim, S.A. (2000). Stone Age nomadism in SE-Arabia – palaeoeconomic considerations on the Neolithic site of Al-Buhais 18 in the Emirate of Sharjah, U.A.E. *Proceedings of the Seminar for Arabian Studies*, 30: 229-34.
- Zazzo A., Saliège J.F. (2011). Radiocarbon dating of biological apatites: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 310, 52-61.

Introduction

Despite an often marginal position in prehistoric studies, the coasts have been a place of attraction for human settlements, increasing population and its dispersion, and also became dynamic zones of cultural interaction and social change (Bailey and Milner 2002, Bailey 2004). These authors also mention the difficulty of analyzing and classifying the social complexity of fishing communities as it was the case for hunter-gatherers. In the peninsula of Oman, mainly on the coast of the Gulf and of the Oman Sea, the presence of highly productive marine environments, combined with relatively limited land resources, have led to intense exploitation of marine resources (Tosi 1975, 1986). In ancient times, many stories described the Arabic coastal populations as ichthyophagoi, due to their marine-oriented diet.

If the human presence is attested in the region since at least half of the eighth millennium by

lithic assemblages (“Fasad” facies), erosion, wind erosion, and sea level rise destroyed the habitat of these human groups (Méry and Charpentier 2009). However, from the sixth millennium BC, a large number of archaeological sites identified along the coastline of the Gulf of Oman and the Arabian Sea demonstrates the antiquity of the exploitation of coastal environments by man in the region. Indeed, on these sites, archaeological data show the dominance of marine resources in the subsistence economy of coastal populations from the sixth millennium, hunting and livestock playing a secondary role, although real. The exploitation of marine resources was not limited to the acquisition of food, as people have used systematically marine materials (shells, bones, pearls) for the production of tools and objects of prestige, which could also be intended for trade.

From about 3200 BC, the societies occupying the peninsula of Oman underwent profound economic transformation with the entry into a network of inter-regional trade, the adoption of new technologies (metallurgy, pottery), new modes of food production (oasis agriculture, irrigation, intensification of fishing), and possible innovations in techniques for preserving agricultural products and fisheries (Cleuziou, 2002). These innovations are accompanied by social change, particularly through perceptible changes in settlement patterns (permanent structures of mud brick), and funerary practices. This is reflected by an increase in population and a change of occupation and land use.

From the sixth to the fourth millennium BCE, the vast majority of known sites is located along the coast, with also a few sites in the interior, and researchers generally agree to describe these facilities as seasonal. The arguments put forward may be related to the stratigraphy of the sites (presence of sterile layers between layers of occupation), the nature of the habitat structures (temporary structures made of light materials), zooarchaeological data (mortality profile of domestic animals, growth rate of shellfish and fish, the presence of species whose migration is seasonal), archaeobotanical data (presence of fruit whose maturity is seasonal), and anthropological data (absence of certain age classes in graves, orientation of the body, presence of secondary graves), and the presence of non-local objects or materials

(marine shells in the interior) and climatic conditions (high temperatures on the coast in the summer, associated with decreased fish and freshwater availability).

From the late fourth millennium, many sites appear in the interior, often associated with oasis agriculture or extraction of copper ore and soft stone, while on the coast, the occupation continues on sites where the indices of intra (presence dates, copper and soft stone on the coast and in the interior shells) and inter-regional (objects imported from Mesopotamia, Iran and Indus) exchange are more intense.

The issue of mobility of human groups has been raised repeatedly by researchers working in this area. The Oman Peninsula has a wide variety of ecological niches exploited by man from the coast (marine, mangrove), to the highlands of the interior through the desert and foothills. Note that arid climatic conditions currently prevailing, characterized by an absence of summer rains, appeared during the fourth millennium BCE. Seasonality of resource availability in these various niches, associated with a less favorable environment, form the basis of a general model of seasonal exploitation of resources, proposed based on ethnographic observations.

Ethnographic observations of sub-modern Bedouin populations in Oman (in the Ja’alan region) showed a mobility of the groups (or part of the groups), whose economy is based on three main resources: the existence of an agricultural system based on the date palm, livestock and fishing. During annual or multi-annual cycles, populations move depending on the time of date harvest, the availability of pastures, or the most favorable season for fishing. Ethnologists have also shown that the surplus products are exchanged within a regional network (Cordes and Scholz 1980; Lancaster and Lancaster 1992, 1996, 2002).

If this general pattern seems to apply to archaeological populations practicing oasis agriculture (from the late fourth millennium BCE), does it hold for periods prior to the Bronze Age, when the subsistence economy was based on other food resources? Archaeological evidence is scarce, and if at all periods, the presence of exogenous food items or sites attests sometimes their movement - dates, copper or soft stones from the interior are frequently found in coastal

sites, while manufactured marine shells are found in the interior – the question remains whether this is through exchange networks and / or population movements, and what was the extent and terms of these movements. Whatever the period, several questions remain open: did the movements concern all or part of the group? Were they made on a seasonal, annual or multi-annual basis? Did the deterioration of the climate have an impact on mobility? Could a form of sedentarity have appeared in more favorable environments? Did increased trade during the third millennium transform patterns of land use?

In this paper, we present the main results of a pilot study using isotope geochemistry to reconstruct the proportion of marine resources in the diet of coastal Oman populations during the fourth millennium BCE. Through diet, our aim is to obtain information on the mobility of human groups studied.

Radiocarbon, diet and marine reservoir effect

For thirty years, an extensive literature has established the basis for isotopic ecology and validated the use of stable isotopes to reconstruct aspects of the human diet in the past and present populations (Ambrose 1993). Regarding the detection of marine resources in the diet, the tracers commonly used are stable isotope ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and especially nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) measured in bone collagen. In temperate zones, marine resources typically have $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ higher than the terrestrial resources, and this difference is recorded in humans who consume these types of resources. This characteristic has allowed, for example to establish the importance of marine resources, especially fish in the diet of Mesolithic coastal populations of Western Europe (Richards and Hedges 1999). It is much more difficult to apply this approach in the Arabian Peninsula where C_3 and C_4 photosynthesis types co-exist and where aridity is strong, which can induce an overlap in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of terrestrial and marine resources. In addition, collagen is rapidly degraded in archaeological remains due to the arid conditions and cannot be extracted. That is why we have used a novel approach involving radiocarbon (^{14}C) dating.

If the properties of ^{14}C as a dating tool are well known to archaeologists, the properties of ^{14}C as a dietary tracer are not. This use is possible because the carbon in the marine reservoir is not in equilibrium with the carbon in the atmospheric reservoir, where radiocarbon is produced. On average, on a global scale, the marine carbon is about 400 years older than the atmospheric carbon: this is called the marine reservoir effect (MRE). This shift, related to the mean residence time of carbon in the ocean can vary locally depending on the specific regional ocean circulation. A correction term called the local reservoir effect (denoted DR) was defined to reflect these changes. Negative values of DR are measured when the connections with the open ocean are limited, or when freshwater inflows (in equilibrium with atmospheric CO_2) are important. In contrast, positive values of DR are measured in areas where ocean currents bring cold and old water up to the surface, the so-called upwelling. This is the case in the Arabian Sea and the DR values of +100 to +200 years were measured for recent periods along the coast of Oman. These issues are well known to archaeologists working in coastal areas as marine shells are often the only datable objects in human site occupation. Estimation of the reservoir effect is crucial if we are to date the site accurately.

How can radiocarbon be used as a dietary tracer? The carbon atoms contained in food are metabolized by the body and contribute to tissue turnover. The chemical signature of the food thus finds itself in our organs, muscles, bones, or teeth, validating the adage “you are what you eat.” Thus, an individual who feeds exclusively on terrestrial resources will be in equilibrium with the atmospheric reservoir of ^{14}C . In other words, the ^{14}C age is broadly identical to the biological age. In contrast, an individual whose diet would consist exclusively of marine resources will be in equilibrium with the marine ^{14}C reservoir and therefore comparatively older (in ^{14}C age) than his biological age. Radiocarbon age difference between contemporary individuals depends on both the proportion of marine resources in the diet and the importance of the reservoir effect in a given location. In archaeological contexts, if the date of burial and reservoir effect are known with sufficient accuracy, then the difference between the ^{14}C age of an individual

and the time that has elapsed since his death is a function of the proportion of marine resources contained in its diet.

The local reservoir effect varies in space but also in time. It is therefore difficult to apply modern DR values automatically to ancient times. How does one measure this reservoir effect in ancient times? The commonly adopted approach is to compare ^{14}C age of contemporary marine (shell mollusk, marine vertebrate bones) and continental (coal, terrestrial vertebrate bones) remains. The age difference then indicates the importance of the marine reservoir effect for that period. The difficulty lies in the fact that finding two objects that are truly contemporary can be tricky in archaeological context. The tombs are generally considered capable of providing such closed contexts which, if they contain terrestrial and marine remains, offers a good chance they are contemporaries.

The site of Ra's al-Hamra RH5

Located in the modern city of Muscat, RH5 is part of a series of archaeological sites identified on a rocky promontory, near the coast and mangrove (Durante and Tosi, 1977) (Figure 1). RH5 is characterized by a multilayered anthropogenic deposit indicating an almost continuous occupation from the late fifth to mid-fourth millennium BCE. It differs from residential areas and activity traces (rows of postholes, foundation trenches, shelters, etc.). (Biagi et al., 1984; Biagi et al., 1989; Biagi and Nisbet, 1999, 2006) and a cemetery where more than 215 individuals are represented (Coppa et al., 1986, 1990, Salvatori, 1998, 2007). The deceased, who sometimes wore personal ornaments (necklaces, bracelets and earrings) were generally buried in an oval pit, in a lateral decubitus flexed position. Faunal deposits were also found in some tombs (turtle, shellfish, fish). The new excavations that began in 2005 showed that the cemetery extended westward more than it was previously thought (Munoz in press). New tombs were identified and excavated using the methods of the “field anthropology” defined by Duda (2009) to record as much information on the complex processes of deposits during the funeral ceremonies. These are the tombs belonging to the latest levels of the necropolis, which were selected for the purposes of this research.



Figure 1 – Location of the main prehistoric sites in the Ra's al-Hamra and Qurum region (Muscat, Oman).

Estimation of marine reservoir effect at RH5

We first sought to determine the MRE in three tombs excavated in 2008. In each grave, we dated the terrestrial (charcoal) marine and mangrove remains (shells). Ages measured on charcoal within the same tomb shows some variability (up to 240 years in ^{14}C age) which could be due to an “old wood” effect, typical in arid sites, although remobilization of charcoal already present in the ground while digging the grave can not be completely ruled out. In any case, we can consider that the date of burial is best approached by the youngest charcoal. For each grave, we then calculated the difference in age between the charcoal marine and mangrove shells. If three shells indicate an MRE higher than 700 years that can be linked to an “old shell” effect, most marine remains ($n=18$) show a MRE between 500 and 700 years. Cluster analysis shows two families of dates significantly different from each other and whose average is around 508 ± 16 and 668 ± 41 years, respectively (Figure 3). Several arguments suggest that this variability may reflect a real phenomenon. Today present as a relic, the

Qurum mangrove was much more developed during the fourth millennium and should ensure a significant portion of available food resources on the coast. Mangroves are at the interface of the continent and the ocean, and thus constitute an area where terrestrial organic matter is recycled. We measured a lower reservoir effect in mangrove shells such as the gastropod *Terebralia palustris*, suggesting that the observed variability would be of environmental origin. In addition, we

obtained two dates diverging more than 140 years on a single bivalve, which may reflect seasonal variability of the reservoir effect, a phenomenon also documented in California, a region also marked by the presence of a coastal upwelling (Culleton et al. 2006). According to our hypothesis, the high average could thus correspond to the MRE, while the low average could correspond to the values recorded by organisms living under the direct influence of the mangrove.

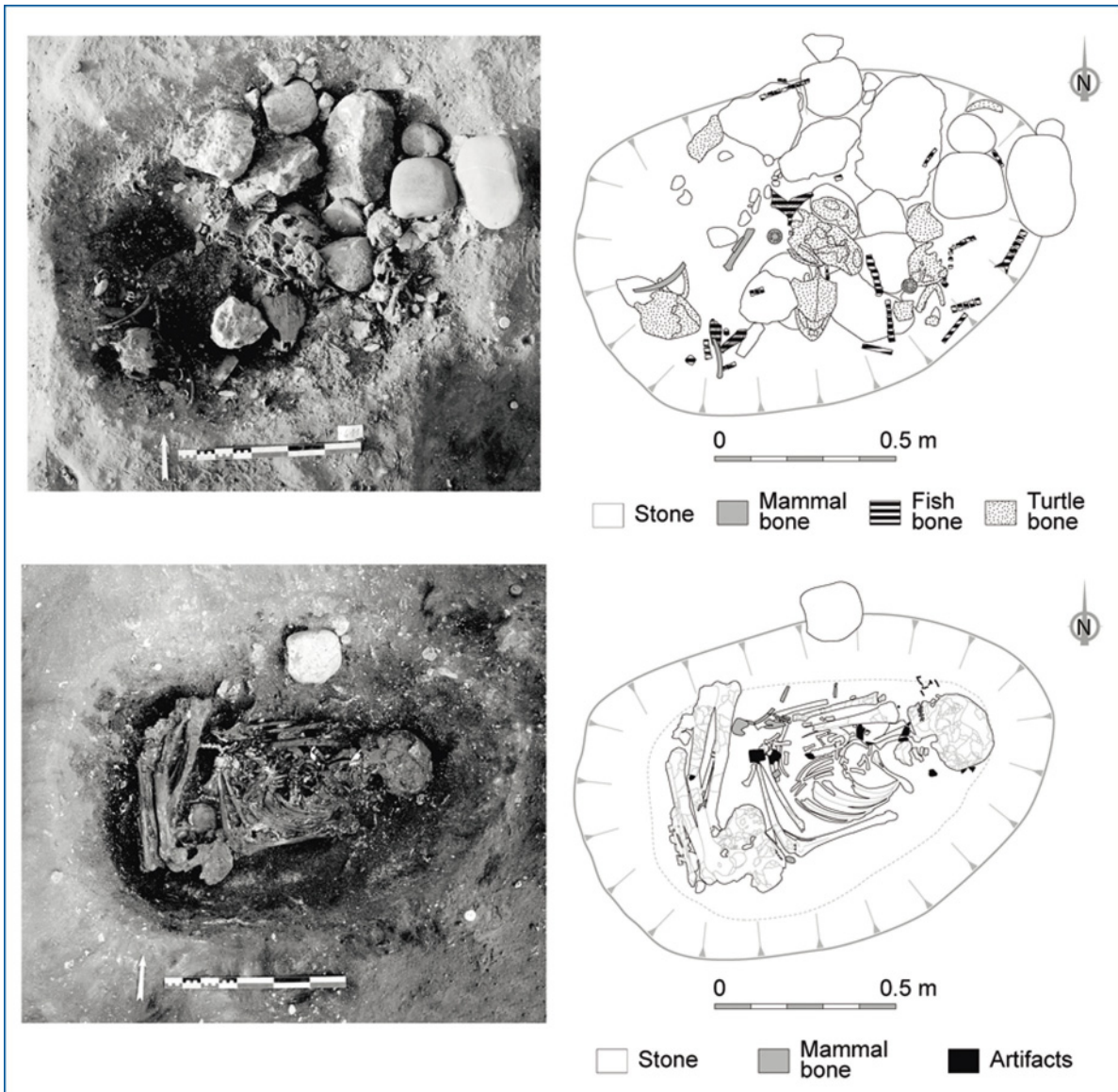


Figure 2 – Photograph (left) and schematic (right) of the grave 411, Ra's al-Hamra RH5, Sultanate of Oman, showing faunal remains (top) deposited on the skeleton of an adult male in a flexed position and based on the right side (bottom).

Estimate of the proportion of marine resources in the diet

We then sought to date the humans in these three graves. There are three adults and a child. Generally bone collagen is the support of choice for radiocarbon dating. Because of the arid conditions prevailing in the region, bone collagen is totally degraded and could not be dated. The only alternative was to date the mineral fraction which contains enough carbon (in the form of carbonate) to allow for ^{14}C dating. Work carried out by our team showed that in arid areas (Africa, Arabian Peninsula) carbonate apatite was a reliable support for ^{14}C dating at least for the Holocene (Zazzo and Saliège 2011). The results show that individuals have a ^{14}C age between 5250 and 5360 BP, i.e. 390 to 540 years older than the charcoals of the same graves (Figure 3). A simple rule of thumbs is used to calculate the proportion of marine resources in the diet of about 80 to 100% for three adults, and 60-80% for immature individual. Sixteen human remains found in other tombs were also dated and confirm this result, with ages ranging between 5100 and 5450 BP. In many of these tombs, charcoals have been dated and also indicate a difference 400 years with the human remains. This result indicates a very high consumption of aquatic resources from the population, although it is currently difficult to distinguish between the relative importance of marine and mangrove resources. It should also be borne in mind that some food resources are found only on the coast but have a terrestrial signature like the mangrove dwelling *Terebralia palustris* which are found in large quantities at RH5. Marine signal embedded in human tissues should be considered a minimum estimate of the dependence to coastal environments. Given the prominence of the marine signal, it is difficult to imagine that the individuals analyzed permanently moved away from the coast, except to imagine that they carried with them these resources during their travels. This hypothesis is plausible because the stories of ancient travelers suggest that techniques of marine food preservation (drying, smoking and salting fish, shell-fish drying) - also well documented by ethnographic observation of modern populations (El Mahi 2000) - had already been mastered

long ago by the Omani coastal populations. However, if this hypothesis were true, it would still imply a strong dependence vis-à-vis the marine resources.

Our results are therefore clearly in favor of a permanent and non-seasonal occupation of the coast. This conclusion is similar to that recently formulated by Biagi and Nisbet (2006) mainly on the basis of the review of habitat structures, the choice of sites selected by the people of the fifth millennium, craft activities and the presence of a graveyard for at least 200 years, which indicates a territorial anchoring transmitted over at least ten generations. RH5 is one of the many shell middens dating from the fifth millennium identified during surveys (Cleuziou 2005). Among these sites, only four sets of sites have yielded graves: Ra's al-Hamra (RH), Wadi Shab (GAS), Ra's al-Khabbah (KHB) and Suwayh (SWY). These sites have in common to be installed near a mangrove or a particularly productive marine environment. In an environment undergoing aridification these niches have been able to attract people who settled down, before new techniques transform the exploitation potential of the territory under a growing exchange network.

This work opens the way for further studies. If an extension at the regional level is possible for the Neolithic, the evolution of burial practices from the Bronze Age makes it difficult to use this approach for more recent sites. Indeed, individual burials from the Neolithic have been replaced by collective burials of the Hafit and Umm an-Nar periods. Man-made repeated interventions on these structures greatly reduces the chances of finding associations between contemporary terrestrial and marine remains, a condition necessary for the success of our approach. However, the use of other geochemical, tools including the measurement of the carbon, oxygen and strontium ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) isotope ratio in the mineral component of bones and teeth may help addressing the evolution of the dietary practices in the region.

Acknowledgments

First of all we would like to thank the Fyssen Foundation, CNRS-INSHS, and the Omani Ministry of Culture for their financial support. This work was benefited from the help and advice of many colleagues in the field (LG Marcucci,

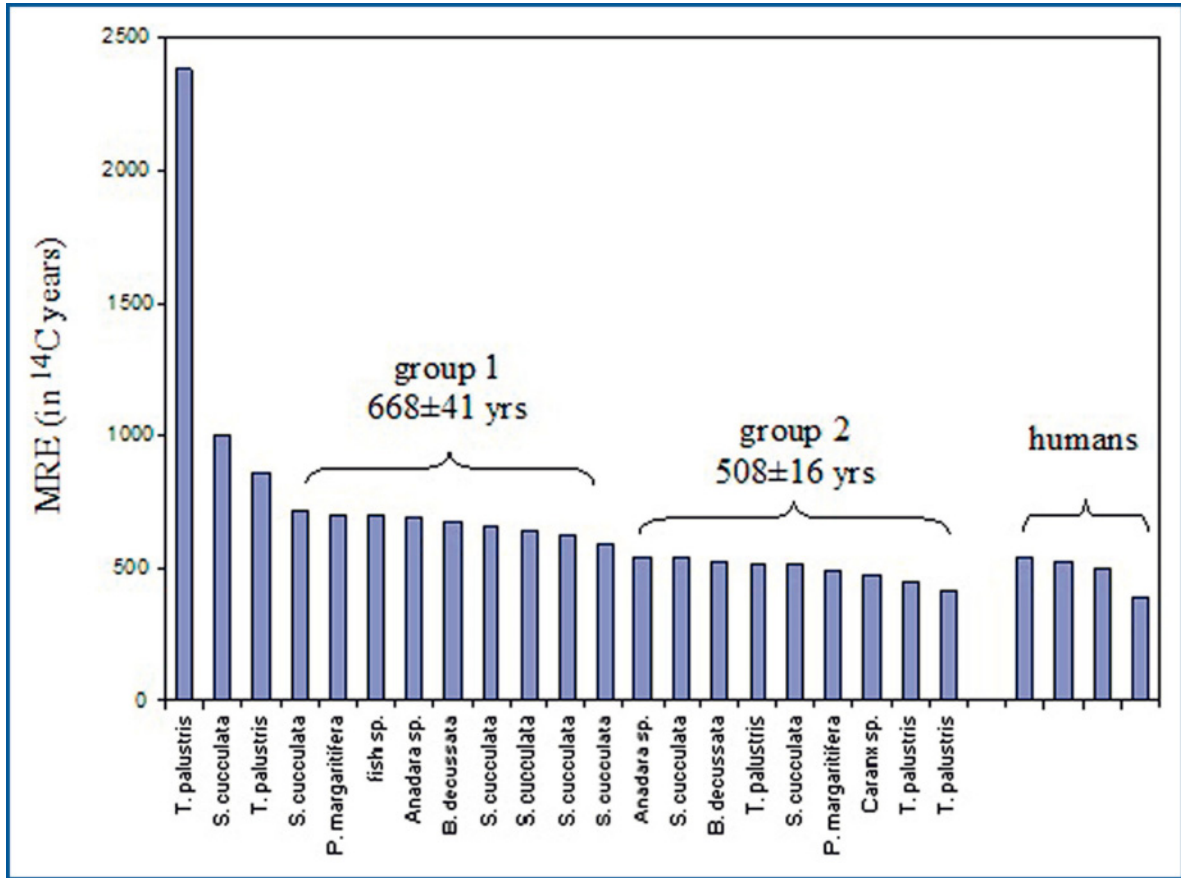


Figure 3 – Marine reservoir effect (MRE) recorded in mangrove and marine shells, fish and humans graves 405, 408 and 411.

G. Seguin, N. Gryspeirt, N. Rolland, M. Tosi) and laboratory (P. Béarez, S. Kerneur, C. Martin, C. Pierre, M. Tengberg, Ughetto J. and the

whole team of the LMC14). This article is dedicated to the memory of S. Cleuziou and J.-F. Saliège.

BIBLIOTHÈQUE

Nous remercions vivement les généreux donateurs avec lesquels nous échangeons nos Annales :

IIAS/International Institute for Asian Studies

Newsletter N°61 – Autumn 2012

Max Planck Research

The Science Magazine N° 3.2012

Société des Neurosciences

La lettre des Neurosciences
N° 42 – Printemps/Été 2012
N° 43 – Automne/Hiver 2012

Académie des Sciences

La lettre de l'Académie des Sciences N° 29-30

François SIGAUT – CNRS Editions

« *Comment Homo devint faber* » – François SIGAUT

F.-Xavier ALARIO – Ed. Odile JACOB

« *Toutes les questions que vous vous posez sur votre cerveau* » F.-Xavier ALARIO

Universidad de Granada

Cuadernos de Prehistoria y arqueologia
N°21 –2011

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.